HAL
open science

Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest

Anne D. M. Fournier

To cite this version:

Anne D. M. Fournier. Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Biodiversité et Ecologie. Université de Paris 6, 1990. Français. NNT : . tel-03170865

HAL Id: tel-03170865

https://hal.science/tel-03170865v1

Submitted on 17 Mar 2021

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

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

THESE DE DOCTORAT D'ETAT

ès Sciences Naturelles

présentée à l'Université Pierre et Marie Curie
- Paris VI -

par

Anne FOURNIER

pour obtenir le grade de DOCTEUR ès SCIENCES

PHENOLOGIE, CROISSANCE ET PRODUCTION VEGETALES DANS QUELQUES SAVANES D'AFRIQUE DE L'OUEST.

Variation selon un gradient de sécheresse.

soutenue le 6 janvier 1990

devant le jury composé de:

M. Maxime LAMOTTE	Président
M. Raymond SCHNELL	Rapporteur
M. François BOURLIERE	Rapporteur
M. François MALAISSE	Rapporteur
M. Henri PUIG	Examinateur
M. Patrick BLANDIN	Examinateur
M. Antoine CORNET	Examinateur

à la mémoire de mon père

AVANT-PROPOS

Le présent travail a débuté en octobre 1979 pendant un séjour de 16 mois à la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto en Côte d'Ivoire. Les premières recherches, réalisées dans le cadre d'une ATP du Professeur LAMOTTE, se sont déroulées sur le territoire de Lamto mais aussi et surtout à Ouango-Fitini dans le Parc National de la Comoé.

Plusieurs autres séjours de près d'une année au total, effectués dans le cadre des programmes PIREN CO2, m'ont permis de compléter ces données à Ouango-Fitini et à Lamto en 1982 et 1983.

Mon recrûtement à l'Institut Français de Recherche en Coopération (ORSTOM) en octobre 1983, puis mon affectation à Ouagadougou en mai 1984 m'ont alors donné la possibilité de poursuivre mes recherches au Burkina Faso. Pendant environ deux ans et demi j'ai ainsi mené des études dans le Ranch de Gibier de Nazinga.

Mes remerciements très chaleureux vont tout d'abord au Professeur LAMOTTE qui m'a proposé le sujet de cette thèse, m'a fourni de conséquents moyens de travail pendant mes séjours en Côte d'Ivoire et guide mes recherches depuis maintenant près de dix ans. Son enthousiasme et sa disponibilité ne se sont jamais démentis, tant pendant la phase d'acquisition des données que pendant celle de la rédaction; ils furent pour moi de puissants stimulants.

Monsieur le Professeur SCHNELL, avec qui j'ai eu la chance de parcourir les merveilleux paysages végétaux des Monts Nimba en 1983, a toujours manifesté beaucoup de bienveillance et d'intérêt pour mes travaux. En acceptant le rôle de rapporteur, il me fait un grand honneur et je l'en remercie très sincèrement.

Que Monsieur le Professeur BOURLIERE et Monsieur le Professeur MALAISSE trouvent ici l'expression de toute ma gratitude pour l'honneur qu'ils me font en étant également rapporteurs. Je leur suis particulièrement reconnaissante de l'exceptionnelle diligence dont ils ont fait preuve dans cette tâche.

Monsieur le Professeur PUIG, Monsieur le Professeur BLANDIN et Monsieur le Docteur CORNET ont également accepté de juger ce travail malgré les nombreuses charges qui les occupent, je les en remercie très vivement.

Sans les autorités ministérielles de Côte d'Ivoire et du Burkina Faso, qui ont toujours facilité mes séjours et mes recherches, ce travail n'aurait pas pu être mené à bien: je tiens à les assurer de ma déférente gratitude. Que Monsieur le Recteur de l'Université d'Abidjan, Monsieur le Directeur de l'Institut d'Ecologie Tropicale de Côte d'Ivoire et Monsieur le Directeur des Parcs Nationaux de Côte d'Ivoire, soient tout spécialement remerciés pour leur appui. Au Burkina Faso, c'est à Monsieur le Directeur Général du Centre National de la Recherche Scientifique et Technique, à Monsieur le Directeur de l'Institut de Recherches en Biologie et Ecologie Tropicales et à Monsieur le Directeur des Eaux et Forêts et des Parcs que va toute ma gratitude.

Les excellentes conditions de travail et l'accueil chaleureux que j'ai toujours rencontrés à Lamto ont grandement facilité mes séjours, j'en remercie vivement Roger VUATTOUX, Directeur de la Station d'Ecologie, dont je n'oublierai jamais l'aide amicale.

A l'ORSTOM de Ouagadougou j'ai également bénéficié de conditions de travail particulièrement bonnes, ce dont je suis très reconnaissante à Messieurs GROUZIS et GAUTUN, successivement directeurs du Centre pendant mes séjours.

Je remercie également très sincèrement Messieurs LUNGREN et OUEDRAOGO, Directeur et Sous-Directeur du Ranch de Nazinga pour leur accueil sympathique et l'efficacité de leur aide pendant mes séjours sur le terrain.

Nombreux sont ceux qui m'ont fait bénéficier de leur compétence pendant la tâche toujours délicate de l'identification des plantes: je tiens à leur exprimer toute ma reconnaissance. A Abidjan le Docteur AKE ASSI, Directeur du Centre de Floristique et de l'Herbier National, m'a apporté une aide considérable en identifiant une grande partie de mes récoltes de Côte d'Ivoire dans les familles botaniques les plus variées et en mettant à ma disposition les collections de l'Herbier. Le Docteur LEBRUN, de l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays tropicaux de Maisons-Alfort, a effectué avec diligence et bonne humeur un travail tout aussi important sur mes récoltes du Burkina Faso. Monsieur CESAR a

déterminé pour moi bon nombre d'échantillons de Côte d'Ivoire et m'a prodigué de très utiles conseils pour l'identification des Graminées à l'état végétatif et pour la conduite des relevés de terrain. Monsieur DOSSAHOUA de l'Université d'Abijan et Madame CHUAH du Centre National de Floristique de Côte d'Ivoire ont identifié des Cypéracées et des Graminées de Côte d'Ivoire et Monsieur Ouattara de l'Institut de Biologie et d'Ecologie tropicales a déterminé des ligneux du Burkina Faso.

De nombreux collègues m'ont aidée de diverses manières: Monsieur ZOMBRE du Bureau des sols de Ouagadougou a décrit pour moi les sols des sites d'étude de Nazinga, Monsieur le Professeur GUINKO ainsi que Messieurs ZOUNGRANA et ACHARD, de l'Université de Ouagadougou, m'ont fourni d'intéressants renseignements sur le milieu des savanes du Burkina Faso et m'ont aidée dans l'analyse des travaux de leurs étudiants.

Monsieur MARDIROSSIAN, a réalisé sur les machines du Centre de Calcul de l'Ecole Normale Supérieure avec autant d'intelligence que de persévérance les nombreux graphiques qui illustrent ce texte, je le remercie pour le gros travail qu'il a su effectuer avec beaucoup de gentillesse.

La contribution de ceux qui m'ont assistée pour les relevés de terrain a été décisive, sans eux ce travail n'aurait pu se faire. Ce sont N'GUESSAN François et Kinté KAMBIRE en Côte d'Ivoire, MAÏGA Yamba Sayouba et NIGNAN Saïbou au Burkina Faso ainsi que les villageois de Ouango-Fitini et de Nazinga, trop nombreux pour être tous cités.

Le dernier merci revient à mon collègue et époux Jean-Louis DEVINEAU, son soutien efficace depuis le début de mes recherches a joué un rôle très important.

INTRODUCTION

Les savanes occupent une place importante parmi les écosystèmes des régions chaudes: elles y couvrent de vastes superficies sur tous les continents à localisation intertropicale.

Du fait de leur lien étroit avec le passage répété du feu d'une part, de la coexistence en leur sein d'arbres et d'herbes d'autre part, ces milieux ont une profonde originalité et posent des problèmes biologiques fondamentaux.

Les savanes prennent par ailleurs une importance économique croissante car leur aménagement se dessine comme une voie d'avenir pour de nombreux pays tropicaux, en particulier africains, où elles tiennent une place souvent prédominante. Seulement cependant la connaissance approfondie des mécanismes de leur fonctionnement peut conduire à leur utilisation rationnelle pour l'agriculture et surtout pour l'élevage.

Ce double intérêt théorique et appliqué a suscité ces dernières années dans la recherche un regain d'activité, qui se traduit par la publication d'un certain nombre de synthèses et surtout de projets. Il n'en reste pas moins qu'il s'agit de milieux encore très imparfaitement connus.

L'un des traits les plus marquants des savanes est, il est vrai, leur extrême diversité. La divergence des définitions adoptées -certains auteurs y incluent des formations herbacées tempérées, d'autres prennent en compte les milieux à plantes herbacées annuelles du Sahel africain- traduit la difficulté de cerner cette réalité biologique qu'est la variabilité intrinsèque des écosystèmes de savane. De très nombreux milieux du monde ont ainsi été dénommés savanes; très semblables entre eux par certains aspects, ils diffèrent fortement par d'autres. Même les définitions les plus strictes regroupent une large gamme de physionomies et de types de fonctionnement. Plutôt que d'entrer dans de stériles débats sur la meilleure définition du terme de savane, il est bien préférable aujourd'hui de comparer les milieux entre eux pour mettre en évidence leurs différences et leurs points communs. Ainsi pourra être éclairci le rôle respectif des divers facteurs physiques et biotiques en interaction.

Parmi les principales questions que posent au biologiste les écosystèmes de savane, l'une des plus passionnantes, encore loin d'être résolue, est celle de leur origine. Correspondent-elles au climax actuel de régions relativement sèches, représentent-elles les vestiges d'époques

climatiquement plus arides, sont-elles totalement et toujours liées au feu, ont-elles été créées par l'Homme ou bien par les grands herbivores qui l'ont précédé, ou encore par leur action conjointe? Le lien actuel de ces milieux avec le feu et donc avec l'Homme est trop évident pour poser véritablement question, mais qu'en était-il par le passé? On observe aujourd'hui le fruit d'une longue histoire pendant laquelle se sont peu à peu mis en place les mécanismes actuels et la connaissance de ses étapes éclairerait certainement notre compréhension des écosystèmes de savane. Les évènements ayant présidé à leur formation n'ont en effet probablement pas été les mêmes sur tous les continents ni dans toutes les régions d'un même continent. Ces questions, bien qu'elles sortent du cadre strict de l'écologie végétale, car elles touchent à la paléobotanique, à la paléozoologie, à la paléoclimatologie, à la paléoécologie et même à la préhistoire, doivent rester présentes en arrière plan de toute réflexion sur l'aspect et l'usage possible actuels des savanes. Les négliger pourrait conduire dans bien des cas à des contresens dans l'interprétation des phénomènes actuels.

Le fonctionnement actuel des savanes pose lui aussi des problèmes intéressants. En dehors des déterminants historiques déjà évoqués, quels sont les facteurs qui induisent et maintiennent la grande diversité des faciès? Les climats, les sols, la nature et la densité de la faune, l'importance des populations humaines et leurs types d'activité, le régime des feux interviennent tous sans aucun doute, mais la part respective de chacun est difficile à évaluer. Si l'on peut trouver dans la littérature quelques modèles explicatifs -généralement spéculatifs, parfois contradictoires- sur ce sujet, les données de terrain sont le plus souvent encore trop rares pour permettre de juger de leur portée réelle. S'appliquent-ils seulement à une échelle locale ou sont-ils au contraire valables pour toutes les savanes? Pour tirer des conclusions claires sur les facteurs induisant la variation, il semble donc prudent de s'appuyer sur de solides données de terrain et de comparer entre eux des milieux ayant connu à peu de chose près la même histoire. Le cadre d'une grande région dans un même continent semble pour cela le plus approprié.

Une caractéristique très importante de la plupart des savanes, liée aux climats des régions où elles se rencontrent, est leur grande variation saisonnière mais aussi interannuelle. Des variations de ce type existent certes dans tout milieu naturel, mais elles semblent ici plus marquées qu'ailleurs. Plusieurs questions se posent alors devant cette fluctuation des conditions de milieu. Comment les savanes perdurent-elles dans des conditions si différentes d'une saison et d'une année à l'autre, quels mécanismes permettent

aux plantes de supporter de tels changements à un niveau individuel? Quels types de plantes sont capables de vivre dans de tels milieux, lesquelles y sont le mieux adaptées et pourquoi? Comment la structure spécifique des communautés s'ajuste-t'elle pour faire face à cette variabilité temporelle? Au delà de quelle limite l'adaptation des individus et des communautés n'est-elle plus possible?

Cette variabilité a également d'importantes implications méthodologiques. Les savanes offrant des aspects fort divers selon les saisons, il est indispensable pour les comprendre de mener les études sur des cycles annuels complets. De plus, à cause de la grande amplitude des variations interannuelles, l'idée de "comportement moyen" dans le temps, toujours un peu délicate à manier, semble tout particulièrement discutable dans leur cas: après l'étude d'un cycle saisonnier, le sentiment surgit presque toujours qu'il s'agit d'une année "exceptionnelle", s'écartant sensiblement du comportement moyen. Il paraît donc impératif d'essayer de cerner cette caractéristique importante des savanes qu'est leur variabilité en faisant porter les études non seulement sur des cycles saisonniers complets, mais si possible sur plusieurs années en un même site. Une autre façon d'aborder la question de l'influence des facteurs climatiques est d'examiner la variation de structure et de fonctionnement des écosystèmes le long de gradients climatiques; l'influence des conditions moyennes, y compris la variabilité interannuelle peut y être perçue plus clairement.

Le présent travail ne prétend pas apporter une réponse à toutes les questions qui viennent d'être énumérées. Il s'attache seulement à préciser les principales caractéristiques de la structure et du fonctionnement de la végétation des savanes dans une vaste région: l'Afrique de l'Ouest. On a cherché à y mettre en évidence, à l'aide de données de terrain aussi précises et nombreuses que possible, l'influence des variations climatiques le long d'un gradient de sécheresse.

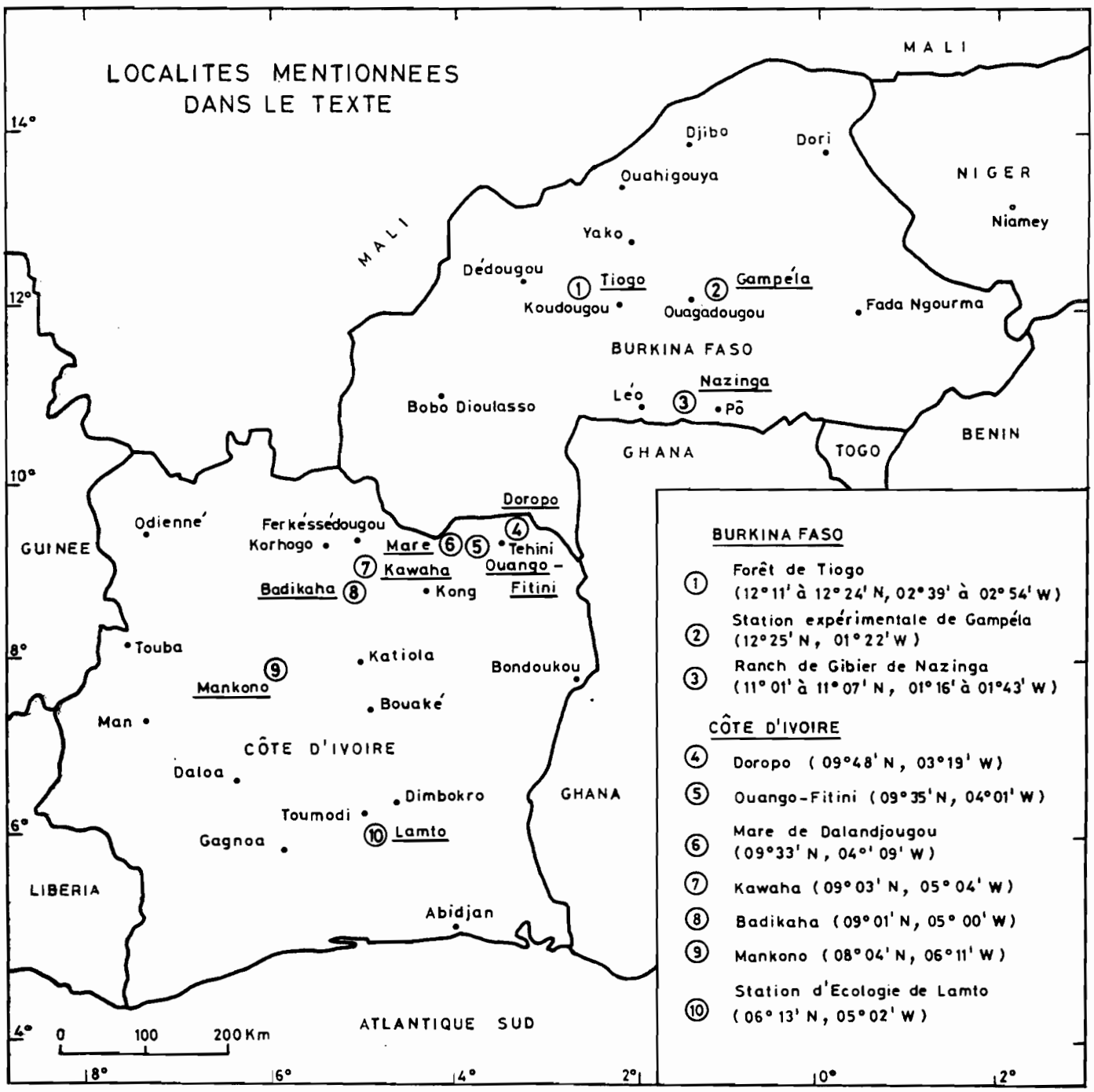
Les milieux considérés correspondent aux définitions les plus strictes qu'on puisse donner des savanes: il s'agit de formations végétales associant une strate herbacée continue, dominée par les Graminées pérennes, et une strate ligneuse plus ou moins dense (rarement absente). De telles formations recouvrent environ 1/3 du territoire de l'Afrique de l'Ouest (1,3 millions de km^2). Les régions considérées sont assez fortement peuplées et donc en grande partie dégradées. Afin de ne pas obscurcir l'analyse en introduisant d'autres questions -celles de l'évolution de communautés soumises à une perturbation- les points d'étude ont été choisis dans des

milieux aussi peu anthropisés que possible, sans culture ni pâturage d'animaux domestiques. Comme toutes celles de ces régions, les savanes considérées sont cependant parcourues par des feux de brousse annuellement allumés par l'Homme, pratique qui les affecte depuis des époques reculées. Le feu sera toujours considéré dans ce travail comme un facteur naturel pour ces milieux qu'il a en partie façonnés. Indissociable des savanes ouest-africaines, il semble en effet une condition nécessaire de leur maintien sous la forme actuelle.

Le travail s'appuie sur quelques sites d'étude, répartis entre les latitudes 6 N et 12 N en Côte d'Ivoire et au Burkina Faso (voir carte). Trois d'entre eux, dans lesquels l'acquisition des données a été la plus poussée, fournissent l'essentiel de la matière qui est présentée et discutée.

Bien que les ligneux soient pris en compte dans certaines des études, c'est la strate herbacée dans son ensemble, mais plus spécialement sa composante graminéenne, qui a été placée au centre de ce travail, les raisons en sont multiples. La première est le caractère obligatoire de la présence des herbes puisqu'une savane peut se concevoir avec ou sans arbres mais pas sans un tapis continu d'herbes. Elles sont ensuite le principal groupe de producteurs primaires de ces milieux -les ligneux produisant généralement moins d'un quart du total de la matière végétale- et à ce titre constituent l'essentiel du premier maillon des chaînes trophiques. Plus souples que les arbres dans leur mode de croissance, elles sont enfin plus susceptibles qu'eux de répondre de manière nette et rapide à des variations temporelles des conditions externes.

Toutes les questions concernant la végétation des savanes ne pouvant être abordées, un choix a du se faire parmi elles. La phénologie des plantes ligneuses et herbacées a paru très importante à connaître comme indicateur de l'évolution le long du gradient, tant au niveau de l'espèce qu'à celui de la communauté. Il a ensuite semblé indispensable de se pencher plus particulièrement sur la croissance des Graminées, principal constituant de la strate herbacée, en complétant l'étude de leur phénologie par un suivi quantitatif de la dynamique saisonnière de renouvellement de leurs feuilles. Ces données permettent d'observer de manière très fine les réactions des végétaux aux variations saisonnières du climat. Le dernier point auquel il a été jugé utile de consacrer un effort important est la quantification de l'évolution saisonnière des phytomasses c'est à dire de la production herbacée.



Cadre géographique de l'étude.

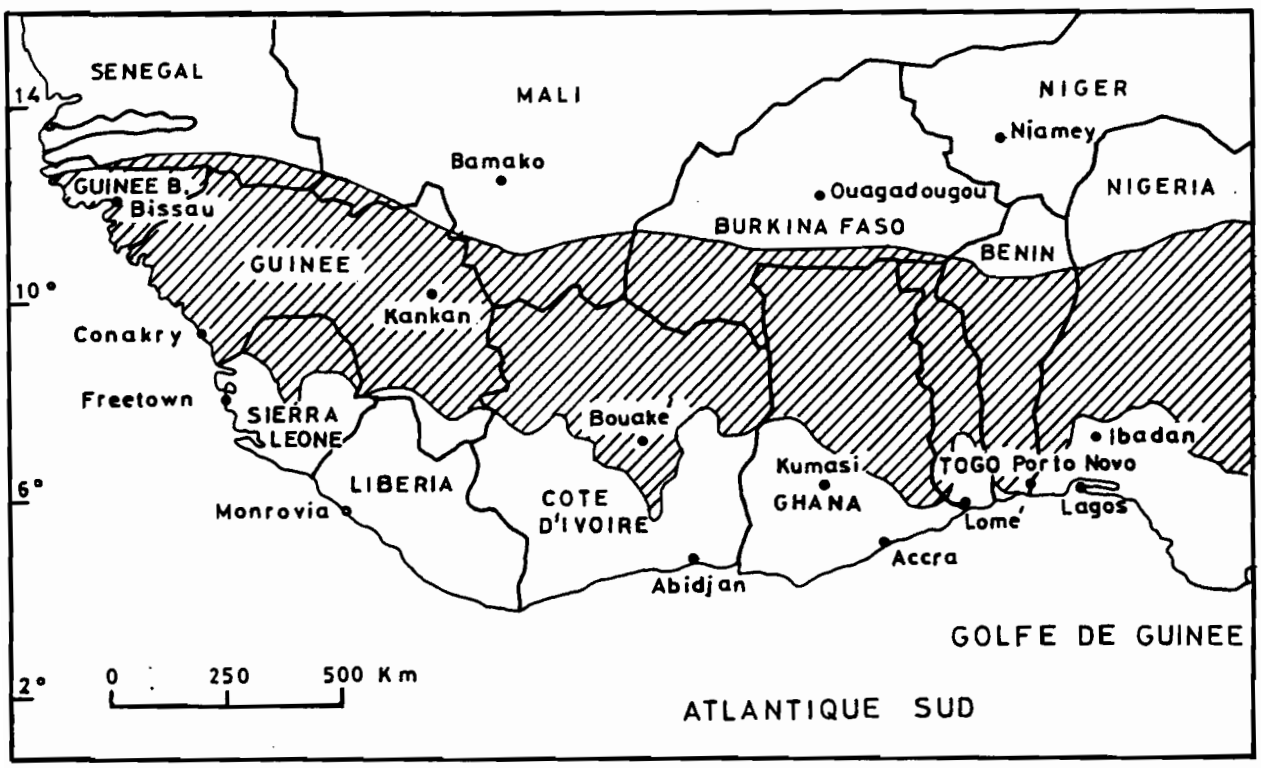


FIGURE I.1. Zone d'extension des savanes subhumides en Afrique de l'Ouest, d'après les travaux de BLAIR-RAINS (CIPEA, 1984).

CHAPITRE I

LA GENESE DU CADRE NATUREL

1. HISTOIRE GEOLOGIQUE ET FLORISTIQUE DE LA REGION

1.1. GEOLOGIE

De très nombreux travaux, qui ne sauraient tous être cités ici, concernent la genèse géologique de l'Afrique. Seul un aperçu des étapes principales de cette longue histoire va être présenté, il s'appuie essentiellement sur un article de synthèse traitant de l'ensemble du continent (FURON, 1980) et sur quelques ouvrages plus particulièrement consacrés à la Côte d'Ivoire (AVENARD, 1971; VENNETIER et LACLAVERE, 1983) et au Burkina Faso (PALLIER, 1973; PERON et ZALACAIN, 1975). Une chronologie des époques géologiques est donnée en annexe.

L'Afrique est une vieille plate-forme précambrienne constituée de roches cristallines dures, principalement granitiques ou gneissiques. Il y a 2 ou 3 milliards d'années, pendant le Précambrien Inférieur, elle a connu dans sa partie occidentale des plissements qui ont fait surgir une chaîne de montagnes, ensuite transformée par l'érosion en une pénéplaine: le socle libérien. La mer a peu à peu envahi ce vieux socle libérien, des géosynclinaux se sont creusés et des sédiments, produits par une activité volcanique sous-marine, se sont déposés. Cette partie de l'histoire du continent, qui s'achève au début du Précambrien Moyen il y a environ 2,3 millions d'années, correspond aux formations géologiques dites "birrimiennes" et "tarkwaïennes".

Aux environs de 2 milliards d'années, au Précambrien Supérieur, a commencé la phase d'orogénie dite "éburnéenne": par plissement et soulèvement des sédiments déposés dans le géosynclinal, une nouvelle chaîne de montagnes a été créée. C'est alors que se sont mises en place les formations géologiques du Buem et de l'Atacorien du Burkina Faso qui correspondent au métamorphisme du complexe volcano-

sédimentaire. Ces montagnes ont été, elles aussi, pénéplanées par l'érosion et recouvertes de sédiments.

A l'Infracambrien, des sédiments marins (grès) se sont déposés: on les retrouve dans les systèmes du Voltaïen, du Nigérien et du complexe de Bobo-Dioulasso au Burkina Faso. A partir de cette époque, l'essentiel des traits géologiques de l'Afrique de l'Ouest était fixé, seuls quelques épanchements volcaniques (dolérites) sont venus rompre la période de calme qui a suivi.

A la fin de l'ère Primaire, a commencé le plissement hercynien qui a présidé à la formation des montagnes d'Eurasie; il n'a provoqué qu'une légère ondulation de la plate-forme africaine et de sa couverture sédimentaire, mais a engagé le processus de démembrement du grand continent gondwanien qui réunissait alors l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar, l'Inde, l'Australie et une partie du continent antarctique.

C'est au cours du Secondaire que le continent gondwanien s'est disloqué, isolant ainsi l'Afrique qui était en son centre. Au cours du Secondaire encore (Crétacé Supérieur), la Méditerranée et le golfe de Guinée ont été en communication à travers l'actuel Sahara, isolant l'Ouest africain de la masse du continent.

Au Tertiaire, les mouvements qui ont érigé les chaînes de montagnes de l'Eurasie (système alpin), fracturèrent seulement la plate-forme africaine. Pendant la période post-éocène des sédiments éoliens et fluvio-lacustres (argiles et sables) dits du continental terminal se sont mis en place.

Le Quaternaire a seulement vu la formation de cordons dunaires au nord du Burkina Faso et le dépôt de sédiments côtiers en Côte d'Ivoire.

1.2. PALEOCLIMATS ET PALEOECOSYSTEMES TERTIAIRES

Plusieurs faits géologiques et pédologiques témoignent d'une alternance de climats secs et humides à l'ère Tertiaire (SCHNELL, 1976 a).

D'après les travaux de CHRIST (1892), de PIAS (1970), et de LOUVET (1971, 1973), SCHNELL (1976 a) donne un schéma hypothétique de l'histoire des flores africaines au Tertiaire.

Au Paléogène une végétation de type tropical aurait existé sur les côtes méditerranéennes, alors plus méridionales que de nos jours. La région immédiatement côtière aurait été couverte par une forêt dense humide, tandis qu'une bande plus

méridionale aurait contenu des forêts sèches et des savanes. A l'Oligocène cette bande de savanes boisées se serait étendue entre le sud de l'Algérie et l'Egypte.

Au Miocène Inférieur la végétation de ces zones serait devenue plus sèche tandis que la bande équatoriale continuait le lent mouvement de descente vers le sud qu'elle avait amorcé au début du Tertiaire. A l'Eocène et au Miocène les régions tropicales actuelles auraient renfermé une flore ligneuse ayant des affinités avec celle des forêts claires soudano-zambéziennes actuelles, tandis que l'Afrique australe aurait abrité une flore plus sèche. Un assèchement climatique est probable à la fin du Tertiaire.

L'effet des fluctuations climatiques du Tertiaire, avec alternance d'épisodes secs et humides dans l'aire des flores tropicales actuelles, aurait été de provoquer alternativement l'extension et la régression des grands ensembles floristiques, et d'occasionner des échanges entre les flores sèches du sud et du nord de l'Afrique (SCHNELL, 1976 a et b).

A partir de formes primitives de Monocotylédones, apparues au Crétacé (fin du Secondaire), se sont différenciés il y a environ 100 millions d'années les premiers représentants des Graminées (CHADEFAUD *et al.*, 1980; PRAT, 1980). C'est toutefois seulement au Tertiaire (Miocène) que cette famille s'est pleinement épanouie et que la chaîne alimentaire Monocotylédone -> Herbivore -> Carnivore a atteint son apogée (POMEROL, 1980). On peut donc situer vers cette époque l'apparition des premiers écosystèmes dont le fonctionnement pouvait ressembler à celui des savanes actuelles.

Plusieurs auteurs, cités par SCHNELL (1976 a), ont souligné le rôle que les grands herbivores ont pu jouer dans la mise en place de la végétation naturelle avant que n'intervienne l'Homme. KORTLANDT (1972) et HAMILTON (1974) font même remonter au Miocène Moyen et Tardif l'action de ces animaux, dont l'activité a du être déterminante dans la création des formations herbeuses. Diverses observations actuelles, en particulier sur les Eléphants, semblent plaider en faveur de cette hypothèse (LAWS, 1970; GUY, 1981; GANDAR, 1980; SCHOWALTER,1981). La simple utilisation du milieu par de grands troupeaux d'herbivores semble suffire dans certains cas pour maintenir un milieu ouvert dans des régions où le climat permettrait pourtant à des formations forestières de s'installer. Plus récemment MAC NAUGHTON (1979, 1985), s'appuyant sur une large revue bibliographique et sur des observations personnelles dans les savanes du Serengeti en Tanzanie, rappelle que la consommation peut être favorable à la fois aux herbivores et aux Graminées lorsqu'une "intensité optimale" est atteinte. Des arguments biochimiques -la

présence dans la salive des ruminants d'une substance stimulant la croissance des Graminées- peuvent également être avancés comme témoignant de la longue coévolution et de la coadaptation entre les herbes des savanes et leurs consommateurs (VITTORIA et RENDINA, 1960; REARDON *et al.*, 1972, 1974; cités par MAC NAUGHTON, 1979). Ces plantes font d'ailleurs preuve dans certains milieux d'une extraordinaire résistance au surpâturage (MAC NAUGHTON, 1985).

2. PALEOCLIMATS QUATERNAIRES ET MISE EN PLACE DES PEUPLEMENTS VEGETAUX ACTUELS

L'existence de plusieurs variations climatiques quaternaires en Afrique n'est plus à démontrer, l'étude de la géomorphologie, des sols et des pollens en apporte de nombreuses preuves. La position écologiquement "aberrante" de certaines savanes actuelles en semble également une preuve pour AUBREVILLE (1964). Pour certaines zones de l'Ouest africain, comme le Sahara (plusieurs auteurs cités par MALEY, 1981), le Sénégal (MICHEL, 1973) ou le Tchad (MALEY, 1981), les données sont même assez nombreuses et précises. AVENARD (1971) a réuni tous les résultats géomorphologiques concernant la Côte d'Ivoire à partir des travaux de ROUGERIE (1950), MAYMART (1954), LE BOURDIEC (1958), VOGT (1959), TRICART (1962 a et b), LAMOTTE et ROUGERIE (1962), LENEUF (1964) et RIOU (1965).

Pour l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest, les observations sont en revanche encore trop dispersées et la chronologie trop incertaine pour qu'un schéma général sûr puisse être établi: seules quelques tentatives de synthèse ont été faites à cette échelle (DRESCH, 1952; MALEY, 1981). Les travaux de MALEY (1981), s'appuyant sur des données géologiques, montrent toutefois un assez bon synchronisme zonal des phénomènes pour la zone s'étendant du nord-Cameroun au Tibesti.

Tous les auteurs s'accordent sur une alternance de phases humides (pluviaux) et sèches (interpluviaux), mais les avis divergent sur la coïncidence de ces périodes avec les épisodes glaciaires nord-européens. Pour certains, les pluviaux correspondent aux glaciaires (tab. I.1), mais l'hypothèse d'un balancement climatique entre les régions situées au nord et au sud du Sahara a également été proposée (TRICART, 1956; DRESCH, 1961). Dans ce cas la coïncidence des glaciaires avec les pluviaux existerait pour les zones équatoriales mais pas pour le Sahara méridional ni la zone

TABLEAU I.1. Tentative de corrélation entre les phases glaciaires d'Eurasie et les phases pluviales d'Afrique orientale (d'après CHALINE, 1972, modifié).

EPOQUE	DATES (années)	EURASIE (glaciations)	AFRIQUE ORIENTALE (pluviaux)
Pléistocène Supérieur	2 000 à 70 000	Würm	Gamblien
Pléistocène Moyen	70 000 à 1 M	Riss Mindel Günz	Kamasien 2 Kamasien 1 Kaguerien 2
Pléistocène Inférieur	1 M à 3 M	Donau	Kaguerien 1

M: millions d'années

soudanienne. SCHNELL (1976 a) passe en revue les travaux qui étayent ces diverses hypothèses.

Quelles que soient la chronologie exacte et la correspondance entre les différentes régions de l'Afrique, ces alternances climatiques ont occasionné des extensions de la forêt dense en alternance avec des extensions de la savane. HAMILTON (1976) propose un schéma des extensions maximale et minimale de la forêt dense pendant les 20 derniers millénaires (fig. I.2). Les dernières variations sont donc récentes: elles datent de moins de 20 000 ans; la figure I.3 donne la reconstitution qu'en ont faite GRANDIN et DELVIGNE (1969) pour les 200 000 dernières années d'après des observations sur les cuirasses de la région de Toumodi en Côte d'Ivoire. D'après les études polliniques effectuées par MALEY (1983, 1986) dans la zone du lac Bosumtwi au sud du Ghana, la dernière reconquête de la forêt ouest-africaine sur la savane aurait débuté il y a 8500 ans, ce qui est en bon accord avec le schéma proposé par GRANDIN et DELVIGNE.

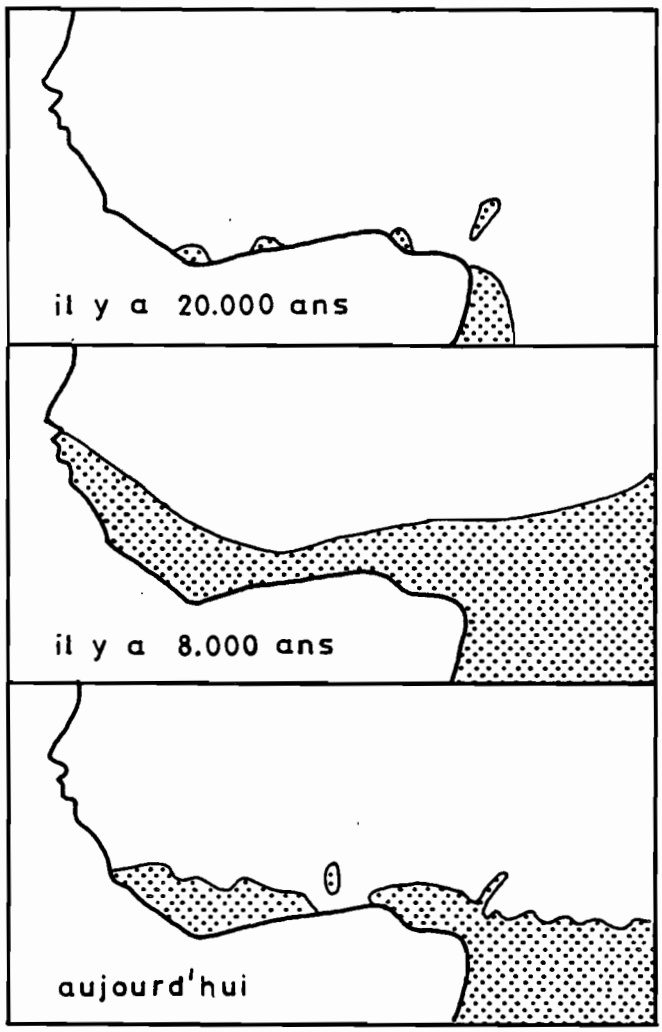


FIGURE I.2. Distribution de la forêt en Afrique depuis 20000 ans d'après HAMILTON (1976) modifié.

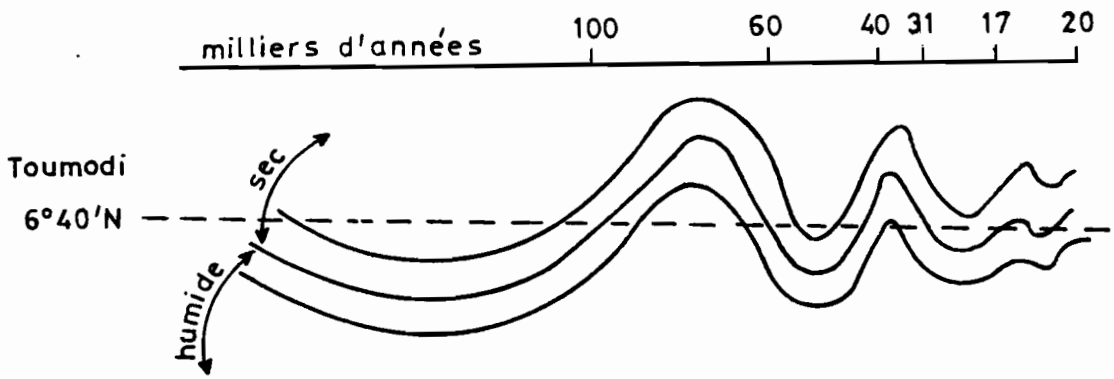


FIGURE I.3. Variations climatiques au Quaternaire dans la région de Toumodi, Côte d'Ivoire (d'après GRANDIN et DELVIGNE, 1969, simplifié)

3. MISE EN PLACE DES PEUPLEMENTS ANIMAUX ET HUMAINS

3.1. LE PEUPLEMENT ANIMAL

La faune africaine actuelle est d'une grande richesse, notamment en grands Mammifères. Ceci est la conséquence des caractères propres du continent et de ses relations avec les autres continents au cours d'une longue histoire (MONOD, 1980).

Du point de vue de la végétation, c'est surtout la richesse en Mammifères qui importe. La présence de grands herbivores, peut-être autrefois déterminante dans la mise en place des peuplements végétaux, influence encore de nos jours

leur dynamique dans les régions où ils ont toujours une forte densité.

D'après BIGALKE (1978), l'exceptionnelle richesse actuelle de la faune mammalienne africaine serait due à la grande taille du continent, à la situation intertropicale d'une bonne partie de sa superficie, à la diversité des milieux naturels qui s'y rencontrent, ainsi qu'aux possibilités passées et actuelles d'échange avec les masses continentales adjacentes.

MAGLIO (1978) distingue deux grandes étapes au cours de l'évolution des Mammifères d'Afrique: une "faune archaïque" a tout d'abord dominé pendant l'Eocène et le Miocène, puis une "néofaune" est assez brusquement survenue pendant le Miocène ancien, essentiellement par introduction depuis le nord. Ces deux faunes auraient coexisté un certain temps, mais au Miocène le passage de l'une à l'autre était achevé pour l'essentiel. A l'intérieur de la néofaune, il distingue encore une "faune primitive", constituée de représentants du Miocène Ancien des familles modernes, une "faune moyenne", qui a dominé pendant tout le Pliocène avec de nombreux précurseurs de genres actuels et une "faune moderne" du Pléistocène et de l'Holocène, correspondant au remplacement des espèces anciennes par les espèces actuelles des genres modernes. COOKE (1963) précise que c'est surtout au Pliocène que la faune africaine s'est diversifiée.

Ce que nous considérons aujourd'hui comme uniquement africain ne l'est ainsi en fait qu'en partie. Pendant plus de 50 millions d'années, la faune d'Afrique a en effet autant reçu de l'Eurasie qu'elle lui a donné. Ce sont les extinctions massives des deux derniers millénaires en Eurasie qui ont relégué en Afrique de nombreux genres qui n'y étaient autrefois pas limités (MAGLIO, 1978). Ces extinctions pourraient être dues aux effets conjugués d'importantes variations climatiques et de la forte pression de chasse exercée par les hommes, déjà nombreux en Europe alors qu'ils laissaient en Afrique de grands espaces encore inhabités (LEROI-GOURHAN, 1983).

Depuis la fin du Pléistocène jusqu'à des périodes récentes, la faune africaine semble n'avoir souffert aucun changement majeur de composition, de distribution ni d'abondance. C'est seulement au cours des 200 dernières années, et plus spécialement pendant les dernières décennies qu'elle a été décimée (BIGALKE, 1978). Malgré ces destructions, une bonne partie des espèces de grands herbivores restent encore communes dans la plupart des pays d'Afrique en particulier en Afrique de l'Ouest (SIDNEY, 1965).

3.2. L'APPARITION DE L'HOMME

On admet aujourd'hui que l'humanité est apparue en Afrique avec l'Australopithèque à la fin de l'ère Tertiaire, pendant la période du Pliocène, il y a plus de 5 millions d'années (CHALINE, 1972; SENUT, 1980; GARRETT, 1988; PUTMAN *et al.*, 1988). D'autres anthropomorphes, comme l'Oréopithèque et le Ramapithèque, dont les restes ont été découverts en Afrique et en Eurasie, avaient précédé l'Australopithèque que l'on s'accorde cependant à considérer comme le premier humain véritable (SENUT, 1980, LEROI-GOURHAN, 1983).

L'Australopithèque n'est actuellement connu que d'Afrique, avec plusieurs formes qui occupaient probablement des niches écologiques de cueilleurs-récolteurs et peut-être de nécrophages occasionnels (HOWELL, 1978; SENUT, 1980). Il savait façonner un outillage fruste, que l'on classe dans le complexe industriel du Paléolithique Inférieur: des éclats de quartz datant de 2 à 3 millions d'années ont été retrouvés en Afrique du Sud.

Une autre forme plus évoluée, probablement issue de l'Australopithèque, *Homo habilis*, apparut il y a environ 2 millions d'années, elle a été retrouvée en Afrique du Sud et de l'Est. *Homo habilis*, qui serait l'ancêtre direct de l'Homme actuel, aurait d'ailleurs cohabité avec l'Australopithèque pendant un bon millier d'années (BERTAUX, 1973; HOWEL, 1978). C'est à lui qu'on attribue la grossière industrie sur galets ("pebble culture") retrouvée surtout en Afrique, qui se classe dans le Paléolithique Inférieur. La question de savoir si cette industrie sur galets n'est pas plutôt l'oeuvre de l'Australopithèque est cependant encore débattue (CHALINE, 1982). Son régime était bien plus diversifié et opportuniste que celui de l'Australopithèque, contenant plus de proies animales, de petite taille pour la plupart. Une activité de chasse, qui était peut-être organisée en groupe (COPPENS, 1983), est attestée par des crânes d'Antilopes fracturés en des endroits précis. Le lien entre l'aridification du climat et le développement d'*Homo habilis* dans un environnement de type savane ne fait aucun doute aux yeux de certains auteurs (COPPENS, 1983)

Le stade suivant, celui d'*Homo erectus*, dont les plus anciens représentants ont été retrouvés en Afrique de l'Est, daterait de 1,9 millions d'années mais il aurait été atteint par paliers, avec des modifications morphologiques progressives. Cet être plus évolué aurait déjà possédé une industrie assez diversifiée, dite de type acheuléen, appartenant toujours au Paléolithique Inférieur. Il semble

s'être multiplié très rapidement et avoir colonisé tout l'Ancien Monde (SENUT, 1980; GARRETT, 1988; PUTMAN *et al*, 1988). COPPENS (1983) propose l'hypothèse très séduisante que la recherche d'un gibier suffisamment abondant aurait pu être l'un des principaux moteurs de ces grands mouvements de migration.

L'Homme actuel, ou *Homo sapiens*, serait apparu au Pléistocène, il y a environ 300 000 ans, avec des formes archaïques retrouvées en Afrique, Europe et Asie, puis avec la célèbre forme de Néanderthal en Europe de l'Ouest, en Afrique du Nord et du Sud ainsi qu'au Proche Orient (VAN CHI-BONNARDEL, 1973). Les formes modernes d'*Homo sapiens* seraient nées en Asie (CHALINE, 1982) ou en Afrique (GARRETT, 1988), il y a 90 000 ans environ (Pléistocène Moyen); elles se seraient ensuite rapidement répandues dans l'ensemble du monde. Elles seraient les premières lignées humaines à avoir développé un art véritable. L'origine commune de leurs industries très variées peut être rapportée au complexe dit moustérien, elles sont classées par les préhistoriens dans le Paléolithique Moyen (SENUT, 1980, GARRETT, 1988; PUTMAN *et al.*, 1988). Ces industries moustériennes sont suivies par une phase très créative, classée dans le Paléolithique Supérieur, qui se développe sur une courte période en Europe. La période suivante, le Mésolithique, est surtout considérée comme une phase de transition avec le Néolithique; elle apparaît en Europe il y a environ 10 500 ans et se caractérise par des microlithes. Le Néolithique, âge de la pierre polie et des meules, correspond à l'adoption de l'agriculture, de l'élevage et de la sédentarisation en agglomérations. Il apparaît pour la première fois il y a environ 9 000 ans au Proche Orient puis se répand dans le monde entier (RIQUET, 1980 a et b; LEROI-GOURHAN, 1983). Les différents stades technologiques semblent toutefois avoir été atteints à des époques très variables selon les continents et les régions.

Des incertitudes demeurent cependant nombreuses sur le détail des étapes de l'histoire de l'humanité, l'absence presque totale de prospection dans certaines zones, surtout en Afrique, permet d'envisager dans les années qui viennent de profondes révisions des idées.

3.3. LA PREHISTOIRE EN AFRIQUE DE L'OUEST

L'Afrique de l'Ouest est, malheureusement, une région du monde où les connaissances préhistoriques sont encore très fragmentaires à cause du petit nombre des recherches entreprises et de la difficulté d'accès des vestiges,

dissimulés par les cuirasses latéritiques et les forêts (ALIMEN, 1966, HUGOT, 1970).

Aucune trace d'industrie sur galets n'y est à ce jour connue, mais les industries de type abbevillien-acheuléen, suivies d'un complexe moustéroïde, sont en revanche assez communes (HUGOT, *ibid.*; CHALINE, 1972). Des gisements d'objets de type acheuléen ont par exemple été retrouvés au Soudan, en Guinée, au Ghana, au Togo, au Bénin et au Nigéria (HUGOT, *ibid.*; ANOZIE, 1975; ADE AJAYI et CROWDER, 1988). Les objets moustéroïdes, présents dans l'ensemble de l'Afrique, sont relativement abondants dans la partie méridionale de l'Afrique de l'Ouest (zones actuellement forestières), par exemple au Nigéria (ALIMEN, 1966; HUGOT, *ibid.*; ANOZIE, *ibid.*). Ces industries semblent, pendant la durée du Paléolithique Moyen d'Europe (Würm I, II et première partie du Gamblien), contemporaines en Afrique et en Europe. Elles se poursuivent toutefois bien plus tard en Afrique, tandis que se développent en Europe les faciès du Paléolithique Supérieur du Würm final (ALIMEN, 1966; CHALINE, 1972.).

Le hiatus entre Paléolithique et Mésolithique, très net en Europe, n'existe pas en Afrique où le passage se fait insensiblement sur de longues périodes (ALIMEN, *ibid.*). Des microlithes sont connues de Sierra Leone, du Ghana et du Nigéria (divers auteurs cités par ANOZIE, 1975).

Le Néolithique, à l'origine étranger au continent africain, s'y serait introduit par le nord il y a quelque 7000 ans (ALIMEN, 1966). Il aurait gagné les plateaux éthiopiens, le Tchad et le Niger il y a 4000 ou 5000 ans (VAN CHI-BONNARDEL, 1973). Il est très bien représenté en Afrique occidentale, où on le rencontre même dans des zones actuellement couvertes de forêts apparemment intactes (SCHNELL, 1976 a). Dans le nord de l'Afrique de l'Ouest, le Néolithique se caractérise par des pointes de flèches: abondantes jusqu'au 17° parallèle nord, elles se raréfient ensuite pour disparaître vers le 13° ou le 14° parallèle. Dans la zone intertropicale les industries néolithiques sont au contraire marquées par une tradition dite "capsienne" sans pointes de flèches (ALIMEN, *ibid.*). En Côte d'Ivoire et au Burkina Faso, des haches polies ainsi que des céramiques sont couramment retrouvées (ALIMEN, *ibid.*; ADE AJAYI et CROWDER, 1988). J'ai observé de tels objets et recueilli plusieurs témoignages de leur présence dans les localités ivoiriennes de Lamto (6°N) et de Ouango-Fitini (9°N). Des meules sur affleurement granitique sont extrêmement fréquentes dans ces régions (Lamto), comme à Nazinga au Burkina Faso (11° N). L'ancienneté de ces objets, parfois encore utilisés par les populations actuelles, n'est cependant pas connue. L'introduction de l'élevage en d'Afrique de l'Ouest serait

très récente, elle ne daterait que d'environ 3000 ans avant l'époque présente (ADE AJAYI et CROWDER, 1988).

Les études préhistoriques à peine débutantes en Côte d'Ivoire et au Burkina Faso ne permettent pas d'affirmer que la présence de l'Homme y soit très ancienne. Les indices retrouvés dans des pays limitrophes (Guinée, Sierra Léone, Ghana, Nigéria) la rendent cependant plausible dès le stade technologique acheuléen dont une datation précise est encore impossible. L'importance de l'occupation humaine dans ces zones au Néolithique, dont la datation même approximative est elle aussi encore impossible (ADE AJAYI et CROWDER, 1988), ne fait en revanche aucun doute.

3.4. LA MAITRISE DU FEU PAR L'HOMME

Il est difficile de déterminer l'époque de la première utilisation du feu par l'Homme: les traces peuvent avoir été effacées par le temps et quand elles se sont conservées leur caractère intentionnel est souvent impossible à démontrer. L'acquisition du feu -et son usage pour la chasse- pouvant avoir précédé de très longtemps la construction de foyers, on conçoit la complexité du problème de datation (PERLES, 1977).

Les controverses sont donc nombreuses au sujet des vestiges les plus anciens, mais PERLES (*ibid.*) estime qu'aucun indice d'utilisation du feu par les auteurs des industries à galets aménagés du Pléistocène Inférieur ne peut, à l'heure actuelle, être retenu. C'est aux Archanthropiens (*Homo erectus*) qu'il conviendrait d'attribuer les premières utilisations, d'ailleurs strictement limitées à certaines régions.

L'usage du feu ne semble pas apparaître à la même époque sur tous les continents, les différences pouvant atteindre plusieurs centaines de milliers d'années. En Europe comme en Asie, les premières traces sûres dateraient du Riss (Pléistocène Moyen), tandis qu'en Afrique les vestiges les plus anciens remonteraient seulement à environ 60 000 ans, c'est à dire au Gamblien ancien (Pléistocène Supérieur), à peu près contemporain du Würm I d'Europe occidentale, (PERLES, *ibid.*; DESCHAMPS, 1980). Les industries associées à ces premiers vestiges se rapportent toujours à l'Acheuléen. Toujours d'après PERLES (1981), l'usage du feu pourrait en revanche être considéré comme général après l'Acheuléen dans l'ensemble du monde alors habité.

Ces données, que les progrès des découvertes préhistoriques africaines viendront peut-être modifier dans le

futur, permettent au moins d'affirmer que l'usage du feu en Afrique de l'Ouest est extrêmement ancien et que son extension est peut-être contemporaine du Gamblien.

4. CONCLUSION

Les Graminées, premier maillon de la chaîne alimentaire des écosystèmes de savane, sont apparues au Crétacé; leur association avec les grands herbivores et les Carnivores correspondants daterait du Miocène Inférieur, avec une faune archaïque très différente de l'actuelle. Les Australopithèques, apparus au Pliocène, alors que se diversifiait très activement la faune africaine, étaient de régime principalement végétarien et ne participaient pratiquement pas à cette chaîne alimentaire.

Lorsque l'Homme sous sa forme *H. habilis*, est intervenu comme consommateur secondaire au Pléistocène Inférieur, il y a 2 millions d'années, les espèces d'animaux actuelles étaient déjà en place. Son action, poursuivie et intensifiée pendant des millions d'années, a abouti, sans doute depuis peu, à la raréfaction et à l'appauvrissement de la faune.

C'est au moins à partir du Pléistocène Supérieur, il y a donc 60 000 ans, que la maîtrise du feu par l'Homme en Afrique est certaine et que son usage comme instrument de chasse est probablement devenu régulier dans les savanes. Même s'il n'existe aucune preuve directe, il semble donc raisonnable de penser qu'après les derniers épisodes climatiques humides du Quaternaire, lorsqu'elles ont reconquis le domaine qu'elles occupent actuellement, les savanes étaient déjà habitées par l'Homme et soumises à ses feux plus ou moins réguliers.

Les premières activités agricoles en Afrique de l'Ouest et donc les premiers défrichements remonteraient à moins de 5000 ans. Avec l'introduction de l'agriculture a commencé une destruction du milieu qui a dû toucher en premier lieu les savanes, plus faciles à défricher, puis les forêts, et qui n'a jamais cessé depuis.

L'apparition de l'élevage dans ces régions daterait seulement d'environ 3000 ans avant l'époque actuelle. Cette dernière intrusion de l'Homme par substitution de ses propres troupeaux à la faune sauvage comme consommateurs primaires, est donc relativement récente mais elle a déjà imprimé une

marque profonde dans les paysages végétaux tout en accélérant la destruction de la faune.

CHAPITRE II

LE CADRE NATUREL ACTUEL

1. GEOMORPHOLOGIE ET SOLS

I.1. LA GEOMORPHOLOGIE DE LA COTE D'IVOIRE ET DU BURKINA FASO

L'essentiel des deux pays s'étend sur des formations granitiques précambriennes. Toute la région présente une grande uniformité morphologique, la phase éburnéenne y ayant laissé une vaste pénéplaine avec seulement quelques collines et pointements de schistes, protégés par des cuirasses ferrugineuses. Sur une bonne partie du Burkina Faso s'étendent aussi des formations précambriennes de couverture, constituées de matériel gréseux. Ces grès, dans l'ensemble horizontaux, présentent cependant localement de faibles ondulations. L'instabilité climatique de la fin du Tertiaire puis du Quaternaire a laissé des zones de cuirassement. Quelques unes se rencontrent au centre de la Côte d'Ivoire, mais elles caractérisent surtout le nord de ce pays et le Burkina Faso, où elles sont étagées entre 300 et 500 mètres. Ces cuirasses n'ont en fait réalisé qu'une fossilisation de l'ancien relief (LAMOTTE et ROUGERIE, 1962; MONNIER, 1981).

1.2. LES SOLS DE LA COTE D'IVOIRE ET DU BURKINA FASO

Les sols que nous rencontrons aujourd'hui sont liés à la roche mère sous-jacente, aux climats passés, au climat actuel et à la végétation. Les données générales sur la pédologie qui suivent sont tirées des ouvrages consacrés par PERRAUD (1971) et VENNETIER et LACLAVERE (1983) à la Côte d'Ivoire, et par PERON et ZALACAIN (1975) et PALLIER (1978) au Burkina Faso.

1.2.1. LES SOLS FERRALLITIQUES

Sous les climats humides se réalise l'important phénomène de la ferrallitisation: l'altération complète des minéraux primaires conduit à des sols à grande teneur en kaolinite, gibbsite et autres hydroxydes d'alumine, et en goethite et autres oxydes et hydroxydes de fer.

Le profil le plus fréquemment associé aux sols ferrallitiques est de type ABC. Le premier horizon (A) possède une matière organique bien évoluée et liée à la matière minérale, le second (B) est généralement épais et renferme surtout des minéraux secondaires ainsi que parfois du quartz, le troisième (C), très épais, contient des minéraux complètement altérés très friables.

Du point de vue chimique, ces sols se caractérisent par une capacité d'échange et une quantité de bases échangeables faibles, un pH acide et un taux de saturation variable mais souvent faible.

Selon la désaturation de leur complexe absorbant (définie à partir de la somme des bases échangeables, du taux de saturation et de la réaction physicochimique) trois classes de sols sont distinguées.

Les sols fortement désaturés coïncident en gros avec les climats les plus humides, ils se répartissent en une auréole sud et sud-ouest en Côte d'Ivoire. Les sols moyennement et faiblement désaturés couvrent la majorité du territoire de la Côte d'Ivoire, où ils correspondent à des climats moins humides mais ils sont rares au Burkina Faso, où on ne les rencontre pratiquement qu'autour de Bobo-Dioulasso.

Le processus de ferrallitisation, qui s'est déroulé dans le passé en Côte d'Ivoire et au Burkina Faso, sous des

paléoclimats plus humides, se poursuit encore de nos jours dans une bonne partie de la Côte d'Ivoire.

1.2.2. LES SOLS FERRUGINEUX TROPICAUX

Sous des climats actuels plus secs (nord de la Côte d'Ivoire et sud du Burkina Faso) une autre évolution, dite de type ferrugineux, peut avoir lieu; elle se surimpose parfois dans le matériau ferrallitique mis en place sous les paléoclimats humides.

Dans ces sols un horizon de structure massive se différencie sous l'horizon humifère tandis qu'une accumulation (taches et concrétions) et une induration des oxydes et hydroxydes de fer se fait dans la couche suivante, qui correspond souvent à un horizon BC du sol ferrallitique tronqué. Ces phénomènes peuvent d'ailleurs se confondre, sur les parties moyennes et inférieures des pentes, avec l'hydromorphie.

Les sols ferrugineux tropicaux couvrent seulement une petite partie de la Côte d'Ivoire; autour de Ferkéssédougou et de Bouna et le long du Nzi, mais occupent environ la moitié du Burkina Faso. Peu lessivés au nord de ce pays, où ils se constituent aux dépens de sables éoliens quaternaires, ils le sont davantage au centre et au sud, à cause de la plus grande abondance des pluies.

1.2.3. LES SOLS BRUNS EUTROPHES TROPICAUX

Ces sols se développent sur des roches cristallines basiques (dolérite) ou neutres (migmatites) et sur un modelé généralement accidenté. Peu abondants en Côte d'Ivoire forestière, ils occupent en savane les chaînes de collines du complexe volcanosédimentaire, en juxtaposition avec des sols ferrallitiques moyennement désaturés. Au Burkina Faso, on les rencontre à l'est de Gaoua, le long de la Bougouriba, à l'est de Ouagadougou et dans les régions de l'Oudalan, du Liptako, du Yaga et du Gourma.

1.2.4 LES SOLS SUR ROCHES BASIQUES ET LES LITHOSOLS

Les sols sur roche basique sont riches en éléments grossiers constitués de fragments de roches plus ou moins altérés et ferruginisés et de petites concrétions noires de type "plomb de chasse". Ils occupent principalement les chaînes de collines du complexe volcanosédimentaire et sont fréquemment juxtaposés avec les cuirasses. On les rencontre dans la moitié nord-est de la Côte d'Ivoire.

Les lithosols présentent un horizon de surface à peine ébauché (10 cm environ) ou inexistant, reposant sur une roche non ou peu décomposée (cuirasse ferrugineuse, grès, ...). Ils ne sont abondants ni en Côte d'Ivoire ni au Burkina Faso, sinon de façon locale.

1.2.5. LES SOLS PEU EVOLUES D'EROSION SUR MATERIAU GRAVILLONNAIRE

Généralement issus du démantèlement des cuirasses ferrugineuses mais plus épais que les lithosols, ces sols couvrent de grandes étendues au centre et à l'est du Burkina Faso.

1.2.6. LES SOLS HYDROMORPHES

Caractérisés par des excès d'eau temporaire, entraînant une accumulation de matière organique, ils se localisent dans les bas-fonds, les plaines d'inondation des appareils hydrographiques et dans les régions où la nappe phréatique peut varier facilement (sables littoraux en particulier). En Côte d'Ivoire, ils se rencontrent principalement sur la motié est de la côte atlantique, tandis qu'au Burkina Faso ils occupent un plus vaste territoire autour du Mouhoun (anciennement Volta Noire), du Bafing, de la Pendjari, du confluent Koulouga-Nakanbé (anciennement Volta Blanche) et dans la région d'Aribinda.

1.2.7. LES VERTISOLS

Ils se répartissent en taches disséminées et sont liés à des substrats de roches cristallines basiques ou d'alluvions argileuses. Leur principale caractéristique est une teneur élevée en argiles, qui leur donne la particularité de gonfler ou de se rétracter selon les saisons. Ils ne sont pas très abondants, mais on les rencontre près de la ville de Po, proche du Ranch de Nazinga, l'un des trois points d'étude principaux.

1.2.8.LES AUTRES SOLS

Quelques autres types de sols d'extension limitée se rencontrent encore au Burkina Faso et en Côte d'Ivoire: sols halomorphes à structure dégradée, pseudopodzols de nappe et sols peu évolués d'apport marin.

2. CLIMAT

2.1. QUELQUES ELEMENTS CARACTERISTIQUES DES CLIMATS DE LA ZONE DES SAVANES A HERBES PERENNES

2.1.1. LA PLUVIOSITE

Depuis le sud jusqu'au nord de la zone des savanes, la pluviosité annuelle moyenne passe d'environ 1300 mm à environ 800 mm, tandis que la variabilité interannuelle augmente (RIOU, 1988). Le régime annuel des précipitations, plus ou moins nettement bimodal au sud, devient très

strictement unimodal au nord. Le nombre moyen annuel de jours de pluie de plus d'un mm excède toujours 80 au sud, mais peut varier de 60 à 80 au nord (THOMPSON, 1965). Le premier mois de l'année totalisant plus de 50 mm est plus précoce au sud (mars) qu'au nord (mai). Toujours du sud vers le nord, se produit une diminution du nombre de mois consécutifs de plus de 50 mm de pluie, qui passe de 9 à 6.

2.1.2. LES SAISONS

Au sud règne un régime à quatre saisons assez bien marquées. La grande saison sèche dure de novembre à mars puis viennent une saison des pluies de trois mois environ (avril-juin), une rémission d'un ou deux mois et une seconde saison des pluies de deux ou trois mois. La petite saison sèche de juillet-août est plus ou moins longue et plus ou moins nette selon les années.

Au nord de la zone des savanes à herbes pérennes, il n'y a que deux saisons: la première humide, qui dure de juin à septembre, la seconde sèche, qui dure d'octobre à mai.

2.1.3. L'HUMIDITE DE L'AIR

Le long du même gradient latitudinal, l'humidité relative journalière moyenne diminue et devient plus variable d'une saison à l'autre. Ce paramètre diffère sensiblement en un point donné selon la période de l'année et l'heure considérées: au lever du soleil en janvier il dépasse 90% au sud mais n'atteint pas 40% au nord, tandis qu'à midi à la même époque il est de 60 à 70% au sud et de moins de 20% au nord. En juillet il dépasse 90% au lever du soleil dans toute la zone, et à midi il atteint 70 à 80% au sud et près de 70% au nord (THOMPSON, 1965).

2.1.4. LES TEMPERATURES

Les températures moyennes annuelles sont relativement moins variables que les pluies, avec seulement un degré d'écart entre le sud (près de 27 C) et le nord (28 C). Leur amplitude annuelle augmente cependant sensiblement du sud (2 à 3) au nord (5 à 8). La variabilité thermique journalière est bien supérieure à la variabilité annuelle, avec une amplitude maximale de 12 à 14 C en janvier au sud et de 14 à 18 C entre décembre et février au nord.

2.1.5. L'EVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE

L'évapotranspiration potentielle annuelle, calculée selon la formule de TURC, varie de moins de 1500 mm au sud à plus de 2000 mm au nord de la zone des savanes à herbes pérennes.

2.1.6. LA PERIODE THEORIQUE DE VEGETATION

La période de végétation est une valeur théorique calculée à partir des caractéristiques climatiques de la région. La période réelle de croissance de la végétation dépend en outre de caractéristiques édaphiques, localement très variables. COCHEME et FRANQUIN (1967) définissent la période théorique de végétation comme la partie de l'année pendant laquelle la pluviosité est supérieure à la moitié de l'E.T.P.. Elle varie très sensiblement dans la zone des savanes, avec de près de 300 jours au sud mais moins de 150 jours au nord.

2.1.7. CONCLUSION

C'est au total l'économie de l'eau qui diffère le plus nettement du sud au nord des savanes à herbes pérennes (total annuel et répartition saisonnière des pluies,humidité de l'air, évapo-transpiration potentielle).

2.2. LES DIVERS CLIMATS DE LA COTE D'IVOIRE ET DU BURKINA FASO.

Les divers climats des deux pays seront présentés selon la classification qu'en propose RIOU (1988). Celle-ci se fonde essentiellement sur la quantité totale et la répartition saisonnière des pluies mais fait également intervenir le déficit hydrique, l'agencement des saisons, la durée de la période où souffle l'harmattan -alizé boréal sec et chargé de poussières- et secondairement la valeur et l'amplitude des températures.

Ce sont les pluviosités considérées comme "normales" entre 1930 et 1967 qu'il utilise, de préférence aux valeurs plus faibles des dernières années. Son point de vue est en effet celui d'un géographe des sols et des formations végétales, qui dans leur état actuel ne correspondent pas aux récentes péjorations climatiques mais aux climats ayant régné sur de plus longues périodes. Cette façon de voir ne peut qu'être partagée dans une étude d'écologie végétale.

Du sud au nord trois grands types de climats sont distingués par RIOU (fig. II.1): le climat éburnéen (équatorial de transition), le climat soudanien (tropical) et le climat sahélien (tropical semi-aride). Il ajoute à ces trois types un climat guinéen, à l'ouest de la Côte d'Ivoire, pour rendre compte d'une variation est-ouest se surimposant à la variation sud-nord. Chacun de ces grands types de climat est, à son tour, subdivisé en deux à cinq sous-types pour parvenir à dix-huit classes au total, dont sept seulement recouvrent la région des savanes à herbes pérennes.

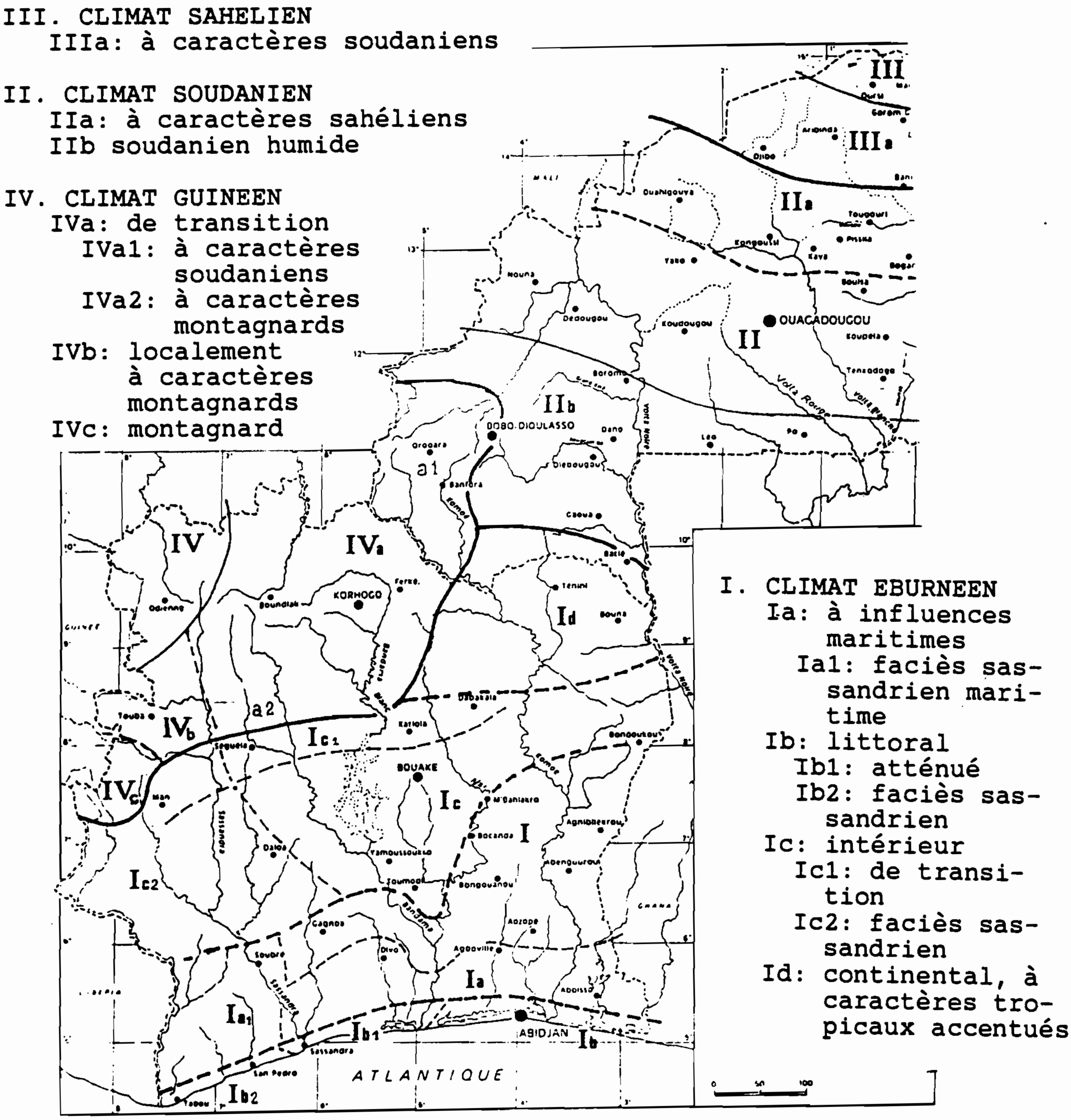


FIGURE II.1. Classification des climats de la Côte d'Ivoire et du Burkina Faso d'après RIOU (1988).

2.2.1 LE CLIMAT EBURNEEN

Il couvre les trois quarts de la Côte d'Ivoire et se caractérise par un régime pluviométrique à quatre saisons. La pluviosité annuelle moyenne y est supérieure à 1100 mm, les températures moyennes sont voisines de 27°C, avec une amplitude thermique annuelle inférieure à 5°C. L'harmattan souffle pendant deux à huit semaines.

La *sous-région éburnéenne typique* a deux saisons des pluies d'inégale durée, la première plus longue et centrée sur juin, la seconde centrée sur octobre.

La *sous-région éburnéenne à influence maritime* est plus humide que la précédente (1700 à 2300 mm annuellement) et les températures ainsi que leur amplitude annuelle sont un peu plus faibles. Une variante *sassandrienne* de la sous-région se rencontre vers l'ouest, avec des saisons des pluies plus arrosées.

La *sous-région éburnéenne littorale* est la plus humide de toutes avec des pluies annuelles de 2000 à 2900 mm.

La *sous-région éburnéenne intérieure typique*, avec sa petite saison sèche peu marquée en août, représente une transition entre le régime équatorial à quatre saisons et le régime tropical à deux saisons. La pluviosité annuelle moyenne varie dans cette zone de 11200 à 11600 mm environ. Deux variantes, l'une dite *de transition*, vers le nord, avec disparition du minimum pluviométrique d'août, l'autre *sassandrienne* vers l'ouest avec une pluviosité relativement plus élevée peuvent être distinguées.

La *sous-région éburnéenne continentale*, encore plus au nord, présente des caractères tropicaux plus marqués: pluviosité annuelle de 1100 à 1600 mm environ, saison sèche sévère de cinq mois, amplitude thermique annuelle plus forte (5°C).

Seules les deux dernières de ces cinq sous-régions climatiques recouvrent la zone des savanes à herbes pérennes.

2.2.2. LE CLIMAT SOUDANIEN

Cette région climatique recouvre une grande partie du Burkina Faso. Le climat y est chaud (température annuelle moyenne de près de 27°C à plus de 28°C) avec quelques mois torrides, de fortes amplitudes thermiques journalières (14° à

18°C), ainsi que des amplitudes thermiques annuelles plus élevées que dans la sous-région éburnéenne (5° à 8°C). Le régime pluviométrique est unimodal et le total des précipitations décroît rapidement du sud vers le nord tandis que la saison sèche s'accroît depuis le sud (6 ou 7 mois) vers le nord (plus de 8 mois). L'harmattan domine pendant trois à six mois dans cette région. Du sud au nord, trois sous-régions peuvent être délimitées.

La *sous-région soudanienne humide*, avec une température annuelle moyenne de 27°C environ et une amplitude thermique annuelle de 5° ou 6°C, reçoit 1000 à 1100 mm de pluies annuelles.

La *sous-région soudanienne sèche* a une température annuelle moyenne (28° à près de 29° C) et une amplitude thermique annuelle (6° à 7° C) plus fortes, tandis que sa pluviosité annuelle moyenne ne dépasse pas 800 à 900 mm.

La dernière sous-région soudanienne, dite à *caractères sahéliens*, a une température (près de 29°C) et une amplitude thermiques annuelles encore plus élevées, mais la pluviosité annuelle y est moindre (750 à 800 mm).

2.2.3. LE CLIMAT GUINEEN

Dans cette région, qui se situe dans la partie la plus occidentale de la Côte d'Ivoire, la pluviosité est plus élevée que dans la précédente (de 1200 à plus de 2000 mm annuellement) mais aussi plus concentrée sur les cinq mois les plus arrosés. L'harmattan souffle pendant cinq à six mois mais ne domine réellement toute la journée que pendant trois mois.

Trois sous-régions y sont distinguées par RIOU, l'une *montagnarde* et particulièrement humide au sud, les deux autres dites *typique*, à l'ouest, et *de transition*, à l'est. Cette dernière sous-région est la plus sèche.

Parmi les sous-régions du climat guinéen concernent les savanes subhumides.

2.2.4. LE CLIMAT SAHELIEN

La pluviosité passe bien au dessous de 700 mm annuels dans ce type de climat et la saison humide, très contractée,

ne dure que trois mois et demi environ. Le régime thermique oppose nettement une saison sèche et fraîche (moins de 24°C en moyenne) à une saison sèche et torride (33°C en moyenne). L'amplitude thermique journalière peut dépasser 20°C en décembre et en janvier et l'harmattan dure plus de six mois.

La *sous-région méridionale* de ce climat est un peu plus humide (500 à 600 mm annuels) et un peu moins chaude que la *sous-région typique* (moins de 500 mm annuels).

Aucune de ces deux sous-régions ne correspond à la zone des savanes subhumides: la végétation rencontrée sous climat sahélien est principalement constituée d'herbes annuelles accompagnées d'arbres généralement dispersés, elle se classe dans les steppes d'après la nomenclature de Yangambi (TROCHAIN, 1957).

3. VEGETATION ET FLORE

3.1. GENERALITES

De très nombreux découpages phytogéographiques ont été proposés pour la végétation de l'Afrique et en particulier pour sa région occidentale, où se situent les localités d'étude.

SCHNELL (1976 a) retrace en détail l'historique de ces tentatives de cartographie de la végétation avec l'analyse des travaux de nombreux auteurs parmi lesquels on peut citer AUBREVILLE (1936, 1950), LEBRUN (1947), MONOD (1957) et TROUPIN (1966) pour les grandes subdivisions ainsi que BEGUE (1937) et MIEGE (1955) pour le découpage de la Côte d'Ivoire et du Burkina Faso. D'autres contributions plus récentes, également revues par SCHNELL (1976 a), sont venues compléter ces premières recherches: par exemple celles de JACQUES-FELIX (1970), de GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971), de WHITE (1971) et de KNAPP (1973). Il faut leur ajouter les travaux de TERRIBLE (1975) et de GUINKO (1984) pour le Burkina Faso.

C'est cependant selon la classification de CHEVALIER (1938) que SCHNELL (1976 a) présente les diverses régions phytogéographiques de l'Afrique occidentale, dans son remarquable ouvrage de synthèse.

3.2. LA CLASSIFICATION DE LA VEGETATION AFRICAINE DE WHITE

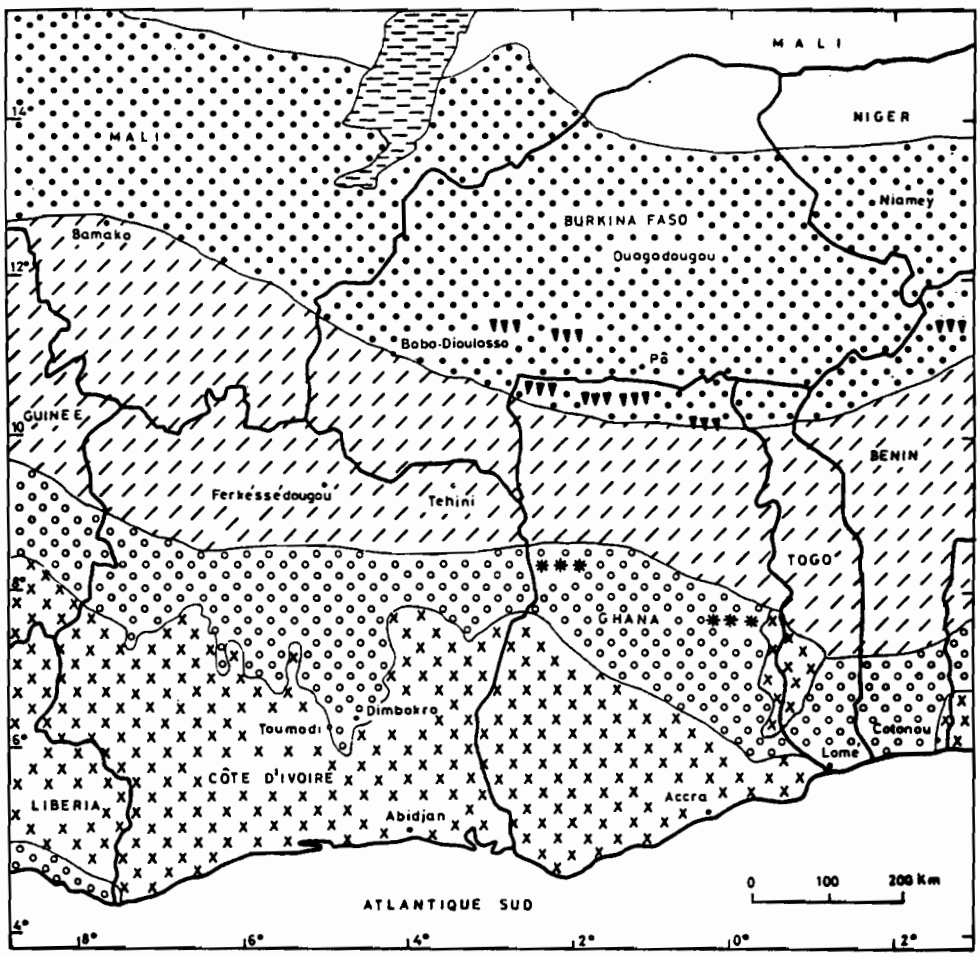
Le découpage de la végétation proposé ici dans la figure II.2 est dû à WHITE (1986). Il représente le fruit d'un effort conjoint de l'UNESCO et de l'AETFAT, incluant la contribution de très nombreux spécialistes, et portant sur l'ensemble du territoire de l'Afrique. Le but de ce travail, et son principal intérêt, est de fournir une cartographie générale de l'Afrique. Le mémoire accompagnant la carte présente, certes, les caractères de chaque région, mais de façon moins détaillée et moins approfondie que les ouvrages de SCHNELL qui restent la référence à cause de la richesse des discussions qu'ils renferment.

La cartographie de WHITE repose sur deux types de découpages, l'un purement physionomique, l'autre purement phytogéographique. Les grandes *formations* définies sur un critère physionomiques sont ensuite caractérisées par les phytochories (ou entités phytogéographiques) régionales auxquelles elles appartiennent. Le découpage phytogéographique s'appuie sur la chorologie de taxons considérés comme représentatifs. L'option de WHITE d'associer à un niveau hiérarchique élevé, un critère phytogéographique au critère physionomique, est dictée par le souci d'éviter la sélection arbitraire de caractères physionomiques dont la réelle signification écologique est encore, à son avis, insuffisamment élucidée. WHITE fait d'ailleurs remarquer qu'en Afrique la concordance est assez bonne entre chorologie et physionomie de la végétation. Ce système permet, d'après WHITE, un traitement cartographique efficace des mosaïques et des zones de transition, ainsi que de la dynamique des types régionaux dégradés par l'Homme.

Seize types physionomiques principaux (tab. II.1) et dix-huit phytochories (tab. II.2) sont ainsi combinés pour découper l'Afrique en zones de végétation.

Le résultat obtenu pour l'Afrique occidentale (fig. II.2) diffère du découpage proposé par SCHNELL (1976 a, p.239) à la suite de CHEVALIER (1938) par une limite légèrement moins haute en latitude entre les deux bandes les plus septentrionales.

Le rejet par WHITE de la classification de Yangambi (voir TROCHAIN, 1957) et tout particulièrement celui du terme de savane, qui n'est pas justififié de manière très convaincante, est toutefois une faiblesse dans un système qui se veut général et synthétique. Cet inconvénient reste cependant mineur car il est assez facile de faire correspondre ses "formations herbeuses" et "herbeuses/boisées" aux types de savanes définis à Yangambi (tab. II.3).



Divers types de forêt guinéo-congolaise et de formations ligneuses côtières

Mosaïque de forêt ombrophile planitiaire et de formation herbeuse secondaire guinéo-congolaise

Mosaïque de forêt ombrophile planitiaire, de formation herbeuse secondaire guinéo-congolaise et de forêt claire à Isoberlinia doka

Forêt claire soudanienne avec abondance d'Isoberlinia doka

Forêt claire indifférenciée soudanienne

Forêt claire indifférenciée soudanienne, avec îlots d'Isoberlinia doka

Formation herbeuse boisée à Acacia et formation buissonnante décidue du Sahel

Formation herbeuse édaphique avec végétation semi-aquatique

FIGURE II.2. Carte de la végétation en Afrique de l'Ouest d'après WHITE (1986) simplifié.

TABLEAU II.1. Types physionomiques principaux définis par WHITE (1986) dans sa carte de la végétation de l'Afrique.

---

1. FORMATIONS D'EXTENSION REGIONALE

- forêt dense
- forêt claire
- formation buissonnante et fourré
- formation arbustive
- formation herbeuse
- formation herbeuse boisée
- désert
- végétation afroalpine

---

2. FORMATIONS INTERMEDIAIRES ENTRE LES PRECEDENTES (A DISTRIBUTION GENERALEMENT RESTREINTE)

- forêt broussailleuse
- forêt claire de transition
- forêt claire broussailleuse

---

3. FORMATIONS EDAPHIQUES, DE DISTRIBUTION RESTREINTE OU NON NATURELLES

- mangrove
- végétation herbacée aquatique et des marais d'eau douce
- végétation halophyte
- bambousaie
- paysages anthropiques

Depuis le sud vers le nord cinq grands types d'unités de végétation se succèdent dans la carte de WHITE (fig. II.2).

3.2.1 LES FORETS.

Toute la partie méridionale de l'Afrique de l'Ouest est recouverte de divers types de forêts denses qui ne seront pas détaillés ici.

TABLEAU II.2. Phytochories définies par WHITE (1986) dans sa carte de la végétation de l'Afrique.

CENTRES REGIONAUX D'ENDEMISME

- Guinéo-congolais
- Zambézien
- Soudanien
- de la Somalie et du pays Masaï
- du Cap
- du Karoo-Namib
- Méditerranéen

CENTRES MORCELES D'ENDEMISME

- Afro-montagnard
- Afroalpin (d'appauvrissemnt floristique extrême)

ZONES DE TRANSITION ET MOSAIQUES REGIONALES

- Guinéo-congolaise/Zambézienne
- Guinéo-congolaise/Soudanienne
- du lac Victoria
- de Zanzibar-Inhambane
- du Kalahari-Highveld
- du Tongaland-Pondoland
- du Sahel
- du Sahara
- Méditerranéenne/Sahara

3.2.2. LA MOSAIQUE FORET DENSE/SAVANE GUINEO-CONGOLAISE.

Une bande de formations en mosaïque, forêt dense et savanes guinéo-congolaises, vient ensuite jusqu'à la latitude de Bouaké environ. Cette unité contient les savanes les plus humides parmi celles qui seront examinées dans les prochains chapitres, elle mérite quelques commentaires.

WHITE, comme SCHNELL (1971, 1976 a) et comme de nombreux autres auteurs, interprète ces savanes comme des formations secondaires non climaciques, liées à une action anthropique de feu et de défrichements. Il est vrai que la mise en protection aboutit toujours dans ces régions à la reconstitution assez rapide d'une forêt humide ou sèche (VUATTOUX, 1970, 1972; MONNIER, 1979; DEVINEAU, 1984; DEVINEAU

TABLEAU II.3. Types de formations herbeuses et herbeuses boisées définis par WHITE (1986) dans sa carte de la végétation d'Afrique et classification des savanes selon la nomenclature de Yangambi en 1956 (TROCHAIN, 1957).

FORMATION	Hauteur	Recouvrement des ligneux
Classification du colloque de Yangambi		
Forêt claire	> 8 m	70 à 90 %
Savane boisée	> 8 m	20 à 70 %
Savane arborée	> 8 m	2 à 20 %
Savane arbustive	< 8 m	2 à 70 %
Savane herbeuse	< 8 m	0 à 2 %
Classification de WHITE		
Forêt claire	8 à 20 m	< 40 %
Formation arbustive	< 2 m	non précisé
Formation herbeuse boisée	non précisée	10 à 40 %
Formation herbeuse	non précisée	< 10 %

et al., 1984). Toutefois, même en l'absence de protection, une régression de la savane s'observe souvent à la suite des cultures: les jachères n'évoluent que rarement vers la savane dans ces régions, elles conduisent plutôt à un peuplement arbustif fermé (HIERNAUX, 1975; SPICHIGER *et al.*, 1981; PROFIZI, 1982). Bien que le pâturage, lui aussi, favorise généralement l'apparition de brousses secondaires plutôt que de savanes (BOUDET, 1966; CESAR, 1975; BLANC-PAMARD, 1979), il pourrait contribuer dans certains cas au maintien de formations herbacées (HIERNAUX, 1975). L'effet du défrichement et du pâturage n'est donc pas inéluctablement la savanisation et c'est plutôt aux feux anthropiques qu'il faut attribuer l'existence des savanes dans ces régions humides à climax forestier.

L'hypothèse d'une origine paléoclimatique des savanes, bien étayée par les travaux dont il a été question plus haut (§ 1.2 p 10 et 2 p 12), paraît cependant très cohérente.

Elle n'est pas en contradiction avec l'idée d'un maintien anthropique de formations relictuelles, principalement par l'usage du feu. En l'absence de lien direct évident entre activités humaines et savanisation, le problème du contact forêt-savane est cependant complexe, comme l'a bien mis en lumière DEVINEAU (1984) dans son travail consacré aux forêts tropophiles de Côte d'Ivoire.

3.2.3. LA FORET CLAIRE SOUDANIENNE A *Isoberlinia doka*.

La zone suivante, qui couvre le nord de la Côte d'Ivoire et le sud du Burkina Faso, est celle de la forêt claire soudanienne à *Isoberlinia doka*. Pour WHITE ces formations peuvent, du point de vue floristique, être considérées comme une variante appauvrie de la forêt claire climacique de type "miombo" de la région zambézienne (Zaïre et Sud-Ouest Africain); les cultures et le feu modifieraient fortement les forêts claires climaciques de ces régions ou les remplaceraient par divers types de savanes. GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971) et la plupart des auteurs pensent également que les savanes du nord de la Côte d'Ivoire dérivent en majorité de la forêt claire par dégradation.

La forêt claire typique à *Isoberlinia doka* d'Afrique de l'Ouest, parcourue par des feux annuels sans que cela n'entrave sa régénération, ne représenterait donc tout au plus qu'une forme dégradée du climax, même si celui-ci était une forêt claire. AUBREVILLE (1950), CHEVALIER (1951) et SCHNELL (1976 a) pensent d'ailleurs que le climax de ces régions est plutôt une forêt sèche, ressemblant à celle qui existe encore de nos jours en République Centrafricaine entre Bria et Ndélé. Selon KEAY (1952) une protection totale des forêts claires du Nigéria induit une évolution vers une formation bien plus fermée, qui semble se rapprocher de la forêt dense sèche.

Il convient, pour terminer, de souligner certaines caractéristiques importantes de la dynamique de ces formations. L'absence totale de cultures depuis plus de 30 ans dans des zones brûlées, comme le Parc de la Comoé, ne suffit jamais à induire un retour généralisé des divers types de savane vers le stade forêt claire, il semble que dans ces régions le feu seul suffit à maintenir les savanes dans certaines conditions édaphiques.

3.2.4. LA FORET CLAIRE INDIFFERENCIEE.

Plus au nord encore, sur la majeure partie du Burkina Faso jusqu'au sud de Dori et de Djibo, s'étendent les forêts claires indifférenciées. WHITE suppose que le climax de ces régions était une forêt claire floristiquement riche, moins dense que celle de la formation précédente et sans prédominance d'*Isoberlinia doka*.

Cette zone est actuellement extrêmement marquée par l'influence de l'Homme: la végétation proche du climax ne subsisterait plus qu'en de rares endroits, difficiles d'accès ou privés de points d'eau. Aucune expérience de protection intégrale ne semble avoir été tentée dans ces types de milieux et l'on n'a donc pas d'indication sur l'évolution de leurs formations végétales en l'absence de perturbations anthropiques. Au Tchad dans des régions couvertes du même type de végétation, GASTON (1981) a observé que la pression anthropique conduisait souvent à un embrouissaillement ainsi qu'à une modification floristique vers des types plus secs. DEVINEAU (1986) parvient à des conclusions semblables pour la région des vallées du Nazinon (anciennement Volta Rouge), du Nakanbé (anciennement Volta Blanche) du Mouhoun (anciennement Volta Noire) et de la Bougouriba au Burkina Faso. GUINKO (1984) fait d'ailleurs intervenir ces modifications anthropiques dans sa classification des types de végétation du Burkina Faso.

3.2.5. LA STEPPE SAHELIENNE

L'extrême nord du Burkina Faso est couvert d'une steppe sahélienne (selon la nomenclature de Yangambi) à Graminées annuelles, dans laquelle le feu ne passe pas, sinon de manière localisée et accidentelle.

L'intensité des cultures et surtout du pâturage ont profondément modifié cette région depuis des temps reculés et les formations climaciques en semblent inconnues. La protection totale de ce type de milieu n'est pas fréquente, mais elle a été tentée dans le Parc National de la Kalamaloué au Cameroun où une dégradation importante était intervenue, avec un fort appauvrissement de la flore et une dénudation des sols: au bout de 20 ans aucune évolution ne s'était produite (voir GASTON, 1981).

Seules les trois unités cartographiques centrales, à l'exclusion des forêt et des steppes, recouvrent le domaine des savanes à herbes pérennes.

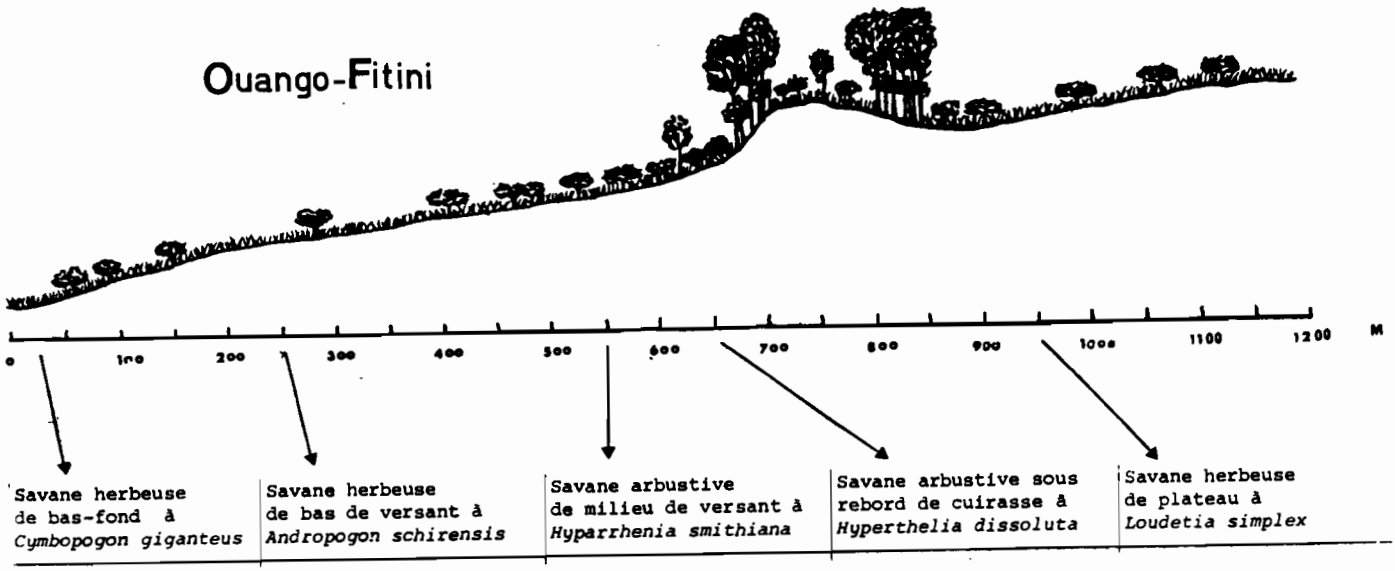
3.3. LA STRUCTURE DE LA VEGETATION

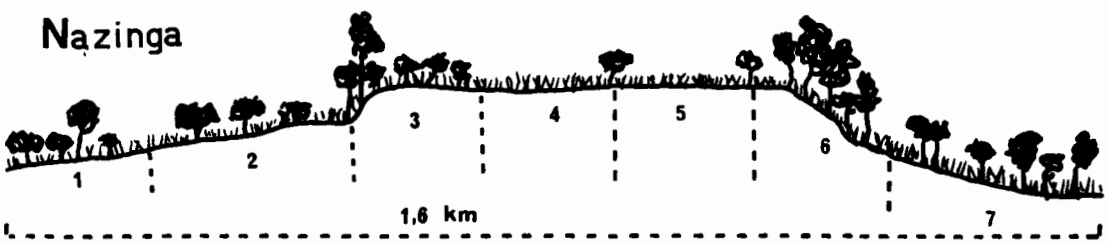
3.3.1. LIEN AVEC LA TOPOGRAPHIE

En l'absence de défrichement ou d'autre forte perturbation anthropique, la végétation de savane s'ordonne dans les paysages selon la topographie. Les savanes herbeuses se rencontrent généralement sur les sols minces des plateaux cuirassés, sur les sols alternativement secs et engorgés des bas de pente ainsi que dans les bas-fonds argileux. La densité des ligneux augmente sur les sols plus profonds et mieux draînés. La répartition des divers types physionomiques suit ainsi en général de près le relief. La figure II.3 donne un exemple de répartition de la végétation le long de deux toposéquences en Afrique de l'Ouest.

3.3.2. DENSITE LIGNEUSE ET GRADIENT CLIMATIQUE

Dans les milieux non dégradés par l'Homme, la densité des ligneux dans les savanes est de plus en plus importante du sud au nord de la zone considérée. Dans la région de contact avec la forêt dense (vers 6° de latitude en Côte d'Ivoire), les savanes sont plus fréquemment herbeuses ou arbustives très claires que dans le sud et le centre du Burkina Faso, où le paysage le plus répandu est celui d'une formation arbustive au couvert avoisinant 30%.





1. Savane arborée à Terminalia laxiflora et Andropogon ascinodis

2. Savane arbustive à Lonchocarpus laxiflorus et Andropogon ascinodis

3. Savane arbustive de bord de cuirasse à Detarium microcarpum et Hyparrhenia involucrata

4. Savane herbeuse de plateau cuirassé à Loudetia togoensis et Combretum collinum

5. Savane herbeuse de plateau cuirassé à Loudetia togoensis et Detarium microcarpum

6. Savane boisée de bord de cuirasse à Isoberlinia doka et Andropogon ascinodis

7. Savane arborée à Pteleopsis suberosa et Andropogon ascinodis

FIGURE II.3. Deux exemples de la répartition de la végétation en fonction de la topographie en Afrique de l'Ouest: Ouango-Fitini en Côte d'Ivoire (d'après FOURNIER *et al.*, 1982) et Nazinga au Burkina Faso (d'après OUEDRAOGO, 1985).

3.3.3. RICHESSE FLORISTIQUE REGIONALE ET LOCALE

La densification du couvert ligneux le long du gradient climatique semble aller de pair avec une modification et un enrichissement floristiques.

Certaines espèces, dont il serait fastidieux de donner la liste complète, n'existent qu'à une extrémité du gradient; les exemples de l'Araliacée *Cussonia barteri*, très fréquente à Lamto mais absente de Nazinga, de la Combretacée *Pteleopsis suberosa* absente de Lamto et de Ouango-Fitini mais très abondante à Nazinga ainsi que des deux Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*, très peu abondantes à Lamto, mais dominantes à Nazinga suffiront à illustrer ce propos.

L'enrichissement de la flore le long du gradient sud-nord est particulièrement net pour les ligneux et Palmiers: à Lamto (6°N) leur flore ne comprend qu'une trentaine d'espèces environ (MENAUT, 1971) mais à Nazinga (11°N) elle en compte près de 70. La différence existe aussi chez les plantes herbacées, bien que de manière moins marquée: les listes floristiques établies dans les mêmes conditions à l'occasion de relevés de phytomasse dans plusieurs faciès contiennent une centaine d'espèces à Lamto (CESAR, 1971 b), mais plus de 130 à Nazinga.

L'augmentation de la richesse floristique du sud vers le nord se marque surtout à l'échelle la plus locale. La "zone physionomiquement homogène" couramment utilisée pour les relevés d'écologie végétale contient tout au plus une dizaine d'espèces ligneuses et de palmiers et de 20 à 40 herbes, soit 30 à 50 espèces au total à Lamto. A Nazinga elle renferme de 30 à 60 espèces ligneuses et de 40 à 90 végétaux herbacés, c'est à dire un total de 60 à 120 espèces. La richesse en Graminées pérennes d'un faciès donné ne semble cependant pratiquement pas varier d'un point à l'autre: elle atteint 5 à 12 dans les trois localités de Lamto, Ouango-Fitini et Nazinga. Une richesse floristique en Graminées pérennes de cet ordre paraît commune à beaucoup de milieux de savane, y compris sur d'autres continents puisque SARMIENTO (1983) cite des valeurs très semblables pour diverses savanes du Venezuela.

Par ailleurs les Graminées pérennes présentent le long du gradient des variations morphologiques qui laissent penser qu'une différence génétique entre leurs populations pourrait exister. Ainsi les populations de *Loudetia simplex* de Lamto ne présentent-elles qu'un unique phénotype à glumes velues tandis que trois phénotypes distincts (glumes glabres, glumes velues et type intermédiaire) coexistent à Ouango-

Fitini et que c'est uniquement le phénotype à glumes uniformément glabres qui se rencontre à Nazinga. La très commune espèce *Andropogon ascinodis* existe sous deux phénotypes (feuilles glabres ou velues) à Ouango-Fitini mais sous un seul à Nazinga (feuilles glabres). Chez *Schizachyrium sanguineum* existent les deux phénotypes à feuilles glabres et à feuilles velues; les deux formes se rencontrent à Nazinga mais seule la première est représentée à Ouango-Fitini. Il a été constaté chez des Graminées d'autres régions d'Afrique que de telles modifications morphologiques s'accompagnent parfois de changements dans la physiologie de la photosynthèse, deux phénotypes distincts correspondant par exemple aux deux variantes décrites dans le neuvième chapitre de la voie métabolique C4 (FREAN, com. pers., 1988).

3.3.4. STRUCTURE SPATIALE DES COMMUNAUTES

Le long du gradient climatique les communautés d'herbes diffèrent en outre dans leur organisation spatiale.

La comparaison de courbes aire-espèces établies à Lamto et à Nazinga au moment de la reproduction sexuée de la plupart des Graminées (fig. II.4) mettent en évidence une nette différence dans la structure horizontale. Les courbes établies par POISSONET et CESAR (1972) pour trois sites de Lamto plafonnent plus rapidement (à moins de 20 m^2 avec 20 à 35 espèces) que celles obtenues dans cinq sites de Nazinga (vers 500 m^2 avec 30 à 55 espèces). Une surface de 1 m^2 porte ainsi en moyenne près de 16 espèces à Lamto mais seulement 8 à Nazinga. Les relevés effectués par KAGONE (1986) dans le site plus septentrional, mais aussi plus dégradé de Gampéla, permettent d'évaluer à 128 m^2 environ (avec une cinquantaine d'espèces) l'aire minimale des communautés herbacées et à 500 m^2 environ (avec 30 à 60 espèces) celle des communautés de ligneux.

Le recouvrement basal des Graminées pérennes diminue du sud au nord: proche de 15% en moyenne à Lamto, il n'est plus que de 8% à Nazinga. Quelques schémas de l'implantation des touffes dans les savanes de Lamto, de Ouango-Fitini et de Nazinga (fig. II.5) indiquent que la surface unitaire moyenne est plus faible et l'espacement plus grand entre clones au nord. Il semble ainsi que lorsque le climat se fait plus rigoureux, la surface au sol nécessaire à assurer l'existence d'un clone augmente et entraîne une sorte d'extension de toute la communauté.

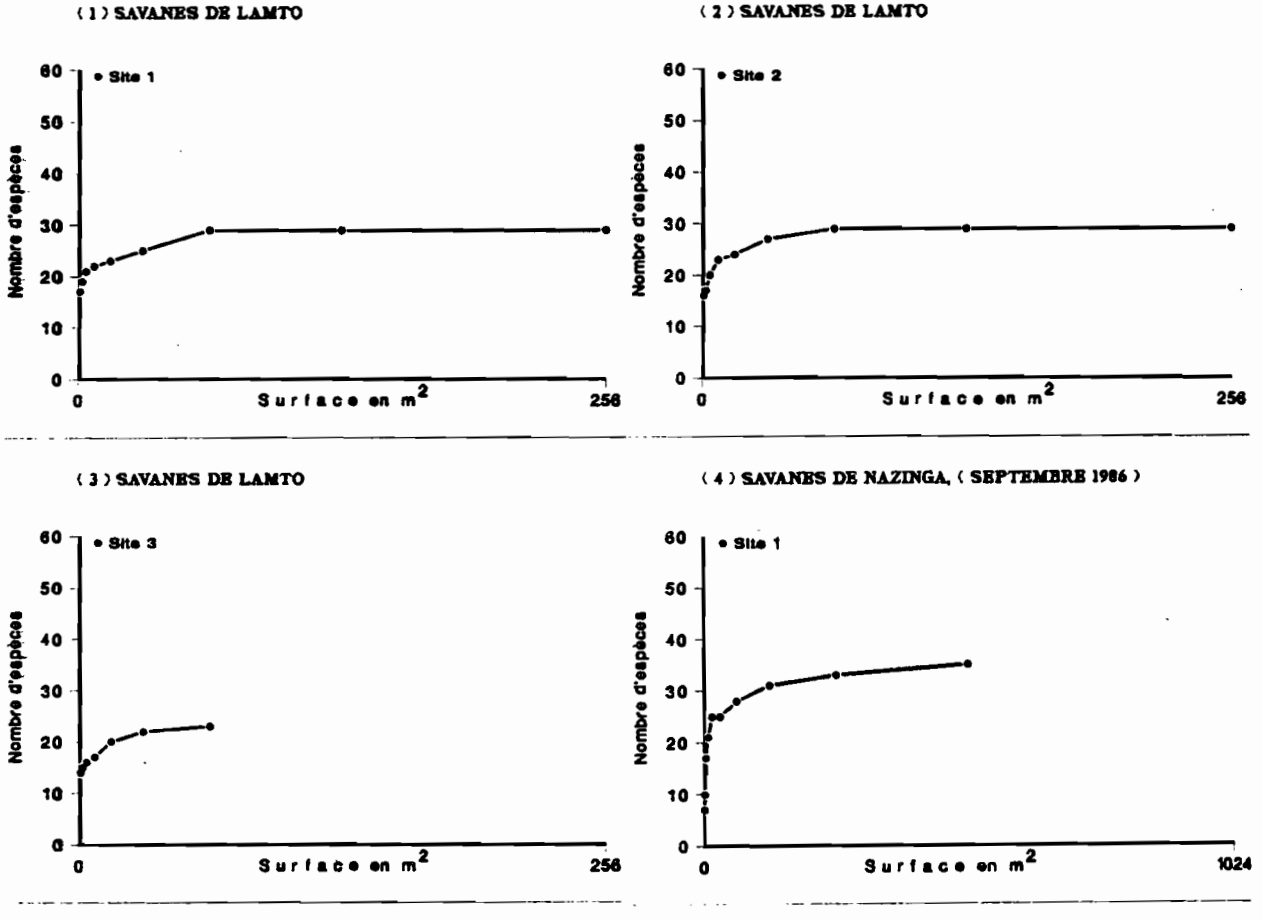


FIGURE II.4. Courbes aire-espèces de huit faciès des savanes de Lamto en Côte d'Ivoire (d'après POISSONET et CESAR, 1972) et de Nazinga au Burkina Faso.

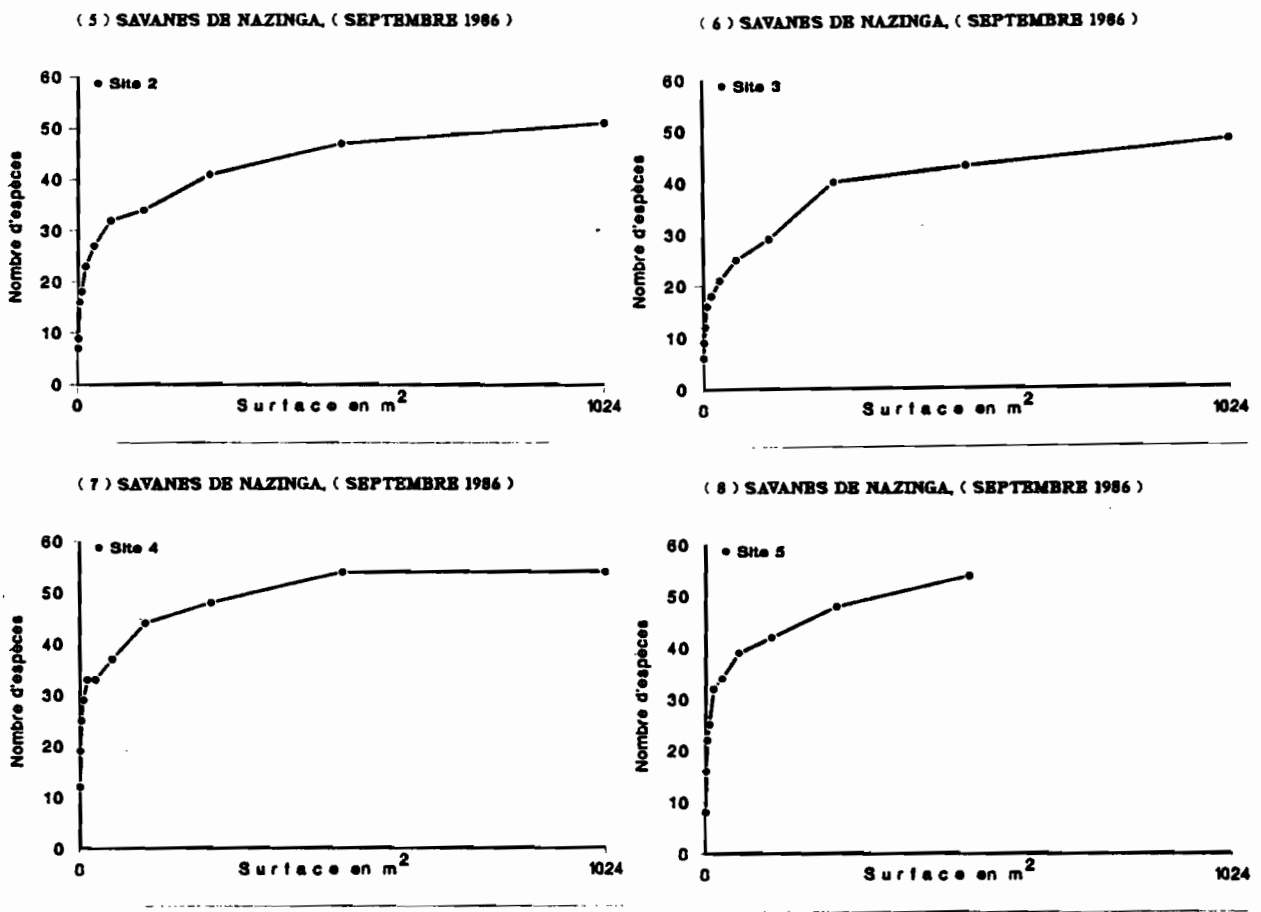


FIGURE II.4. (suite)

LES GRANDS TRAITS

DU MILIEU

Les savanes proprement dites (à l'exclusion des formations steppiques sahéliennes) sont caractérisées par la prédominance des Graminées cespiteuses pérennes dans la strate herbacée. Elles s'étendent en Afrique de l'Ouest depuis la limite nord de la forêt jusqu'aux confins du Sahel, sur une bande large d'environ 6° en latitude (fig. I.1). L'exploitation pour l'agriculture et surtout pour l'élevage de ces régions relativement peuplées, qui représentent certainement les ressources de l'avenir, est aujourd'hui en pleine expansion.

Les conditions naturelles du milieu en Côte d'Ivoire et au Burkina Faso, pays auxquels ce travail est plus particulièrement consacré, feront l'objet de tout le deuxième chapitre. La géomorphologie, les sols et les climats, dont dépendent largement dans ces régions les caractéristiques des savanes, vont être traitées avant la description de la végétation elle-même, qui comprendra sa classification en unités phytogéographiques ainsi que des données sur la richesse floristique et sur la structure des communautés. Quelques caractéristiques des peuplements animaux et humains, qui ont eux aussi une influence certaine sur la végétation, seront ensuite rappelées.

Les caractéristiques spécifiques des trois localités -Lamto, Ouango-Fitini et Nazinga- sur lesquelles s'appuient pour l'essentiel les recherches présentées dans la suite du texte seront ensuite détaillées dans un troisième chapitre.

Si l'aspect des savanes dépend des conditions actuelles, il résulte également de toute l'histoire passée de ces régions. Les faits géologiques, les paléoclimats tertiaires et quaternaires, l'évolution de la faune et enfin la conquête du milieu par l'Homme ont joué un rôle important dans leur mise en place. Aussi la première partie de ce chapitre s'attache-t'elle à retracer ce que l'on sait de cette histoire plus ou moins lointaine.

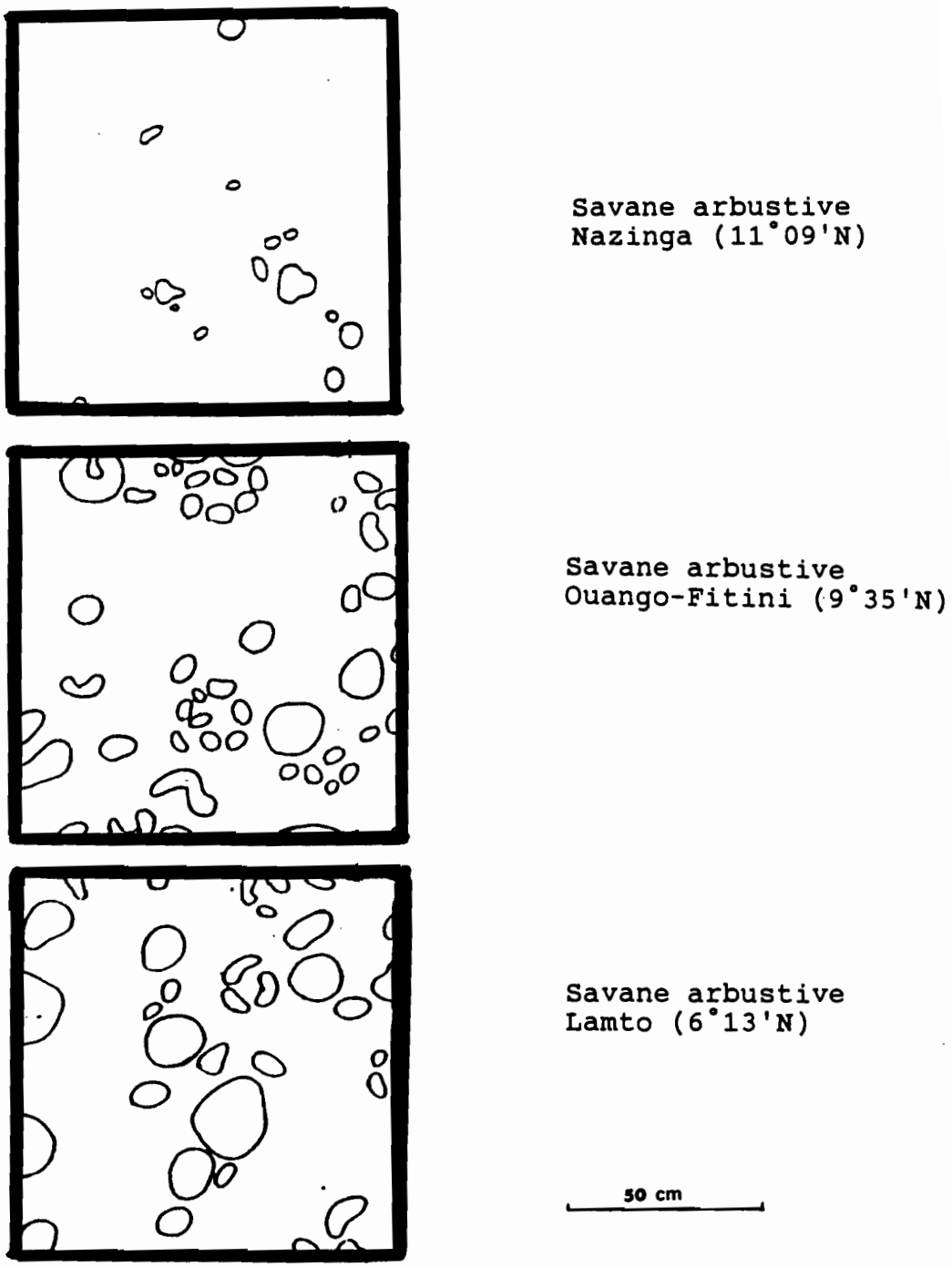


FIGURE II.5. Schéma d'implantation des touffes de Graminées pérennes dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest.

TABLEAU II.4. Estimations de l'indice foliaire annuel maximal (IF) dans quelques savanes de Côte d'Ivoire et du Burkina Faso.

SITE	DATE	IF
COTE D'IVOIRE		
Lamto		
* savane herbeuse à *Loudetia simplex*	11 IX 1982	9,3
Ouango-Fitini		
* savane herbeuse à *Loudetia simplex*	14 IX 1980	8,5
* savane arbustive à *Detarium microcarpum*	13 IX 1980	5,6
BURKINA FASO		
Nazinga		
* savane herbeuse	X 1985	6,1
	IX 1986	4,9
* savane arbustive à *Gardenia erubescens*	X 1985	5,0
	X 1986	6,2
* savane arborée à *Detarium microcarpum*	X 1985	7,5
	IX 1986	7,6
* savane boisée à *Crossopteryx febrifuga*	X 1985	4,5
* savane boisée à *Isoberlinia doka*	X 1985	5,8
	XI 1986	5,0

s'épuisent et où il n'existe pratiquement plus de végétation naturelle. L'agriculture industrielle est plus importante en Côte d'Ivoire (café, cacao, coton) mais les cultures traditionnelles restent encore nombreuses. Le paysage végétal est globalement moins dégradé en Côte d'Ivoire qu'au Burkina Faso.

L'élevage se localise surtout dans la partie nord de la Côte d'Ivoire où les conditions sanitaires sont meilleures que dans le reste du pays. Le cheptel est surtout bovin, avec environ 2 têtes/km^2 pour l'ensemble du territoire, dont 30% de zébus et 70% de taurins. Au Burkina Faso, l'élevage se concentre au nord du pays où la densité dépasse 10 bovins et 20 petits ruminants par km^2. La moyenne nationale est largement supérieure à celle de la Côte d'Ivoire avec 10 bovins, 7 ovins et près de 10 caprins par km^2 (PERON et ZALACAIN, 1975; VENNETIER et LACLAVERE, 1978).

Au Burkina Faso comme en Côte d'Ivoire la faune sauvage est très peu dense hors des réserves et des parcs nationaux à cause de l'importance de la population qui pratique un braconnage intense même dans les zones protégées.

CHAPITRE III

LES TROIS POINTS D'ETUDE PRINCIPAUX

1. LAMTO, SOUS CLIMAT EBURNEEN (AU SENS DE RIOU, 1988)

1.1. HISTORIQUE

L'histoire de la création de la Station d'Ecologie tropicale de Lamto a été retracée par LAMOTTE (1967, 1970), un bref rappel en sera donné ici. Fondée par le Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure de Paris avec l'aide du Centre National de la Recherche Scientifique, Lamto fonctionne depuis 1961 et travaille depuis une vingtaine d'années en liaison étroite avec l'Université d'Abidjan à qui appartient maintenant le territoire de 2500 ha mis en réserve.

Les travaux réalisés depuis près de 30 ans ont été menés par les chercheurs du Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, du C.N.R.S., de l'Institut d'Ecologie Tropicale et de l'Université d'Abidjan ainsi que de plusieurs universités étrangères. Un total de plus de 600 publications dont de nombreuses thèses a été produit à ce jour.

Le but général des recherches est d'analyser la composition, la structure, le fonctionnement et l'évolution d'une communauté biologique naturelle. Ce travail, qui prolonge ceux entrepris dès 1942 dans les savanes et prairies des Monts Nimba (Côte d'Ivoire et Guinée), se situe dans la perspective du Programme Biologique International. La première étape est la reconnaissance de la flore et de la faune du territoire étudié ainsi que l'analyse des facteurs physiques de l'écosystème. La seconde consiste en la détermination quantitative de la biocénose: elle comprend l'étude de l'importance relative des populations des différentes espèces animales et végétales ainsi que celle des variations saisonnières, annuelles et locales de cette composition. La

troisième étape est l'étude des échanges trophiques au sein de la biocénose: chaînes trophiques, rations alimentaires et productivité des principales espèces. Ces données sont destinées à établir le bilan énergétique de l'ensemble de l'écosystème. Les premières synthèses des nombreuses recherches déjà réalisées ont été données par LAMOTTE (1975, 1977 a et b) mais ce travail se poursuit encore.

Les études concernant la végétation sont d'abord des inventaires floristiques (PORTERES, 1966), des cartographies des différents faciès (DE LA SOUCHERE et BADARELLO, 1969; HIERNAUX, 1974) et quelques analyses phytosociologiques (SCHMIDT, 1978; HIERNAUX, 1975). La description des communautés végétales de savane et de leurs cycles saisonniers annuels a été faite par ROLAND et HEYDECKER (1963), ROLAND (1967), MONNIER (1968, 1973), BONVALLOT *et al.* (1970) et CESAR (1971 b). Le cycle de la biomasse et de la production des principales espèces herbacées des savanes a été suivi surtout par CESAR (1971 a et b, 1973, 1981, 1982). ABBADIE (1983, 1984) a également évalué la production herbacée de quelques sites mais son effort a porté pour l'essentiel sur le cycle de l'azote. Les premières analyses de valeur fourragère des herbes de Lamto dont dûes à HEDIN (1967). MENAUT (1971, 1973 a et b) s'est intéressé aux ligneux de savane. Plusieurs travaux de synthèse sur les végétaux ligneux et herbacés des savanes ont été publiés (CESAR et MENAUT, 1974; MENAUT et CESAR, 1979, 1982). D'autres études se rapportent à des groupes de plantes plus particuliers, comme les rôniers (PORTERES, 1964; VUATTOUX 1968, 1973), une Composée très commune (DUVIARD, 1969), deux Légumineuses (MONFORT, 1985), les Graminées (FOURNIER, 1984). La végétation des forêts riveraines du Bandama, des îlots forestiers de plateau et des forêts galeries a été étudiée par DEVINEAU (1973, 1975, 1976, 1984). Le problème du contact forêt savane a retenu l'attention de DUGERDIL (1970 a et b), SPICHIGER (1977), SPICHIGER et LASSAILLY (1981), SPICHIGER et PAMARD (1973) et DEVINEAU (1984). L'effet des feux de brousse sur la végétation des savanes a été étudié par MONNIER (1968, 1979, 1981). La question de l'évolution de zones de savane protégées du feu a été traitée par VUATTOUX (1970, 1972, 1976), MENAUT (1977) puis par DEVINEAU *et al.* (1984).

1.2. GEOLOGIE, GEOMORPHOLOGIE ET SOLS DANS LA REGION DE LAMTO

1.2.1. LA GEOLOGIE ET LA GEOMORPHOLOGIE A LAMTO

La région de Lamto se situe sur le socle antécambrien; les granites calco-alcalins birrimiens qui caractérisent la vieille plate-forme affleurent en maints endroits en blocs et chaos. Il existe cependant une grande diversité pétrographique liée aux épisodes éburnéens et volcaniques sous-marins de la région (AVENARD, 1971; RIOU, 1974). Une très forte érosion liée à l'évolution complexe des bassins hydrographiques du fleuve Bandama et de son affluent le Nzi a façonné l'aspect actuel des reliefs. De manière générale les modelés sont peu vigoureux, sauf aux abords immédiats du Bandama.

Les témoins des anciennes surfaces d'érosion sont nombreux autour de Lamto: une cuirasse bauxitique et ferrugineuse s'est maintenue sur la plupart d'entre eux. Les interfluves tabulaires situés au dessus de la courbe de niveau 160 m correspondraient d'après RIOU (1974) au moyen glacis défini par VOGT (1959) et GRANDIN (1973).

1.2.2. LES SOLS DE LAMTO

Dans la région de Lamto les sols de savane se sont en majorité développés sur un matériau remanié assez sableux, d'origine ferrallitique. La troncature de l'ancien sol est importante, un recouvrement sableux à sablo-argileux repose sur les horizons ferrallitiques plus profonds, mais l'évolution actuelle est ferrugineuse (PERRAUD, 1971; RIOU, 1974). De cette opposition entre l'évolution passée et l'évolution actuelle résulte une grande complexité pédologique.

Sur les pentes et les sommets, ces sols remaniés sont graveleux ou profonds, avec des taches et des concrétions. En pente inférieure, ils sont plus sableux, sans éléments grossiers, mais présentent une hydromorphie de profondeur liée à une remontée de la nappe qui provoque un engorgement pendant deux ou trois mois au cours de la saison des pluies.

Sur les interfluves, on rencontre sous forêt des sols ferrallitiques moyennement désaturés, du groupe remanié et du

TABLEAU III.1. Description du profil pédologique d'une savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* de Lamto d'après DE JONG (1983). Site d'étude n° 1 de la phytomasse de FOURNIER entre 1980 et 1983.

Date: 6 février 1982
Altitude: 115 m au dessus du niveau de la mer
Physiographie: versant colluvial orienté NW
Pente: 5%

Horizon A: 0-45 cm	Gris-brun (10 YR 5/2); sable fin; particules subarrondies, structure granuleuse; nombreux micropores; nombreuses racines fines et très fines diffuses.
Horizon Ag: 45-80 cm	Brun-jaune clair (10 YR 6/4); sable fin et moyen; particules subanguleuses; structure granuleuse; nombreux micro- et macropores; nombreuses racines fines et plus épaisses; taches d'oxydation de taille moyenne autour des pores.
Horizon C: 80-155 cm	Blanc rosé (75 YR 8/2); sable moyen; humidité à partir de 130 cm; particules subanguleuses; structure granuleuse; presque pas de pores; très peu de taches d'oxydation; concrétions ferrugineuses aux niveaux 80 et 110 cm; profondeur supposée de la roche-mère 3m (blocs granitiques à proximité).

sous-groupe induré mais la ferrallitisation ancienne semble moins poussée sous savane. On y rencontre, sous la pédogenèse actuelle, un stade de passage entre sols ferrugineux tropicaux -parfois à horizons vertiques en profondeur- et sols ferrallitiques faiblement désaturés.

Sur versant, les sols ferrugineux tropicaux remaniés lessivés hydromorphes évoluent sur des colluvions sableuses recouvrant des altérites ferrallitiques plus ou moins tronquées (sols sableux); une nappe de gravillons peut s'y rencontrer à diverses profondeurs.

Des sols ferrallitiques faiblement désaturés rajeunis (également interprétables comme des sols bruns eutrophes peu évolués) peuvent également s'observer sur roches basiques. Sur amphibolites ils se rapprochent plutôt d'un type vertique non typique car ils sont situés très au sud de leur limite climatique habituelle.

A titre d'illustration sont présentés deux profils décrits par DE JONG (1983) sous savane, qui correspondent à des parcelles d'étude de la phytomasse (tab. III.1 et III.2) ainsi qu'une séquence analysée par PERRAUD (1971) dans une région proche de Lamto (tab. III.3 et fig. III.1). Les descriptions précises des sols des sites d'étude de CESAR (1971 b) sont données en annexe.

1.2.3. LA DISPONIBILITE DE L'EAU DANS LE SOL A LAMTO

L'importance de la fraction sableuse dans les sols de Lamto leur confère une grande variabilité saisonnière de la diponibilité en eau. Sous le climat humide de la région, les sols présentent une alternance de périodes de dessèchement et d'engorgement comme le montrent les figures III.2 et III.3, empruntées aux travaux de LAVELLE (1971) et d'ABBADIE (1983). Ces mesures complètent et confirment celles faites auparavant par BONVALLOT (1968).

1.3. CLIMAT DE LAMTO

Lamto appartient au climat éburnéen intérieur typique défini par RIOU (1988) et décrit au chapitre II, § 2.2.1 p 32 (voir aussi fig. II.1). Une étude détaillée des caractéristiques climatiques de Lamto a été faite par LECORDIER (1974); la question a été examinée de nouveau par FORGE (1982), qui a souligné la grande variabilité interannuelle de cette région, et surtout par PAGNEY (1988) qui a insisté plus particulièrement sur les bilans hydriques.

Une station climatique fonctionne sur Lamto même et de très nombreuses données y ont été collectées entre 1962 et 1986 sous la direction de J.L. TOURNIER, puis sous celle de J.L. TIREFORD depuis 1987 (LAMOTTE et TIREFORD, 1988).

TABLEAU III.2. Description du profil pédologique d'une savane arbustive de mi-pente à *Crossopteryx febrifuga* et Andropogonées de Lamto d'après DE JONG (1983). Site d'étude n°2 de la phytomasse de FOURNIER entre 1980 et 1983.

Date: 11 février 1982
Altitude: 123 m au dessus du niveau de la mer
Physiographie: terrasse alluviale érodée
Pente: 5%

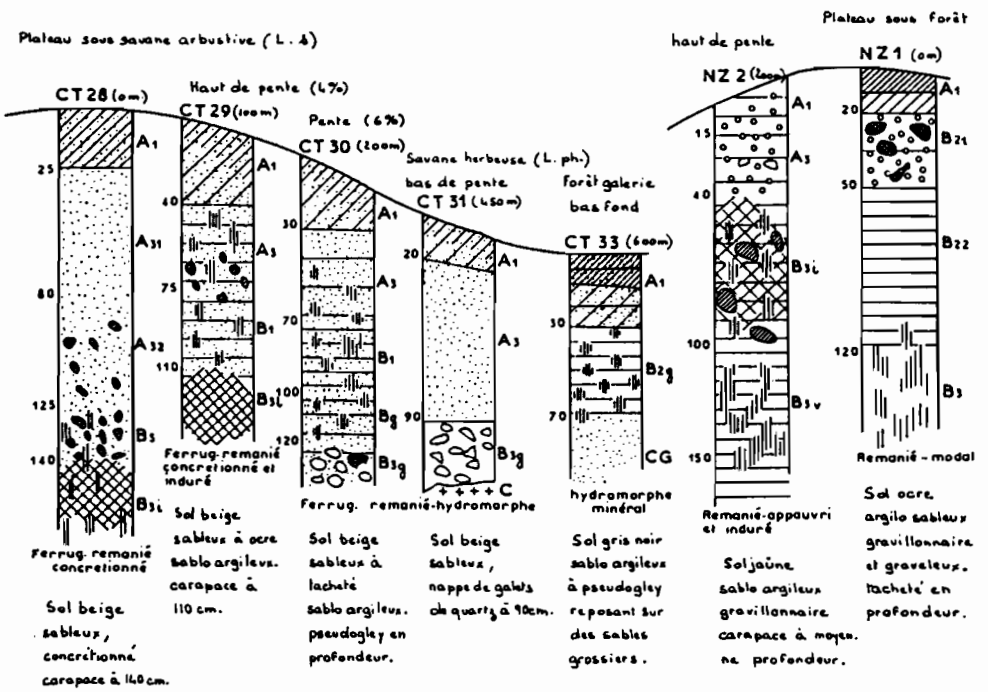
Horizon A: 0-40 cm	Gris foncé (2,5 YR 4/0); sable fin et moyen; particules subarrondies; faible structure subangulaire en blocs; pores fins et très fins, quelques pores moyens; nombreuses racines réparties de façon homogène; presqu' aucun gravillon.
Horizon B1 40-70 cm	Rouge-brun (2,5 YR 4/4); sable limoneux; faible structure subangulaire en blocs; nombreux micropores; pores fins et très fins; quelques pores moyens; quelques gravillons; concrétions ferrugineuses, morceaux de quartz, particules jaunes de granite altéré.
Horizon B cn 70-110 cm	Rouge (2,5 YR 4/2); couche graveleuse avec concrétions ferrugineuses arrondies et graviers fluviatiles cristallins anguleux; particules toutes enrobées dans un limon illuvial; structure granuleuse; quelques pores fins; quelques fines racines.
Horizon CR 110-150 cm	Rouge foncé (10 R 3/6); particules de roche-mère altérée reconnaissables jaune-rouge (5 YR 6/8); aucun caractère d'hydromorphie ni d'engorgement; quelques pores fins et racines.

Sols ferrallitiques moyennement désaturés et sols ferrugineux *issus de granites*.

Séquences de sols de Toumodi-Nzéré (couloir de Nzi).

Végétation : forêt dense humide semi-décidue, type à *Celtis* spp. et *Triplochiton Scleroxylon* et savane guinéenne, type à *Loudetia simplex* et *Loudetia phragmitoïdes*.

Modelé : largement ondulé (L : 400-800 m, H : 20-30 m, alt. : 120-90 et 200/160-170 m).



	A1 0-25	A31 30-40	B3 140	A1 0-20	A3 50	B3i 110	A1 0-20	Bg 100	A1 0-20	A3 30-40	A1 0-20	B2g 40-60	A1 0-15	B3i	B3v	A1 0-20	B21 20-40	B22 80-100
C ‰	6,2			6,2			5,1		5,1		20,5		17,8			22,8		
A %	4,0	3,0	10,0	4,0	12,5	22,8	4,7	19,8	3,7	3,5	12,5	24,5	18,0	13,7	32,2	18,0	35,5	39,5
S mé %	1,51	0,79	1,25	1,29	0,42	2,06	1,0	2,30	1,36	0,71	6,36	6,28	5,80	0,69	0,43	11,1	3,39	2,98
V	70	49	57	56			45		56		71		71	25	14	86	53	71
pH	5,8	6,0	5,4	5,9	5,3	5,9	5,6	5,7	5,8	5,6	5,5	6,1	5,8	4,9	5,0	6,6		5,7

FIGURE III.1. Profils d'une séquence de sols de la région de Toumodi-Nzéré (près de Lamto) d'après PERRAUD (1971).

TABLEAU III.3. Caractéristiques physico-chimiques d'une séquence de sols de la région de Toumodi-Nzéré (près de Lamto) d'après PERRAUD (1971), voir les profils correspondants dans la figure III.1.

	C	A%	S mé%	V	pH
PROFIL n°1					
A1 0-25 cm	6,2	4,0	1,51	70	5,8
A31 30-40 cm		3,0	0,79	49	6,0
B3 vers 140 cm		10	1,25	57	5,4
PROFIL n°2					
A1 0-20 cm	6,2	4,0	1,29	56	6,9
A3 vers 50 cm		12,5	0,42		5,3
B3i vers 110 cm		22,8	2,06		5,9
PROFIL n°3					
A1 0-20 cm	5,1	4,7	1,0	45	5,6
Bg vers 100 cm		19,8	2,30		5,7

TABLEAU III.3. (suite).
PROFIL n°4

A1 0-20 cm	5,1	3,7	1,36	56	5,8
A3 30-40 cm		3,5	0,71		5,6

PROFIL n°5

A1 0-20 cm	20,5	12,5	6,36	71	5,5
B2g 40-60 cm		24,5	6,28		6,1

PROFIL n°6

A1 0-15 cm	17,8	18,0	5,80		5,8
B3i		13,7	0,69	25	4,9
B3v		32,2	0,43	14	5,0

PROFIL n°7

A1 0-20 cm	22,8	18,0	11,1	86	6,6
B21 20-40 cm		35,5	3,39	53	
B22 80-100 cm		39,5	2,98	71	5,7

C: teneur en argile (pour 1000)
A% pourcentage d'argile S: somme des bases échangeables
pH: réaction physico-chimique V: taux de saturation

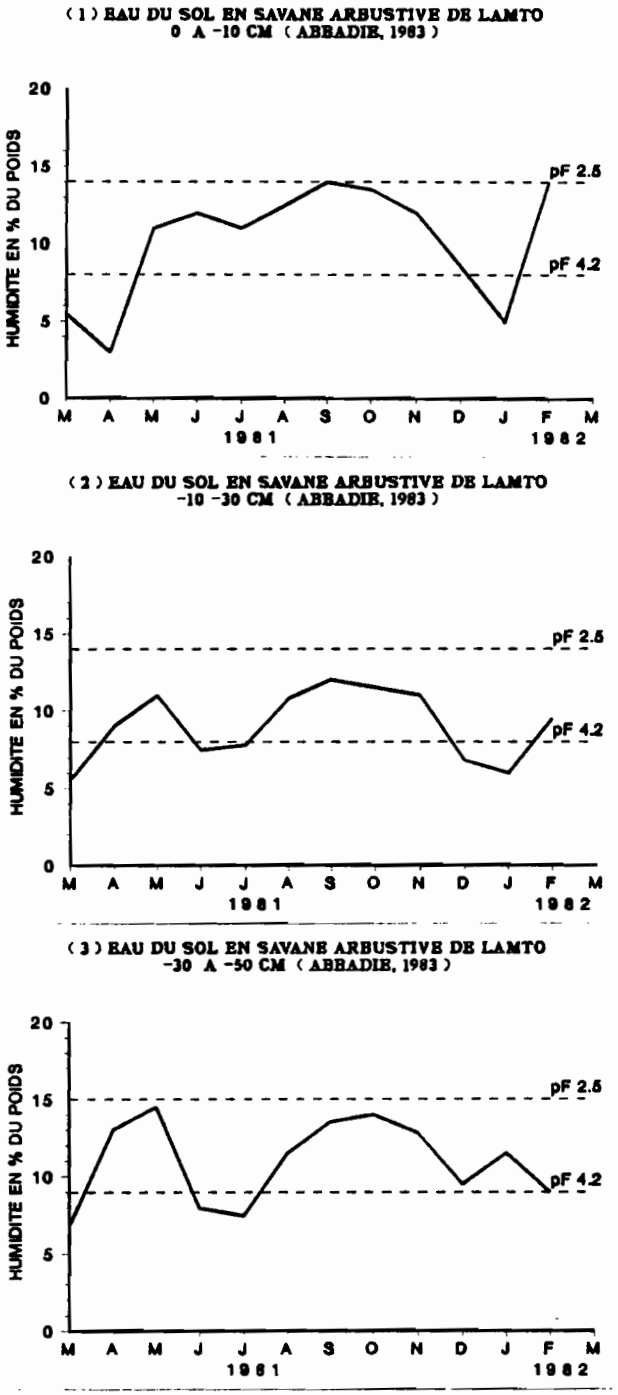


FIGURE III.2. Variations saisonnières de la disponibilité de l'eau du sol dans une savane arbustive de Lamto (Côte d'Ivoire) d'après ABBADIE (1983).

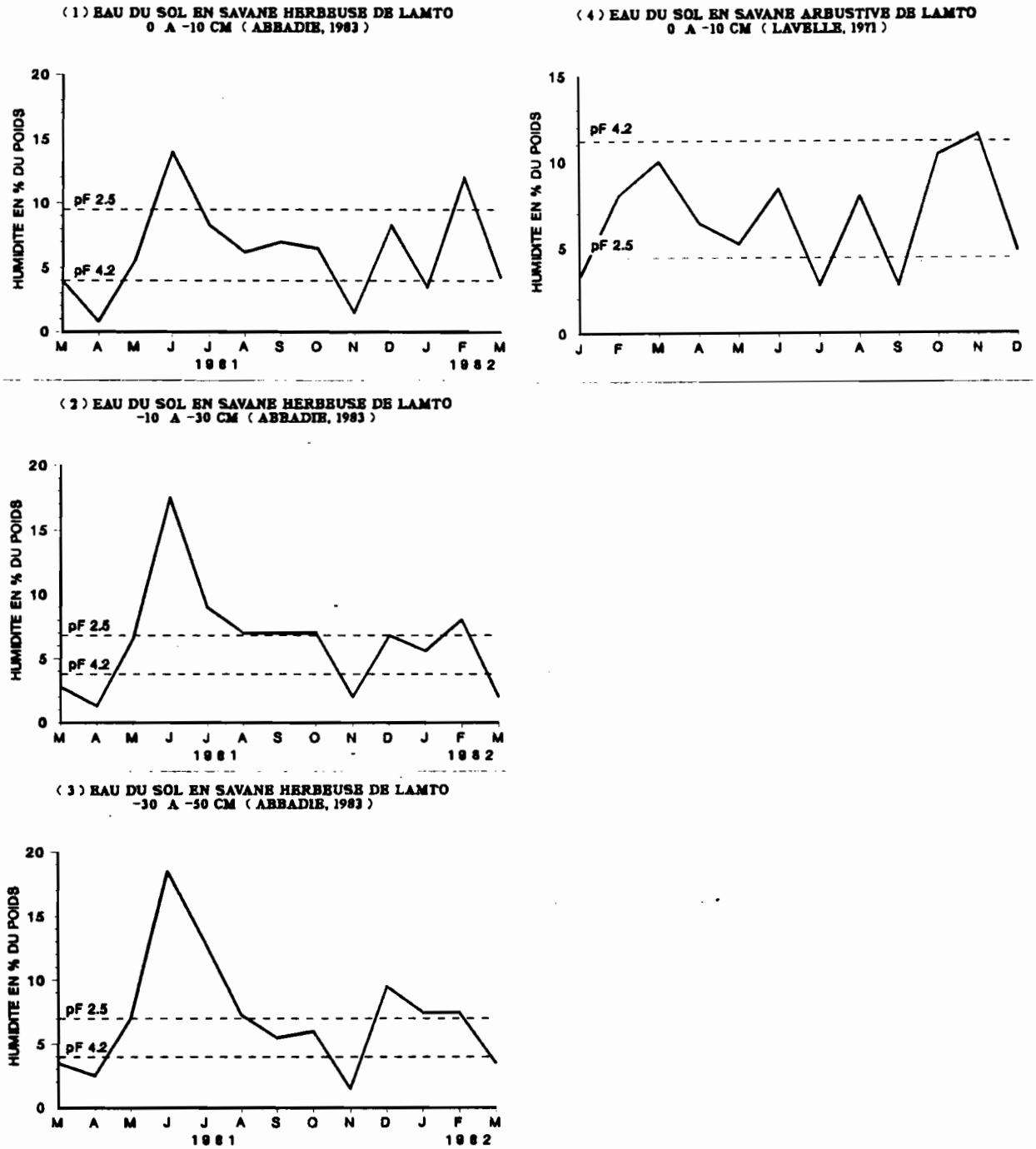


FIGURE III.3. Variations saisonnières de la disponibilité de l'eau du sol dans une savane herbeuse et une savane arbustive de Lamto (Côte d'Ivoire) d'après LAVELLE (1971) et ABBADIE (1983).

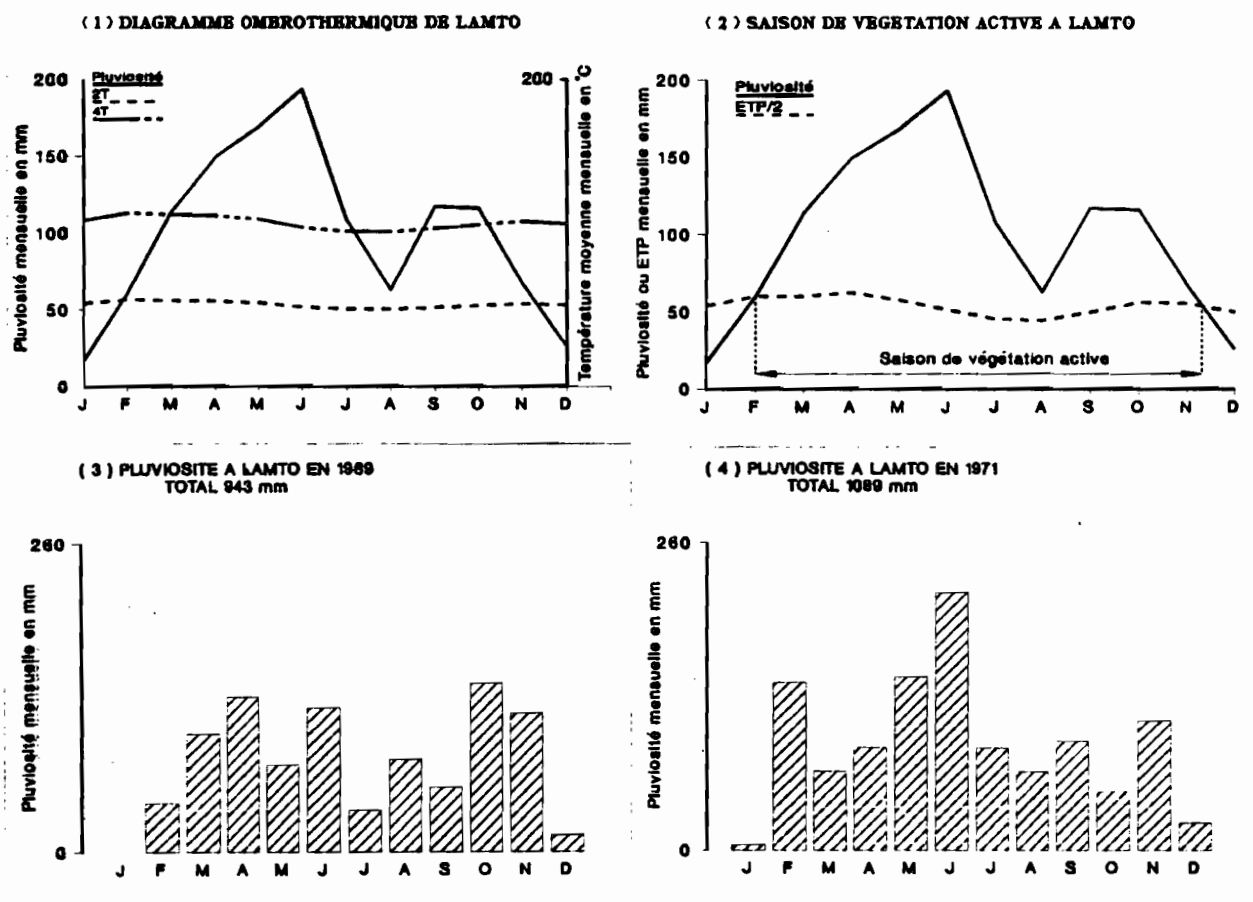


FIGURE III.4. Quelques éléments du climat de Lamto: diagramme ombrothermique, période de végétation et répartition saisonnières des pluies pendant les années 1969 et 1970

1.3.1. LA VALEUR MOYENNE DES PARAMETRES CLIMATIQUES DANS LA REGION DE LAMTO.

La pluviosité annuelle moyenne, calculée sur 25 ans (1962-1986), atteint 1198 mm; une tendance à la diminution se manifeste cependant depuis 1968.

La température annuelle moyenne, calculée sur 10 ans (3 mesures quotidiennes entre 1962 et 1972), est de 26,7°C avec un maximum journalier moyen de 27,4°C et un minimum de 26,1°C, ce qui est un écart thermique très faible.

L'évapotranspiration potentielle (ETP) annuelle atteint 1294 mm.

La variation relative des pluies et des températures mensuelles permettent de définir une saison sèche de décembre à février et une saison pluvieuse de mars à novembre interrompue par une phase de diminution des précipitations, le plus souvent au mois d'août, qui est couramment qualifiée de "petite saison sèche" (fig. III.4.1). La forte humidité atmosphérique qui règne alors exige toutefois que soit nuancée l'idée d'aridité que pourrait suggèrer ce terme (LECORDIER, 1974).

La période théorique de végétation active, définie comme l'époque où les précipitations sont supérieures à la moitié de l'ETP, dure environ 300 jours par an (fig. III.4.2).

1.3.2. LES VARIATIONS INTERANNUELLES DES PARAMETRES CLIMATIQUES DANS LA REGION DE LAMTO.

La pluviosité annuelle est très variable: elle se situe entre les valeurs extrêmes de 797 et 1689 mm pour les 25 années comprises entre 1962 et 1986.

La température annuelle moyenne, bien plus constante que les précipitations, présente moins de 0,5°C d'écart sur 10 ans (1962-1972) avec un minimum de 26,43°C et un maximum de 26,83°C.

L'organisation saisonnière bimodale des pluies n'est pas toujours réalisée et la date des phases de faible pluviosité est très variable (fig. III.4.3 à III.4.4 et III.5.1 à III.5.3). Ceci est sans doute lié à la situation de contact entre le régime tropical du nord et le régime équatorial du sud.

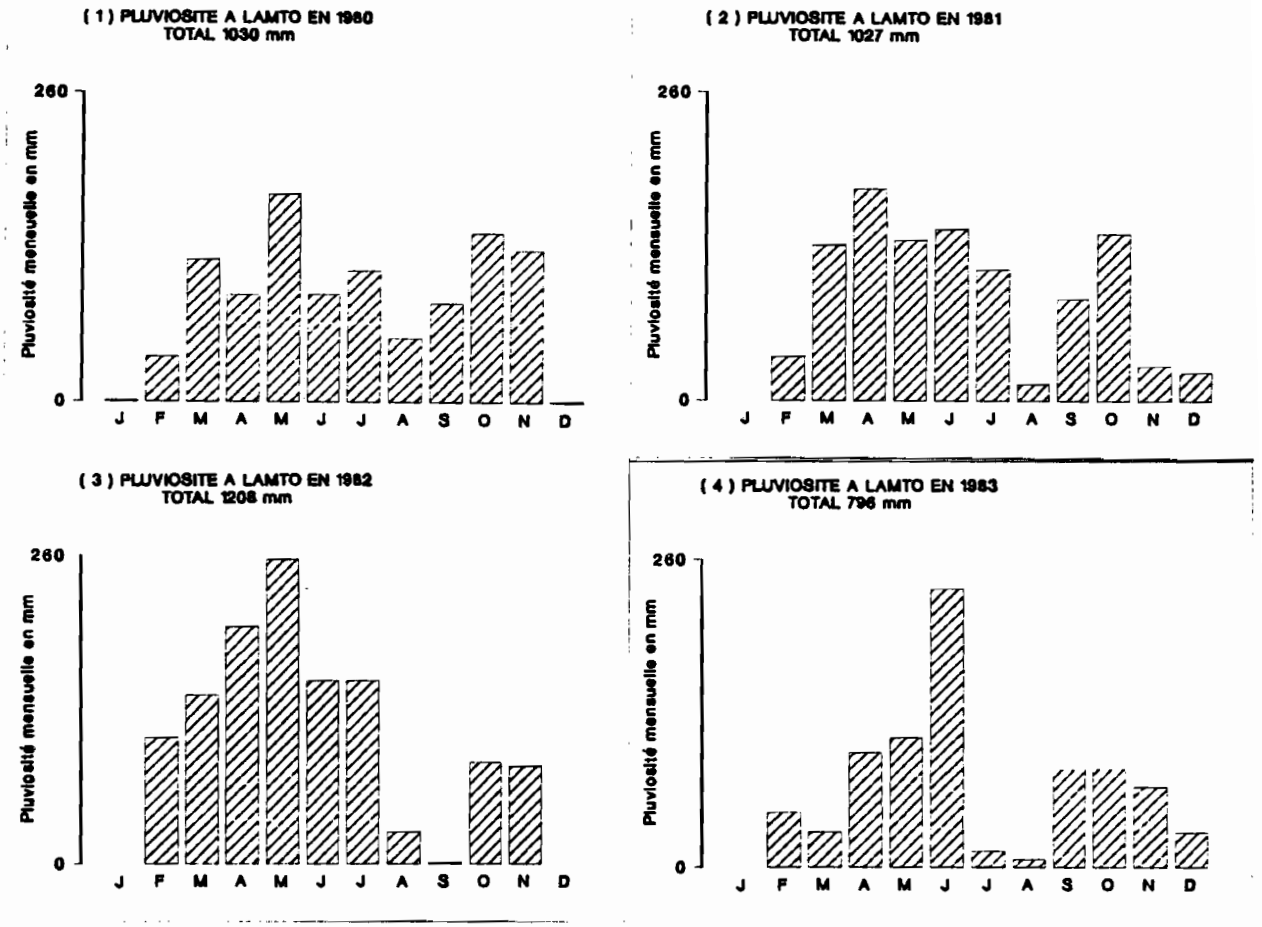


FIGURE III.5. Répartition saisonnières des pluies à Lamto pendant les années d'étude.

1.4. LES PEUPLEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX DANS LA REGION DE LAMTO

Bien que de nombreux vestiges préhistoriques parsèment le territoire ivoirien, on ne sait presque rien des premiers occupants, il pourrait s'agir de populations de race négrille d'après le portrait qu'en brosse une tradition orale très vivace mais cela reste une simple hypothèse (SCHNELL, 1948; LOUCOU, 1978). Les traces d'une occupation néolithique abondent dans la région de Lamto avec des meules sur affleurement granitiques. La mise en place de la population actuelle, après de complexes mouvements de migration, était achevée au XIXième siècle.

Lorsque les premiers représentants de l'ethnie Baoulé (groupe Akan) qui habite aujourd'hui la région de Lamto, sont arrivés du Ghana vers le treizième siècle, ils ont trouvé sur place des populations de Gouro qu'ils refoulèrent vers l'ouest. Les Baoulé sont traditionnellement des cultivateurs d'igname et de banane et des chasseurs, l'élevage de petits animaux ne tient qu'une place réduite dans leur économie.

La densité actuelle de population dans la région de Lamto est comprise entre 21 et 50 habitants par km^2, ce qui est assez élevé pour l'Afrique. Les principales cultures commerciales de la région sont le café et le cacao, tandis que l'igname et le maïs prédominent parmi les cultures vivrières. L'élevage a toujours été très peu important dans cette région.

La faune mammalienne sauvage, de nos jours extrêmement réduite (tab. III.4) à cause de la densité des populations humaines, est incapable d'exercer un prélèvement alimentaire important sur la végétation. Sa destruction est cependant très récente: elle coïncide avec la généralisation des armes à feu. BOURLIERE *et al.*(1974) constatent que la liste faunistique de la région reflète bien son caractère mixte: espèces de forêt et de savane coexistent, avec toutefois une prédominance des premières. D'après les vestiges actuels et par comparaison avec des zones protégées sous des climats similaires, ces auteurs estiment que la charge en Mammifères du climax de ces régions de mosaïque forêt savane aurait pu être d'environ 5 t/km^2.

TABLEAU III.4. Grands herbivores des savanes de Lamto d'après BOURLIERE, MINNER et VUATTOUX (1974).

ESPECES	REMARQUES
Loxodonta africana (Eléphant)	aujourd'hui disparu, dernière observation en 1972.
Hippopotamus amphibius (Hippopotame)	autrefois abondant, disparu, dernière observation en 1972.
Phacochoerus aethiopicus (Phacochère)	autrefois abondant, paraît aujourd'hui disparu.
Kobus defassa (Cobe Defassa)	n'a jamais été commun, s'observe exceptionnellement.
Kobus kob (Cobe de Buffon)	espèce actuellement la plus abondante; subsistent quelques dizaines d'individus.
Redunca redunca (Redunca)	disparu.
Ourebia ourebi (Ourébi)	disparu.
Alcephalus bucelaphus (Bubale)	jamais observé; connu des vieux chasseurs de la région.
Syncerus cafer (Buffle)	troupeau d'une dizaine d'individus observé ces dernières années.
Cephalophus monticola (Céphalophe de Maxwell)	assez fréquemment observé en savane.
Tragelaphus scriptus (Guib harnaché)	fréquemment observé aux alentours de la station

1.5. LA VEGETATION DE LAMTO

La station de Lamto se situe à la pointe du "V Baoulé", zone de savane pénétrant dans le domaine de la forêt. L'existence de ces savanes très méridionales, sous un climat permettant l'implantation de forêts, a donné lieu à de nombreuses interprétations faisant intervenir la paléoclimatologie, la pédologie et l'influence de l'homme (voir plus haut). Cette situation de limite, au contact de la forêt, confère une grande originalité aux savanes de Lamto.

1.5.1. LES FORMATIONS VEGETALES DE LAMTO

D'après la carte générale de végétation de la Côte d'Ivoire dressée par GUILLAUMET *et al.* (1969) la région de Lamto appartient au secteur mésophile du secteur guinéen. Les formations qu'on y rencontre sont des savanes arborées et arbustives à *Loudetia simplex* avec des peuplements de palmiers rôniers et des forêts galeries ainsi que de petites superficies de forêts semi-décidues à *Aubrevillea kerstingii* et *Triplochiton scleroxylon*. Plus au nord du "V Baoulé" apparaissent des savanes arborées et arbustives à *Loudetia arundinacea* et de manière plus localisée quelques savanes herbeuses à *Loudetia phragmitoides*.

Au terme d'une étude phyto-écologique approfondie des savanes du pays Baoulé méridional, HIERNAUX (1975) conclut que ce sont le type et l'intensité de l'artificialisation qui influencent de manière primordiale la composition floristique dans cette région. Celle-ci apparaît ensuite fortement liée aux régimes hydriques des sols et à la structure de la végétation. Dans les régions à artificialisation faible comme Lamto, c'est la structure de la végétation qui importe le plus, seuls le rythme et la régularité des feux étant liés à l'homme. L'étude de HIERNAUX lui permet aussi d'affirmer que la flore des savanes de Lamto est très largement représentative de celle des savanes d'artificialisation faible du pays Baoulé méridional. Une carte des formations de la réserve de Lamto a été établie par HIERNAUX (1974) à partir de l'étude stéréoscopique de photographies aériennes au 1/20 000, elle complète celle, plus ancienne et moins étendue, réalisée par DE LA SOUCHERE et BADARELLO (1969).

1.5.2. PRESENTATION DES PRINCIPAUX SITES D'ETUDE

La localisation des principaux sites d'étude de CESAR (1971 b) ainsi que des deux sites d'étude de FOURNIER (1982 a, 1984), ABBADIE (1983) et DE JONG (1983) est donnée dans la figure III.6. Seuls ces deux derniers seront cependant décrits en détail, la présentation très complète des premiers se trouvant dans la thèse de CESAR (1971 b).

Faciès n°1: Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*

Cette savane est située sur la piste dite "du nord", près de la limite du territoire de la Station. Elle occupe une position de bas de versant et son sol est très sableux (voir tab. III.1 p. 56).

Sa strate ligneuse extrêmement claire se réduit à quelques espèces comme *Annona senegalensis* et *Crossopteryx febrifuga*; quelques rôniers (*Borassus aethiopium*) parsèment aussi le site.

Les Graminées domimantes, *Loudetia simplex*, *Monocymbium ceresiiforme* et *Andropogon schirensis*, sont toutes des pérennes. On trouve aussi: *Hyperthelia dissoluta*, *Andropogon ascinodis*, *Hyparrhenia subplumosa*, *Panicum baumannii*, *A. perligulatus*, *Ctenium newtonii* et *Brachiaria brachylopha*.

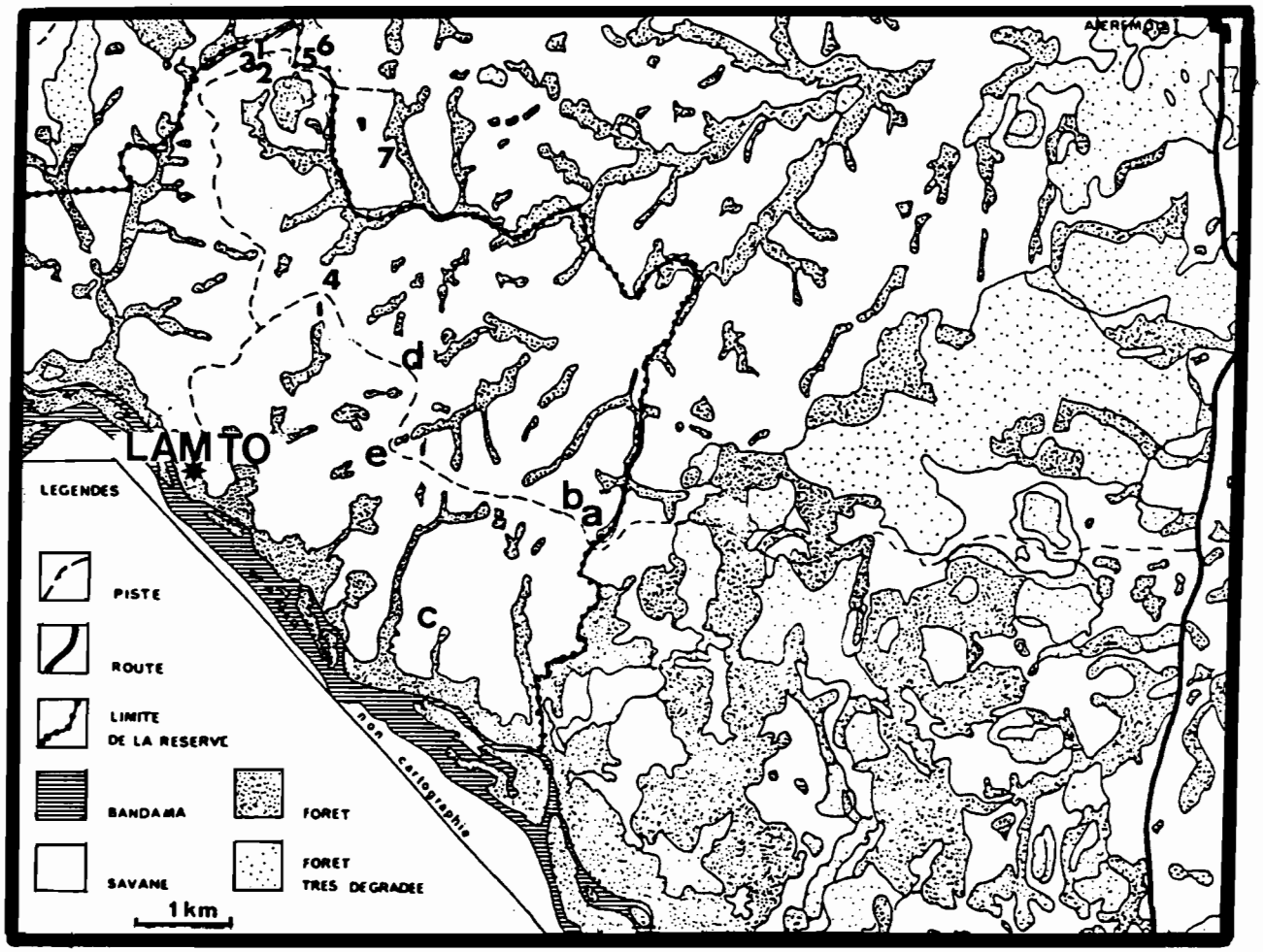
Les Cypéracées comprennent: *Bulbostylis pilosa*, *Cyperus tenuiculmis* var. *schweinfurthianus*, *C. ledermannii*, *Fimbristylis hispidula* et *Scleria lagoensis*.

Les Légumineuses sont représentées par *Vigna multinervis*, *V. filicaulis*, *Indigofera polysphaera*, *I. bracteolata*, *I. hirsuta*, *I. pulchra*, *I. paniculata*, *Tephrosia flexuosa*, *Dolichos chrysanthus*, *Eriosema molle*, *Rhynchosia sublobata* et *Sphenostylis holosericea*.

Les autres espèces présentes sont: *Borreria octodon*, *B. scabra* (RUBIACEAE), *Aneilema setiferum* (COMMELINACEAE), *Haumaniastrum lilacinum* (LABIATAE), *Gladiolus klattianus* (IRIDACEAE), *Vernonia nigritana*, *V. guineensis* (COMPOSITAE), *Striga asiatica* (SCROFULARIACEAE), *Pandiaka heudelotii* (AMARANTHACEAE) et *Curculigo pilosa* (OXALIDACEAE).

Faciès n°2: Savane arbustive à Andropogonées

Située comme la précédente sur la piste du nord, cette savane en est éloignée seulement de quelques centaines de mètres; son sol est cependant plus gravillonnaire et argileux (voir tab. III.2 p. 58).



SITES D'ETUDE DE CESAR (1971 b):
a Savane boisée
b Savane herbeuse à Andropogonées
c Savane arbustive à Andropogonées
d Savane de transition: arbustive à Andropogonées en amont, herbeuse à *Loudetia simplex* en aval
e Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*

SITES D'ETUDE DE FOURNIER
1 Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* (+)
2 Savane arbustive à Andropogonées (+)
3 Savane boisée de plateau (*)
4 Savane herbeuse de plateau à *Loudetia simplex*
5 Savane herbeuse de transition (*)
6 Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* (*)
7 Savane de lisière de galerie à *Andropogon macrophyllus*
(+) sites communs d'étude avec ABBADIE (1983) et DE JONG (1983)
(*) sites communs d'étude avec ARBEILLE (1986)

FIGURE III.6. Localisation des sites d'étude à Lamto (6°N, Côte d'Ivoire).

Carte d'après HIERNAUX (1975) et DEVINEAU (1976)

La strate ligneuse, dont le recouvrement atteint 30% environ, est dominée par *Crossopteryx febrifuga*. Elle comprend de plus: *Annona senegalensis, Cussonia barteri, Dichrostachys glomerata, Piliostigma thonningii, Terminalia glaucescens Bridelia ferruginea, Nauclea latifolia, Cochlospermum planchoni* et *Ficus capensis*.

Les Graminées dominantes, *Hyperthelia dissoluta, Andropogon schirensis* et *Schizachyrium platyphyllum*, sont accompagnées par d'autres espèces comme: *Hyparrhenia subplumosa, H. smithiana, Imperata cylindrica, Panicum baumannii, Chasmopodium caudatum, Sorghastrum bipennatum* ainsi que, bien plus rares, *Panicum fluviicola, Brachiaria brachylopha, Andropogon ascinodis* et *Loudetia simplex*.

Les Cypéracées comprennent *Bulbostylis filamentosa, Fimbristylis scabrida, Scleria lagoensis, S. lithosperma* et *Cyperus tenuiculmis* var. *schweinfurthianus*.

Les Légumineuses appartiennent aux espèces: *Cassia mimosoides, Galactia tenuifolia, Indigofera polysphaera, I. dendroides, Vigna multinervis, V. racemosa, V. filicaulis, Tephrosia elegans, T. bracteolata, Desmodium canum, Pseudarthria hookeri, Centrosema pubescens, Eriosema flemingioides, E. griseum, E. molle, E. glomeratum, Rhynchosia sublobata*.

D'autres familles sont représentées par les espèces: *Borreria octodon, B. scabra* (RUBIACEAE), *Pandiaka heudelotii* (AMARANTHACEAE), *Aspilia bussei, A. helianthoides, Vernonia nigritiana, V. guineensis* (COMPOSITAE), *Lippia multiflora* (VERBENACEAE), *Haumaniastrum lilacinum* (LABIATAE), *Aframomum latifolium* (ZINGIBERACEAE), *Curculigo pilosa* (OXALIDACEAE), *Aloe barteri* (LILIACEAE) et *Polygala arenaria* (POLYGALACEAE).

2. OUANGO-FITINI, SOUS CLIMAT EBURNEEN (AU SENS DE RIOU, 1988)

2.1. HISTORIQUE

La localité de Ouango-Fitini est située à la limite nord du Parc National de la Comoé. Dès 1926 la majeure partie de la région située entre le fleuve Comoé et la ville de Bouna était déclarée "Refuge Nord de la Côte d'Ivoire". Ce Refuge fut agrandi en 1953 en une "Réserve de Faune de Bouna" à

laquelle s'est ajoutée la Réserve Forestière de Kong, sur la rive ouest du fleuve Comoé, pour constituer en 1968 l'actuel Parc de la Comoé.

D'après les textes du décret de création, le Parc est destiné à la science, à l'éducation et au tourisme (F.G.U.-KRONBERG, 1979). Ce grand domaine de 11 500 km^2 possède un réseau de plus de 1000 km de pistes servant à la surveillance mais aussi au tourisme qui s'est développé assez rapidement.

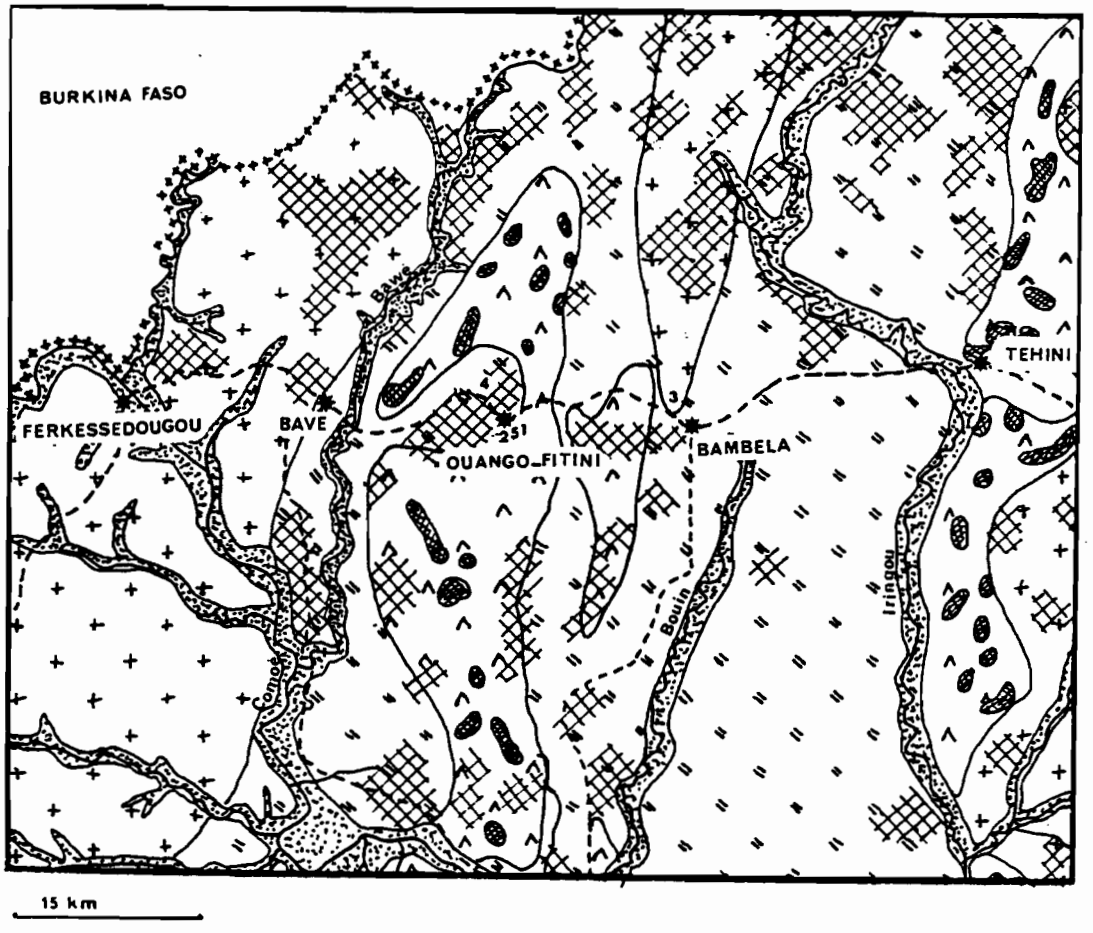
Il semble que les premiers travaux de recherche scientifique remontent à 1967 et 1968, avec une étude sur la population de Cobes (*Kobus kob*) effectuée par GEERLING et BOKDAM (1971, 1973). La première étude de végétation sur l'ensemble du Parc, plus tardive, est due à CESAR (1978). Un inventaire général des conditions écologiques et biologiques, principalement axé sur la grande faune, a ensuite été réalisé par la F.G.U.-KRONBERG (1979) sur mission confiée par l'Office Allemand de la Coopération Technique (G.T.Z.).

Des recherches écologiques plus ponctuelles mais plus approfondies, ont été commencées à Ouango-Fitini sous l'impulsion du Professeur LAMOTTE à partir de 1980 (LAMOTTE *et al.*, 1981). Réalisés par une équipe du Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, les travaux concernent la végétation ligneuse (DEVINEAU et MENAUT, 1981; DEVINEAU, 1982, 1984) et herbacée (FOURNIER, 1981, 1982 a et b, 1983 a et b; FOURNIER, HOFFMANN et DEVINEAU, 1982) ainsi que divers groupes animaux (LAMOTTE *et al.*, 1980; LEPAGE, 1980, 1984; CAMBEFORT, 1984). D'autres études sur la végétation ont été continuées par la suite (LAVENU, 1984; PUYRAVAUD, 1989).

2.2. GEOLOGIE, GEOMORPHOLOGIE ET SOLS DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

2.2.1. GEOLOGIE ET GEOMORPHOLOGIE A OUANGO-FITINI

Le sous-bassement géologique du Parc de la Comoé est constitué de granites (en majorité calco-alcalins à biotite), de schistes (auxquels il faut ajouter des grès et arkose) et de roches vertes (AVENARD, 1971; B.E.T.P.A., 1978). La région de Ouango-Fitini se trouve dans une zone de contact entre schistes, roches vertes et granites (fig. III.7).



- sols ferrallitiques remaniés indurés moyennement désaturés sur schistes
- sols ferrallitiques remaniés indurés moyennement désaturés sur granites
- présence de buttes cuirassées et de sols lithiques sur cuirasse et carapace
- cuirasses sommitales bauxitiques ou ferrugineuses anciennes
- association de sols ferrallitiques faiblement rajeunis, faiblement désaturés sur roches basiques et de sols bruns eutrophes tropicaux
- sols hydromorphes minéraux
- cours d'eau

FIGURE III.7. Répartition des différents types de sols dans la région de Ouango-Fitini (d'après PERRAUD et DE LA SOUCHERE 1969) et localisation des sites d'étude de la végétation.

Sur les schistes, à une altitude d'environ 300 m, se rencontrent de vastes plateaux à cuirasses ferrugineuses, souvent légèrement ondulés, cernés de corniches dont le ressaut habituellement assez net est suivi d'un replat puis d'une pente relativement forte de 7 à 10% (AVENARD, 1971).

Sur granites existent soit des buttes à cuirasse continue soit des plateaux peu étendus à cuirasse discontinue avec un replat moins développé que sur schistes et une longue pente faible (1 à 3%) aboutissant à un bas-fond plat.

Les roches vertes correspondent à des barres rocheuses dominant de 100 à 200 m des glacis rigides.

2.2.2. LES SOLS DE OUANGO-FITINI

L'évolution quaternaire des sols, sous un climat plus humide que l'actuel, a été ferrallitique mais l'évolution actuelle est ferrugineuse dans bien des cas, si bien que l'on observe dans la région le passage entre les deux types, avec toute une série d'intergrades. LEROUX (1967), dans une étude de la région Nassian-Bouna (sur granite), a observé que les sols ferrallitiques prédominaient sous forêt, tandis que les sols ferrugineux se rencontraient dans les zones de savane adjacentes.

La répartition des sols suit par ailleurs assez exactement celle des roches mères, la ferruginisation étant plus poussée sur granite que sur schistes (PERRAUD, 1971).

Dans les deux sites d'étude principaux de la phytomasse, une savane herbeuse à *Loudetia simplex* et une savane arbustive à *Detarium microcarpum* (voir chapitre X), les sols sont ferrugineux tropicaux issus de sols ferrallitiques remaniés sur schistes (tab. **III.5**). Le seul point d'étude situé sur granite est la savane arborée à *Daniellia oliveri* (tab. **III.5**). Une séquence sur granite étudiée dans la région par PERRAUD (1971) est décrite dans le tableau **III.6** et dans la figure **III.8**. La localisation des points d'étude de la phytomasse herbacée a été donnée dans la figure **III.7**.

TABLEAU III.5. Sols des sites d'étude à Ouango-Fitini.

SITE	FRACTION GROSSIERE T	FRACTION GROSSIERE G	FRACTION FINE T	FRACTION FINE S
SAVANE HERBEUSE à *Loudetia simplex* Sol ferrugineux tropical, remanié ferrallitique sur schiste				
Surface:	abondantes concrétions ferrugineuses			
vers 10 cm	70%	42%	30%	6%
	Brun-jaune foncé à brun-gris très foncé (10 YR 3/4 sec, 10 YR 3/2 mouillé); texture argileuse.			
vers 30 cm	59%	44%	41%	16%
	Brun franc à brun foncé (7,5 YR 4/6 sec, 7,5 YR 3/4 mouillé); texture argilo-limoneuse.			
vers 30 à 60 cm:	horizon cuirassé très induré se fractionnant en blocs.			
SAVANE ARBUSTIVE à *Detarium microcarpum* Sol ferrugineux tropical, remanié ferrallitique sur schiste				
0 à 5 cm	7%	7%	93%	11%
	texture sablo- faiblement argileuse.			
30 cm	62%	52%	35%	3%
	Brun franc à brun foncé (7,5 YR 4/6 sec, 7,5 YR 4/4 mouillé); texture argilo-sablo-limoneuse.			
50 cm	49%	41%	51%	11,5%
	Ocre rouge à brun rouge (5 YR 4/6 sec, 5 YR 4/4 mouillé); texture argilo-sablo-limoneuse.			
50 à 80 cm	horizon cuirassé.			

TABLEAU III.5. (suite)

FORET CLAIRE à *Isoberlinia doka*

0 à 10 cm	30%
au delà de 30 cm	cuirasse qui affleure d'ailleurs par endroits

SAVANE ARBOREE à *Daniellia oliveri* **(sur granite)**

0 à 10 cm	6%
10 à 20 cm	20%
20 à 30 cm	50%
30 à 40%	70%

BOWAL formation d'annuelles temporairement inondée

0 à 15 cm	25%
15 à 20 cm	75%
au delà de 15 à 20 cm	cuirasse, qui affleure aussi par endroits

Fraction grossière: > 2 mm de diamètre
G: gravillons (diamètre de 2 à 5 mm)
Fraction fine: < 2mm
S: sables grossiers (diamètre de 1 à 2 mm)

TABLEAU III.6. Caractéristiques physicochimiques d'une séquence de sols sur granite de la région de Yalo et Bania près de Bouna d'après PERRAUD (1971), voir la figure III.8 pour les profils.

	C	A%	S mé%	V	pH	ST mé%	SiO2/ Al2O3	Fer total
PROFIL n 1								
A1 0-10 cm	8,1	9,4	4,98	90	7,0	8,69		
A3 20-30 cm	6,6	40,3	1,05	15	5,4	7,75		
B3 60-70 cm		33,6	0,85	12	5,5	7,11	2,1	5,50
PROFIL n 2								
A1 0-5 cm	40,2	6,7	6,83	93	6,6	12,5		
B1 30-40 cm		10,8	4,77	68	5,7	17,8		
BCi 50-70 cm		17,5	2,18	38	5,9	18,8	1,9	6,50
PROFIL n 3								
A1	5,2	5,0	3,28	93	6,6	6,80	2,5	0,75
A3		9,5	2,21	58	6,1	4,78	2,2	1,15
BG		45,2	2,33	90	5,9	21,4	2,3	3,35

TABLEAU III.6. (suite)

PROFIL n 4								
A1	7,8	5,2	5,05	93	6,3			
A3		3,8	1,21	53	6,4			
B2		31,5	3,31	60	5,8	10,5	1,9	3,00
PROFIL n 5								
A1	21,7	17,7	12,46	90	6,5			
B2		34,2	5,79	63	5,9			
B3		37,1	7,94	70	6,1	21,7	2,2	5,60

C: teneur en argile (pour 1000)
A% pourcentage d'argile S: somme des bases échangeables
pH: réaction physico-chimique V: taux de saturation

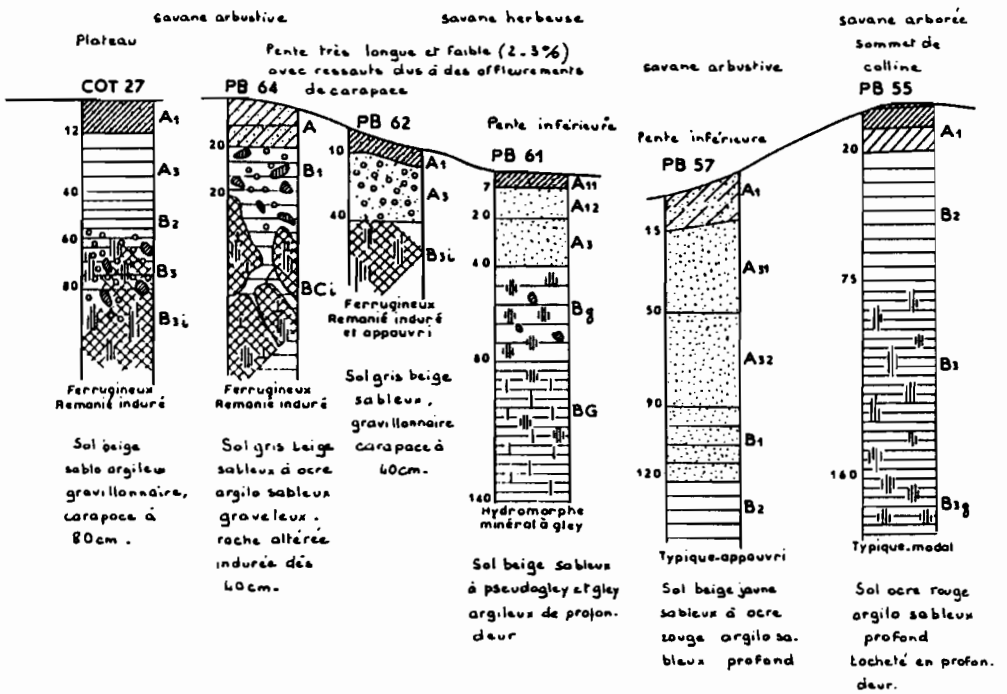
2.2.3. DISPONIBILITE DE L'EAU DANS LE SOL A OUANGO-FITINI

Les variations saisonnières de l'humidité de la partie superficielle du sol (couche 0-10 cm) ont été suivies au cours de l'année 1980 dans deux savanes de Ouango-Fitini (LAMOTTE *et al.*, 1981). Ces données, comparées aux valeurs d'humidité aux pF 2,5 et 4,2 , sont présentées dans la figure III.9. Elles mettent en évidence un manque d'eau pour la végétation herbacée pendant au moins deux mois au cours de cette année relativement humide pour la région.

Sols ferrallitiques faiblement désaturés et sols ferrugineux sur matériau ferrallitique remanié *issus de granites.*

Séquences de sols de Yalo et Bania (Bouna).

Végétation : savane soudanaise, savane arbustive.
Modelé : largement ondulé (L : 1 000-3 000 m, H : 50 m, alt. : 350-330/300-280).



	A1 0-10	A3 20-30	B3 60-70	A1 0-5	B1 30-40	BCi 50-70	A1	A3	BG	A1	A3	B2	A1	B2	B3
C ‰	8,1	6,6		40,2			5,2			7,8			21,7		
A %	9,4	40,3	33,6	6,7	10,8	17,5	5,0	9,5	45,2	5,2	3,8	31,5	17,7	34,2	37,1
S mé %	4,98	1,05	0,85	6,83	4,77	2,18	3,28	2,21	2,33	5,05	1,21	3,31	12,46	5,79	7,94
V	90	15	12	93	68	38	93	58	90	93	53	60	90	63	70
pH	7,0	5,4	5,5	6,6	5,7	5,9	6,6	6,1	5,9	6,6	6,4	5,8	6,5	5,9	6,1
Sr mé %	8,69	7,75	7,11	12,5	17,8	18,8	6,80	4,78	21,4			10,5			21,7
SiO_2/Al_2O_3			2,1			1,9	2,5	2,2	2,3			1,9			2,2
Fer total			5,50			6,50	0,75	1,15	3,35			3,00			5,60

FIGURE III.8. Profils d'une séquence de sols sur granite de la région de Yalo et Bania près de Bouna d'après PERRAUD (1971)

2.3. LE CLIMAT DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

Il n'existe que peu de relevés climatiques pour la localité même de Ouango-Fitini, où aucune station météorologique ne fonctionne de manière régulière, ceux-ci ne concernent d'ailleurs pratiquement que la pluviosité. Des postes de l'A.S.E.C.N.A. existent en revanche depuis plusieurs années à Ferkéssédougou (9°35'N, 160 km à l'ouest de Ouango-Fitini) et à Bouna (9°16'N, 130 km à l'est de Ouango-Fitini), quelques données sont également disponibles pour la localité de Téhini (9°N, 44 km à l'ouest de Ouango-Fitini).

2.3.1. LA VALEUR MOYENNE DES PARAMETRES CLIMATIQUES DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

Ouango-Fitini appartient, dans la région climatique éburnéenne, à la sous-région continentale à caractères tropicaux dont les caractères propres ont été décrits au § 2.2.1 du chapitre II et dans la figure II.1 (d'après RIOU, 1988).

La pluviosité annuelle moyenne de cette région est de 1103 mm (Bouna, 1923 à 1985), tandis que la température moyenne annuelle excède de peu 27°C. A Ferkéssédougou, qui appartient au climat guinéen de transition, la pluviosité est plus élevée (1360 mm annuels en moyenne) et les températures plus faibles (26,7°C en moyenne sur l'année entre 1961 et 1981).

L'évapotranspiration potentielle atteint 1524 mm annuels à Bouna et 1561 mm annuels à Ferkéssédougou d'après les calculs d'ELDIN (1971).

La variation relative des pluies et des températures permet de délimiter dans la région de Ouango-Fitini une saison sèche d'octobre à mars et une saison des pluies d'avril à septembre (fig. III.10.1). La période théorique de végétation active, définie comme l'époque où les précipitations sont supérieures à la moitié de l'E.T.P., dure en moyenne plus de 210 jours à Ferkéssédougou et à Bouna (fig. III.10.2 et III.10.3).

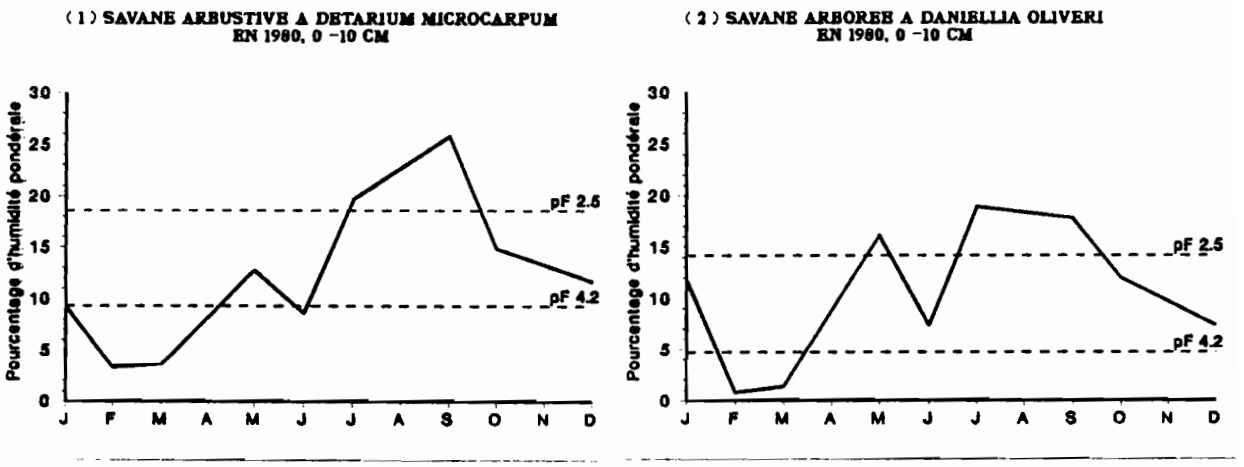


FIGURE III.9. Variations saisonnières de l'eau du sol à Ouango-Fitini d'après LAMOTTE *et al.* (1981).

2.3.2. VARIATIONS INTERANNUELLES ET SPATIALES DES PARAMETRES CLIMATIQUES DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

Tout comme à Lamto, il existe d'amples variations interannuelles autour des valeurs moyennes qui viennent d'être présentées.

Sur la période 1961-1981 la pluviosité annuelle a varié à Ferkéssédougou entre 866 et 1630 mm, c'est à dire du simple au double. A Bouna, entre 1923 et 1985, le maximum absolu a été de 1935 mm et le minimum absolu de 669 mm annuels, soit près de trois fois moins.

Les figures III.10.4 à III.10.6 illustrent la variabilité interannuelle et spatiale des précipitations dans la région de Ouango-Fitini. Le total et la répartition saisonnière des précipitations diffèrent assez nettement pour

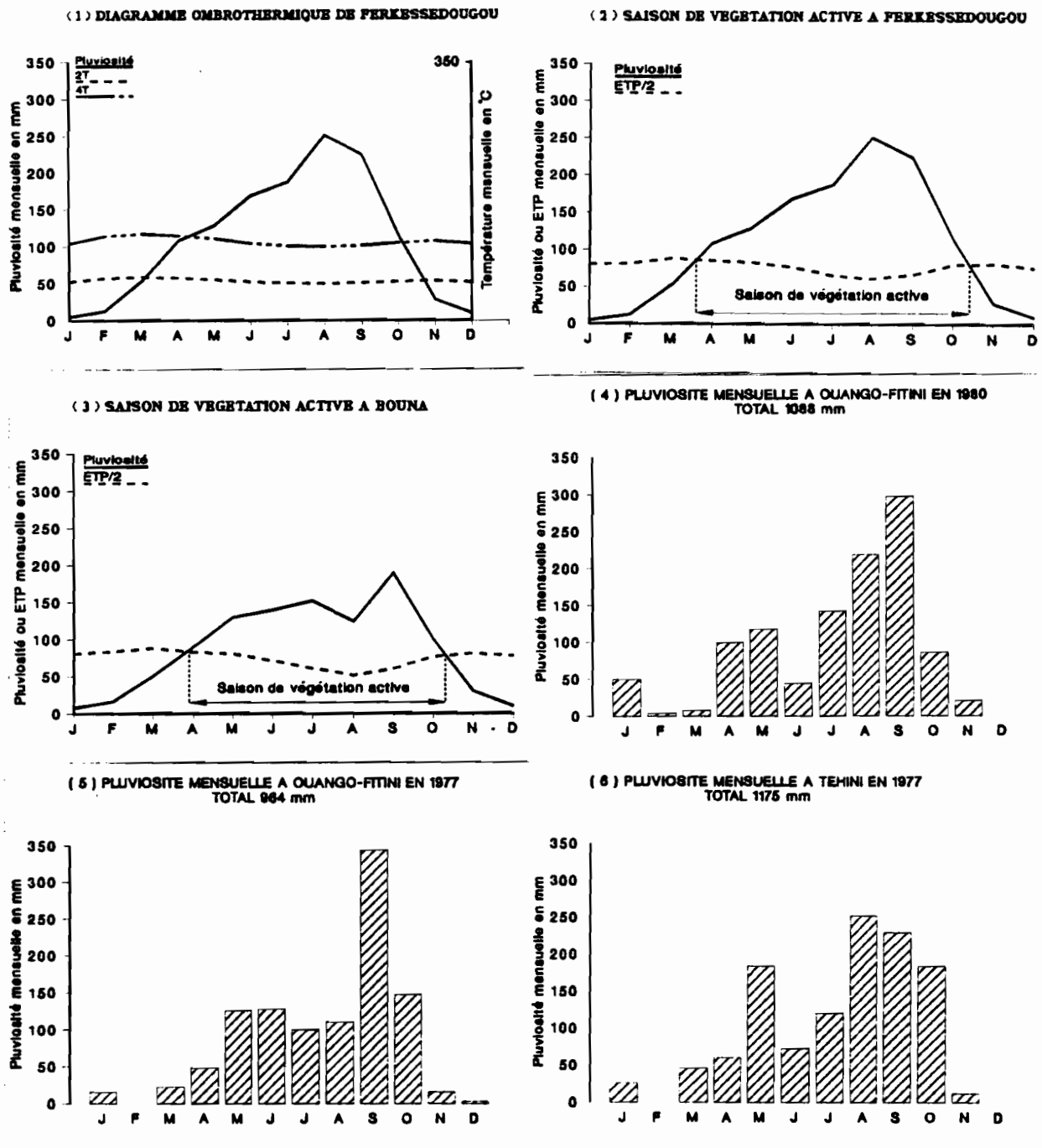


FIGURE III.10. Quelques éléments du climat dans la région de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire).

les deux années 1977 et 1980 à Ouango-Fitini. Au cours de la même année (1977), ils varient également de manière très sensible entre Ouango-Fitini et Téhini, distants seulement de 44 km. Il faut également noter que le mois de janvier, qui est en moyenne sec, peut recevoir des pluies de 50 mm certaines années. Ce fait a des répercussions importantes sur le développement de la végétation herbacée qui commence son cycle de croissance plus ou moins tôt en fonction de ces pluies précoces.

2.4. PEUPLEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

La région a du être utilisée par l'Homme dès le stade néolithique, puisqu'on y retrouve divers types d'objet polis, mais il n'est pas possible d'avancer de date (voir chapitre I, § 3.3 p. 18). On ne connaît pas actuellement de trace d'occupation plus ancienne, ce qui ne signifie nullement qu'elle n'ait pas existé.

Il semble bien que dans les temps historiques, le territoire du Parc de la Comoé ait toujours été faiblement peuplé en raison de sa relative infertilité (F.G.U.-KRONBERG, 1979). Les premiers occupants connus de cette région seraient des Koulango, mais leur arrivée n'est pas datée (BERNUS, 1960). Les Lobi, déjà présents au début du treizième siècle dans l'actuel Ghana, ont poursuivi une lente migration qui les a conduits d'abord au sud du Burkina Faso puis, à la fin du siècle dernier, au nord de la Côte d'Ivoire, où ils ont dépassé en nombre les Koulango.

Les techniques culturales de ces populations productrices d'igname, de maïs, de mil et de sorgho, mettent en oeuvre de longues rotations des cultures jusqu'à épuisement des sols, l'aboutissement d'un tel cycle étant traditionnellement la migration (SAVONNET, 1962). Les Lobi, qui sont également des éleveurs renommés, possèdent dans le nord de la Côte d'Ivoire un important cheptel de taurins de race baoulé. Dans la sous-préfecture de Téhini le nombre de taurins en 1978 aurait atteint 15514 têtes pour 16167 habitants (B.E.T.P.A., 1978, cité par HOFFMANN, 1983, 1985). Le mode d'utilisation du milieu par les Lobi dans ces régions a été étudié en détail par HOFFMANN (1983). Parmi leurs caractéristiques culturelles, il faut signaler celle d'être d'habiles chasseurs: ils exerçent ces talents issus d'une longue tradition jusque dans

le Parc de la Comoé, où ces activités provoquent de nombreuses tensions avec les autorités (F.G.U.-KRONBERG, 1979).

La faune reste abondante dans le parc par rapport aux autres régions du pays. Quelques dénombrements effectués par GEERLING et BOGDAM (1973) les ont conduits à des évaluations de la densité des principales espèces par km^2 pour l'ensemble des zones de savane du Parc: Cobes de Buffon (2,6), Cobe defassa (0,02), Bubale (1,5), Hippotrague (0,15), Guib harnaché (0,06), Ourébi (1,5), Céphalophe (1,1) et Phacochère (0,02). Ces auteurs, prenant en compte également les Eléphants et les Hippopotames, parviennent à une estimation de biomasse totale de 0,5 t/km^2 d'Ongulés pour les savanes.

Du fait des activités de chasse, la faune est bien moins riche dans le nord du Parc que dans sa partie sud. Aux braconniers villageois, ne prélèvant que pour leur consommation propre, s'ajoutent des groupes très efficacement armés, qui sont bien plus destructeurs et vendent le produit de leur chasse (F.G.U.-KRONBERG, 1979). Le tableau III.7 donne quelques informations sur l'état de la faune aux alentours de Ouango-Fitini.

2.5. VEGETATION DE OUANGO-FITINI

2.5.1. LES FORMATIONS VEGETALES DE OUANGO-FITINI

* LES DONNEES DE LA CARTE GENERALE DE CÔTE D'IVOIRE.

La carte très générale de la végétation de la Côte d'Ivoire, établie par GUILLAUMET *et al.* (1969), classe les abords immédiats de Ouango-Fitini et la partie nord-est du Parc de la Comoé parmi les savanes arborées et arbustives à *Panicum phragmitoides* et parmi les savanes boisées et forêts claires à *Isoberlinia doka* et *Uapaca somon* du secteur soudanais (domaine soudanais). Les savanes herbeuses à *Vetiveria nigritana* des bords de cours d'eau sont cependant

TABLEAU III.7. Quelques données sur les populations d'animaux sauvages dans la région de Ouango-Fitini d'après F.G.U. KRONBERG (1979) et des observations personnelles en 1980.

ESPECE	REMARQUES
Kobus kob (Cobe de Buffon)	populations nombreuses, surtout au centre du parc; individus isolés fréquemment aperçus autour de Ouango-Fitini, mais jamais de troupeau.
Loxodonta africana (Eléphant)	traces au sol de groupes de quelques individus fréquemment observées aux alentours de Ouango-Fitini; pratiquement jamais de trace sur les arbres.
Syncerus cafer (Buffle)	populations assez nombreuses au centre du parc; jamais observé aux environs de Ouango-Fitini.
Hippopotamus amphibius (Hippopotame)	fréquent dans la Comoé.
Hippotragus equinus (Hippotrague)	populations relativement peu nombreuses dans le parc; rare aux environs de Ouango-Fitini.
Phacochoerus aethiopicus (Phacochère)	relativement fréquent; observé autour de Ouango-Fitini.
Kobus defassa (Cobe Defassa)	présent dans le parc mais pas observé à Ouango-Fitini
Cephalophus spp. (Céphalophes)	parfois observé aux alentours de Ouango-Fitini.
Ourebia ourebi (Ourébi)	assez fréquemment observé aux alentours de Ouango-Fitini.

rattachées au secteur mésophile du domaine guinéen. L'abondance des groupements sur cuirasses latéritiques dénudées, très caractéristique de la région, est également signalée dans la carte. La partie centrale du Parc de la Comoé est classée parmi les savanes arborées et arbustives à *Panicum phragmitoides* et les savanes boisées et forêts claires à *Isoberlinia doka* du secteur subsoudanais (domaine soudanais). Les mêmes formations à *Vetiveria nigritana* qu'au nord occupent les bords de cours d'eau de cette zone centrale du parc mais il y apparaît en outre des groupements sur rochers granitiques découverts. La carte signale au sud et au sud-ouest du Parc des forêts denses sèches à *Anogeissus leiocarpus* et des galeries forestières appartenant au secteur subsoudanais, ce n'est cependant qu'à l'extrême sud du Parc que se rencontrent sur de petites superficies les diverses formations savanicoles et forestières du secteur mésophile du domaine guinéen.

* LES ETUDES DU PARC DE LA COMOE.

La végétation du Parc National de la Comoé a été étudiée de manière plus spécifique par CESAR (1978), qui en a proposé une classification fondée sur des caractéristiques physionomiques (selon la nomenclature de Yangambi) et sur la composition floristique de la strate ligneuse. Les groupements sont définis par référence à des relevés-types, choisis sur des stations remarquables et homogènes, mais tous les intermédiaires entre deux groupements peuvent exister.

Les formations forestières n'ont fait l'objet que d'une étude très générale dans le travail de CESAR, qui en distingue trois types: forêts denses humides du sud du parc, forêts denses sèches et forêts galeries. Une étude plus approfondie de la région de Ouango-Fitini (sur schistes et roches vertes) a été menée par DEVINEAU (1981, 1982, 1984). Outre les forêts ripicoles et forêts galeries, il reconnaît au sein des forêts denses sèches: un premier groupement qui correspond surtout à des îlots sous rebord de cuirasse, un second qui réunit des peuplements divers liés à une activité anthropique passée ou présente (il s'agit de végétatons dégradées ou de reconstitution) et un troisième inféodé aux roches vertes.

Dans l'étude de CESAR (1978), où la végétation des savanes est détaillée, sept formations distinctes sont distinguées.

. Forêts claires, savanes boisées et savanes arborées à Isoberlinia doka.

Le couvert d'*Isoberlinia doka* peut couramment dépasser 70% dans ce type de milieu mais il est souvent moins élevé sur les sols très argileux issus de roches vertes, où il s'abaisse jusqu'à 10 ou 20%. Trois faciès, qui correspondent à différentes tendances édaphiques peuvent être distingués:

- l'abondance de *Monotes kerstingii* indique une tendance sableuse;
- la dominance du Karité, *Vitellaria paradoxa*, est liée aux sols argileux ou argilo-sableux;
- la présence de *Pericopsis laxiflora* traduit la présence de blocs de cuirasse.

Dans la partie nord du Parc de la Comoé, *Isoberlinia dalzielii* est souvent associé à *I. doka*.

. Savanes boisées à Burkea africana

De structure plus irrégulière que dans la savane à *Isoberlinia doka*, le peuplement ligneux présente un couvert généralement compris entre 10 et 50%. Ce type de savanes se caractérise par l'association de nombreuses espèces: *Lophira lanceolata*, *Daniellia oliveri*, *Vitellaria paradoxa*, etc.. Représentant une transition entre la forêt claire à *I. doka* et les savanes arborées, ces formations occupent de vastes zones de plateaux et de hauts de pente, le plus souvent sur des sols très appauvris ou même indurés.

. Savanes arborées.

La savane arborée à *Terminalia macroptera* se rencontre sur les sols hydromorphes limono-argileux de la zone des schistes. Ce taxon peut former des peuplements purs sur les basses plaines inondables ou s'associer à d'autres espèces. Un faciès à *Crossopteryx febrifuga* sur les sols hydromorphes des replats en bordure de dépression se distingue d'un faciès à *Terminalia laxiflora* et espèces diverses en bas de pente plus ou moins bien drainé.

La savane arborée à *Daniellia oliveri* forme parfois des peuplements presque purs, mais les deux arbustes *Gardenia ternifolia* et *G. erubescens* s'y associent fréquemment. Cette formation caractérise les bas de pente sableux à pseudogley en bordure de dépression ou en bas-fond et se rencontre sur toute la zone des sols ferrallitiques ou ferrugineux tropicaux.

La savane arborée à *Lophira lanceolata*, qui se localise essentiellement en haut de pente sur les sols sableux profonds issus de granite, n'est pas représentée aux abords de Ouango-Fitini.

La savane arborée à *Vitellaria paradoxa* est vraisemblablement d'origine anthropique, cette espèce utile y ayant été activement sélectionnée. Elle caractérise des sols jeunes, issus de roche verte, et fait la transition avec la forêt claire à *Isoberlinia doka* qui s'installe dès que le sol devient plus profond.

. Savanes arbustives

La savane arbustive à *Terminalia avicennioides*, qui se situe sur substrat granitique, ne se rencontre que rarement dans le périmètre de l'étude.

La savane arbustive à *Detarium microcarpum* est un groupement édaphique ou de dégradation qui se subsitue aux savanes arbustives, arborées ou boisées précédentes, sur certains sols rajeunis, indurés ou densément gravillonnaires. L'espèce dominante, *Detarium microcarpum*, peut être associée à *Pericopsis laxiflora* sur cuirasse, à *Piliostigma thonningii* sur sol limono-argileux, à *Cochlospermum planchoni* sur sol à hydromorphie temporaire, à *Crossopteryx febrifuga* s'il existe des gravillons en plus de l'hydromorphie temporaire, et à *Terminalia laxiflora* en présence d'argile rajeunie et de gravillons.

.Savanes marécageuses.

La savane marécageuse à *Mitragyna inermis* couvre les vastes dépressions limoneuses en bordure de la Comoé et de ses affluents les plus importants. Outre cette unique espèce ligneuse, dont le couvert est généralement compris entre 5 et 20%, la Graminée *Vetiveria fulvibarbis* s'y rencontre en abondance.

La savane marécageuse à *Entada abyssinica* se limite à quelques bas-fonds sur sol noir argilo-humique vertique. Le couvert ligneux, qui peut dépasser 50%, est dominé par *Entada abyssinica*, associé à *Acacia polyacantha*, *Piliostigma thonningii* et parfois *Cordia myxa*. Certaines espèces forestières, comme *Kigelia africana* et *Cola cordifolia*, s'y ajoutent parfois, tandis que figurent fréquemment dans une strate herbacée variable: *Andropogon macrophyllus*, *Aframomum latifolium* et *Imperata cylindrica*.

. Savanes herbeuses

Les groupements strictement herbeux se limitent aux dépressions hydromorphes, entre les savanes arborées de bas de pente (à *D. oliveri* ou *T. macroptera*) et la savane marécageuse à *M. inermis*, et aux cuirasses affleurantes (bowals).

. Groupement de transition à Anogeissus leiocarpus.

Ce groupement n'a été classé par CESAR ni dans les formations savanicoles ni dans les formations forestières, car il représente à son avis une transition entre forêt et savane, et probablement une phase de reconquête de la première sur la seconde. Spontanément *Anogeissus leiocarpus* s'installe en lisière des forêts denses de plateau et parfois des galeries; il colonise également les sites de villages abandonnés.

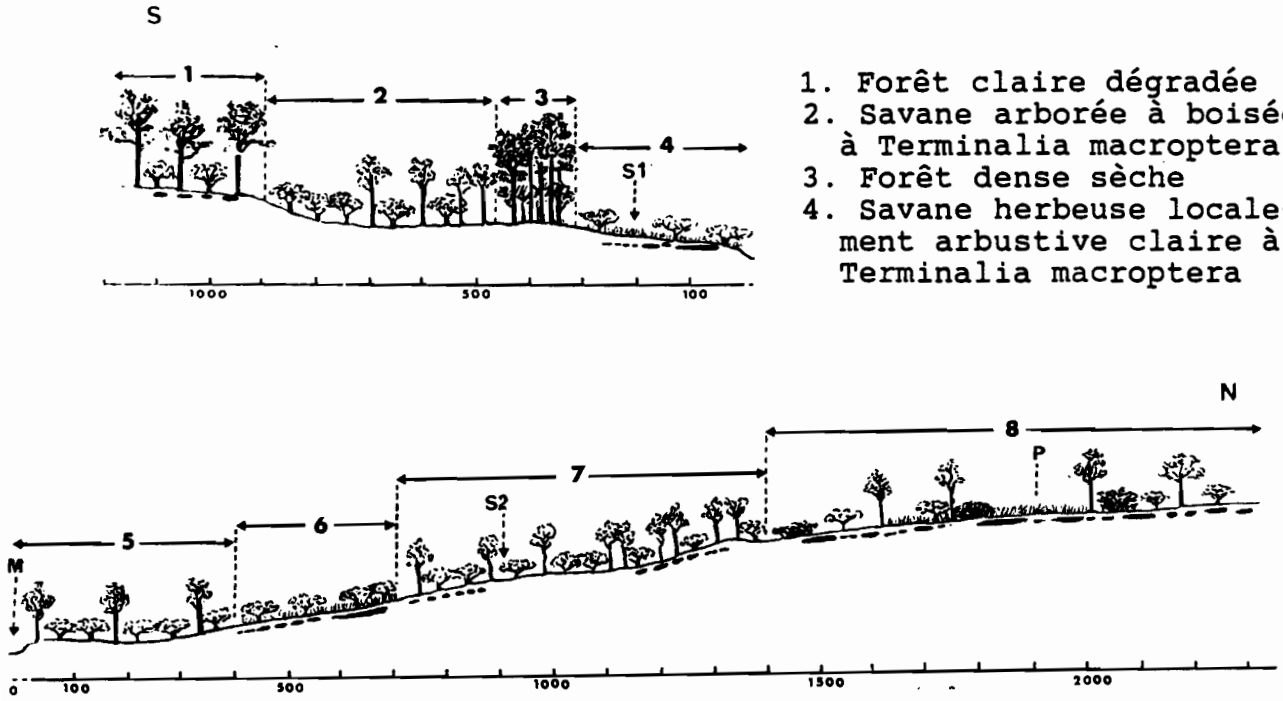
D'après GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971), *Anogeissus leiocarpus* est une espèce typique des formations de forêt dense, mais aux alentours de Ouango-Fitini son écologie est celle décrite par CESAR.

* UN EXEMPLE DE VEGETATION A OUANGO-FITINI.

Deux séquences, situées sur les deux versants d'un même cours d'eau temporaire, qui ont été étudiées en collaboration avec DEVINEAU pour la strate ligneuse, donnent un exemple de l'aspect de la végétation aux abords immédiats de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1982 a). Leur analyse permet de distinguer plusieurs groupements, sur la base floristique des espèces dominantes (fig. III.11).

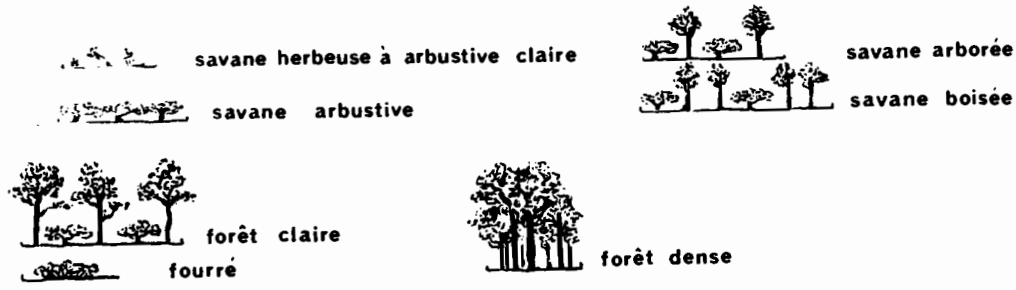
Au sud du marigot (groupements 1 à 4), *Vitellaria paradoxa* et *Combretum collinum* ainsi que les Graminées *Schizachyrium sanguineum* et *Andropogon ascinodis* dominent sur toute la longueur de la séquence. Pour alléger le texte, ces espèces ne seront pas à nouveau énumérées dans les listes floristiques qui suivent, ni d'ailleurs l'espèce dominante qui sert à nommer le groupement. Trois faciès de savane ainsi qu'un faciès de forêt dense peuvent être distingués dans cette partie sud de la séquence.

MILIEU



1. Forêt claire dégradée
2. Savane arborée à boisée à Terminalia macroptera
3. Forêt dense sèche
4. Savane herbeuse localement arbustive claire à Terminalia macroptera

5. Savane de bas-fond à Entada abyssinica
6. Savane arbustive de bas de pente à Daniellia oliveri
7. Savane arborée, localement boisée, de haut de pente et mi-pente à Detarium microcarpum
8. Savane arborée plus ou moins dense à Detarium microcarpum



M: marigot
P: piste
S1: Site d'étude n°1 (voir texte)
S2: Site d'étude n°2 (voir texte)

Remarque: les pentes et la hauteur des arbres sont exagérées 5 fois par rapport aux distances.

FIGURE III.11. Exemple de la répartition de la végétation suivant la topographie à Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire) d'après FOURNIER (1982 a).

. Faciès n°1: Forêt claire dégradée à Isoberlinia doka.

Outre celles qui ont déjà été citées, les espèces ligneuses les plus abondantes de ce groupement sont *Ximenia americana* puis *Lannea acida*. La principale Graminée est *Loudetia simplex*, tandis que la Cypéracée *Scleria bulbifera* est constamment dominante. Ce groupement peut se rattacher à la forêt claire à *Isoberlinia* de CESAR, malgré la dominance de *Vitellaria paradoxa* et de *Combretum collinum*.

. Faciès n°2: Savane arborée ou boisée à Terminalia macroptera.

Les ligneux les plus abondants après ceux déjà cités sont: *Annona senegalensis*, *Pseudocedrella kotschyi* et *Lannea acida*. Les espèces herbacées dominantes après celles déjà citées sont la Graminée *Hyparrhenia smithiana* et, par plaques, la Cypéracée *Scleria bulbifera*. Ce groupement peut être rattaché à la savane arborée à *Terminalia macroptera* décrite par CESAR.

. Faciès n°3: Forêt dense sèche

Ce faciès n'a pas fait l'objet d'une description détaillée.

. Faciès n°4: Savane herbeuse, localement arbustive claire à Terminalia macroptera.

Les espèces dominantes particulières à ce faciès sont: *Annona senegalensis*, *Daniellia oliveri* et *Entada africana*. *Lannea acida* s'y rencontre également, mais moins fréquemment, tandis que *Loudetia simplex* domine la strate herbacée. Ce faciès, qui peut également être classé parmi les savanes à *Terminalia macroptera* de CESAR, se distingue toutefois clairement du précédent par l'abondance de *Daniellia oliveri* et d'*Entada africana*, ainsi que par les espèces de la strate herbacée.

Au nord du marigot, quatre autres groupements (faciès 5 à 8) ont été distingués le long de la séquence de végétation.

. Faciès n°5: Savane de bas-fond à Entada abyssinica.

Piliostigma thonningii et *Terminalia glaucescens* dominent une strate ligneuse où se rencontre aussi *T. macroptera*. La Graminée *Andropogon macrophyllus* forme un peuplement très dense, presque monospécifique par endroits. Dans la partie la plus haute, qui forme une transition avec le groupement suivant, *T. macroptera* est particulièrement abondant ainsi que dans une moindre mesure *Pseudocedrella kotschyi*. Une codominance de plusieurs espèces caractérise la strate herbacée. Ce groupement correspond à la savane marécageuse à *Entada abyssinica* de CESAR.

Tous les groupements suivants sont dominés par *Detarium microcarpum* qui ne sera pas répété dans les listes floristiques.

. Faciès n°6: Savane arbustive de bas de pente à Daniellia oliveri.

L'espèce dominante de la strate herbacée est *Andropogon ascinodis*, souvent associée à *Loudetia simplex*. Ce groupement appartient à la savane arborée à *Daniellia oliveri* décrite par CESAR.

. Faciès n°7: Savane arborée, localement boisée à de haut de pente et mi-pente à Detarium microcarpum.

La strate ligneuse se compose d'*Afzelia africana*, de *Pericopsis laxiflora* et de *Parinari curatellifolia*, tandis que *Monocymbium ceresiiforme*, *Hyparrhenia smithiana*, *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* dominent la strate herbacée. Cette formation correspond à la savane arbustive à *D. microcarpum* de CESAR mais sous une forme appauvrie sur sol lessivé.

. Faciès n°8: Savane arborée plus ou moins dense à Detarium microcarpum.

Ce dernier groupement correspond à un milieu en mosaïque avec des savanes arborées plus ou moins denses sur une cuirasse fragmentée. Les espèces *Xeroderris stuhlmannii*, *Combretum collinum*, *Pterocarpus erinaceus*, *Cochlospermum planchoni* et *Bombax costatum* y apparaissent et *Daniellia oliveri* est présent. La strate herbacée se caractérise par la nette dominance de *Loudetia simplex* et d'*Andropogon ascinodis*

et par l'apparition d'une série d'espèces de cuirasse dont *Meliniella micrantha* et *Loudetiopsis kerstingii*.

2.5.2. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE.

La localisation exacte des cinq sites principaux d'étude où un suivi de la phytomasse a été réalisé en 1980 a été donnée dans la figure III.6.

Site n°1: Savane herbeuse à Loudetia simplex.

Cette savane se localise dans le Parc de la Comoé à environ 2 km du campement de Ouango-Fitini sur la piste qui mène au carrefour de Gawi. Elle correspond au faciès n 4 de la séquence de végétation qui vient d'être décrite; les caractéristiques de son sol ont été données dans le tableau III.5.

La végétation ligneuse, suffisamment claire pour que l'on puisse considérer ce faciès comme une savane herbeuse, comprend cependant plusieurs espèces: *Acacia dudgeoni*, *Annona senegalensis*, *Vitellaria paradoxa*, *Cochlospermum planchoni*, *Combretum collinum*, *Entada africana*, *Gardenia erubescens*, *Piliostigma thonningii* et *Syzygium guineense*.

La Graminée *Loudetia simplex* domine largement la strate herbacée, suivie par *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* puis *Andropogon schirensis*, tandis que *Monocymbium ceresiiforme*, *Ctenium newtonii* et *Hyparrhenia smithiana* sont bien moins abondantes.

Parmi les CYPERACEAE, *Fimbristylis hispidula*, *F. ovata* et *Scleria bulbifera* sont dominantes. Plusieurs PAPILIONACEAE sont présentes avec assez peu d'individus (*Tephrosia pedicellata*, *Eriosema griseum*, *Indigofera conferta*) mais *Dolichos chrysanthus* est régulièrement et abondamment réparti sur tout le site. D'autres familles sont bien représentées: les COMMELINACEAE avec *Cyanotis lanata* et *C. angusta*, les SCROFULARIACEAE avec *Striga asiatica*, les COMPOSITAE avec *Centaurea praecox*, les ACANTHACEAE avec *Lepidagathis anobrya* et les EUPHORBIACEAE avec *Euphorbia kerstingii*.

Site n° 2: Savane arbustive à Detarium microcarpum.

Cette savane, distante de quelques centaines de mètres seulement du campement de Ouango-Fitini à l'intérieur du Parc National de la Comoé, fait partie du cinquième groupement de la séquence de végétation décrite plus haut (voir la description du sol dans le tableau III.5 et l'évolution saisonnière de sa teneur en eau dans la figure III.9).

Le recouvrement des ligneux atteint 30%, avec une dominance de *Vitellaria paradoxa*, *Daniellia oliveri*, *Terminalia laxiflora* mais surtout de *Detarium microcarpum*. Les autres espèces ligneuses sont assez nombreuses: *Annona senagalensis*, *Combretum collinum*, *Crossopteryx febrifuga*, *Diospyros mespiliformis*, *Entada africana*, *Gardenia erubescens*, *Maytenus senegalensis*, *Piliostigma thonningii*, *Pseudocedrella kotschyi*, *Syzygium guineense*, *Terminalia laxiflora* et *Ximenia americana*.

Ce sont *Andropogon ascinodis*, *Schizachyrium sanguineum* et *Andropogon schirensis* qui dominent parmi les Graminées, puis viennent *Hyparrhenia smithiana*, *Monocymbium ceresiiforme* et *Panicum phragmitoides*.

D'autres familles sont également bien représentées: les CYPERACEAE avec *Scleria bulbifera*, *Fimbristylis ovata* et *F. ferruginea*, les COMPOSITAE avec *Aspilia rudis* et plus rarement *Vernonia guineensis*, les PAPILIONACEAE avec *Indigofera paniculata* et quelques autres espèces, les MIMOSACEAE avec *Cassia mimosoides* et enfin, en nombre d'individus très réduit, les PERIPLOCACEAE avec *Raphionacme brownii* et les ACANTHACEAE avec *Lepidagathis anobrya*.

Site n°3: Savane arborée à Daniellia oliveri.

Située hors du territoire du Parc sur granite, à une quinzaine de km du campement de Ouango-Fitini, cette savane se place en milieu de versant et n'a qu'une pente très faible. Son sol est nettement plus sableux que celui des précédentes (voir tableau III.5 pour les caractéristiques physiques et figure III.9 pour l'alimentation hydrique).

De recouvrement ligneux inférieur à 30%, la formation peut se rattacher à la savane arborée à *Daniellia oliveri* de CESAR (1978).

La flore ligneuse y est particulièrement riche, sans qu'aucune espèce ne domine nettement à l'exception de *Daniellia oliveri* et de *Vitellaria paradoxa*. Les principaux taxons rencontrés sont: *Annona senegalensis*, *Bridelia ferruginea*, *Cochlospermum planchoni*, *Crossopteryx febrifuga*, *Diospyros mespiliformis*, *Ficus capensis*, *Gardenia aqualla*, *G.*

erubescens, *G. ternifolia*, *Monotes kerstingii*, *Nauclea latifolia*, *Syzygium guineense*, *Uapaca togoensis*, et *Ximenia americana*.

Parmi les Graminées, ce sont *Andropogon ascinodis*, *Schizachyrium sanguineum*, *Monocymbium ceresiiforme* et *Hyparrhenia subplumosa* qui dominent, mais on rencontre aussi *Sorghastrum bipennatum* et *Elionurus pobeguinii*. Quatre espèces de la famille des CYPERACEAE abondent: *Bulbostylis filamentosa*, *Fimbristylis hispidula*, *F. scabrida* et *Scleria bulbifera* ainsi qu'un représentant des RUBIACEAE, *Borreria octodon*. Les PAPILIONACEAE sont surtout représentées par *Eriosema griseum* et *Indigofera nigritana*.

Site n°4: Forêt claire à Isoberlinia doka.

Cette formation est située hors du parc, en bordure du plateau cuirassé dit du "champ d'aviation", sur la piste de Ferkéssédougou (voir quelques données sur son sol dans le tableau III.5).

Isoberlinia doka et *Monotes kerstingii* prédominent dans une strate ligneuse qui atteint 80% de recouvrement. Les autres espèces fréquentes sont *Burkea africana*, *Combretum collinum*, *Diospyros mespiliformis*, *Entada africana*, *Pavetta crassipes*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia laxiflora* et *Vitex simplicifolia*.

Parmi les Graminées deux espèces prédominent (*Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*), deux autres sont abondantes (*Loudetia simplex*, *Hyparrhenia subplumosa*) tandis que trois autres (*Andropogon pseudapricus*, *Hyparrhenia smithiana* et *Andropogon schirensis*) sont plus rares.

Parmi les autres familles, les taxons les plus représentés sont: *Scleria bulbifera* chez les CYPERACEAE, *Chlorophytum blepharophyllum* chez les LILIACEAE, *Cyanotis longifolia* chez les COMMELINACEAE, *Stylochiton hypogaeus* chez les ARACEAE et *Aspilia rudis* chez les COMPOSITAE. D'autres espèces sont moins abondantes, comme *Vigna racemosa* et *Tephrosia barbigera* chez les PAPILIONACEAE, *Sapium grahamii* et *Euphorbia baga* chez les EUPHORBIACEAE et *Tinnea barteri* chez les LABIATAE.

Site n°5: Formation à annuelles sur bowal.

Cette cuirasse de faible superficie -une soixantaine de mètres de large seulement- se localise entre le site n°1 et le campement de Ouango-Fitini. Le couvert ligneux y est totalement absent.

Les deux Graminées qui dominent sont la pérenne *Loudetia simplex* et l'annuelle *Loudetiopsis kerstingii*. On rencontre également *Loudetia togoensis*, *Panicum pansum* et *Sporobolus festivus*.

La famille des LILIACEAE est représentée par *Scilla sudanica*, assez abondante, celle des PERIPLOCACEAE par *Raphionacme brownii*. Les autres taxons abondants sont: *Heliotropium strigosum* (BORRAGINACEAE), *Aneilema lanceolatum* (COMMELINACEAE), *Polygala arenaria* (POLYGALACEAE), *Borreria filifolia* (RUBIACEAE), et *Ophioglossum costatum* (OPHIOGLOSSACEAE).

3. NAZINGA, SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE (AU SENS DE RIOU, 1988)

3.1. HISTORIQUE

Le Ranch de Nazinga a été mis en place en 1979 pour une durée initialement fixée à cinq ans, mais ses activités se poursuivent toujours actuellement.

Le but fixé était de préserver la faune sauvage et son habitat pour permettre à terme un prélèvement rationnel du gibier au bénéfice des populations locales. Une superficie d'environ 800 km^2 a été délimitée pour servir de ranch, des pistes y ont été tracées et des barrages établis de manière à permettre une lutte antibraconnage et à éviter une concentration trop forte d'animaux autour des quelques points d'eau naturels. Une description plus détaillée du projet est donnée par LUNGREN (1975), qui suit son déroulement après en avoir été l'initiateur enthousiaste.

Dans la première étape, les activités du projet se sont axées pour l'essentiel sur la protection de la faune, et seules quelques expériences limitées d'élevage de l'Hippotrague ont été mises en route. Le tourisme commence également à se développer depuis 1985, avec le passage de visiteurs de plus en plus nombreux, venus de Ouagadougou pour la plupart.

La réalisation et la gestion du projet a été placée sous la responsabilité de l'Association de Développement de l'Elevage et de la Faune Africaine (A.D.E.F.A.). Basée au Canada, elle regroupe des volontaires qui se chargent de la collecte de fonds, principalement aux Etats-Unis et au Canada. Le gouvernement du Burkina Faso a fourni le domaine qui sert

de ranch ainsi que plusieurs agents du Département des Eaux et Forêts pour assister les volontaires canadiens.

A la demande du Burkina Faso, un expert de la F.A.O. organise et supervise les programmes de recherche auxquels ont à ce jour participé des chercheurs de l'Institut de Recherche en Biologie et Ecologie Tropicale de Ouagadougou et de l'Institut Français de Recherche en Coopération (O.R.S.T.O.M.) ainsi que des volontaires du Corps de la Paix Américain, des étudiants stagiaires des universités de Ougadougou et de divers pays étrangers. Les recherches ont surtout porté sur la faune de grands herbivores (Hippotrague, Eléphant, Phacochère) et sur la végétation (cartographie, production primaire).

3.2. GEOLOGIE, GEOMORPHOLOGIE ET SOLS A NAZINGA

3.2.1. GEOLOGIE ET GEOMORPHOLOGIE A NAZINGA

Le Ranch de Nazinga repose sur des granites du Précambrien Moyen (I.G.N., 1968) correspondant aux granito-gneiss de SAGATZKY (1947). Ce sont principalement des granites calco-alcalins, généralement à biotite et muscovite.

La région est une pénéplaine avec quelques inselbergs et blocs granitiques et des buttes cuirassées tabulaires peu élevées. Les buttes et affleurements de cuirasse se répartissent sur deux niveaux principaux, l'un vers 360 l'autre vers 320 m d'altitude. KALOGA (1968) pense qu'il pourrait s'agir du haut glacis et du moyen glacis formés au Quaternaire, définis par MICHEL (1973) et par VOGT (1959).

Les pentes sont généralement faibles (1 à 3%) et l'érosion n'est sensible que dans les thalwegs.

3.2.2. LES SOLS DE NAZINGA

Les sols de la zone se classent principalement parmi les sols ferrugineux tropicaux remaniés sur matériau argilo-sableux en profondeur (KALOGA, 1968, 1973). Ils sont en majorité hydromorphes minéraux à pseudogley hérité sur un matériau argilo-sableux bigarré qui dérive de la dégradation des granites.

Huit profils pédologiques ont été décrits par ZOMBRE (non publié) à Nazinga; cinq d'entre eux (tab. **III.8** à **III.12**) correspondent à des sites d'étude des cycles de la phytomasse. Tous les cinq appartiennent à la sous-classe des sols ferrugineux tropicaux, mais trois sont à taches et concrétions (tab. **III.8** à **III.10**), tandis que les deux autres sont indurés (tab. **III.11** et **III.12**), par ailleurs l'un est modal et un autre hydromorphe à pseudogley. En annexe figurent les description des trois autres profils de Nazinga et celle, d'après TOUTAIN (1974), d'un sol de bas-fond hydromorphe minéral à gley dans une zone adjacente au Ranch.

Le tableau **III.13** regroupe les caractéristiques physicochimiques des sols des cinq sites d'étude.

3.2.3. DISPONIBILITE DE L'EAU DANS LE SOL A NAZINGA

A cause les caractéristiques physiques des sols et de la répartition saisonnière de la pluviosité, l'eau n'est pas disponible en permanence pour les végétaux.

Les variations saisonnières des pourcentages d'humidité pondérale par rapport aux valeurs des pF 2,5 et 4,2 sont données dans les figures **III.12** à **III.14** pour les trente premiers centimètres de sol de quelques savanes de Nazinga. Ces données montrent l'importance de la variabilité entre les différents faciès et entre les années.

3.3. LE CLIMAT DANS LA REGION DE NAZINGA

Selon la classification de RIOU (1988), Nazinga appartient à la sous-région climatique soudanienne humide, dont les caractéristiques générales ont été décrites plus haut (voir chapitre II, § 2.2.2 et fig. **II.1** p. 32).

Les données climatiques concernant le territoire même du Ranch sont encore peu nombreuses, les relevés du poste situé à proximité des bâtiments de l'administration n'ayant débuté qu'au cours de l'année 1981 pour la pluviosité et qu'en 1984 pour la température.

Des données plus complètes et plus nombreuses concernant la pluviosité, la température, et l'ETP sont disponibles pour les postes peu éloignés:

TABLEAU III.8. Description du profil pédologique d'une savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* de Nazinga (ZOMBRE, non publié).

Date: 4 août 1985
Physiographie: relief plat
Pente: inférieure à 0,5%
Classification: sol ferrugineux tropical lessivé à poches et à concrétions.
Site d'étude n° 2 de FOURNIER en 1985 et 1986.

Horizon 0-12 cm	Brun gris très foncé (10 YR 3/2) avec environ 10% de grains de sable quartzeux; sablo-limoneux; structure massive à polyédrique subangulaire faiblement développée en éléments moyens et fins; friable; pores peu nombreux, moyens et fins; activité biologique assez bien développée; racines peu nombreuses, fines; limite graduelle.
Horizon 12-25 cm	Brun-jaune foncé (10 YR 4/4) avec 20% de grains de sable quartzeux; sablo-limoneux; structure massive à polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; friable; pores peu nombreux fins et moyens; activité biologique assez bien développée; racines peu nombreuses, fines et moyennes; limite distincte.
Horizon 25-50 cm	Brun jaune (10 YR 5/6) avec 60% de gravillons ferro-manganésifères; sablo-limoneux; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; friable; peu nombreux pores fins et moyens; activité biologique peu développée; quelques racines fines; limite distincte régulière.
Horizon 50-70 cm	Brun jaune (10 YR 5/6) avec 40% de concrétions manganésifères et de taches rougeâtres (2,5 YR 4/8); argilo-sableux; structure polyédrique moyennement développée en éléments moyens et fins; peu ferme; activité biologique peu développée; racines rares et fines; limite diffuse.

TABLEAU III.8. (suite).

Horizon 70-120 cm	Brun jaune (10 YR 5/8) avec 20% de concrétions ferro-manganésifères; tacheté de brun jaunâtre clair (10 YR 6/4) et de rouge jaunâtre (5 YR 4/6); argileux; structure polyédrique moyennement développée en éléments moyens et fins; activité biologique peu développée; racines fines et rares.

-de Léo, à 54 km des bâtiments administratifs du Ranch, qui fonctionne depuis 1920;
- de Po, à 52 km, en service depuis 1942;
- de Sapouy, 47 km, en service depuis 1973.

On dispose en outre d'une première étude décrivant le climat de la région de Nazinga à partir des données climatiques de Po et de Léo (SPINAGE, 1984).

3.3.1. VALEURS MOYENNES DES PARAMETRES CLIMATIQUES DANS LA REGION DE NAZINGA.

La pluviosité annuelle moyenne est respectivement de 995 ± 18 mm et de 965 ± 18 mm à Léo (1920-1983) et à Po (1942-1983); mises à l'épreuve de tests statistiques, ces valeurs ne diffèrent pas l'une de l'autre (SPINAGE, 1984).

Les températures annuelles moyennes de Léo, mesurées sur 17 années entre 1957 et 1981, atteignent 27,7°C, tandis que les moyennes des maximums (19 années) et des minimums (17 années) journaliers calculées sur les mêmes périodes sont respectivement de 34,1°C et de 21,3°C. Les variations relatives des pluies et des températures permettent de définir une saison des pluies de juin à septembre et une saison sèche d'octobre à mai (fig. III.15.1).

L'évapotranspiration potentielle (ETP) annuelle atteint en moyenne 2554 mm à Léo sur 13 années de mesures.

TABLEAU III.9. Description du profil pédologique d'une savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* de Nazinga, d'après ZOMBRE (non publié).

Date: 6 août 1985

Physiographie: relief plat
Pente: inférieure à 0,5%
Classification: sol ferrugineux tropical lessivé induré à taches et à concrétions.
Site d'étude de la phytomasse n° 4 de FOURNIER en 1985 et 1986.

Horizon 0-14 cm	Brun-gris très foncé (10 YR 3/2) avec environ 1% de graviers quartzeux; sablo-limoneux; structure massive à polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens, fins et grossiers; friable; pores peu nombreux, fins, moyens et grossiers; activité biologique assez bien développée; racines nombreuses, fines et moyennes; limite distincte régulière.
Horizon 14-30 cm	Brun-jaune foncé (10 YR 4/6) avec environ 10% de gravillons ferro-manganésifères et 30% de graviers de quartz; sablo-limono-argileux; structure massive à polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; friable; pores peu nombreux moyens, fins et grossiers; activité biologique assez bien développée; quelques racines moyennes; limite graduelle.
Horizon 30-80 cm	Brun franc (7,5 YR 5/6) avec 50% de graviers ferrugineux; nombreuses taches rouge foncé (2,5 YR 3/6); sablo-argileux; structure massive à polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; ferme; pores peu nombreux, fins, moyens et grossiers; activité biologique peu développée; racines rares; limite diffuse.

TABLEAU III.9. (suite).

Horizon 80-120 cm	Brun franc (7,5 YR 5/6) avec 30 à 50% de gravillons ferrugineux et de nombreuses taches rouge foncé (2,5 YR 3/6); argilo-sableux, structure polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; ferme; activité biologique peu développée; raines racines rares et fines; pores peu nombreux, fins, moyens et grossiers.

La variation relative des pluies et des températures mensuelles permettent de délimiter une saison sèche d'octobre à avril et une saison des pluies de mai à septembre (fig. III.15.2).

La période théorique de végétation active, définie comme l'époque où les précipitations sont supérieures à la moitié de l'ETP, s'étend sur environ 145 jours à Léo (fig. III.15.3).

3.3.2. VARIATIONS INTERANNUELLES ET SPATIALES DES PARAMETRES CLIMATIQUES DANS LA REGION DE NAZINGA

Il existe cependant, comme dans les localités de Lamto et de Ouango-Fitini plus au sud, d'importantes variations interannuelles par rapport aux moyennes qui viennent d'être présentées.

Sur la période 1920-1986, la pluviosité annuelle a ainsi varié à Léo entre les valeurs extrêmes de 608 et 1232 mm, c'est à dire du simple au double.

Au cours des trois mois en moyenne les plus secs, la pluviosité peut varier très sensiblement comme le montre l'exemple de Léo: 0 à près de 40 mm en janvier, 0 à plus de 70 mm en février, 0 à près de 100 mm en mars (période 1920-1986).

Il existe par ailleurs une forte variabilité spatiale, qui apparaît nettement si l'on compare les pluviosités annuelles de Nazinga, Po, Léo et Sapouy entre 1981 et 1986 (tab. III.14). Sur un rayon d'une cinquantaine de kilomètres, la va-

TABLEAU III.10. Description du profil pédologique d'une savane boisée à *Isoberlinia doka* de Nazinga d'après ZOMBRE (non publié).

Date: 6 août 1985

Physiographie: relief plat
Pente: inférieure à 0,5%
Classification: sol ferrugineux tropical lessivé induré à taches et à concrétions.
Site d'étude de la phytomasse n° 5 de FOURNIER en 1985 et 1986.

Horizon 0-15 cm	Gris très foncé (10 YR 3/1) avec environ 1% de graviers; limono-argilo-sableux; structure massive à polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; friable; pores peu nombreux, fins et moyens; activité biologique moyennement développée; racines assez nombreuses, fines et moyennes; limite graduelle.
Horizon 15-45 cm	Brun gris (7,5 YR 4/4); argilo-limoneux; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; ferme; pores peu nombreux, fins et moyens; activité biologique peu développée; racines peu nombreuses, fines, moyennes et grosses; limite diffuse.
Horizon 45-75 cm	Brun franc (7,5 YR 5/6) avec environ 10% de concrétions ferro-manganésifères et des taches brun-jaune foncé (10 YR 4/4); argilo-limoneux; structure polyédrique angulaire moyennement développée en éléments fins et moyens; ferme; pores peu nombreux, fins et moyens; activité biologique peu développée; racines peu nombreuses, grosses, moyennes et fines; limite distincte régulière.

TABLEAU III.10. (suite).

Horizon 75-120 cm	Brun franc (7,5 YR 5/6) avec 60% de concrétions manganésifères, de taches brun-jaune foncé (10 YR 4/4) et de cailloux de quartzite; argileux; ferme; structure polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; pores peu nombreux, moyens et fins; activité biologique médiocre; absence de racines.

riabilité entre les divers postes pour une même année peut en effet atteindre près de 80 mm, soit presque 40% du total. La variabilité est évidemment plus faible quand la distance diminue: à l'intérieur même du Ranch de Nazinga, entre des points distants de 15 km au maximum, elle n'atteint plus que 3% du total (tab. III.15).

La répartition des pluies est bien plus variable que leur total, même sur de petites distances, comme le montrent les figures III.15 et III.16, qui comparent différents points d'étude à Nazinga (voir leur localisation sur la carte de la figure III.17). Les sites n 3 et n 5, distants de 7,5 km montrent ainsi une différence du simple au double pour la pluviosité du mois de mai 1986. Elle est biologiquement importante car les premières pluies peuvent avoir une grande influence sur le déroulement du cycle de croissance comme le montreront les études présentées dans le chapitre X.

Ainsi, bien que le total annuel des pluies de stations météorologiques proches des points d'étude puisse être utilisé avec une bonne sécurité dans ces régions, cela n'est pas vrai de leur répartition saisonnière. Des données relatives à la région de Korhogo au nord de la Côte d'Ivoire citées par FEHR (1983) confirment le caractère général de la variabilité spatiale de la pluviosité sur de petites distances.

A Léo la température moyenne mensuelle varie sur une période de 24 ans de 20,6° à près de 22°C pour le minimum et entre 33,2° et 34,9°C pour le maximum. Comparées à celles de la pluviosité ces variations sont donc très minimes.

TABLEAU III.11. Profil pédologique d'une savane arborée à *Detarium microcarpum* et *Terminalia laxiflora* de Nazinga d'après ZOMBRE (non publié).

Date: 4 août 1985
Altitude:
Physiographie: relief plat
Pente: inférieure à 0,5%
Classification: sol ferrugineux tropical lessivé induré moyennement profond faciès gravillonnaire.
Site d'étude de la phytomasse n° 3 de FOURNIER en 1985 et 1986.

Horizon 0-13 cm	Brun-jaune foncé (10 YR 3/4) avec 40% de gravillons ferrugineux; limono-sableux; structure massive à polyédrique subangulaire faiblement développée en éléments moyens et fins; friable; pores peu nombreux, moyens et fins; activité biologique assez bien développée; racines peu nombreuses, fines, moyennes et grosses; limite distincte régulière.
Horizon 13-30 cm	Brun franc (7,5 YR 4/6) avec 60% de gravillons ferrugineux; sablo-limoneux; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments fins et moyens; friable; pores peu nombreux, moyens et fins; activité biologique peu développée; quelques racines fines et moyennes; limite distincte régulière.
Horizon 30-65 cm	Brun-jaune (10 YR 5/6) avec 70% de gravillons ferrugineux et quelques blocs de cuirasse; argilo-sableux; structure polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; peu friable; pores peu nombreux moyens et fins, activité biologique peu développée; quelques racines fines et moyennes; limite distincte irrégulière.
Plus de 35 cm	Cuirasse

TABLEAU III.12. Profil pédologique d'une formation à annuelles sur plateau cuirassé de Nazinga d'après ZOMBRE (non publié).

Date: 3 août 1985

Physiographie: plateau cuirassé
Pente: inférieure à 0,5%
Classification: sol ferrugineux tropical lessivé superficiel
Site d'étude de la phytomasse n°6 de FOURNIER en 1985 et 1986.

Horizon 0-10 cm	Brun-gris très foncé (10 YR 3/2) avec 40% de gravillons ferro-manganésifères; limono-argileux; structure subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins; tendre; pores peu nombreux fins et moyens; activité biologique assez bien développée; racines peu nombreuses fines et moyennes; limite abrupte.
10 cm et plus	Cuirasse

3.4. PEUPLEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX DANS LA REGION DE NAZINGA

La région comprise entre Po et Léo est l'une des moins peuplées du Burkina Faso, avec environ 10 habitants/km^2 (PERON et ZALACAIN, 1975). De l'histoire ancienne des populations Gourounsi qui vivent actuellement dans cette zone, on sait très peu de choses, sinon que cette ethnie était déjà présente au centre du pays à l'arrivée des envahisseurs Mossi au XIIième siècle.

Les Gourounsi représentent actuellement à peine plus de 5% de la population du Burkina Faso (PALLIER, 1973). Ils ont été pillés et décimés au XIXième siècle par les invasions des Mossi et par les razzias des Djerma qui venaient chercher des esclaves. Plus récemment (1920 à 1950 environ), la situation politique a occasionné de nombreux mouvements de population de cette région vers le Ghana (HERVOUET, 1977).

TABLEAU III.13. Caractéristiques physico-chimiques des sols des sites étudiés à Nazinga en 1985 et 1986 (d'après FOURNIER, 1987 b).

		POURCENTAGES					
SITE N	Couche de sol en cm	Argile (2) **Limon grossier (20-50)**	Sables *fin (50-250)* **grossier (250-2000)**		Matière organique	C total	N total
	0-10	11,5 **21,9**	*17,1* **49,5**		3,79	2,20	0,17
1	-10-20	18,5 **20,6**	*18,9* **42,0**		1,99	1,16	0,10
	-20-30	15,3 **22,9**	*14,9* **46,9**		1,53	0,88	0,06
	0-10	8,0 **21,6**	*25,3* **45,1**		1,63	0,95	0,05
2	-10-20	10,5 **19,7**	*22,0* **47,8**		0,94	0,55	0,04
	-20-30	12,3 **23,7**	*17,0* **47,0**		1,29	0,75	0,03
	0-10	20,8 **27,6**	*35,0* **16,6**		1,10	0,64	0,05
3	-10-20	17,5 **28,1**	*40,3* **14,1**		0,94	0,55	0,06
	-20-30	24,5 **23,7**	*34,1* **17,7**		1,72	1,00	0,06
	0-10	9,3 **27,1**	*27,5* **36,1**		1,53	0,90	0,05
4	-10-20	11,0 **25,9**	*26,2* **36,9**		0,79	0,46	0,03
	0-10	13,0 **30,3**	*25,0* **31,7**		2,07	1,20	0,06
5	-10-20	16,0 **26,1**	*24,2* **33,7**		0,83	0,48	0,03
6	0-10	23,3 **48,1**	*16,9* **11,7**		3,60	2,09	0,12

Site n° 1: savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum*
Site n° 2: savane arbustive à *G. erubescens* et *T. laxiflora*
Site n° 3: savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum*
Site n° 4: savane boisée à *T. laxiflora* et *C. febrifuga*
Site n° 5: savane boisée à *I. doka* et *A. dudgeoni*
Site n° 6: formation à annuelles sur plateau cuirassé

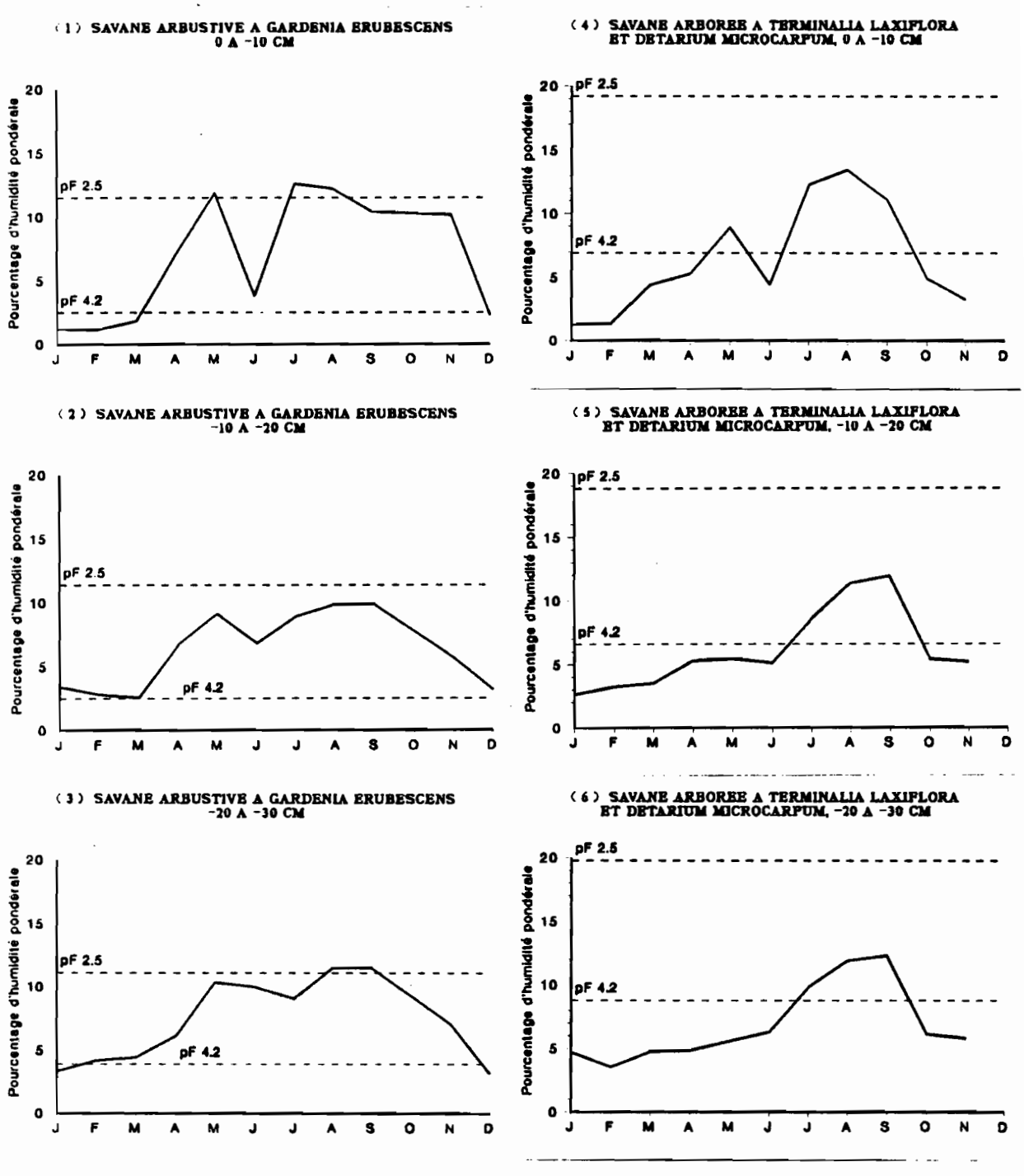


FIGURE III.12. Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane arbustive et une savane arborée de Nazinga (Burkina Faso) au cours de l'année 1986.

MILIEU

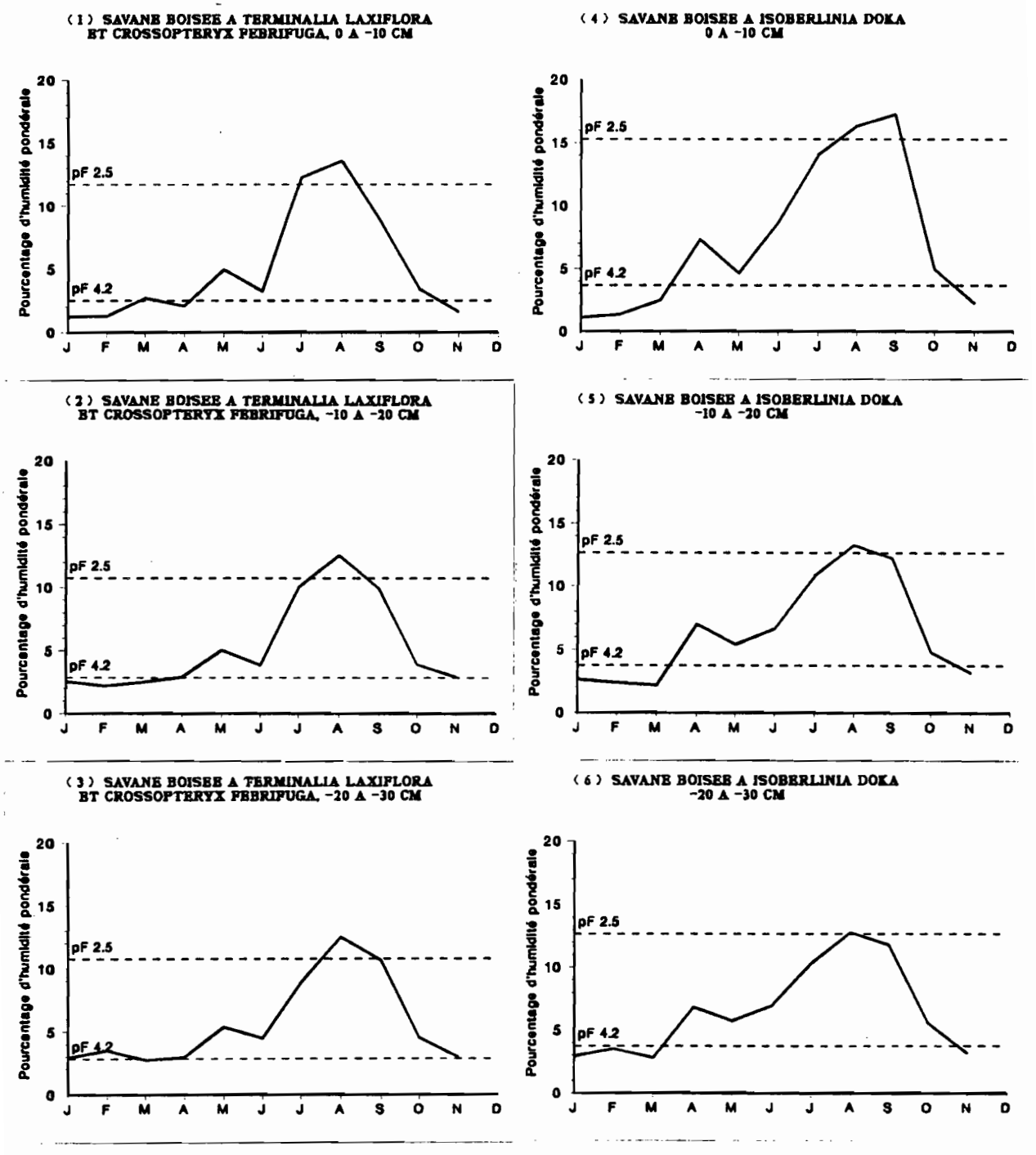


FIGURE III.13. Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane arborée et une savane boisée de Nazinga (Burkina Faso) au cours de l'année 1986.

MILIEU

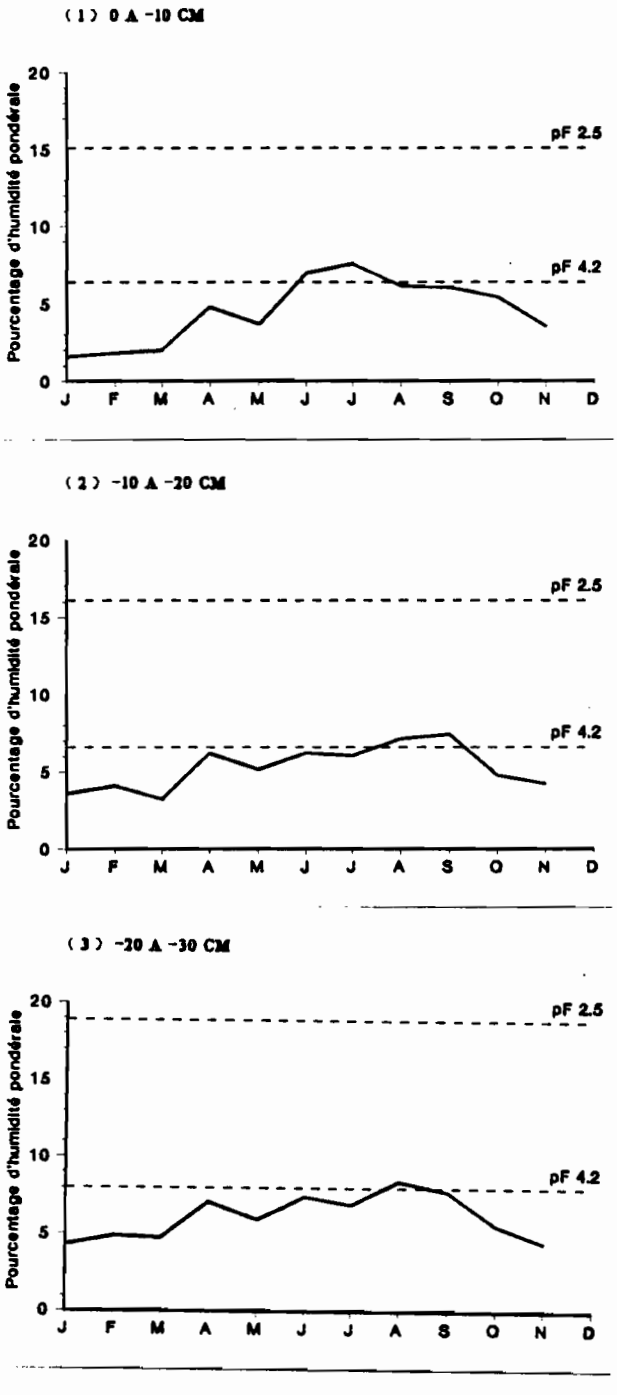


FIGURE III.14. Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane herbeuse de Nazinga (Burkina Faso) au cours de l'année 1986.

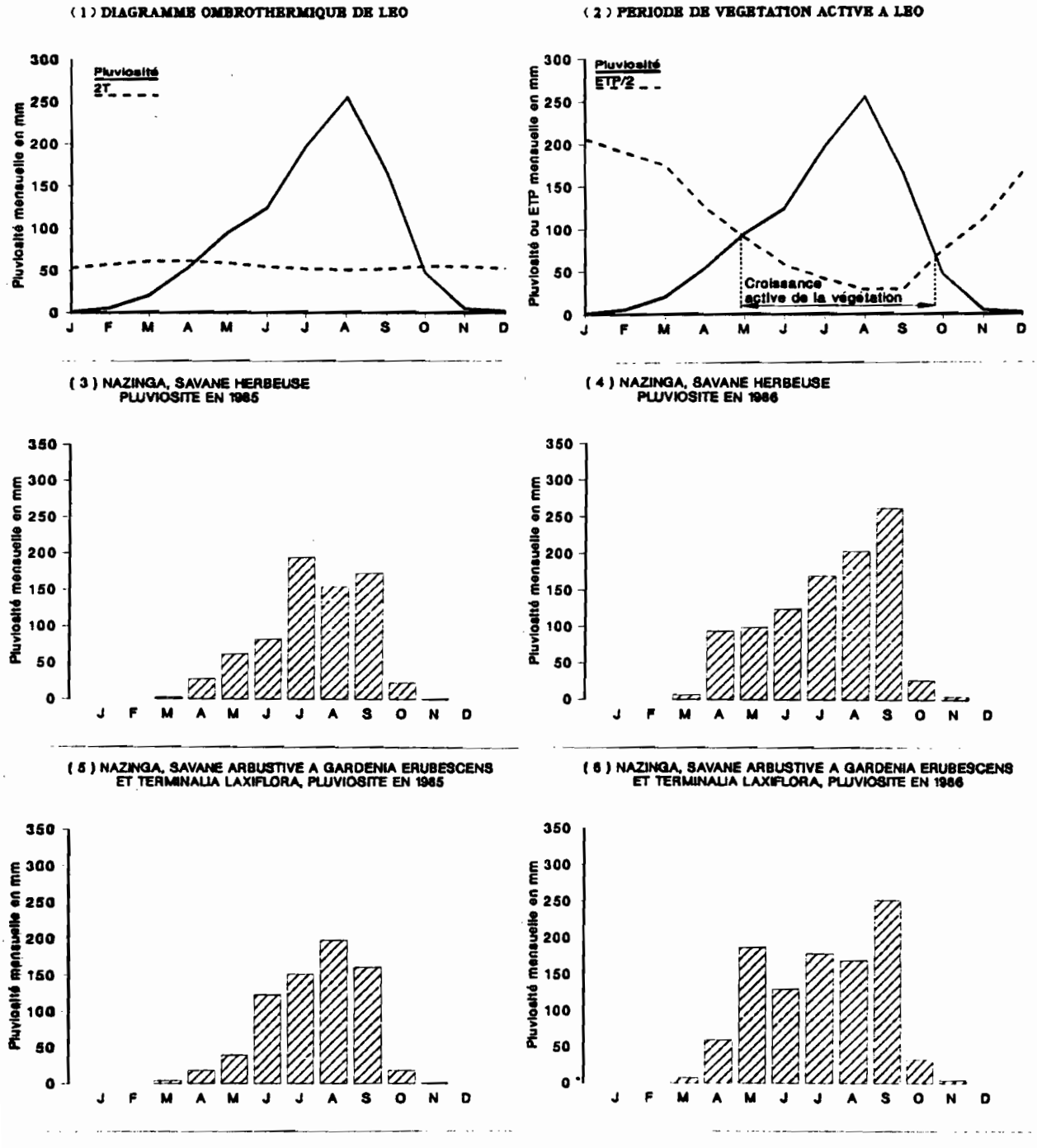


FIGURE III.15. Quelques données du climat dans la région de Nazinga (Burkina Faso).

TABLEAU III.14. Variabilité spatiale de la pluviosité annuelle (mm) dans la région de Nazinga pendant les années 1981 à 1986.

POSTE DE MESURE	ANNEE 1981	1982	1983	1984	1985	1986
NAZINGA (*)	>723	1100	754	797	753	1034
PO (+)	546	914	716	794	796	1087
LEO (+)	887	>768	-	607	889	1232
SAPOUY (+)	>623	799	784	743	680	-

* Poste météorologique principal du Ranch de Gibier de Nazinga
+ Données de l'ASECNA

C'est en définitive à l'histoire qu'est due la faiblesse actuelle des populations de ces cultivateurs d'igname qui gardent encore une tradition de chasse assez vivace.

A ce faible taux d'occupation humaine ainsi qu'à la protection mise en place dans le Parc de Po et dans le Ranch de Gibier de Nazinga est liée la conservation relativement bonne de la faune. Seuls les grands Carnivores viennent de disparaître; divers témoignages font encore état de la présence du Lion dans la région de Zabré, à moins de 100 km de Nazinga, il y a une dizaine d'années. Le tableau III.16 donne une estimation des populations de grands Mammifères herbivores du Ranch de Nazinga en 1985.

TABLEAU III.15. Variation de la pluviosité annuelle (en mm) sur 6 sites du Ranch de Nazinga (11 09'20"N, 01 36'0"W, Burkina Faso) en 1986.

DIFFERENCE DE PLUVIOSITE	SITE **Pluviosité** SITE	1	2	3	4	5	6	*DISTANCE ENTRE SITES km*
	1	**1018**	*5,8*	*5,7*	*10,2*	*4,8*	*4,2*	
	2	7,0	**1011**	*6,6*	*10,6*	*10,2*	*6,4*	
	3	26,0	19,0	**992**	*15,4*	*7,4*	*9,8*	
	4	9,0	2,0	17,0	**1009**	*13,6*	*6,0*	
	5	30,5	23,5	4,5	21,5	**987,5**	*8,0*	
	6	16,5	9,5	9,5	7,5	14,0	**1001,5**	

NOTE: description des sites voir § 3.5.2 p.119

Site n°1: savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum*
Site n°2: savane arbustive à *G. erubescens* et *T. laxiflora*
Site n°3: savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum*
Site n°4: savane boisée à *T. laxiflora* et *C. febrifuga*
Site n°5: savane boisée à *I. doka* et *A. dudgeoni*
Site n°6: formation à annuelles sur plateau cuirassé

MILIEU

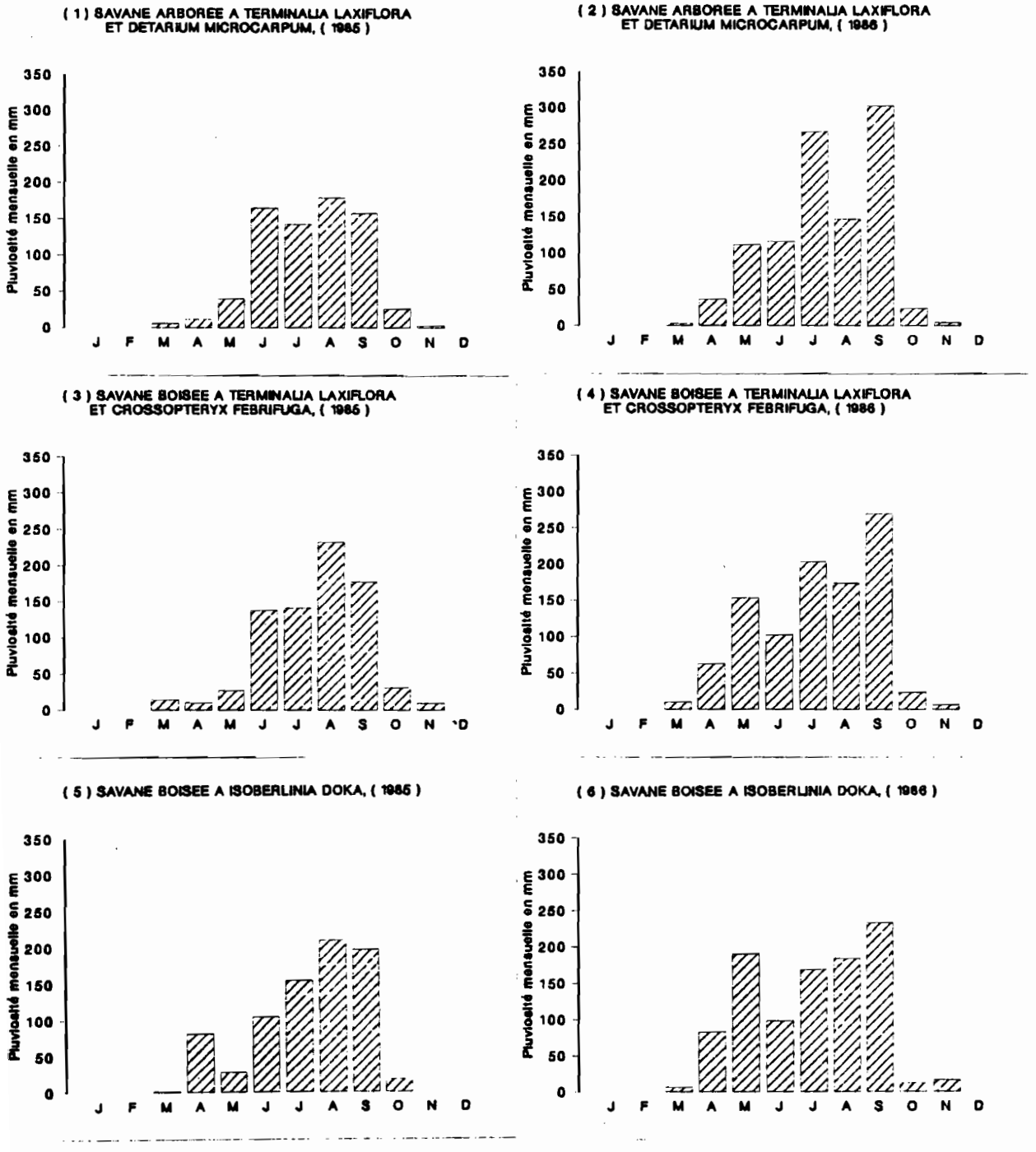
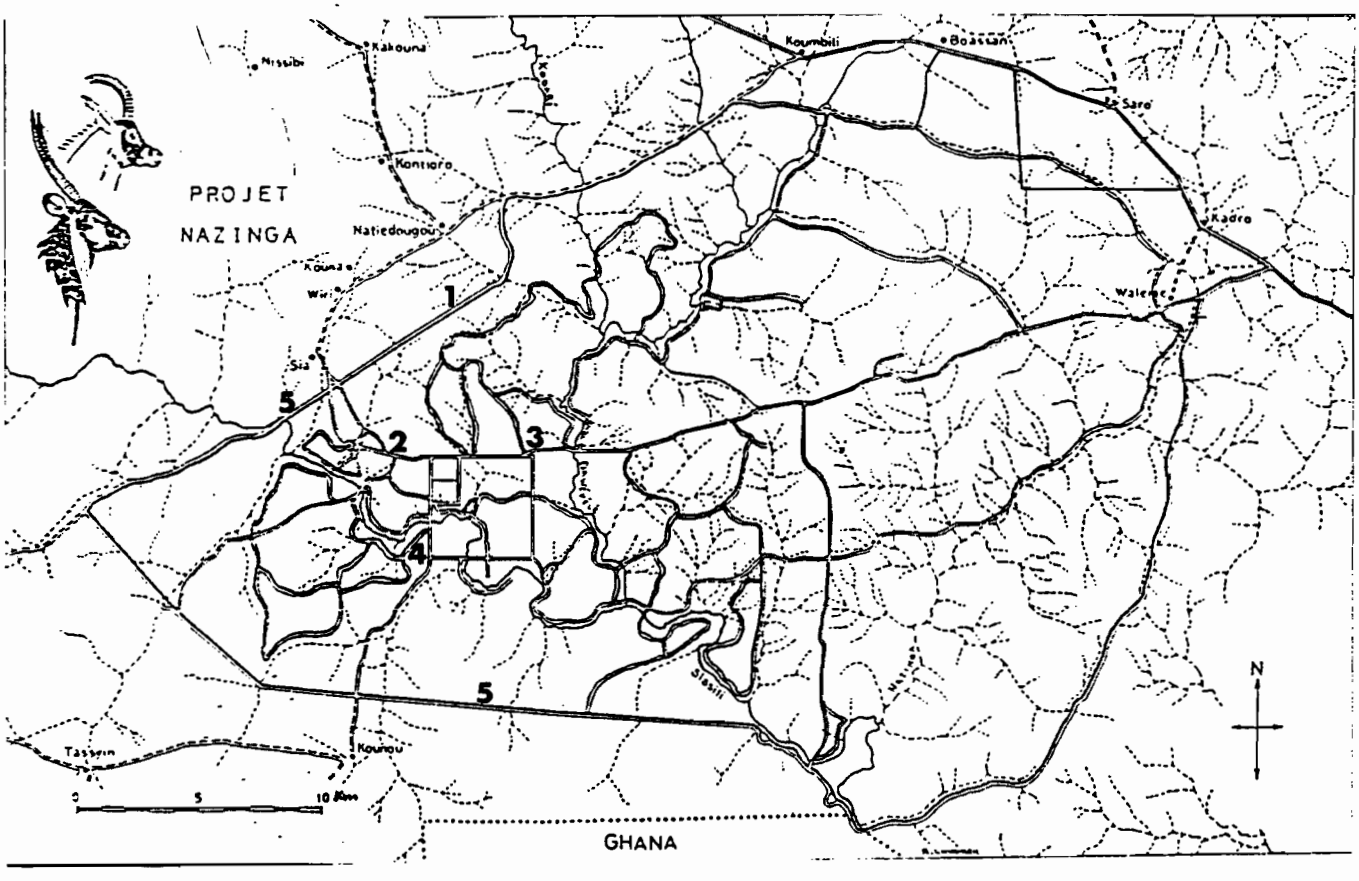


FIGURE III.16. Répartition saisonnière des pluies dans une savane arborée et deux savanes boisées de Nazinga (Burkina Faso) en 1985 et 1986.



1. Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*
2. Savane arbustive à *Gardenia erubescens*
3. Savane arborée à *Detarium microcarpum* et *Terminalia laxiflora*
4. Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*
5. Savane boisée à *Isoberlinia doka*
6. Formation herbeuse à annuelles sur cuirasse

Carte d'après R. LUNGREN (non publié)

FIGURE III.17. Localisation des sites étudiés dans le Ranch de Gibier de Nazinga de 1984 à 1986.

TABLEAU III.16. Estimation des populations de grands Mammifères herbivores du Ranch de Gibier de Nazinga en 1985 (d'après O'DONOGHE, 1985).

ESPECE	NOMBRE D'INDIVIDUS	DENSITE AU KM^2
Ourébi (*Ourebia ourebi*)	1989	2,49
Phacochère (*Phacochoerus aethiopicus*)	4229	5,29
Céphalophe de Grimm (*Sylvicapra grimmia*)	1604	2,00
Guib harnaché (*Tragelaphus scriptus*)	1069	1,34
Hippotrague (*Hippotragus equinus*)	1986	2,48
Bubale (*Alcephalus buselaphus*)	1101	1,38
Cobe defassa (*Kobus defassa*)		
Eléphant (*Loxodonta africana*)	630	0,79

3.5. VEGETATION DE NAZINGA

3.5.1. LES FORMATIONS VEGETALES DE NAZINGA

* LES CLASSIFICATIONS GENERALES.

Selon la classification générale de l'Afrique proposée par WHITE (1986), Nazinga appartient à la zone des forêts claires indifférenciées qui a été présentée dans le deuxième chapitre (§ 3.2 p. 35 et fig. II.2). GUINKO (1984) dans sa

description des formations végétales du Burkina Faso, classe quant à lui cette région dans le district Est-Volta Noire du secteur soudanien méridional.

* LES ETUDES DE LA VEGETATION DE NAZINGA.

Au cours d'une étude agrostologique préliminaire à l'établissement d'un ranch d'embouche dans une zone adjacente au territoire de Nazinga, TOUTAIN (1974) a effectué une centaine de relevés de végétation dans les savanes de Nazinga. L'analyse phytosociologique de ces données l'a conduit à reconnaître une quinzaine de groupements floristiques et physionomiques qui sont présentés dans le tableau III.17.

Cette étude a permis d'établir, à l'aide d'une couverture photographique aérienne, la première cartographie végétale partielle du territoire (LUNGREN et TOUTAIN, sans date). Les unités distinguées sont de nature physionomique (densité du couvert ligneux) et floristique, elles s'appuient principalement sur les espèces ligneuses et sur la position topographique des formations.

Une étude très locale des espèces ligneuses a ensuite conduit JOHNSON (1981, 1982) à cartographier 16 km^2 de savane; sa classification repose, elle aussi, surtout sur la composition floristique et la position topographique.

Une autre carte, couvrant l'ensemble du ranch, mais sans indication floristique, a ensuite été élaborée à partir d'images spatiales Landsat (BUCKLE *et al.*, 1983).

A.J.F.M. DEKKER (1984, 1985) a depuis repris la cartographie de l'ensemble du territoire du ranch en s'appuyant sur des photographies aériennes. Il a ainsi pu établir un classement en "unités de paysage", fondées principalement sur la position topographique et sur la densité ligneuse. Un autre travail en cours devrait apporter à cette dernière carte des compléments floristiques (J.C. DECKER).

P.M. OUEDRAOGO (1985), à partir de l'étude fine de six transects de 1,6 km de long dans les savanes du ranch, a reconnu cinq groupements floristiques ligneux d'une part (fig. III.18), sept groupements floristiques herbacés d'autre part (fig. III.19). Il montre ainsi qu'il existe dans certains cas un lien entre composition floristique des strates ligneuse et herbacée.

NANDNABA (1986), à partir de l'étude phytosociologique de 160 relevés de végétation ligneuse dans le ranch et dans les jachères avoisinantes (120 espèces au total), délimite cinq groupements principaux, dont le premier, avec ses deux faciès distincts, correspond aux forêts ripicoles sur sol argileux à *Mitragyna inermis*. Le deuxième groupement représente les formations très locales sur buttes de termitière; trois faciès y sont distingués. Le troisième regroupe les savanes arbustives et boisées sur cuirasse à *Isoberlinia doka* et *Burkea africana*, avec deux faciès l'un de bas de versant, collines ou plateaux, l'autre de pentes, rebords ou replats de sommet. Le quatrième groupement correspond aux savanes et jachères à *Vitellaria paradoxa* avec trois faciès différents et le cinquième aux zones dégradées des abords de village sur sol squelettique. Les diverses unités délimitées par P. M.OUEDRAOGO appartiennent toutes aux troisième et quatrième groupements de NANDNABA.

3.5.2. PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

La localisation exacte de chacun des sites d'étude est reportée sur la carte de la figure III.17.

. Site n°1: savane herbeuse sur plateau cuirassé

Ce premier faciès, situé en bordure du Ranch sur la piste qui mène à Koumbili à environ 6,5 km du carrefour vers Sia, est une savane herbeuse sur plateau cuirassé au sol ferrugineux tropical lessivé (voir tab. III.13).

Sa strate ligneuse, assez claire pour que l'on parle de savane herbeuse, renferme cependant toute une série d'espèces dont: *Terminalia avicennioides*, *Combretum glutinosum*, *Vitellaria paradoxa*, *Piliostigma thonningii*, *Acacia dudgeoni*, *Entada africana* et *Maytenus senegalensis*. Quelques bosquets de termitières se rencontrent dans ce milieu, avec le cortège habituel d'espèces ligneuses affectionnant ces milieux: *Diospyros mespiliformis*, *Feretia apodanthera*, *Cadaba farinosa*, *Saba senegalensis* et quelques autres plus particulières comme *Sterculia setigera* et *Parkia biglobosa*.

Sa strate herbacée est dominée par les Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* mais *Ctenium newtonnii*, *Monocymbium ceresiiforme*, *Tripogon minimus*, *Hyparrhenia subplumosa* et *Elionurus elegans* s'y rencontrent également.

TABLEAU III.17. Groupements végétaux des savanes de la région de Léo (11 04' à 11 45'N, 1 35' à 2 13'W) d'après TOUTAIN (1974).

FORMATIONS SUR SOLS EXONDES à *Andropogon ascinodis* et *Vitellaria paradoxa* sur sol ferrugineux tropical à hydromorphie de profondeur

1 Type à *Loudetia togoensis* et *Burkea africana* sur cuirasse latéritique

2 Types à *Schizachyrium sanguineum* et *Burkea africana*

A avec *Andropogon pseudapricus* et *Detarium microcarpum*: savanes arbustives (jusqu'à 80% de recouvrement ligneux), cuirasses subaffleurantes, lisières de cuirasse ou dômes gravillonnaires, lithosols

B avec *Andropogon ascinodis* et *Detarium microcarpum*, savanes arbustives ou arborées (30% de recouvrement ligneux), épandages gravillonnaires, sol ferrugineux tropical peu épais

C avec *Monocymbium ceresiiforme* et *Daniellia oliveri*, savanes arbustives ou boisées (30% à 60% de recouvrement ligneux), cuirasses démantelées fossiles, sol ferrugineux tropical

D avec *Monocymbium ceresiiforme* et *Afzelia africana*, savanes arborées (30% de recouvrement ligneux), plateaux à cuirasse subaffleurante, sol ferrugineux tropical moyen ou mince

E avec *Ctenium newtonii* et *Vitellaria paradoxa*, savanes arborées claires (recouvrement ligneux souvent inférieur à 20%), jachères anciennes

---

TABLEAU III.17. (suite).

---

3 Types à *Hyparrhenia smithiana*

A avec *Hyparrhenia smithiana* et *Daniellia oliveri*, savanes arborées (25 à 40% de recouvrement ligneux), versants colluvionnés des vallées et cours d'eau, pentes légères des formations ripicoles, sols ferrugineux tropicaux

B avec *Hyparrhenia smithiana* et *Lannea acida*, savanes arborées (parfois plus de 40% de recouvrement ligneux), terrasses colluviales, zones érodées, sol sableux

C avec *Sporobolus pyramidalis* et *Parkia biglobosa*, savanes arborées (20 à 60% de recouvrement ligneux), bas de pente, sol moyennement profond hydromorphe à pseudogley

D avec *Andropogon gayanus* et *Parkia biglobosa*, savanes boisées ou arborées (souvent jachères) inondables, bas de pente dans les vallées évasées, sol ferrugineux tropical à hydromorphie en profondeur

---

FORMATIONS INONDABLES

4 Type à *Andropogon gayanus* var. *gayanus* et *Khaya senegalensis*, végétation généralement herbeuse sur terrasses des lits majeurs de rivières encaissées

5 Type à *Hyparrhenia rufa* à inondation temporaire moyenne dans les petits thalwegs et sur les bords de larges bas-fonds, sol hydromorphe minéral à gley ou pseudogley

6 Type des prairies aquatiques à *Oryza longistaminata*, dans les zones inondées en eau peu profonde: fond de lit majeur de rivières, pourtour des mares, cuvettes

---

MILIEU

```
***********************                    **********************
* Gardenia erubescens *                    * Acacia gourmaensis *
***********************                    **********************
Burkea africana                                VVVVVVVVVVVVVVVVV
Balanites aegyptiaca                           V               V
Grewia venusta                                 V               V
          VVVVVVVVVVVVVVVVVVVVV                 V               V
          V                   V                4               V
************************      V  *********************      V
* Terminalia laxiflora *      V  * Daniellia oliveri *      V
************************      V  *********************      V
Pericopsis laxiflora          V    Terminalia avicennioides V
Xeroderris stuhlmannii        V    Pteleopsis suberosa      V
Pterocarpus erinaceus         V    Annona senegalensis      V
Lonchocarpus laxiflorus       V    Maytenus senegalensis    V
Daniellia oliveri             V    Terminalia laxiflora     V
  VVVVVVVVVVVVVVVV            V    Grewia cissoides         V
  V              V            V                             V
  V              2            V                5            V
  V  ************************ V        **********************
  V  * Detarium microcarpum * V        * Combretum fragrans *
  V  ************************ V        *********************$*
  V    Grewia cissoides       V        Diospyros mespiliformis
  V    Strychnos spinosa      V        Pericopsis laxiflora
  V    Lannea acida           V        Dichrostachys cinerea
  V    Dichrostachys cinerea  V        Tamarindus indica
  V    Afzelia africana       V        Anogeissus leiocarpus
  V    Tamarindus indica      V        Saba senegalensis
  V    Anogeissus leiocarpus  V
  V                           V
  V      1                    3
********************   *******************
* Ximenia americana *   * Entada africana *
********************   *******************
    (faciès appauvri)      Gardenia aqualla
```

FIGURE III. 18. Groupements phytosociologiques ligneux des savanes de Nazinga d'après P.M. OUEDRAOGO (1985).

```
*******
*     *    espèce caractéristique de groupement ou de
*******    sous groupement
```

Les chiffres en gras indiquent les numéros des groupements ou sous-groupements.

```
              VVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVV
              V                               V              V
      **********************     *************************   V
      * Digitaria sp.      *     * Andropogon schirensis *   V
      * Andropogon gayanus *     *************************   V
      **********************       Cymbopogon giganteus      V
                    V                        V               V
             VVVVVVVVVVVVVVVV                V               V
             V              V                5               V
             1              V      *********************     V
 *************************  V      * Scleria bulbifera *     V
 * Aristida adscensionis *  V      *********************     V
 *************************  V        Ipomea argentaurata     V
  Andropogon ascinodis      V        Hyparrhenia subplumosa  V
  (faciès appauvri)         V                                V
                            V                  VVVVVVVVVVVVVVVV
                            2                  6             V
        ***********************      *********************   V
        * Jasminum kerstingii *      * Elionurus elegans *   V
        ***********************      *********************   V
          Tephrosia barbigera         (faciès appauvri)      V
          Hyparrhenia subplumosa                             V
                                                             V
             VVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVVV
             V                        V                      V
             3                        4                      V
       **************       ****************                 V
       * Aspilia sp.*       * Fimbristylis *                 V
       **************       *  hispidula   *                 V
       (relativement        ****************                 V
          appauvri )         Corchorus fascicularis          V
                             Tephrosia barbigera             V
                                                 VVVVVVVVVVVVV
                                                 7
                                       **********************
                                       * Loudetia togoensis *
                                       **********************
                                       Sporobolus pyramidalis
                                       Borreria filifolia
                                       Andropogon fastigiatus
-------------------------------------------------------------
```

FIGURE III. 19. Groupements phytosociologiques herbacés des savanes de Nazinga d'après P.M. OUEDRAOGO (1985).

```
*******
*     *   espèce caractéristique de groupement ou de
*******   sous groupement
```

Les chiffres en gras indiquent les numéros des groupements ou sous-groupements.

Les Cypéracées, relativement peu abondantes, sont principalement représentées par *Fimbristylis hispidula* et *Bulbostylis filamentosa*.

Les Légumineuses herbacées comprennent plusieurs espèces, parmi lesquelles la plus fréquente est *Tephrosia bracteolata*, suivie de *Tephrosia platycarpa*, *T. bracteolata* et *Cassia mimosoides*.

Quelques autres familles se rencontrent aussi avec les espèces: *Gladiolus klattianus* (IRIDACEAE), *Aspilia multiflora* (COMPOSITAE), *Striga brachycalyx* (SCROFULARIACEAE), *Cyanotis angusta* (COMMELINACEAE), *Polygala guineensis* (POYGALACEAE) et *Polycarpaea linearifolia* (CARYOPHYLLACEAE).

Site nº 2: savane arbustive à *Gardenia erubescens*.

Le second faciès, une savane arbustive au couvert ligneux clair (5%), se localise en haut de pente sur un sol ferrugineux tropical lessivé à poches et à concrétions. Il est distant seulement de 1,5 km des bâtiments du village sur la piste principale qui mène à Po (voir la description du sol tab. III.8 et III.13).

Les espèces ligneuses y sont principalement *Gardenia erubescens*, *Terminalia laxiflora* et *Ximenia americana*, mais *Combretum glutinosum*, *C. collinum*, *Detarium microcarpum*, *Piliostigma thonningii*, *Daniellia oliveri* (surtout des rejets), *Maytenus senegalensis*, *Crossopteryx febrifuga*, *Vitellaria paradoxa*, *Annona senegalensis*, *Lonchocarpus laxiflorus* et *Pericopsis laxiflora* y sont également présentes. Dans les bosquets de termitière se trouvent *Diospyros mespiliformis*, *Afzelia africana*, *Cadaba farinosa*, *Feretia apodanthera*, *Saba senegalensis* et *Allophyllus cobbe*. Les espèces suffrutescentes *Grewia cissoides*, *Triumfetta lepidota*, *Cienfuegosia heteroclada*, et *Cochlospermum tinctorium* sont communes dans ce milieu.

Les herbacées les plus abondantes sont les Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* mais *Monocymbium ceresiiforme*, *Andropogon schirensis*, *Ctenium newtonii*, *Hyparrhenia smithiana* (en plaques), *Hyparrhenia involucrata* et quelques autres se rencontrent aussi.

Les Légumineuses herbacées sont relativement plus diversifiées que dans le site précédent, avec plus d'une quinzaine d'espèces dont les plus abondantes sont *Cassia mimosoides*, *Tephrosia bracteolata*, et *Eriosema griseum* var. *togoense*.

Les Cypéracées, relativement peu nombreuses, sont surtout représentées par l'espèce *Fimbristylis hispidula*.

Il existe aussi d'autres familles dans ce milieu avec les espèces: *Lepidagathis anobrya*, *L. heudelotiana* (ACANTHACEAE), *Vernonia pumila*, *V. nigritana*, *V. purpurea*, *Aspilia helianthoides*, *Senecio baberka*, *Dicoma sessiliflora* (COMPOSITAE), *Aneilema lanceolatum* (COMMELINACEAE), *Sapium grahamii* (EUPHORBIACEAE), *Borreria octodon*, *B. radiata*, *B. verticillata*, *B. scabra* (RUBIACEAE), *Polygala baikiei* (POLYGALACEAE), *Striga bilabiata* (SCROFULARIACEAE), *Gladiolus klattianus* (IRIDACEAE), *Stylochiton hypogaeus* (ARACEAE), *Sapium grahamii* (EUPHORBIACEAE), *Ipomea argentaurata* (CONVOLVULACEAE) et quelques autres.

Site n°3: Savane arborée à *Detarium microcarpum* et *Terminalia laxiflora*.

Le troisième faciès est à l'intérieur du ranch, sur la même piste que le précédent, mais un peu plus loin du village (7 km). Son sol gravillonnaire appartient à la catégorie des sols ferrugineux tropicaux lessivé indurés (voir tab. III.11 et III.13).

C'est une savane arborée de mi-versant inférieur, portant un couvert ligneux d'environ 20%, principalement assuré par *Detarium microcarpum* et *Terminalia laxiflora*. Tout un cortège d'autres espèces les accompagne toutefois: *Piliostigma thonningii*, *Maytenus senegalensis*, *Vitellaria paradoxa*, *Crossopteryx febrifuga*, *Ximenia americana*, *Combretum glutinosum*, *Lonchocarpus cyanescens*, *Combretum collinum*, *Pericopsis laxiflora*, *Strychnos spinosa*, *Daniellia oliveri*, *Annona senegalensis*, *Xeroderris stuhlmannii*, *Lannea acida*, *Terminalia avicennioides*, *Stereospermum kunthianum* et *Acacia gourmaensis*.

Dans les bosquets de termitières se rencontrent: *Anogeissus leiocarpus*, *Capparis sepiaria*, *Tamarindus indica*, *Cassia sieberiana*, *Saba senegalensis*, *Cadaba farinosa*, *Dichrostachys cinerea* et *Oncoba spinosa*.

Trois espèces suffrutescentes sont particulièrement abondantes: *Cochlospermum planchoni*, *Grewia cissoides*, *Cienfuegosia heteroclada* et *Gongronema obscurum*. Il faut cependant leur ajouter: *Sapium grahamii*, *Ectadiopsis longifolia* et *Jasminium kerstingii*.

Les deux Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Hyparrhenia smithiana* dominent la strate herbacée de ce milieu. Elles sont accompagnées de *Sorghastrum bipennatum*, *Hyparrhenia involucrata*, *Chasmopodium caudatum*, *Andropogon tectorum*, *Cymbopogon giganteus*, *Elionurus elegans*, *Brachiaria jubata*, *Digitaria argillacea*, *Setaria barbata*, *Beckeropsis uniseta*, *Ctenium newtonii* et *Monocymbium ceresiiforme*.

Les Cypéracées sont principalement représentées par *Fimbristylis hispidula* et *F. ovata*.

Parmi les autres familles, on rencontre les espèces: *Ipomea blepharophylla*, *Ipomea sp.*, *Merremia kentrocaulos* (CONVOLVULACEAE), *Vernonia purpurea*, *Senecio baberka*, *Aspilia helianthoides*, *Dicoma sessiliflora* (COMPOSITAE), *Striga brachycalyx*, *Striga aspera* (SCROFULARIACEAE), *Lepidagathis anobrya*, *Lepidagathis heudelotiana*, *Justicia schimperi* (ACANTHACEAE), *Kaempferia aethiopica*, *Costus spectabilis* (ZINGIBERACEAE), *Pandiaka heudelotii* (AMARANTHACEAE), *Cissus sokodensis*, *Cissus jatrophoides*, *Cissus zechiana* (AMPELIDACEAE), *Tragia vogelii*, (EUPHORBIACEAE), *Stylochiton sp.* (ARACEAE), *Chlorophytum blepharophyllum* (LILIACEAE), *Polygala baikiei* (POLYGALACEAE), *Borreria scabra*, *Kohautia confusa* (RUBIACEAE), *Tinnea barteri* (LABIATAE), *Wissadula amplissima* (MALVACEAE), *Biophytum umbraculum* (OXALIDACEAE), *Polycarpaea eriantha* (CARYOPHYLLACEAE), *Zehneria thwaitesii* (CUCURBITACEAE).

Site n° 4: Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*.

Le quatrième faciès, une savane boisée de milieu de pente sur sol ferrugineux tropical lessivé à taches et à concrétions, se rencontre sur la piste de Kounou, au coin sud-ouest de l'enclos d'élevage du ranch (description du sol dans les tableaux III.9 et III.13).

La strate ligneuse, dominée par *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*, comprend aussi: *Vitellaria paradoxa*, *Detarium microcarpum*, *Piliostigma thonningii*, *Pericopsis laxiflora*, *Strychnos spinosa*, *Gardenia erubescens*, *Maytenus sengalensis*, *Annona senegalensis*, *Terminalia avicennioides*, *Afzelia africana*, *Acacia dudgeoni*, *Pteleopsis suberosa*, *Xeroderris stuhlmannii*, *Acacia gourmaensis*, *Grewia venusta*, *Strychnos innocua*, *Stereospermum kunthianum*, *Lannea acida*, *Lannea velutina*, *Combretum molle*, *C. collinum*.

Les bosquets de termitière abritent en outre: *Dichrostachys cinerea*, *Tamarindus indica*, *Cadaba farinosa*, *Anogeissus leiocarpus* et *Saba senegalensis*.

D'assez nombreuses espèces suffrutescentes peuplent également ce milieu: *Cienfuegosia heteroclada*, *Grewia cissoides*, *Cochlospermum planchoni*, *Triumfetta lepidota*, *Tinnea barteri*, *Jasminium kerstingii*, *Sapium grahamii*, *Fadogia andersoni*, *Gongronema obscurum* et *Ectadiopsis longifolia*.

La strate herbacée se compose principalement des Graminées pérennes *Andropogon ascinodis*, *Brachiaria jubata* et *Elionurus pobeguinii*, auxquelles se joignent *Monocymbium ceresiiforme*, *Ctenium newtonii*, *Loudetia simplex*, *Hyparrhenia*

subplumosa, *H. involucrata*, *H. smithiana*, *Cymbopogon giganteus*, *Andropogon schirensis*, *A. gayanus*, *Elionurus elegans* et *Tripogon minimus*.

Les principales Cypéracées sont ici: *Fimbristylis pilosa*, *Bulbostylis filamentosa* et *Mariscus* cf *cyperoides*.

Les Légumineuses comprennent: *Cassia mimosoides*, *Tephrosia elegans*, *Vigna ambacensis*, *Crotalaria macrocalyx*, *C. atrorubens*, *Indigofera pulchra*, *I. dendroides*, *I. spicata*, *I. bracteolata*, *Alysicarpus glumaceus*, *Eriosema pelegrinii* et *Rhynchosia procurrens*.

Parmi les autres familles on rencontre les espèces: *Lepidagathis collina*, *L. heudelotiana* (ACANTHACEAE), *Borreria radiata*, *B. octodon*, *B. scabra* (RUBIACEAE), *Striga bilabiata* (SCROFULARIACEAE), *Vernonia nigritana*, *V. pumila*, *V. purpurea*, *Dicoma sessiliflora*, *Aspilia* sp (COMPOSITAE), *Cissus populnea* (AMPELIDACEAE), *Raphionacme daronii* (PERIPLOCACEAE), *Corchorus* sp (TILIACEAE), *Polygala arenaria* (POLYGALACEAE), *Ipomea blepharophylla* (CONVOLVULACEAE), *Amorphophallus* sp (ARACEAE) et *Chlorophytum* cf *macrophyllum* (LILIACEAE).

Site n° 5: Savane boisée à *Isoberlinia doka*.

Avec un recouvrement ligneux de 40%, assuré surtout par *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni*, le cinquième faciès se classe aussi parmi les savanes boisées. Il se situe sur la piste de Sia qui longe le ranch, à 1,6 km du carrefour de Sia. Situé à mi-pente, ce point d'étude possède un sol ferrugineux tropical induré à taches et concrétions décrit dans les tableaux III.10 et III.13).

D'autres espèces accompagnent les deux ligneux dominants, ce sont: *Stereospermum kunthianum*, *Maytenus senegalensis*, *Pterocarpus erinaceus*, *Ximenia americana*, *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora*, *Combretum collinum*, *C. molle*, *C. glutinosum*, *Piliostigma thonningii*, *Lonchocarpus laxiflorus*, *Pericopsis laxiflora*, *Vitellaria paradoxa*, *Strychnos innocua*, *S. spinosa*, *Pavetta crassipes*, *Detarium microcarpum*, *Annona senegalensis*, *Lannea acida*, *Sterculia setigera*, *Grewia venusta*, *Nauclea latifolia*, *Xeroderris stuhlmannii*, *Prosopis africana*, *Burkea africana*, *Pteleopsis suberosa*, *Cassia sieberiana*, *Securinega virosa* et *Trichilia emetica*.

Dans les bosquets de termitière poussent aussi: *Diospyros mespiliformis*, *Tamarindus indica*, *Cadaba farinosa*, *Feretia apodanthera* et *Saba senegalensis* ainsi que la grande Graminée *Beckeropsis uniseta*.

Les espèces suffrutescentes les plus abondantes sont *Grewia cissoides*, *Cochlospermum planchoni*, *Triumfetta*

lepidota, Sapium grahamii, Jasminium kerstingii, Ectadiopsis longifolia et *Tinnea* sp.

Les plantes herbacées dominantes sont *les* Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Andropogon schirensis*. D'autres espèces de la même famille, bien que moins abondantes, se rencontrent aussi: *Schizachyrium sanguineum, Cymbopogon giganteus, Hyparrhenia smithiana, H. involucrata, H. subplumosa, Monocymbium ceresiiforme, Ctenium newtonii, Chasmopodium caudatum, Tripogon minimus* et *Loudetia simplex*.

Les familles de Légumineuses sont bien représentées dans ce milieu (surtout PAPILIONACEAE) avec *Cassia mimosoides, Indigofera bracteolata, I. dendroides, I. spicata, Tephrosia elegans, Desmodium gangeticum, Pseudarthria hookeri, Alysicarpus* sp, et *Eriosema* sp.

Quelques Cypéracées se rencontrent aussi: *Fimbristylis pilosa, F. ovata, Lipocarpha albiceps, Mariscus cylindristachyus* et *Cyperus dilatatus*.

D'autres familles sont présentes avec *Ipomea argentaurata, I. blepharophylla* (CONVOLVULACEAE), *Cissus populnea* (AMPELIDACEAE), *Cyanotis* sp, *Aneilema lanceolatum* (COMMELINACEAE), *Orthosiphon rubicundus* (LABIATAE), *Scilla sudanica, Chlorophytum blepharophyllum, Asparagus* sp (LILIACEAE), *Vernonia purpurea, Aspilia* sp (COMPOSITAE), *Stylochiton* sp (ARACEAE), *Kaempferia aethiopica, Costus spectabilis* (ZINGIBERACEAE), *Corchorus fascicularis* (TILIACEAE), *Pandiaka heudelotii* (CARYOPHYLLACEAE), *Borreria radiata, Mitracarpus villosus* (RUBIACEAE), *Lepidagathis collina, Justicia schimperi* (ACANTHACEAE), *Polygala arenaria* (POLYGALACEAE) et *Biophytum umbraculum* (OXALIDACEAE).

<u>Site n°6</u>: Formation herbeuse à annuelles sur cuirasse.

Le sixième faciès, très localisé, est une formation herbeuse d'annuelles dans une zone à hydromorphie temporaire sur un plateau cuirassé. Il se situe sur la piste limite sud du ranch à près de 9 km du carrefour de Kounou vers la Sissili (presque 23 km des bâtiments administratifs du ranch). Son sol ferrugineux tropical lessivé superficiel ne dépasse pas 10 cm d'épaisseur, mais il est chimiquement riche (voir tab. III.12 et III.13).

Le recouvrement ligneux, inférieur à 2%, n'est assuré que par l'espèce *Combretum glutinosum*.

Les Graminées dominantes sont les deux annuelles *Loudetiopsis kerstingii* et *Andropogon fastigiatus* auxquelles se mêlent en petit nombre *Loudetia togoensis, Microchloa indica, Sporobolus festivus* et *Ctenium newtonii*.

MILIEU

Les Cypéracées sont assez nombreuses dans ce faciès avec les *espèces Lipocarpha albiceps, Cyperus podocarpus, C. esculentus* et *Fimbristylis* sp.

Parmi les autres espèces présentes, on peut citer: *Ophioglossum costatum* (OPHIOGLOSSACEAE), *Heliotropium strigosum* (BORRAGINACEAE), *Cyanotis angusta, C. lanata,* (COMMELINACEAE), *Borreria* sp. (RUBIACEAE), *Iphigenia ledermannii, Scilla sudanica* (LILIACEAE) et *Indigofera* sp.

CYCLE PHENOLOGIQUE

DES PLANTES DE SAVANE

Le cycle annuel des plantes de savane est rythmé tout à la fois par l'alternance des saisons sèche et humide et par le passage des feux de brousse. L'objet des deux chapitres qui viennent est d'en donner une image précise, s'appuyant sur des données qualitatives et quantitatives réunies dans différentes savanes de Côte d'Ivoire et du Burkina Faso.

Bien que les végétaux ligneux ne soient pas le sujet principal de ce travail, ils ont été inclus dans cette étude car leur présence influe sur la strate herbacée; la présentation de leur cycle phénologique ne repose toutefois que sur des données qualitatives.

Pour les plantes herbacées, la description qualitative du cycle de l'ensemble des espèces est accompagnée d'une étude quantitative centrée sur les Graminées, qui constituent l'essentiel de la biomasse. Les résultats sont présentés d'abord pour divers faciès de Nazinga, ayant fait l'objet de l'analyse la plus complète; une comparaison est ensuite faite avec les autres sites. L'étude quantitative de l'évolution de la matière végétale herbacée comporte le suivi des masses végétales vivantes et mortes au dessus du sol ainsi que de la réserve en semences du sol dans plusieurs faciès dominés par des herbes pérennes.

Après avoir examiné dans le quatrième chapitre le déroulement du cycle phénologique chez les diverses plantes de savane, on aborde ensuite dans le cinquième la diversité des phénologies des espèces et des phytocénoses. L'association de divers caractères phénologiques chez les espèces est tout d'abord recherchée puis les caractéristiques phénologiques des grands types biologiques sont analysées et une classification des phénologies est proposée. La structure phénologique d'une communauté végétale est également étudiée avec l'exemple de la répartition temporelle des floraisons à Nazinga. Pour finir, les variations du cycle phénologique sous l'effet du gradient

climatique nord-sud ainsi que les variations interannuelle et interfaciès de la phénologie sont prises en compte.

CHAPITRE IV

DEROULEMENT DU CYCLE PHENOLOGIQUE CHEZ LES PLANTES DE SAVANE

1. LE CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES LIGNEUSES

Les espèces ligneuses de savane sont relativement nombreuses à Nazinga. I.T. OUEDRAOGO (1984) recense 65 espèces strictement savanicoles et NANDNABA (1986), qui inclut dans son inventaire les espèces des bas-fonds et des formations ripicoles, en compte environ 120. Le recouvrement ligneux moyen est estimé à 22% par P.M. OUEDRAOGO (1985) pour un ensemble de sites plus strictement savanicoles dans lesquels il prend en compte tous les ligneux, quelle que soit leur taille. La densité moyenne de l'ensemble des ligneux de divers faciès de savane ou de bas-fond étudiée sur environ 130 km^2, est de presque 3000 individus par hectare (I.T. OUEDRAOGO, *op. cit.*). Dans une autre étude, limitée à 16 km^2 seulement, JOHNSON (1982) parvient à des estimations d'environ 500 individus par hectare en considérant uniquement les plantes de plus d'un mètre de hauteur, et d'environ 9000 individus par hectare pour tous les ligneux.

Cette importance des ligneux, tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus, influence la nature et le fonctionnement de la strate herbacée. P. M. OUEDRAOGO (1985) a d'ailleurs montré qu'il existe un lien entre le recouvrement et la composition floristique de la strate ligneuse d'une part, la phytomasse et la composition floristique de la strate herbacée d'autre part.

1.1. METHODOLOGIE

Parmi les espèces des savanes de Nazinga, certaines se rencontrent dans la plupart des faciès, alors que d'autres n'ont été observées qu'un petit nombre de fois. Seules les espèces suffisamment abondantes, au nombre de 47, ont pu faire l'objet d'observations phénologiques complètes.

Les résultats personnels présentés ici reposent sur des données recueillies de manière systématique dans six faciès visités chaque mois, et de manière occasionnelle dans d'autres faciès non régulièrement suivis. Sept stades phénologiques sont retenus: l'apparition des premières jeunes feuilles, celle des premières feuilles adultes, la floraison, la fructification, la présence de fruits secs, celle de feuilles sèches et la défeuillaison. Les travaux de JOHNSON (1982) et de WORKMAN (1986) à Nazinga, qui concernent un plus petit nombre d'espèces mais incluent des données quantitatives, ont également été pris en compte pour l'élaboration des tableaux phénologiques. Quelques données moins complètes réunies à Ouango-Fitini et à Lamto sont ensuite présentées à titre de comparaison.

Une distinction assez arbitraire a été introduite entre ligneux de grande taille et ligneux bas, catégorie qui inclut des buissons et des espèces suffrutescentes; elle n'a pour but que de faciliter la présentation et le commentaire des données.

1.2. CYCLE PHENOLOGIQUE DES ARBRES ET ARBUSTES DE SAVANE

A Nazinga, c'est entre janvier et mai selon les espèces, qu'apparaissent les premières jeunes feuilles et entre février et juillet qu'elles parviennent au stade adulte. Chez quelques individus de certaines espèces, aucune feuille n'a cependant atteint le stade de la maturité en juillet (tab. IV.1). C'est en fin de saison sèche que la plupart des ligneux reprennent leur croissance à Nazinga. Les observations de divers auteurs dans différents sites s'accordent toutes sur cette apparition des jeunes feuilles en saison sèche chez les ligneux de savane (AUBREVILLE, 1950; BOALER, 1966; SCHNELL, 1970, 1971; MENAUT, 1971; MONASTERIO et SARMIENTO, 1976;

REEKMANS, 1982; FATUBARIN, 1985;...). Les études de JEFFERS et BOALER (1966 a) en Tanzanie montrent que cette croissance se fait grâce à l'utilisation des ressources en eau des couches profondes du sol.

Les feuilles commencent généralement à sécher et à tomber en novembre. Le passage du feu, entre octobre et février selon les années et les régions, provoque une chute en masse mais la défeuillaison se ferait progressivement sur plusieurs mois en son absence. Les ligneux restent ensuite défeuillés au moins jusqu'en janvier. Les mesures de MENAUT (1974) à Lamto et des observations personnelles à Ouango-Fitini et à Nazinga montrent que le phénomène est identique dans ses grandes lignes pour les trois sites. HOPKINS (1966) décrit des phénologies de défoliation très semblables au Nigéria.

Plusieurs types de floraison peuvent être distingués chez les arbres et arbustes de savane. Les espèces à floraison précoce produisent leurs fleurs en même temps que leurs jeunes feuilles ou très peu de temps après, donc en fin de saison sèche; dans quelques cas (*Lonchocarpus laxiflorus*) les fleurs apparaissent même avant les feuilles. D'autres espèces, plus tardives, fleurissent et fructifient au contraire en saison des pluies ou même en début de saison sèche (juillet à octobre). Certaines autres enfin ont une période de reproduction bien plus étalée et des individus en fleurs et en fruits se rencontrent pendant presque toute l'année.

Les espèces dont la floraison n'a pas été observée sont des plantes à fleurs très discrètes comme *Diospyros mespiliformis* ou des espèces peu abondantes comme *Daniellia oliveri*, représentée surtout par des rejets de souche sur les faciès d'étude. La Combrétacée *Pteleopsis suberosa* est en revanche très abondante sur certains faciès et possède des fleurs et des fruits de taille suffisante pour être facilement repérés; or aucune floraison ni fructification n'ont pourtant été vues pendant les années 1982 (JOHNSON, 1982) et 1984 à 1986 (observations personnelles et WORKMAN, 1986). Cette espèce n'a visiblement, dans cette région, qu'une reproduction sexuée irrégulière; sa propagation végétative est d'ailleurs très abondante.

Les quelques données assez incomplètes de Ouango-Fitini, où aucune étude systématique sur la phénologie des ligneux de savane n'a été faite, montrent que les deux types de floraison, précoce et tardive, s'y rencontrent (tab. IV.2). Les espèces communes à Nazinga et à Ouango-Fitini fleurissent et fructifient au même moment de l'année dans les deux localités (*Isoberlinia doka*, *Pterocarpus erinaceus*) ou avec assez peu de décalage (*Lonchocarpus laxiflorus*).

TABLEAU IV.1. Phénologie des principaux ligneux des savanes de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W), Burkina Faso.

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Acacia dudgeoni +o		f	s	f	f*	f	f*	A	*	*	F	F
Acacia gourmaensis +o		s	f	f	A	A*	A*	A	A	*	*	F*
Afzelia africana	D	D	f	f	f	A	A	s	A	A*	F	A
Annona senegalensis	f*	F	f*	F	f*	F	f*	F	A*	F	A*	F
Anogeissus leiocarpus							f	f	f	A	A	A
Combretum collinum		f	f*	f	A*	*	F	s	F	s		
Combretum glutinosum	*	*	*	f*	F	f	A*	A*	F	A	F	s
Combretum molle +	S	S	S	D	D	D		f	f	f	A*	f
Combretum nigricans +	S	D	D		f	f*	f	f	*	*	*	*
Crossopteryx febrifuga +	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f*	A*
Daniellia oliveri	S	D	D	f	f	f	f	A	f	f	f	f
Detarium microcarpum +		f	f	f	f	f	A	A	A	A		
Diospyros mespiliformis		f	f	F	A	f	F	A	A	F	A	A
Entada africana		f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
Gardenia erubescens o	f*	f	f*	f	A*	f	A*	A	*	*	*	F
Grewia venusta						f	f*	f	f*	F	f	A*
Isoberlinia doka	f*	f	f*	f	A*	F	A	F				
Lannea acida +		f	f	f	f	A*	f	A	F	f	A	F
Lannea velutina					f	*	F	f	f	A	F	F
Lonchocarpus laxiflorus	D	D	D*	f	s	f	A	F	A	s	A	
Maytenus senegalensis	D	f*	f	f*	f	A*	f	F	A	A	A	
Ozoroa insignis					f	f	*	*	*	A*	F	F
Pericopsis laxiflora					f	A*	f	A	*	*	*	*
Piliostigma thonningii +		f	f	f	f	A	A	A	A			
Pteleopsis suberosa +		f	f	f	f	f	f	f	f	A	f	A
Pterocarpus erinaceus					f	f	A					
Sterculia setigera						f	f*	f	A*	f	A	A
Strychnos spinosa +	D	D	D		f	A*	f	A*	f	A*	*	*
Tamarindus indica	D	D	D		f	f	f	A	A	*	*	*
Terminalia avicennioides	s		f	f	A	f	A*	A*	F	A	F	F
Terminalia laxiflora			f	f*	f*	A*	F	A	F	A	F	F
Vitellaria paradoxa +	f	f	f	f*	*		A	A	F	F	F	F
Xeroderris stühlmannii						f	f*	A*	F*	F	F	F
Ximenia americana +	D	f*	f	f*	A*	F	A*	F	A*	F	F	F

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Acacia dudgeoni +o		f	s	f	f*	f	f*	A	*	*	F	F
Acacia gourmaensis +o		s	f	f	A	A*	A*	A	A	*	*	F*
Afzelia africana	D	D	f	f	f	A	A	s	A	A*	F	A
Annona senegalensis	f*	F	f*	F	f*	F	f*	F	A*	F	A*	F
Anogeissus leiocarpus							f	f	f	A	A	A
Combretum collinum		f	f*	f	A*	*	F	s	F	s		
Combretum glutinosum	*	*	*	f*	F	f	A*	A*	F	A	F	s
Combretum molle +	S	S	S	D	D	D		f	f	f	A*	f
Combretum nigricans +	S	D	D		f	f*	f	f	*	*	*	*
Crossopteryx febrifuga +	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f*	A*
Daniellia oliveri	S	D	D	f	f	f	f	A	f	f	f	f
Detarium microcarpum +		f	f	f	f	f	A	A	A	A		
Diospyros mespiliformis		f	f	F	A	f	F	A	A	F	A	A
Entada africana		f	f	f	f	f	f	f	f	f	f	f
Gardenia erubescens o	f*	f	f*	f	A*	f	A*	A	*	*	*	F
Grewia venusta						f	f*	f	f*	F	f	A*
Isoberlinia doka	f*	f	f*	f	A*	F	A	F				
Lannea acida +		f	f	f	f	A*	f	A	F	f	A	F
Lannea velutina					f	*	F	f	f	A	F	F
Lonchocarpus laxiflorus	D	D	D*	f	s	f	A	F	A	s	A	
Maytenus senegalensis	D	f*	f	f*	f	A*	f	F	A	A	A	
Ozoroa insignis					f	f	*	*	*	A*	F	F
Pericopsis laxiflora					f	A*	f	A	*	*	*	*
Piliostigma thonningii +		f	f	f	f	A	A	A	A			
Pteleopsis suberosa +		f	f	f	f	f	f	f	f	A	f	A
Pterocarpus erinaceus					f	f	A					
Sterculia setigera						f	f*	f	A*	f	A	A
Strychnos spinosa +	D	D	D		f	A*	f	A*	f	A*	*	*
Tamarindus indica	D	D	D		f	f	f	A	A	*	*	*
Terminalia avicennioides	s		f	f	A	f	A*	A*	F	A	F	F
Terminalia laxiflora			f	f*	f*	A*	F	A	F	A	F	F
Vitellaria paradoxa +	f	f	f	f*	*		A	A	F	F	F	F
Xeroderris stühlmannii						f	f*	A*	F*	F	F	F
Ximenia americana +	D	f*	f	f*	A*	F	A*	F	A*	F	F	F

f: émergence des premières jeunes feuilles
A: apparition des premières feuilles adultes
*: floraison
F: fructification
s: fruits secs
S: premières feuilles sèches
D: défeuillaison
+:espèce étudiée par JOHNSON (1982)
o:espèce étudiée par WORKMAN (1986)

A Lamto également vivent des espèces à floraison précoce et d'autres à floraison tardive (tab. IV.3), mais il y existe encore un autre type de comportement très particulier, plus habituel en forêt qu'en savane: celui de l'Araliacée *Cussonia barteri*. Certains individus suivent des rythmes phénologiques propres, avec une défeuillaison partielle survenant à n'importe quelle période de l'année (MENAUT 1971, 1974; DEVINEAU, 1984). Les espèces communes aux flores de Nazinga et de Lamto fleurissent et fructifient au même moment.

Les observations de FATUBARIN (1985) sur la floraison dans les savanes de l'Oro (8°53'N, 5°22'E) au Nigéria confirment la similitude de comportement phénologique des espèces ligneuses dans une bonne partie de leur aire de répartition en Afrique de l'Ouest.

1.3. CYCLE PHENOLOGIQUE DES BUISSONS ET ESPECES SUFFRUTESCENTES DE SAVANE

Certaines espèces produisent leurs fleurs au ras du sol, très peu de temps après le passage du feu; les axes feuillés sont construits plus tard (tab. IV.4). A Nazinga, *Cienfuegosia heteroclada* et *Cochlospermum tinctorium* sont des exemples typiques de cette catégorie de plantes dont aucune

TABLEAU IV.2. Quelques données sur la phénologie des espèces ligneuses des savanes de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W), Côte d'Ivoire.

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Cordia myxa				FFF								
Daniellia oliveri	***											
Hexalobus monopetalus										***		
Isoberlinia doka	***											
Lonchocarpus laxiflorus				***								
Monotes kerstingii												FFF
Parinari curatellifolia				FFF								
Pterocarpus erinaceus											***	
Strychnos innocua	FFF											
Swartzia madagascariensis	FFF											
Syzigium guineense	***											

*: floraison
F: fructification

TABLEAU IV.3. Phénologie des principales espèces ligneuses des savanes de Lamto (06°13'N, 05°02'W), Côte d'Ivoire, d'après des observations personnelles et les données de MENAUT (1971).

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Bridelia ferruginea		fffff	*f	**	FFF	F		F		F		
Crossopteryx febrifuga	sSD	fffff	***		FFFF	F		F	Fs	Fs	s	s	s
Cussonia barteri (1)		fff	f	**	f	f	fF	fF	fF	fF	fF	fF	F
Ficus capensis		fff			FFF								SSS
Lannea kerstingii		fff											SSS
Nauclea latifolia		fff			***			FFF					SSS
Piliostigma thonningii		fff		SSS			******	FFF					*Fs
Pterocarpus erinaceus		sssfff									****	FF	
Terminalia glaucescens	SSSSSS						***			FFFFFFFFFFS			
Vitex doniana		fff					***						SSS

TABLEAU IV.4. Phénologie des principales espèces ligneuses basses (1) des savanes de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W), Burkina Faso.

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Cienfuegosia heteroclada	***						AAA				SSS	***
Cochlospermum planchonii				ffff	AAAAA	********	F	*FF	SSD	DDD		
Cochlospermum tinctorium	********	ffffff	AAA									
Ectadiopsis oblongifolia							***					
Fadogia spp						*******	FF					
Feretia apodanthera				ff*	fA*	FFF	F	F	F		DDD	DDD
Gongronema obscurum							****	FF				
Grewia cissoides				fffff*	A*	F*	FF*	FF	F	F	FSD	DDD
Jasminum kerstingii				ff	*******	A*	FAAA				SSD	DDD
Saba senegalensis	fFff*	f*	AFSA*	A*	F**	F	F	F	F	F	DDF	DDF
Sapium grahamii	**********			AAF	FFF	*F	*F				SSD	
Tinnea spp					ffff	AA*****	FF	F	F		FSS	
Triumfetta lepidota					AAA	*******	FF	FF	FSS	DDD		

f: émergence des premières jeunes feuilles
A: apparition des premières feuilles adultes
*: floraison
F: fructification
s: fruits secs
S: premières feuilles sèches
D: défeuillaison

(1) voir la définition de cette catégorie d'espèces dans le texte.

LEGENDE DU TABLEAU IV.3

f: émergence des premières jeunes feuilles
*: floraison
F: fructification
s: fruits secs
S: premières feuilles sèches
D: défeuillaison
(1) pour cette espèce à phénologie particulière voir compléments dans le texte.

partie aérienne ne survit habituellement au feu. Une floraison précédant l'apparition des feuilles s'observe également chez le buisson *Feretia apodanthera*, qui se localise presque exclusivement sur termitières dans ces régions, mais les fleurs sont produites sur des branches qui persistent d'une année à l'autre. Plusieurs autres espèces, comme *Jasminum kerstingii* et *Grewia cissoides*, ont une floraison précoce qui coïncide avec l'apparition des jeunes feuilles. Le cas le plus répandu est toutefois celui de la floraison de pleine saison des pluies (juillet à septembre) comme chez *Gongronema obscurum* et *Triumfetta lepidota*. Quelques espèces enfin ont une floraison très étalée dans le temps comme *Saba senegalensis* ou *Sapium grahamii*.

2. LE CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES HERBACEES

Les Graminées dominent largement la strate herbacée des savanes, en nombre d'individus comme en masse végétale: elles représentaient 90% à 95% de la masse vivante en octobre 1985 dans les faciès étudiés à Nazinga. Les données de CESAR (1971 b) indiquent le même ordre de grandeur pour la savane de Lamto.

D'autres groupes, de biomasse faible, peuvent être abondants en nombre d'espèces: c'est le cas des Légumineuses et des Cypéracées. Les autres familles sont généralement représentées par peu d'espèces et peu d'individus.

La description qualitative détaillée du déroulement du cycle saisonnier de l'ensemble des espèces va être complétée, pour les espèces suffisamment abondantes, par une étude quantitative de l'évolution de la phytomasse au cours de l'année. En raison de leur prédominance marquée dans la strate herbacée, la phénologie des Graminées pérennes sera bien plus développée que celle des autres groupes de plantes herbacées.

Les données sur l'évolution de la biomasse et de la nécromasse concernent essentiellement des Graminées, appartenant à 10 espèces réparties dans sept types de savanes à Nazinga, Ouango-Fitini et Lamto; quelques Légumineuses suffisamment abondantes sont également présentées.

2.1. METHODOLOGIE

Pour décrire les cycles phénologiques assez divers qui se rencontrent chez les végétaux herbacés de savane, les mêmes stades que ceux définis pour les ligneux sont utilisés, avec en plus la catégorie "germination" pour les annuelles. Les données ne sont détaillées que lorsque l'abondance des plantes a permis de les observer de manière régulière.

L'évolution saisonnière des espèces les plus abondantes a été suivie quantitativement par des mesures de biomasse ou de biovolume. La mesure de la biomasse, très lourde à mettre en oeuvre, concerne seulement un petit nombre d'espèces particulièrement communes. La mesure du biovolume se fait par la méthode des points-contacts déjà décrite (FOURNIER, 1982 a et ce travail, chapitre IX), qui est plus précise que la précédente dans le cas d'espèces non dominantes et qui permet de surcroît de distinguer biomasse et nécromasse. Les résultats sont présentés en nombre de contacts pour 100 points de mesure.

La comparaison des résultats obtenus indépendamment par les deux types de mesures dans les mêmes faciès ayant montré une bonne concordance, toutes les données d'évolution des biomasses et des biovolumes sont présentées et commentées ensemble.

Les données de biomasse fournies par CESAR (1971 b) pour la savane de Lamto ne sont pas reprises en détail mais seront utilisées dans la discussion finale.

2.2. CYCLE PHENOLOGIQUE DES GRAMINEES PERENNES

2.2.1. LE PASSAGE DU FEU, L'ELIMINATION DES CENDRES ET LA REPOUSSE

Au cours de l'incendie de la savane, qui survient généralement entre octobre et décembre dans la région de Nazinga, la matière vivante est presque totalement détruite au dessus du sol. Il reste seulement quelques îlots de matière morte, plus ou moins calcinée, et des cendres, qui seront

surtout éliminées par le retour des pluies, bien que le vent puisse en assurer une certaine dispersion.

A Nazinga, les cendres étaient encore visibles jusqu'en mars ou en avril 1985 dans quatre faciès où le feu était passé avant le mois de décembre. Elles avaient totalement disparu à la mi-mai, y compris dans un cinquième faciès qui n'avait brûlé que le 21 avril. Le lien entre l'élimination des cendres et les premières pluies est ici évident.

Certaines différences, liées au climat, se rencontrent dans la rapidité d'élimination des cendres selon les régions. La description donnée par MONNIER (1981) pour les savanes humides de Lamto en 1977 montre que l'élimination y est plus rapide qu'à Nazinga, ce que confirment mes propres observations lors de plusieurs autres années.

La repousse des Graminées pérennes, qui se réalise grâce aux réserves en eau du sol et des parties souterraines de la plante, peut être plus ou moins importante et précoce selon les faciès et les années.

Elle peut débuter très vite après le passage du feu, comme en témoigne l'exemple des savanes de Nazinga en 1985. Si quatre jours après le feu, il n'y avait encore aucune repousse dans le faciès de savane arborée étudié, 24% des touffes de Graminées pérennes du faciès herbeux présentaient en revanche déjà quelques jeunes feuilles au bout d'une dizaine de jours. A deux semaines du feu, la repousse avait commencé pour 33% et 48% des touffes d'un faciès boisé et d'un faciès arbustif. Les jeunes feuilles ainsi précocement apparues peuvent mourir avant le retour de la saison des pluies, comme en 1985 dans un faciès arboré de Nazinga: la faible biomasse verte observée en janvier avait totalement disparu en février et mars.

La repousse est quelquefois tardive, comme en 1985 dans une savane arborée de Nazinga, qui n'a présenté aucune jeune feuille jusqu'en avril, alors que les quatre autres faciès observés étaient déjà bien verts depuis plusieurs mois, le feu étant pourtant passé partout en novembre ou décembre. Ces différences entre faciès s'expliquent surtout par leurs caractéristiques édaphiques, point qui sera détaillé plus tard (voir chapitres VII et X).

Des différences entre les espèces existent cependant également: parmi les plus communes d'entre elles *Andropogon ascinodis*, *Schizachyrium sanguineum* et *Cymbopogon giganteus* sont toujours plus précoces que *Monocymbium ceresiiforme* et *Hyparrhenia smithiana* dans un faciès donné. Les observations effectuées à Nazinga en 1985 et 1986 indiquent par ailleurs que la repousse débute préférentiellement sur les touffes les plus grosses de chaque espèce.

Dans certains faciès, la repousse se fait par plaques d'une dizaine de mètres de diamètre, sans que la taille des touffes ni la nature des espèces présentes ne soit en cause. La proximité de grands arbres, comme *Afzelia africana*, ou de grosses branches au sol, paraît en revanche favorable. Les conditions hydriques locales sont certainement décisives dans les faciès où il existe un horizon induré plus ou moins proche de la surface. Une structure en mosaïque du sol, signalée par divers auteurs pour ces régions (ARRIVETS *et al.*, 1973; ROOSE, 1978; BOUET, 1978) joue vraisemblablement un rôle important dans ce phénomène. De telles structures pédologiques en mosaïque existent d'ailleurs dans d'autres savanes africaines (SCHMIDT, 1975; de WIT, 1978 cité par MAC NAUGHTON, 1983).

Selon les caractéristiques climatiques de l'année et édaphiques des faciès, c'est généralement entre avril et juin que la totalité des touffes de Graminées commence à produire de jeunes feuilles, même si quelques-unes ont débuté plus tôt.

Au nord de la Côte d'Ivoire, près de Ferkéssédougou, dans la localité de Pallakas, MONNIER (1981) n'observe une repousse discrète qu'au bout d'une quinzaine de jours seulement, tandis que dans la savane plus humide de Lamto, la croissance a déjà repris trois jours après le feu.

2.2.2. LA CROISSANCE VEGETATIVE ET LA REPRODUCTION

La première phase d'évolution des Graminées pérennes pendant leur cycle annuel est une croissance végétative qui dure à Nazinga jusqu'en juillet-août. Ensuite débute la phase de sexualisation, les nouveaux entre-noeuds formés à cette époque sont longs et portent des feuilles de morphologie différente des précédentes. Ce stade phénologique, désigné par le terme de "montaison" en agrostologie, est particulièrement visible sur les schémas de croissance en hauteur de *Schizachyrium sanguineum* à Nazinga et à Ouango-Fitini (fig. IV.1 et IV.2). Elle est également très nette pour *Loudetia simplex* à Ouango-Fitini et à Lamto (fig. IV.2 et IV.3).

La floraison des Graminées pérennes marque la fin de l'allongement de leurs axes. A Nazinga, elle débute en août pour quelques espèces particulièrement précoces telles que *Ctenium newtonii*, *Brachiaria jubata* et *Loudetia simplex*. La plupart des Graminées pérennes fleurissent et fructifient cependant un peu plus tard, en septembre et octobre, et les semences sont toutes tombées des épis en novembre. Le tableau IV.5 présente les stades phénologiques observés pour les principales espèces de Nazinga.

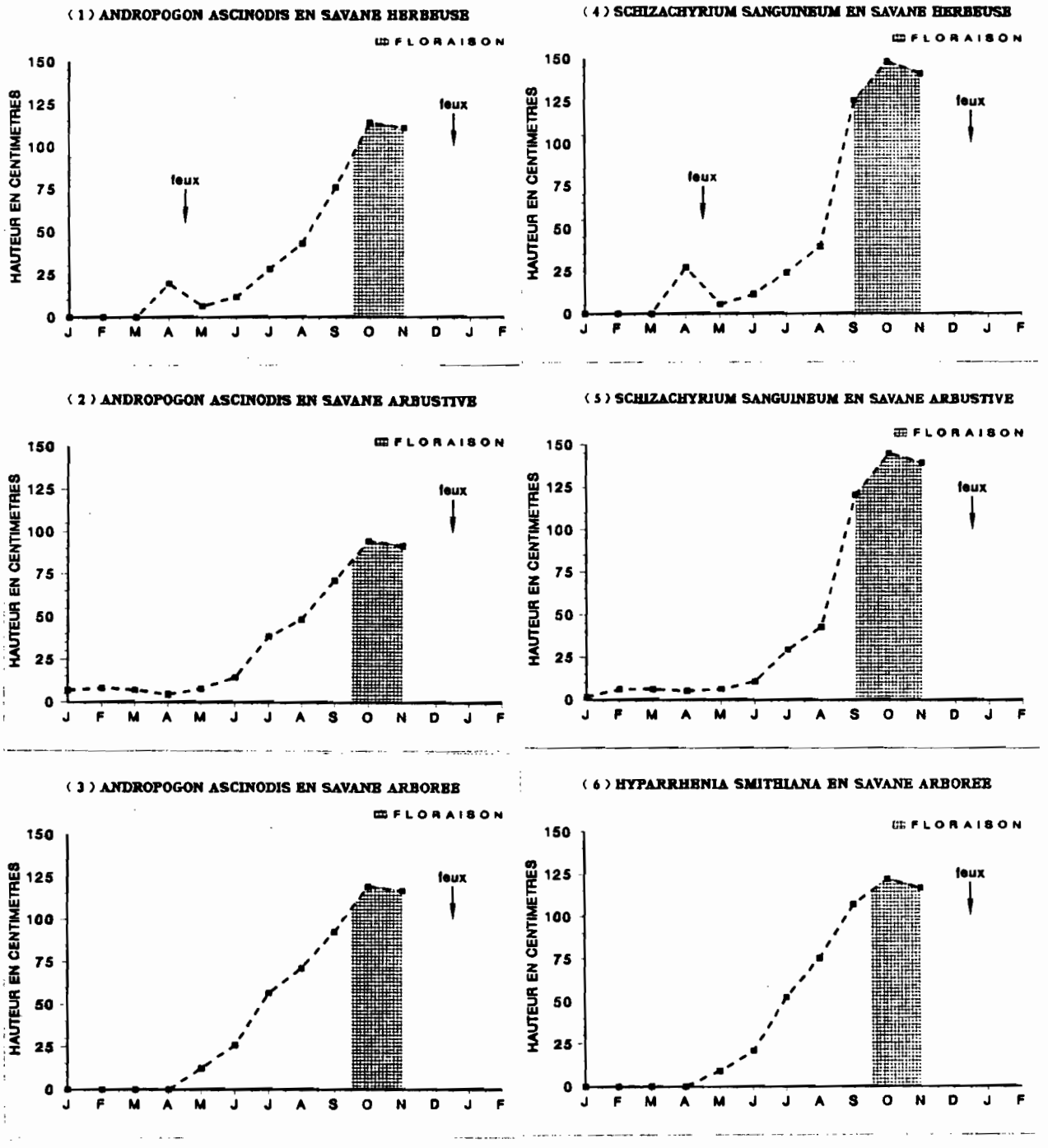


FIGURE IV.1. Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Nazinga (11°09'36"N, 01°36'00"W) en 1985.

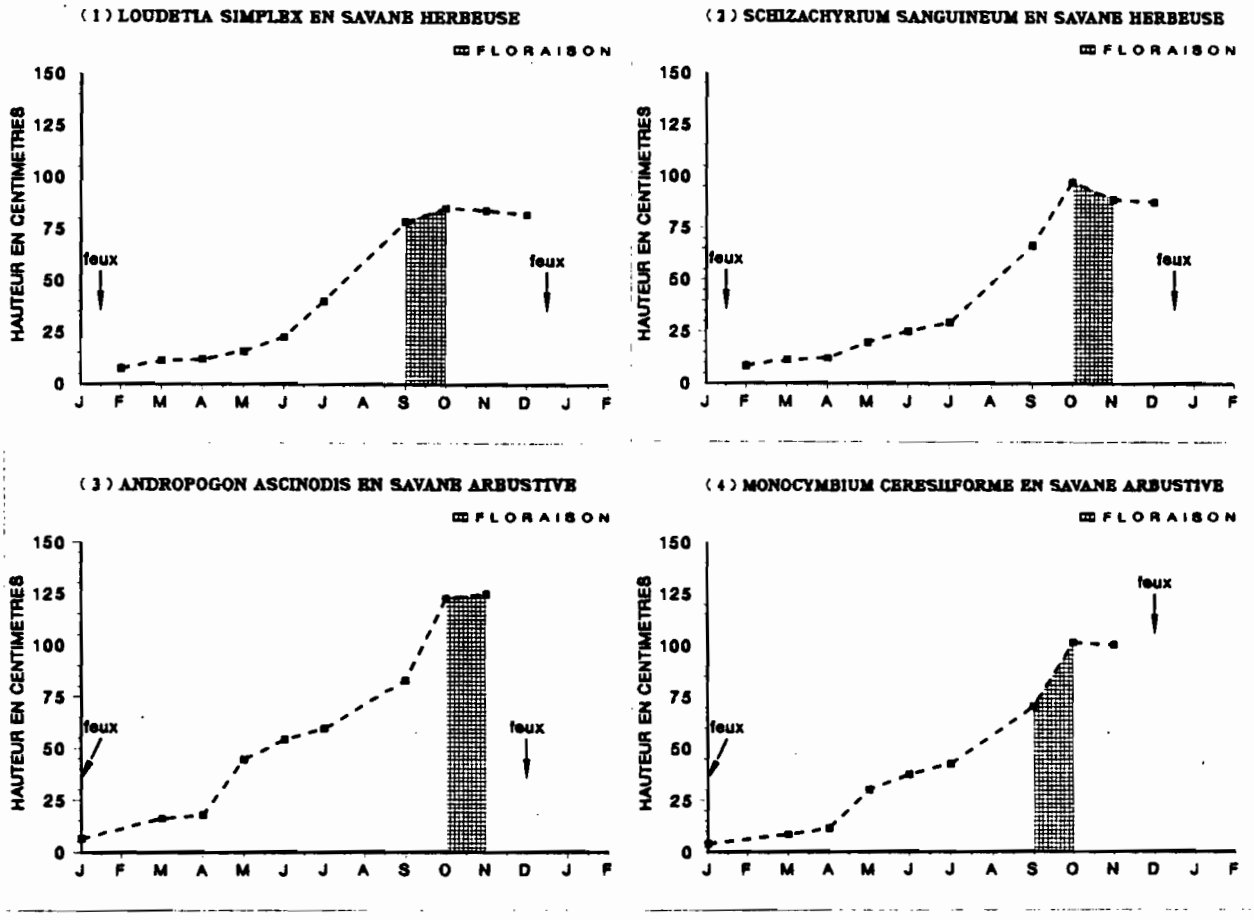


FIGURE IV.2. Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01W), en 1980 (d'après FOURNIER, 1982 a et 1983 b).

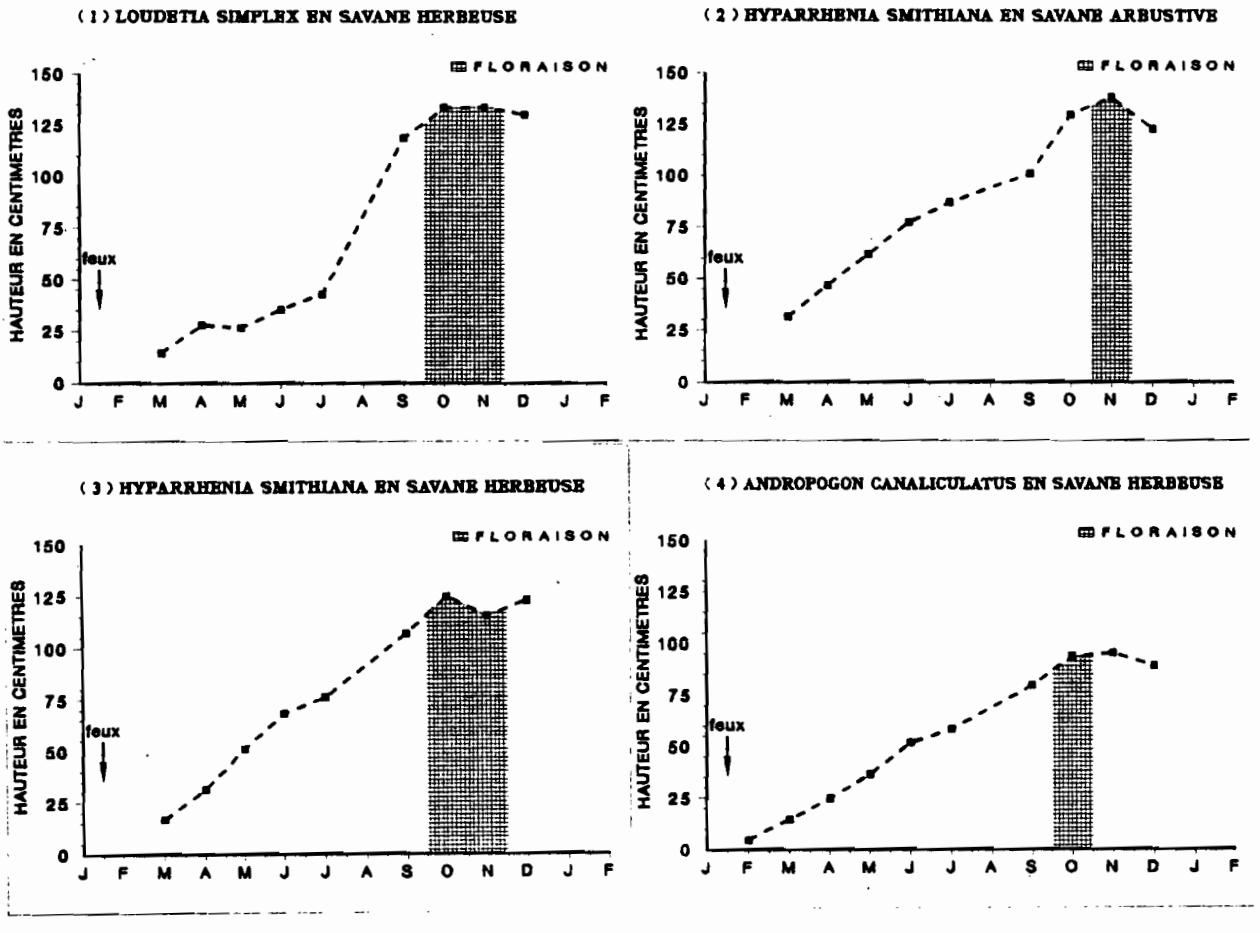


FIGURE IV.3. Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Lamto (06°N, 05°02'W) en 1980.

TABLEAU IV.5. Phénologie des principales Graminées pérennes de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W) au Burkina Faso.

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Andropogon ascinodis								MMMMMM	**F			
Andropogon gayanus									***			
Andropogon schirensis								MMMMM	****			
Andropogon tectorum								M	***			
Beckeropsis uniseta											***	
Brachiaria jubata					*****	F*F	*F	*F				
Ctenium newtonii								*****	F*F*			
Cymbopogon giganteus								MMM	***			
Elionurus ciliaris									***			
Hyparrhenia smithiana								MM	****			
Hyparrhenia subplumosa									***			
Hyperthelia dissoluta									***			
Loudetia simplex								***				
Monocymbium ceresiiforme								MM	***F			
Schizachyrium sanguineum								MMMM	***FF			

M: stade de la montaison
*: floraison
F: fructification

REMARQUE: Toutes les espèces ont entièrement perdu leurs semences en novembre.

Le calendrier de la période de reproduction est très semblable à Ouango-Fitini, plus au sud (tab. IV.6). Dans les savanes préforestières de Lamto, en revanche, il existe davantage de variabilité et les floraisons s'étalent plus largement dans le temps (tab. IV.7).

Certaines espèces comme *Hyparrhenia subplumosa* et *Andropogon schirensis* fleurissent à la même période quelle que soit la localité où elles se trouvent. D'autres, comme *Hyperthelia dissoluta*, fleurissent nettement plus tôt dans les savanes humides (Lamto) que dans les plus sèches (Nazinga et Ouango-Fitini). D'autres encore, comme *Brachiaria brachylopha*

TABLEAU IV.6. Phénologie des principales Graminées pérennes de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W).

ESPECES	PERIODE DE FLORAISON											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Andropogon ascinodis									******			
Andropogon macrophyllus											***	
Andropogon schirensis									******			
Brachiaria brachylopha										***		
Ctenium newtonii									******			
Cymbopogon giganteus										***		
Cymbopogon schoenanthus							***					
Elionurus ciliaris										***		
Hyparrhenia cyanescens											***	
Hyparrhenia rufa										******		
Hyparrhenia smithiana									******			
Hyparrhenia subplumosa										******		
Hyperthelia dissoluta										***		
Loudetia arundinacea										***		
Loudetia simplex								******				
Monocymbium ceresiiforme									*********			
Panicum phragmitoides									***			
Schizachyrium sanguineum										***		
Vetiveria nigritana									*********			

et *B. jubata*, dont la floraison peut s'étaler sur toute l'année à Lamto, ne fleurissent qu'entre août et octobre dans les sites plus septentrionaux. BADINI (1985) observe qu'encore plus au nord, à Gampéla (12°25'N, 01°22'W), les deux espèces de pérennes présentes, *Cymbopogon schoenanthus* et *Andropogon gayanus*, fleurissent en septembre et fructifient en octobre et novembre.

Les travaux de FATUBARIN (1985) dans les savanes de l'Oro (8°53'N, 5°22'E) au Nigéria, montrent que la phénologie des espèces de Graminées pérennes y est très proche de celle décrite pour ces trois localités. *Brachiaria brachylopha* et *Hyperthelia dissoluta* fleurissent à une date intermédiaire entre celles de Lamto et de Ouango-Fitini.

TABLEAU IV.7. Phénologie des principales Graminées pérennes de Lamto (06°13'N, 05°02'W), d'après des observations personnelles et les données de CESAR (1971 b).

ESPECES	PERIODE DE FLORAISON											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Andropogon canaliculatus									******			
Andropogon macrophyllus										*********		
Andropogon schirensis									******			
Beckeropsis uniseta											***	
Brachiaria brachylopha			***	*	*	*	*	*	***			
Brachiaria jubata			***	*	*	*	*	*	*	*	*	
Ctenium newtonii									******			
Hyparrhenia rufa									*********			
Hyparrhenia smithiana											***	
Hyparrhenia subplumosa										******		
Hyperthelia dissoluta				******								
Imperata cylindrica		******										
Loudetia phragmitoides											***	
Loudetia simplex									******			
Loudetiopsis ambiens									******			
Monocymbium ceresiiforme									******			
Panicum baumannii									*********			
Panicum fluviicola								******				
Schizachyrium platyphyllum												***
Schizachyrium sanguineum									***			

2.2.3. LA SENESCENCE

Une importante mortalité des organes végétaux coïncide avec la fructification ou la suit immédiatement; elle se traduit dans les savanes de Nazinga (fig. IV.4) par la diminution du recouvrement de la matière vivante aérienne en septembre et octobre. Les schémas des figures IV.1 à IV.3 montrent dans quelques cas une légère diminution de la taille des plantes en novembre: elle correspond au dessèchement et à

la perte d'une partie de la matière vivante des herbes après la fructification.

Le passage du feu détruit le reste de la matière vivante aérienne et élimine la plus grande partie de la matière morte. Les bourgeons foliaires, formés sur le plateau de tallage bien avant le passage du feu mais jusqu'alors inhibés par la présence des tiges, peuvent reprendre leur croissance en fonction des ressources disponibles dans le milieu.

L'évolution du recouvrement de la strate herbacée dans les savanes de Nazinga (figure IV.4) illustre l'ensemble du déroulement du cycle saisonnier des Graminées pérennes. La comparaison des années 1985 et 1986 met en évidence la forte influence des caractéristiques climatiques tandis qu'une importante variabilité interfaciès se manifeste aussi. Selon les faciès et les années, c'est entre mai et août que le recouvrement atteint et dépasse 50%. Le recouvrement maximal, qui se rencontre entre septembre et novembre, avoisine 100% dans tous les cas.

2.2.4. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE.

Les données d'évolution de phytomasse ou phytovolume aériens se rapportent à sept espèces de Graminées pérennes. *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* sont des plantes souvent dominantes, réparties dans la majorité des faciès de Ouango-Fitini et de Nazinga. Les espèces *Andropogon schirensis*, *Hyparrhenia smithiana* et *Ctenium newtonii* dominent plus rarement, mais restent abondantes dans la plupart des faciès depuis Lamto jusqu'à Nazinga. *Loudetia simplex* et *Brachiaria jubata*, bien que localement très abondantes, ne se rencontrent en revanche que dans certains faciès.

L'évolution de la matière vivante (biomasse et biovolume vert des figures IV.5 à IV.8) se décompose en trois étapes. L'étape de repousse en saison sèche comprend généralement, après l'apparition des premières feuilles, une période de stagnation de la masse végétale, plus ou moins longue selon les sites, les faciès et les années. Une étape de croissance vigoureuse vient ensuite, avec la saison humide, et s'achève avec elle ou peu après. Les maximums de la biomasse ou du biovolume vert coïncident habituellement avec la floraison et la fructification des Graminées. Après la reproduction, c'est à dire au retour de la saison sèche, la biomasse décroît jusqu'au passage du feu qui la fait disparaître.

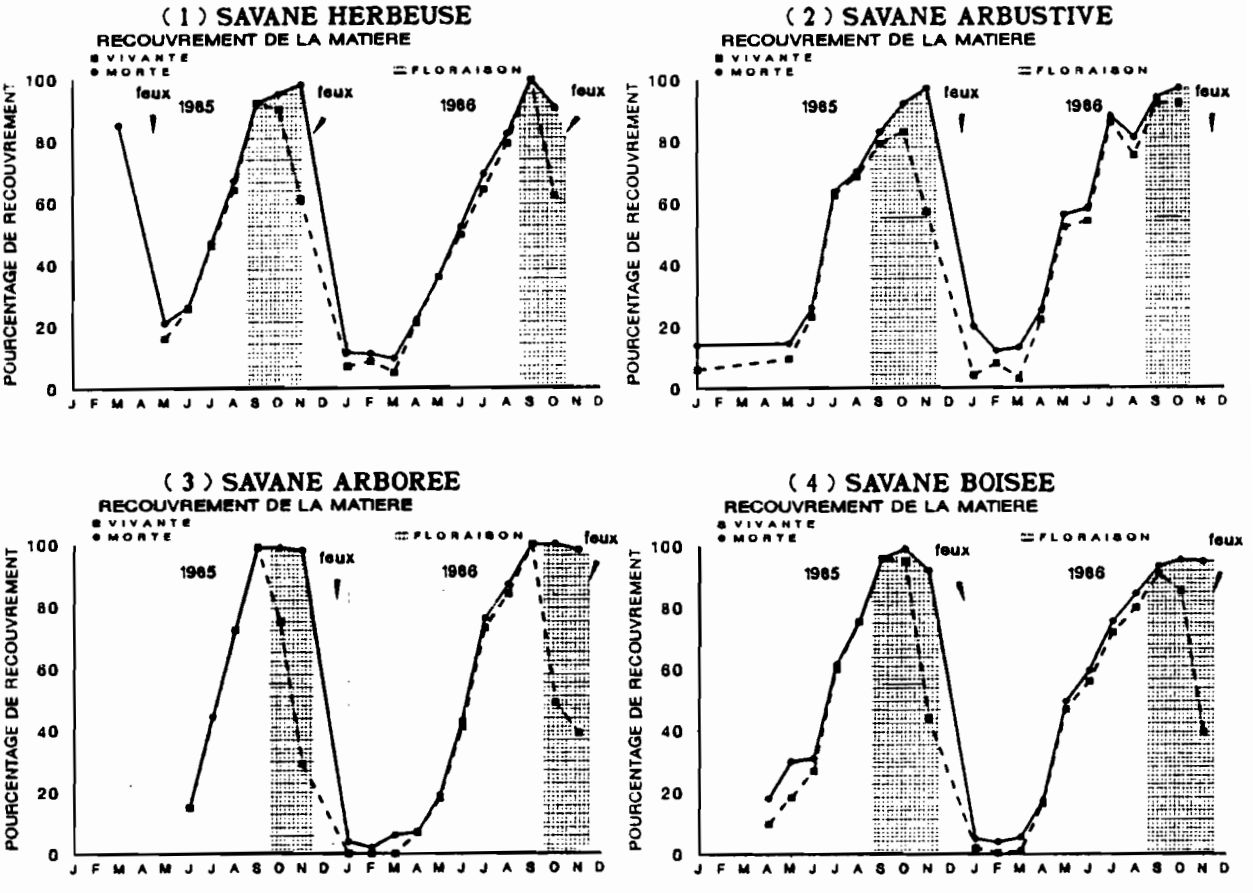


FIGURE IV.4. Evolution saisonnière du recouvrement de la strate herbacée dans les savanes de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W) en 1985 et 1986.

PHENOLOGIE

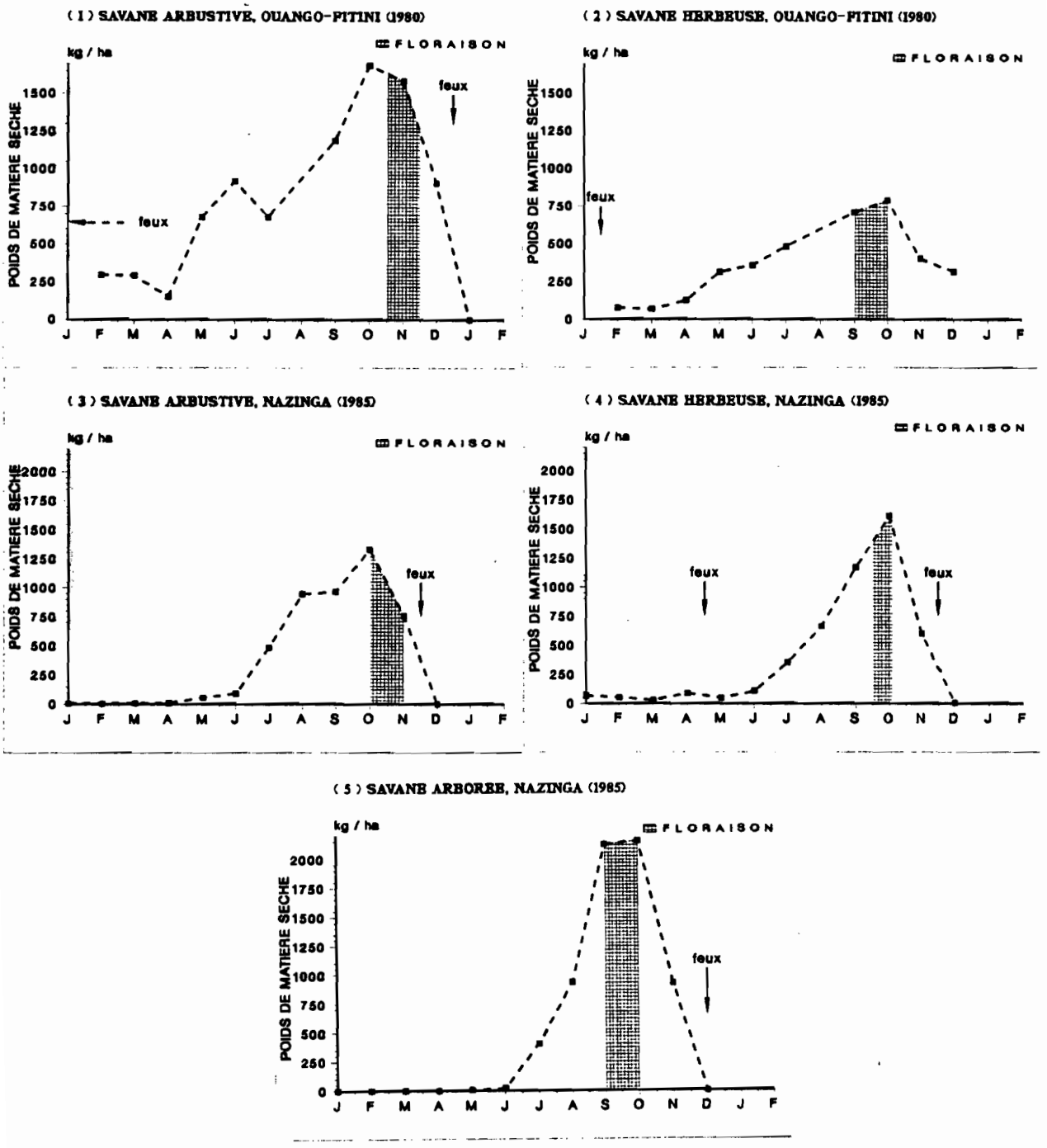


FIGURE IV.5. Cycle de la biomasse d'*Andropogon ascinodis* dans les savanes de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W) et de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W).

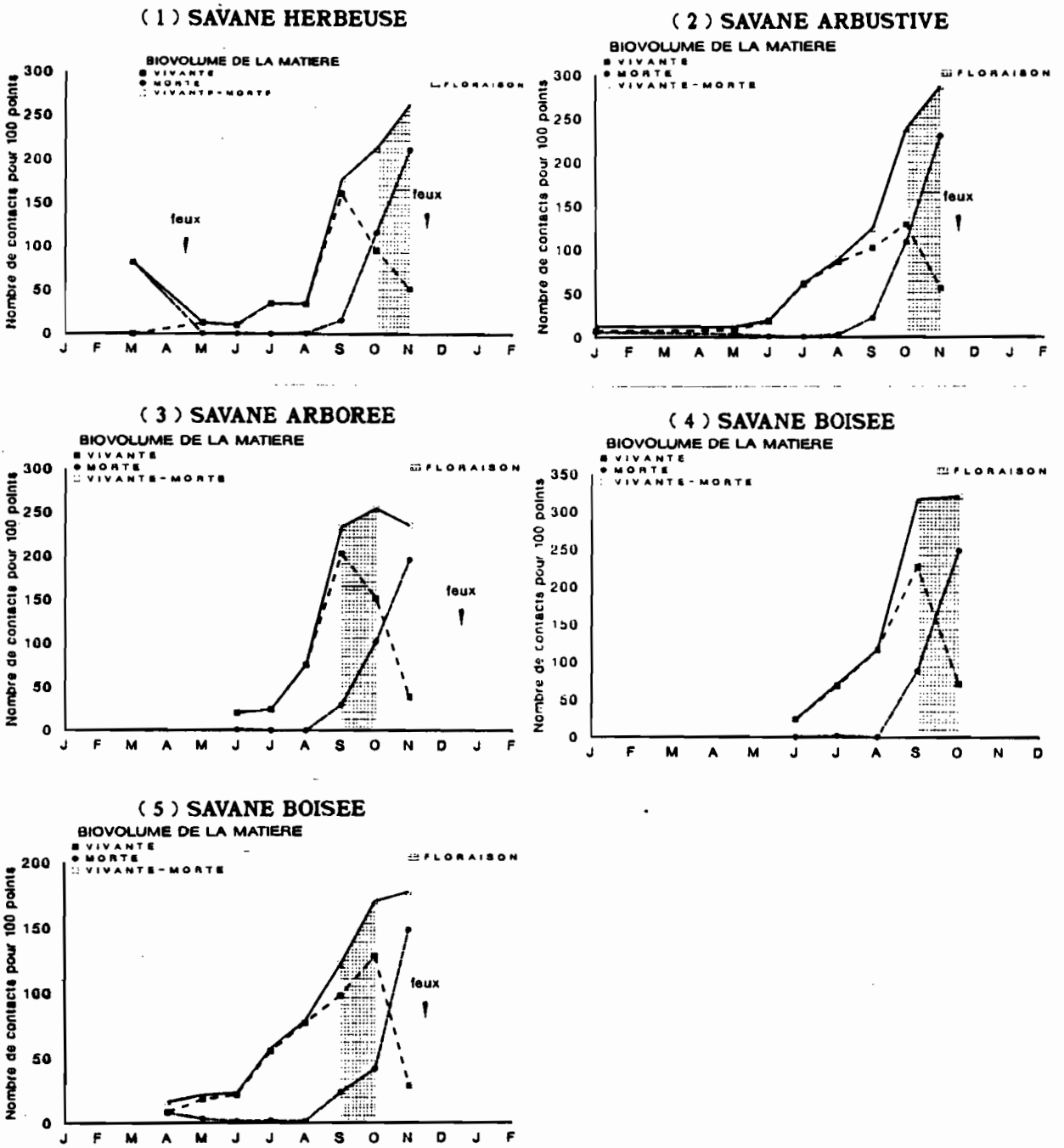


FIGURE IV.6. Cycle des biovolumes d'*Andropogon ascinodis* dans les savanes de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W) en 1985.

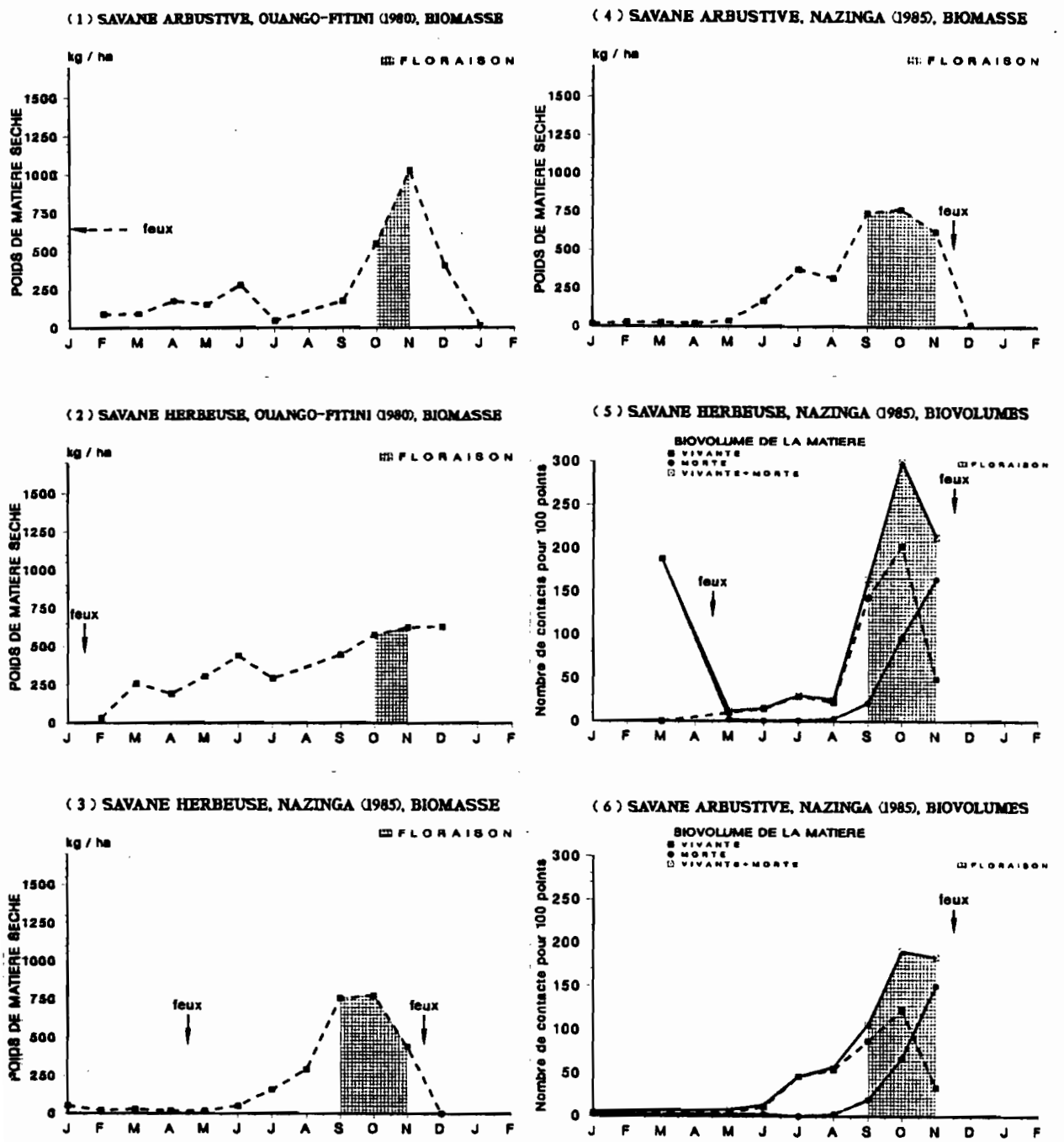


FIGURE IV.7. Cycle de la biomasse ou des biovolumes de *Schizachyrium sanguineum* à Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W) et à Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W).

PHENOLOGIE

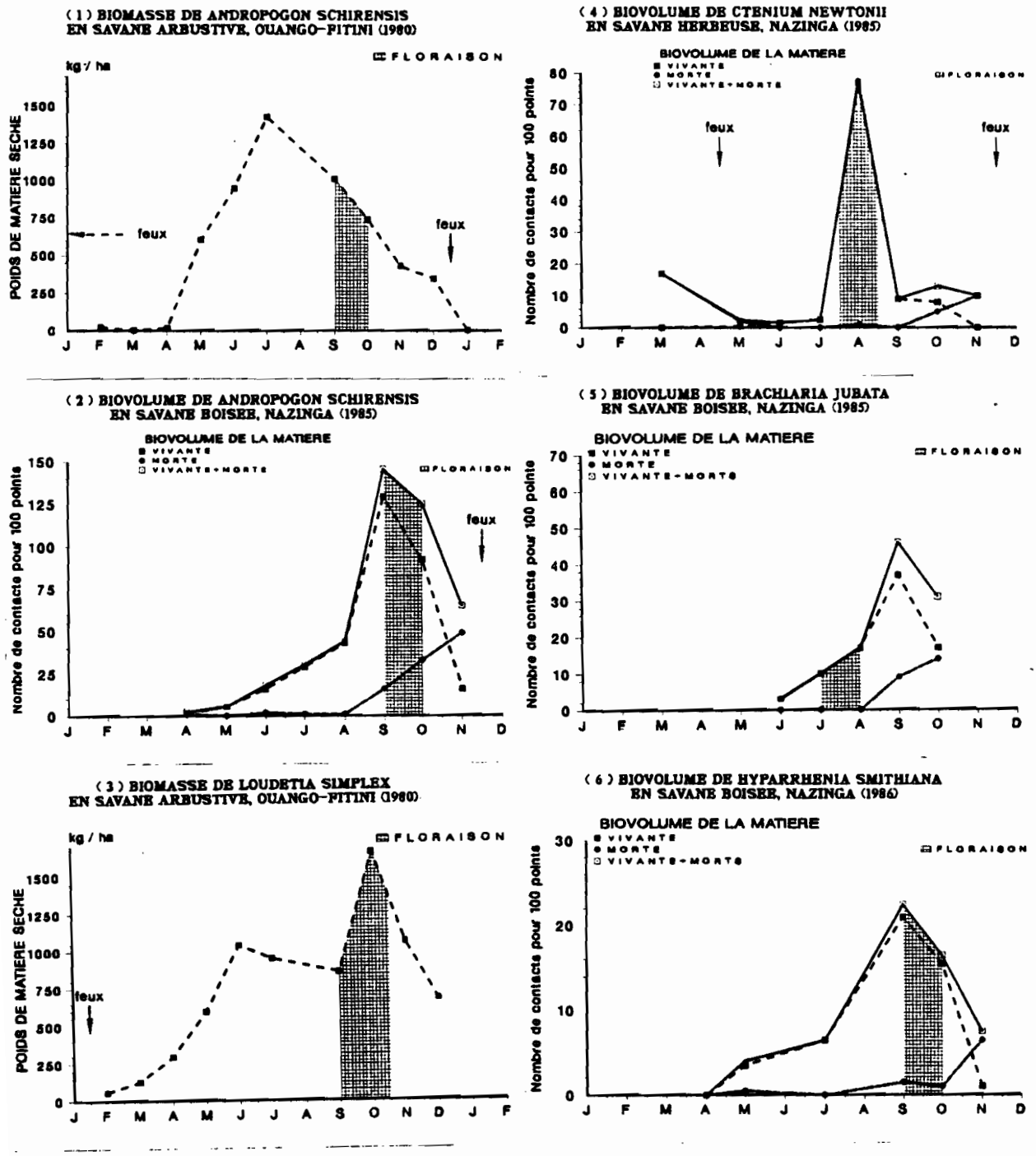


FIGURE IV.8. Cycle de la biomasse ou des biovolumes de diverses Graminées pérennes à Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W) et à Ouango-Fitini (09°35'N, 04° 01'W).

La nécromasse, que représente sensiblement le biovolume de matière morte des figures IV.5 à IV.8, apparaît en milieu de saison des pluies et augmente jusqu'au passage du feu.

La phytomasse, qui correspond à peu près au biovolume total des figures IV.5 à IV.8, atteint son maximum en fin de saison des pluies, en même temps que la biomasse, ou en début de saison sèche, juste avant le feu.

Il existe autour de ce schéma des variations selon les années, les faciès, les espèces et les sites. La précocité de la repousse et la longueur de la stagnation en saison sèche dépendent en effet du climat moyen de la région mais surtout des caractéristiques de l'année considérée. Elles sont également liées aux caractéristiques édaphiques du faciès, qui conditionnent la disponibilité de l'eau pour les plantes. Chaque espèce présente en outre des particularités: le cycle de *Schizachyrium sanguineum* est généralement plus irrégulier que celui d'*Andropogon ascinodis* ou d'*Andropogon schirensis* tandis que *Ctenium newtonii* a toujours un cycle moins étalé qu'*Andropogon ascinodis* ou *Schizachyrium sanguineum* dans un même site.

2.2.5. LE CYCLE SAISONNIER DES SEMENCES DANS LE SOL

L'évolution saisonnière de la réserve en semences du sol a été suivie dans quatre faciès de savane de Ouango-Fitini et de Lamto, l'un herbeux, l'autre arbustif dans chaque localité, pendant le cycle de végétation de l'année 1980 (fig. IV.9).

Un tri à la main d'échantillons de la partie superficielle du sol a permis d'isoler les semences: elles appartiennent en grande majorité à la famille des Graminées, qui sera donc seule prise en compte ici, l'effectif des autres familles étant trop faible pour que les résultats puissent être interprétés avec sécurité. Dans ces régions les peuplements de Graminées sont très fortement dominés par les espèces pérennes et l'on peut considérer que les résultats obtenus concernent exclusivement ce groupe de plantes. Des prélèvements effectués jusqu'à 20 cm de profondeur ont montré que l'échantillonnage en surface conduisait à récolter environ 80% des semences de Graminées contenues dans cette couche du sol.

Les biomasses maximales des caryopses et enveloppes associées des 20 premiers centimètres du sol sont, pour les quatre faciès étudiés, et dans l'ordre de leur présentation: 75 kg/ha, 250 kg/ha, 150 kg/ha et 163 kg/ha. Si seuls les caryopses sont pris en compte, les valeurs de biomasse n'at-

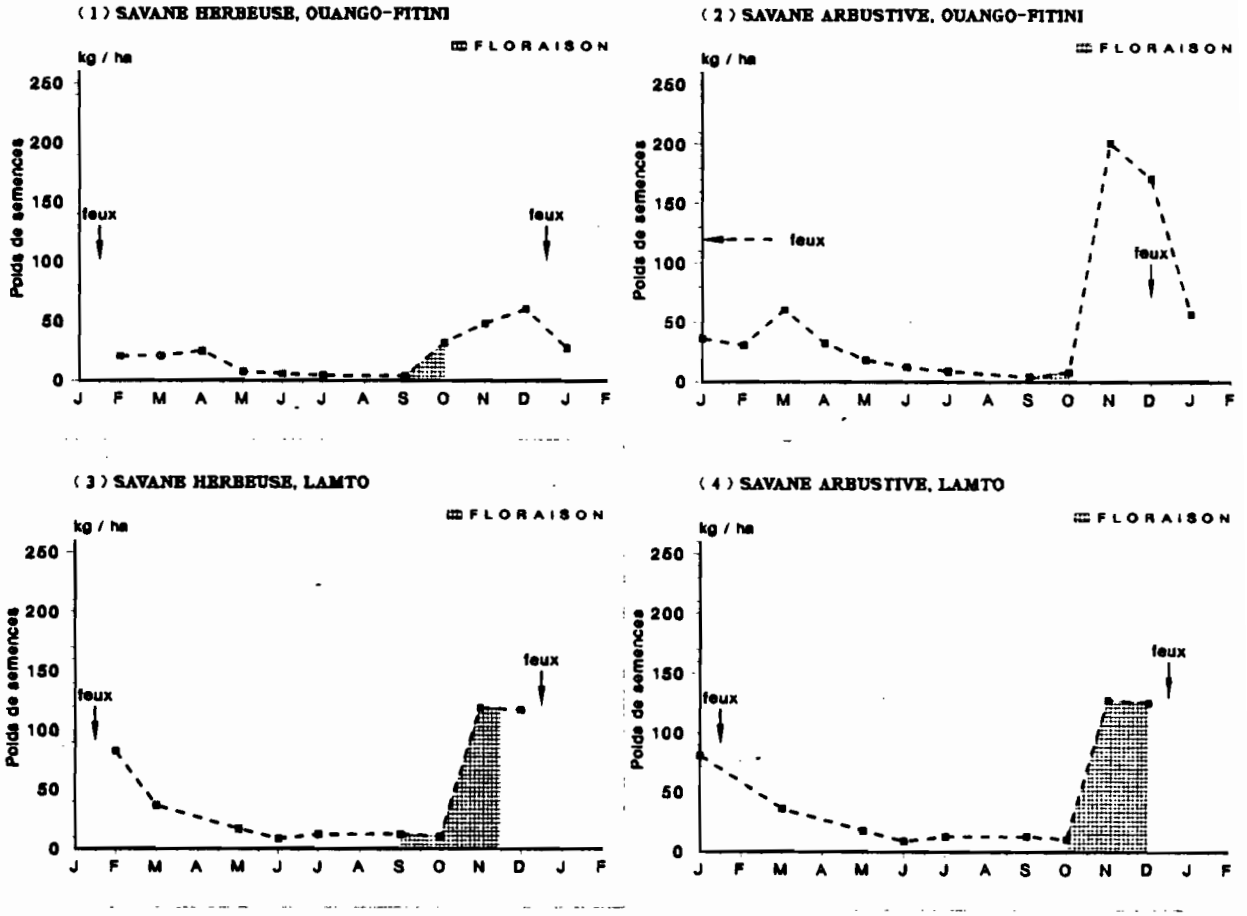


FIGURE IV.9. Evolution de la réserve du sol en semences de Graminées pérennes dans les savanes de Côte d'Ivoire (1980).

teignent plus que 5 kg/ha, 112 kg/ha, 15 kg/ha et 13 kg/ha, car un très grand nombre de glumes sont vides sur le sol. Ces valeurs sont évidemment des estimations par défaut de la production réelle des semences mais, en l'absence de données sur la consommation, l'ampleur de la sous-estimation ne peut pas être évaluée.

L'évolution saisonnière du total des caryopses et enveloppes associées est présentée dans la figure IV.9. Le maximum se rencontre partout en novembre ou décembre, puis une décroissance s'amorce avant même le passage du feu et se poursuit tout le reste de l'année. La réserve en semences du sol est ainsi alimentée de façon rythmée, par un unique apport annuel. Le total des caryopses et enveloppes n'est jamais nul, mais les caryopses sont totalement absents à Ouango-Fitini entre mai et septembre dans la savane herbeuse et en octobre dans la savane arbustive. Ils sont également absents de la savane arbustive de Lamto entre juin et septembre, tandis que de faibles biomasses persistent toute l'année dans le faciès herbeux. La réserve en semences du sol semble donc se renouveler presqu'entièrement chaque année. L'étude de SILVA et ATAROFF (1985) dans les savanes de la région de Barinas (08°28'N, 70°12'W) au Venezuela, conclut également qu'il n'existe pas de réserve permanente de semences de Graminées dans le sol, mais qu'un renouvellement se fait chaque année.

2.2.6. LA VARIABILITE DE CROISSANCE ENTRE LES DIVERS AXES D'UNE MEME TOUFFE CHEZ LES GRAMINEES PERENNES.

Les données suivantes s'appuient sur des observations morphologiques et des dénombrements dans les savanes de Nazinga, Ouango-Fitini et Lamto.

* LE DEROULEMENT DU CYCLE.

Le cycle commence à partir de la reproduction sexuée, ou juste avant elle, au moment où se développent les bourgeons basilaires de la zone à entre-noeuds courts des tiges, dite "plateau de tallage". Ces bourgeons produiront une nouvelle série de talles, ou "innovations", dont la croissance et le développement vont assurer la production de feuilles puis d'inflorescences.

Cette reprise d'activité des bourgeons d'innovations, jusqu'alors dormants, peut survenir dans certains cas dès le

TABLEAU IV.8. Ordre des ramifications observées sur le plateau de tallage chez quelques Graminées communes des savanes d'Afrique de l'Ouest.

ESPECE	ORDRE DES RAMIFICATIONS	LOCALITE
Andropogon ascinodis	III	N,OF
Andropogon schirensis	II	L,N
Ctenium newtonii	II	L,N
Hyperthelia dissoluta	III	L
Hyparrhenia subplumosa	III	L
Monocymbium ceresiiforme	II (III)	L,N
Panicum baumannii	I (II)	L
Schizachyrium sanguineum	III	N
Loudetia simplex	III	L

- L: Lamto (1980 à 1982)
- OF: Ouango-Fitini (1980)
- N: Nazinga (1985)

stade montaison, mais il arrive aussi qu'aucune jeune feuille n'y apparaisse avant le retour de la saison des pluies. La situation la plus courante est celle où la reprise débute après la dissémination des semences, c'est à dire à partir de novembre. L'étude de la morphologie des espèces les plus communes de Lamto et de Nazinga montre que ces axes d'ordre I, nés sur les entre-noeuds courts des tiges du cycle précédent, peuvent se ramifier immédiatement dans leur partie basale pour donner des axes d'ordre II. Chez certaines espèces, les axes d'ordre II se ramifient parfois aussi à leur base pour donner des axes d'ordre III (tab. IV.8).

Le passage annuel du feu, qui est un facteur quasiment constant dans ces régions, interfère toujours plus ou moins avec le début du cycle saisonnier. Dans le cas où le développement des innovations a été précoce, son passage détruit l'extrémité des premières feuilles. Les méristèmes, localisés au ras du sol et protégés par la base des gaines foliaires du cycle précédent, restent cependant en vie.

Après cet épisode, les innovations reprennent ou débutent leur développement et leur croissance. La précocité et l'intensité de cette repousse dépendent des ressources

hydriques du milieu, comme l'ont montré les données déjà présentées. Toute une première partie du cycle annuel correspond alors à la croissance végétative des innovations et à la mise en place de leurs ramifications basales par tallage; les entre-noeuds produits à cette époque sont courts.

Vers août-septembre, survient une deuxième phase, dénommée "montaison", pendant laquelle apparaissent des entre-noeuds longs, accompagnés de feuilles de morphologie différente (gaine relativement plus grande et limbe plus réduit). C'est la différenciation du méristème apical de la tige initiant l'inflorescence qui induit l'allongement des entre-noeuds et inhibe par ailleurs le tallage sur les axes. Chez de nombreuses espèces, le tallage reprendrait une fois le développement reproductif terminé (JACQUES-FELIX, 1962; GILLET *et al.*, 1969; JEWISS, 1972).

L'existence d'une telle "crise du tallage" (JEWISS, 1972), qui implique une forte liaison entre les phénomènes de reproduction et de ramification basale, est manifeste chez les espèces étudiées ici. Comme cette liaison ne joue que pour chaque talle individuellement, le détail de la succession des phases n'est cependant pas toujours strictement conforme au schéma précédent à l'échelle de l'ensemble de la touffe. Les différentes tiges d'une touffe ne sont en effet pas au même stade de développement et un tallage important peut avoir lieu sur l'une d'entre elles tandis qu'une autre engage déjà sa reproduction.

Les autres étapes de la phase de reproduction comprennent ensuite la formation des inflorescences, puis la fécondation des ovules et enfin la production et la dissémination des semences. Pendant ce temps, un nouveau cycle a débuté avec le développement d'innovations dans la zone du plateau de tallage.

* LA VARIABILITE ENTRE LES AXES D'UNE TOUFFE.

Toutes les talles ne passent pas obligatoirement par chacun des stades qui viennent d'être décrits. Certaines, en proportion variable selon les touffes, restent végétatives, ce qui est certainement dû à l'existence d'une hiérarchie entre elles (MARSHALL et SAGAR, 1968), en rapport sans doute avec une inhibition hormonale et une compétition trophique. Cette explication ne rend cependant pas compte de toutes les observations: certaines touffes peuvent en effet ne présenter aucune inflorescence, tandis que d'autres voient la totalité de leurs talles fleurir.

Cette importante variabilité individuelle s'accompagne en outre de différences entre faciès. Ainsi, parmi les

trois milieux échantillonnés à Nazinga, c'est la savane arborée qui a présenté la plus forte proportion de talles végétatives, avec plus de la moitié des touffes d'*Hyparrhenia smithiana* et 1/3 de celles d'*Andropogon ascinodis* restées sans fleur. Dans la savane arbustive, la totalité des touffes de *Schizachyrium sanguineum* et la moitié de celles d'*Andropogon ascinodis* ont fleuri. La floraison a été encore plus importante dans la savane herbeuse, touchant toutes les touffes de *Schizachyrium sanguineum* (1/4 à la totalité des talles de chacune) et 8 touffes sur 10 chez *Andropogon ascinodis*. Ces différences entre faciès suggèrent une influence des facteurs environnementaux.

Une telle variabilité entre talles semble habituelle chez les Graminées; de nombreux exemples en ont été rapportés en zone tempérée. GARNIER (1982) fait état d'une proportion de 5 à 10% de talles fleuries dans des populations naturelles de *Dactylis glomerata* L. et de *Bromus erectus* Huds. En condition de semis, AL-SBEI (1982) observe chez le Dactyle des pourcentages d'environ 40% et constate que la probabilité de floraison dépend de l'ordre de la talle. Les talles d'ordre inférieur, qui sont donc les plus âgées, portent plus fréquemment des fleurs que les talles d'ordre élevé (33% des talles d'ordre I contre 10% des talles d'ordre IV).

COGHENOUR *et al.* (1985) ont également observé une variabilité entre les diverses talles des Graminées pérennes du Parc de Serengeti en Tanzanie. S'appuyant sur les travaux de HYDER (1972), ils reconnaissent "trois types fondamentaux de pousses": les unes fleurissent après élongation des entre-noeuds, les autres ont des entre-noeuds longs mais pas de fleurs, et les dernières restent végétatives et sans entre-noeuds longs. L'appartenance à ces catégories leur semble fixée dès la formation de l'axe, et impliquerait des différences dans ses caractéristiques biologiques, en particulier dans son taux de croissance.

Mes observations sur la morphologie des Graminées d'Afrique de l'Ouest ne mettent pas en évidence une telle différenciation des talles en plusieurs types. Elles suggèrent au contraire une équivalence fondamentale de tous les axes, les divers types décrits par COGHENOUR *et al.* (*op. cit.*) ne correspondant qu'aux étapes successives d'un même développement. L'arrêt à l'un de ces stades semble déterminé par des corrélations entre méristèmes et par la nécessité d'avoir atteint une certaine taille pour pouvoir fleurir plutôt qu'à une différence de nature. Les observations d'AL-SBEI sur le lien entre pourcentage de floraison et ordre des talles vont d'ailleurs dans ce sens.

2.3. CYCLE PHENOLOGIQUE DES GRAMINEES ANNUELLES

2.3.1. LES ETAPES DU CYCLE SAISONNIER

Les Graminées annuelles sont bien moins importantes en nombre d'espèces et en biomasse que les pérennes dans les faciès de savane typiques de la zone soudanienne. Elles dominent cependant toujours sur les cuirasses et dans les savanes dégradées. Cette liaison entre sol très mince ou anthropisation du milieu et présence des annuelles est encore plus manifeste dans les savanes préforestières méridionales comme celles de Lamto. Plus au nord en revanche, les annuelles deviennent plus nombreuses même en savane typique.

Dans la première étape de leur développement les Graminées annuelles ne peuvent pas, contrairement aux pérennes, utiliser les réserves en eau du sol ni les toutes premières précipitations. Elles doivent, après avoir persisté toute la saison sèche sous forme de semences, attendre la saison humide et ses pluies régulières pour germer et commencer leur croissance.

A Nazinga, selon les conditions climatiques et les faciès, la germination des annuelles a lieu entre mai et juillet (tab. IV.9). Ce peuvent être des plantes de très petite taille, comme *Microchloa indica* ou *Tripogon minimus*, de taille moyenne comme *Elionurus elegans* ou *Sorghastrum bipennatum* ou de très grande taille comme *Hyparrhenia involucrata* qui dépasse souvent 4 mètres.

Pour toutes les Graminées annuelles la croissance est rapide, la floraison généralement précoce (août-septembre) et la mortalité consécutive à la dispersion des diaspores assez brusque. Dans toute la zone géographique où dominent les pérennes, les annuelles à floraison la plus tardive sont celles des lieux humides ou des milieux à fort couvert ligneux, tandis que les plus précoces semblent associées aux habitats de roches affleurantes ou de cuirasses (tab. IV.9, IV.10 et IV.11).

Dans le site plus septentrional et dégradé de Gampéla, où dominent les annuelles, l'évolution est encore plus rapide (tab. II.12). La première étape, entre la germination et la montaison, dure de juin à août, puis la floraison se fait en août-septembre et la fructification et la dissémination des graines ont lieu en octobre-novembre (BADINI, 1985).

L'abondance des individus de chaque espèce varie très largement d'une année à l'autre dans le même endroit. Ainsi

TABLEAU IV.9. Phénologie et habitat des Graminées annuelles de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W) au Burkina Faso.

ESPECES	HABITAT	PERIODE DE FLORAISON											
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Andropogon fastigiatus	C								***				
Andropogon pseudapricus	C ou B											***	
Aristida kerstingii	C										***		
Brachiaria villosa	C								******				
Chasmopodium caudatum	S(B)										******		
Digitaria argillacea	S								******				
Elionurus elegans	S(G)										******		
Hyparrhenia involucrata	S										******		
Loudetia togoensis	C											***	
Loudetiopsis kerstingii	C									***			
Microchloa indica	G								***				
Panicum pansum	H											***	
Paspalum scrobiculatum	H									*********			
Pennisetum polystachyon	S											***	
Pennisetum subangustum	S											***	
Rhytachne triaristata	C										***		
Schizachyrium exile	S(G)											***	
Schizachyrium urceolatum	S(G)										***		
Schoenefeldia gracilis	R										***		
Setaria barbata	S(B)									***			
Setaria pallide-fusca	H											***	
Sorghastrum bipennatum	S(B)											***	
Sporobolus festivus	C ou G								***				
Sporobolus pyramidalis	S									***			
Tripogon minimus	G									*********			

TYPES D'HABITAT:

S: savane typique
B: milieu à fort recouvrement ligneux
G: plaque de gravillons en savane
H: formation végétale de milieu humide
C: formation végétale sur cuirasse affleurante
R: secteur rudéral

TABLEAU IV.10. Phénologie et habitat des Graminées annuelles de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W) en Côte d'Ivoire.

ESPECES	HABITAT	PERIODE DE FLORAISON											
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Andropogon fastigiatus	C										***		
Andropogon pseudapricus	C,B										***		
Aristida kerstingii	C									***			
Brachiaria stigmatisata	R										***		
Diheteropogon hagerupii	C									******			
Loudetia hordeiformis	R										***		
Loudetia togoensis	C									******			
Loudetiopsis kerstingii	C									***			
Panicum pansum	C									***			
Paspalum scrobiculatum	H									***			
Pennisetum subangustum	C										***		
Rhytachne triaristata	C,R										***		
Rottboellia exaltata	S(B)									******			
Schizachyrium delicatum	C									***			
Schizachyrium ruderale	R									***			
Sorghastrum bipennatum	S(B)									******			
Sporobolus pectinellus	C								*********				
Tripogon minimus	C									***			

TYPES D'HABITAT:

S: savane typique
B: milieu à fort recouvrement ligneux
C: formation végétale sur cuirasse affleurante
R: secteur rudéral

TABLEAU IV.11. Phénologie et habitat des Graminées annuelles de Lamto (06°13'N, 05°02'W) d'après des observations personnelles et les données de CESAR (1971 b).

ESPECES	HABITAT	PERIODE DE FLORAISON											
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Chasmopodium caudatum	S(B)									******			
Digitaria delicatula	R										***		
Eragrostis turgida	A								***				
Microchloa indica	A								***				
Panicum pansum	S								*********				
Pennisetum hordeoides	R										***		
Pennisetum pedicellatum	R										***		
Perotis indica	R										***		
Sorghastrum bipennatum	S(B)											***	
Sporobolus festivus	P								***				

TYPES D'HABITAT:

S: savane typique
R: secteur rudéral
B: zones ombragées en savane
A: abords de roches affleurantes

l'espèce *Sorghastrum bipennatum*, observée comme abondante en savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* de Nazinga au début de novembre 1984, n'y a curieusement pas réapparu en 1985 ni en 1986. La grande espèce *Chasmopodium caudatum* a été bien moins abondante en 1986 qu'en 1985 dans un faciès de savane arborée à *Isoberlinia doka*. Pour la très commune *Hyparrhenia involucrata*, 1986 a semblé une année particulièrement favorable dans tous les faciès étudiés. La variabilité des effectifs des populations semble donc un trait particulier des annuelles, déjà remarqué par BILLE (1976) et par GROUZIS (1987) pour les végétations sahéliennes.

TABLEAU IV.12. Phénologie de quelques Graminées annuelles de Gampéla (12°25'N, 01°22'W) d'après BADINI (1985).

ESPECE	DATES DE FLORAISON (*) ET DE FRUCTIFICATION (F)											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Andropogon fastigiatus									***	FFF		
Aristida adscensionis								***	FFF			
Ctenium elegans									***	FFF		
Dactyloctenium aegyptium							***	FFF				
Digitaria horizontalis								***	FFF			
Elionurus elegans								*****	F			
Eragrostis tremula								******	FFF			
Loudetia togoensis								***	FFF			
Panicum turgidum							***	FFFFFF				
Paspalum scrobiculatum								***	FFFFFF			
Pennisetum pedicellatum									***	FFF		
Schoenefeldia gracilis									***	FFF		
Setaria pallide-fusca							******	FFF				
Setaria sphacellata								******	FFF			
Sorghastrum bipennatum									***	FFF		
Sporobolus festivus							***	FFF				

2.3.2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE

Trois espèces annuelles sont présentées dans la figure IV.10: la grande Andropogonée *Hyparrhenia involucrata*, qui pousse en abondance dans la plupart des faciès de Nazinga, et deux petites espèces localement abondantes sur plaques gravillonnaires, *Tripogon minimus* et *Elionurus elegans*.

Pour toutes les trois, la germination des semences qui a lieu entre mai et juillet une fois la saison des pluies bien engagée, est suivie d'une croissance très rapide jusqu'en septembre-octobre, période de la reproduction et du maximum de la biomasse. La diminution de biomasse qui se fait ensuite est plus rapide que chez les pérennes.

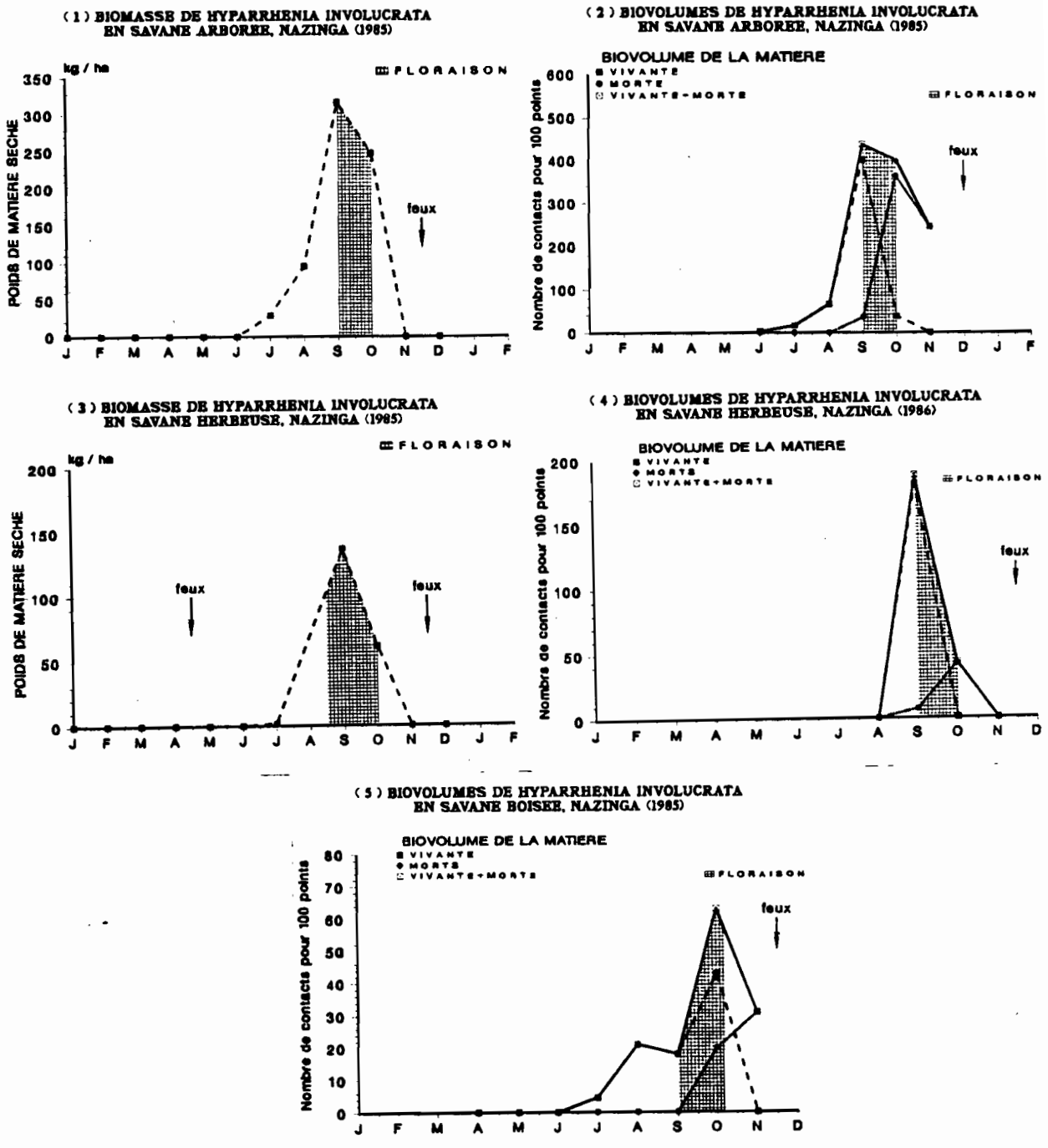


FIGURE IV.10(1). Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Graminées annuelles des savanes de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W): *Hyparrhenia involucrata*.

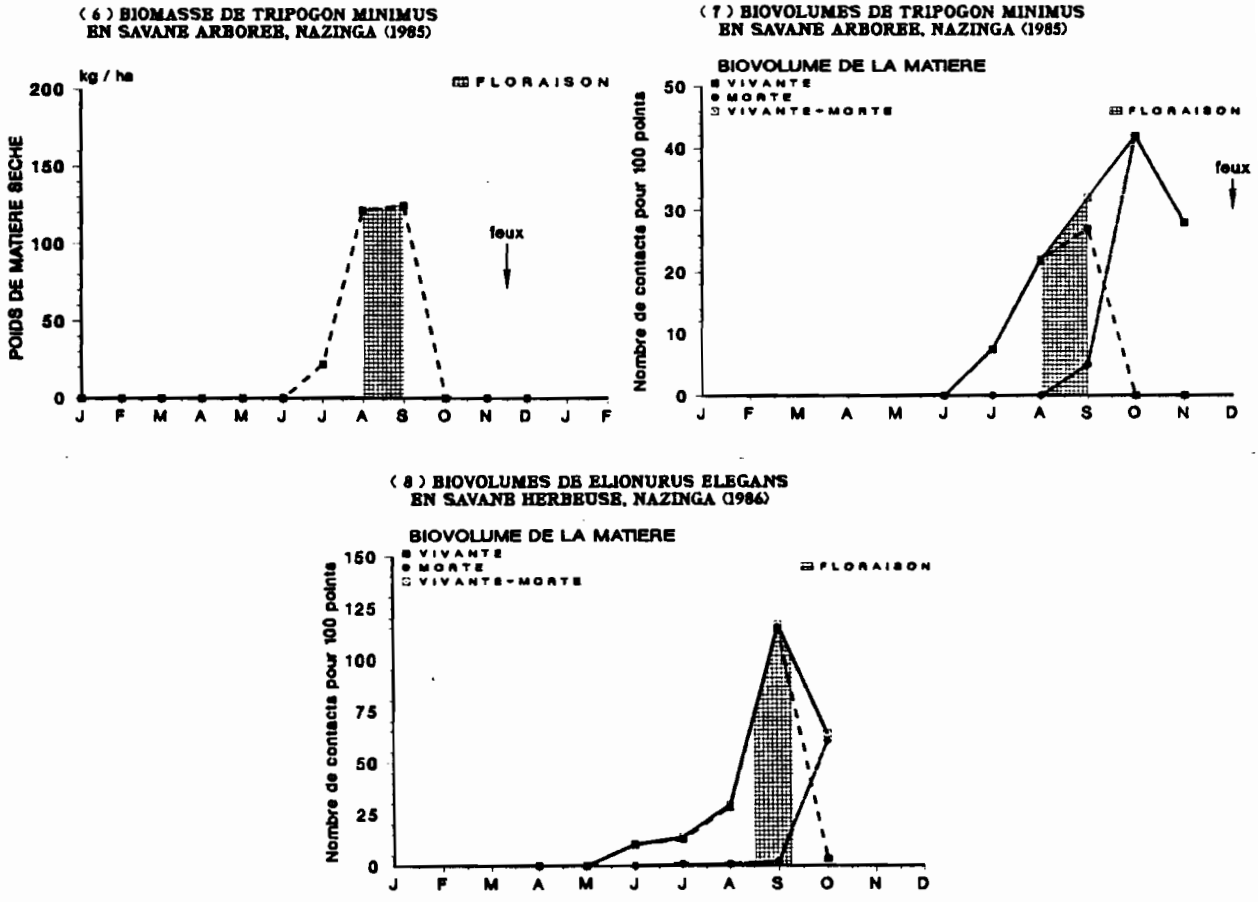


FIGURE IV.10(2). Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Graminées annuelles des savanes de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W): diverses espèces.

La nécromasse, apparue en août ou septembre, diminue dès octobre ou novembre.

Le maximum de la phytomasse est atteint en septembre ou octobre, en même temps que celui de la biomasse.

2.4. CYCLE PHENOLOGIQUE DES LEGUMINEUSES HERBACEES

2.4.1. LES ETAPES DU CYCLE SAISONNIER

Les Légumineuses ne représentent jamais une masse importante dans la strate herbacée en savane mais leurs espèces sont toujours assez nombreuses.

A Nazinga, la flore des cinq faciès étudiés comporte en moyenne 16 espèces de Graminées et 14 de Légumineuses, tandis que le biovolume moyen comprend 92% de Graminées et 4% de Légumineuses. CESAR (1971 b) observe dans huit faciès des savanes de Lamto une moyenne de 11 espèces de Graminées (94% de la biomasse) et de 9 espèces de Légumineuses (0,5% seulement de la biomasse).

A Nazinga, seules trois espèces sont relativement abondantes et bien distribuées: *Indigofera bracteolata*, *Cassia mimosoides* et *Eriosema griseum*. La petite *Tephrosia humilis* peut également présenter localement un grand nombre d'individus dans certains faciès où elle est associée aux plaques de gravillons.

L'espèce au développement le plus précoce est la pérenne *Indigofera bracteolata*, qui repousse et fleurit dès le mois de janvier ou de février et porte des fleurs et des fruits jusqu'en octobre, ce qui est une phénologie peu fréquente parmi les herbes de savane. Les autres pérennes commencent à repousser à partir d'avril, tandis que les annuelles germent de juin à août (tab. IV.13). La floraison de la plupart des espèces a lieu entre juin et novembre, plus de la moitié d'entre elles étant fleuries en septembre ou octobre.

A Lamto, le cycle des Légumineuses est bien plus long (tab. IV.14); après le passage du feu fin janvier, la repousse des pérennes se fait très rapidement, les annuelles germent dès le mois de février ou de mars mais fleurissent généralement de façon tardive entre septembre et novembre.

TABLEAU IV.13. Phénologie de quelques Légumineuses herbacées de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W).

ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Alysicarpus glumaceus										**FFFF		
Cassia mimosoides							gggAAA			***FFFSSD		
Crotalaria atrorubens										***FFF		
Crotalaria macrocalyx									***			
Crotalaria microcarpa								fff	***			
Eriosema griseum				fff				*******F**FDDDD				
Eriosema pelegrini							***					
Indigofera bracteolata	f*F*F**F**F**F**F**F**F**F**F*FSDDDD											
Indigofera dendroides							*********FFF					
Indigofera geminata								***				
Indigofera omissa										***		
Indigofera spicata						**********					FF	
Macrotyloma chrysanthus								*******FF				
Rhynchosia procurrens									****FF			
Tephrosia bracteolata								ggg	***FFFSSDDDD			
Tephrosia elegans						ggg			***FFFFSDDDD			
Tephrosia humilis									***FFFFFSDDD			
Vigna ambacensis							AAA		**F			

f: émergence des premières jeunes feuilles (pour les espèces pérennes)
g: germination (pour les espèces annuelles)
A: apparition des premières feuilles adultes
*: floraison
F: fructification
S: premières feuilles sèches
D: défeuillaison

Tephrosia elegans et *Indigofera polysphaera*, étudiées en détail par MONFORT (1985), sont deux espèces typiquement annuelles qui se conforment à ce calendrier.

TABLEAU IV.14. Phénologie de quelques Légumineuses herbacées de Lamto (06°13'N, 05°02'W), d'après des observations personnelles et les travaux de CESAR (1971 b) et de MONFORT (1985).

ESPECE	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Alysicarpus glumaceus			fff								***	
Cassia mimosoides							***					
Centrosema pubescens										***		
Crotalaria goreensis										***		
Indigofera dendroides									***			
Indigofera paniculata			fff								***	
Indigofera polysphaera			fff								***	
Pseudarthria hookeri									***			
Rhynchosia sublobata		ff	**f	*F								
Tephrosia bracteolata			fff					*******				
Tephrosia elegans			fff								***	
Tephrosia flexuosa									*********			
Teramnus andongensis										***		
Vigna filicaulis										***		
Vigna racemosa									***			

f: émergence des premières jeunes feuilles
*: floraison
F: fructification

2.4.2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE

Les trois Légumineuses présentées sont: la Césalpiniée annuelle *Cassia mimosoides*, très commune dans la plupart des milieux, la Papilionacée pérenne *Indigofera bracteolata*, très fréquente elle aussi, et la Papilionacée annuelle *Tephrosia humilis*, souvent liée aux gravillons latéritiques (fig. IV.11).

Les données concernant *Indigofera bracteolata* proviennent d'un faciès de savane herbeuse de Nazinga, où le feu est passé tardivement en avril (fig. IV.11.3). La matière

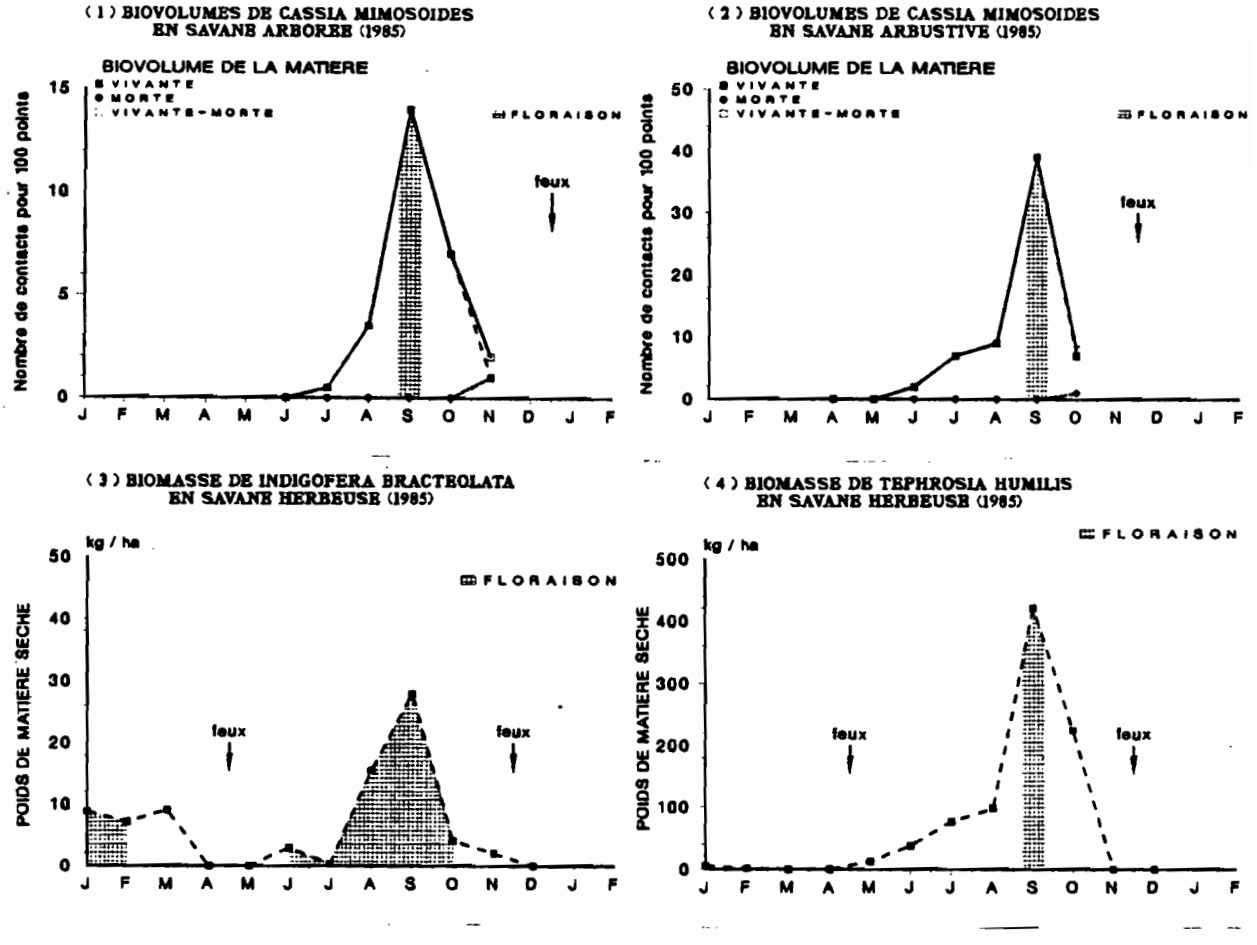


FIGURE IV.11. Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Légumineuses herbacées des savanes de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W).

vivante a été détruite par l'incendie mais la repousse se fait immédiatement et les jeunes tiges sont déjà nombreuses en mai. La biomasse atteint son maximum en septembre, puis diminue en octobre, tandis que s'achève la floraison qui dure depuis le début de la repousse.

Cassia mimosoïdes et *Tephrosia humilis* germent à partir de juin-juillet, leur biomasse est maximale en septembre puis diminue très rapidement. La nécromasse de *Cassia mimosoïdes* reste toujours faible car les feuilles sèches tombent immédiatement des tiges.

2.5. CYCLE PHENOLOGIQUE DE DIVERS GROUPES DE DICOTYLEDONES HERBACEES

Ces plantes ont une biomasse faible, puisqu'à Nazinga elles représentent au total moins de 4% du biovolume de la strate herbacée, mais le nombre de leurs espèces est important, comme le montre le tableau IV.15.

C'est en pleine saison sèche (février), au milieu du tapis de cendres laissé par le feu, qu'apparaissent les fleurs de la petite Composée *Senecio baberka* dont les feuilles sortent un peu plus tard. La majorité des espèces sont cependant moins précoces: elles ne produisent leurs premières feuilles qu'en mars-avril, comme les deux espèces de *Lepidagathis*, ou en juin comme *Borreria octodon*.

La floraison de la plupart des espèces a lieu en septembre-octobre, bien que certains groupes puissent être plus précoces (Ampélidacées, Scrofulariacées). La fructification se fait principalement en octobre et novembre, juste avant la mort de la plante ou la disparition de ses feuilles selon qu'elle est annuelle ou pérenne.

A Lamto cette catégorie de plantes ne présente pas non plus une biomasse importante. Certaines espèces, comme *Vernonia guineensis* sont capables de repousser très rapidement après le feu et de fleurir très précocement grâce à d'importantes réserves souterraines (DUVIARD, 1969; CESAR, 1971 b). D'autres ne fleurissent qu'en octobre-novembre, bien que les premières repousses de jeunes feuilles (*Borreria octo-*

TABLEAU IV.15. Phénologie de diverses espèces de Dicotylédones herbacées de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W), Burkina Faso.

FAMILLES ET ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ACANTHACEAE												
Justicia schimperi								******				
Lepidagathis anobrya				fff		AAA			*****F**F			
Lepidagathis heudelotiana		fffff	AAA						*******FF			
AMARANTHACEAE												
Pandiaka heudelotii							AAA	*******	FFSSSDDD			
AMPELIDACEAE												
Ampelocissus grantii								***				
Cissus adenocaulis								***				
Cissus palmatifida						ff	****	AFF		SSSDDDDDD		
Cissus populnea					******	AA*						
CARYOPHYLLACEAE												
Polycarpaea eriantha									******FFF			
Polycarpaea linearifolia									*******FF			
CONVOLVULACEAE												
Evolvulus alsinoides					***							
Ipomea argentaurata			**********			F**	F**	FFF				
Ipomea blepharophylla								***				
Merremia kentrocaulos						***						
COMPOSITAE												
Aspilia helianthoides		fff				********	F**	FFFFSSSDDD				
Aspilia multiflora								***				
Dicoma sessiliflora							AAA		**FFFF			
Senecio baberka		**Fffff	ff		AAA							
Vernonia nigritana								******				
Vernonia pumila						***Fff						
Vernonia purpurea							AAAA	**FFFSSSDDD				
EUPHORBIACEAE												
Euphorbia convolvuloides								***				

f: émergence des premières jeunes feuilles (chez les pérennes)
g: germination (chez les espèces annuelles)
A: apparition des premières feuilles adultes

TABLEAU IV.15 (suite). Phénologie de diverses espèces de Dicotylédones herbacées de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W), Burkina Faso.

FAMILLES ET ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
LABIATAE												
Haumaniastrum lilacinum										****FF		
Solenostemon sp.								***				
MALVACEAE												
Wissadula amplissima							ggg			FFFSSSDDD		
ONAGRACEAE												
Ludwigia sp.									***			
OXALIDACEAE												
Biophytum umbraculum										**F		
POLYGALACEAE												
Polygala arenaria								***********				
Polygala baikei									***FFF			
Polygala guineensis							AA********FF					
RUBIACEAE												
Borreria octodon						fff				***		
Borreria radiata							ggg		***FFF			
Borreria scabra							ggg		***FFF			
Kohautia senegalensis									***			
Oldenlandia corymbosa										***		
SCROFULARIACEAE												
Heliotropium strigosum							******					
Striga aspera								***				
Striga bilabiata						******						
Striga brachycalyx									****FF			
Striga passargei								***				
TURNERACEAE												
Tricliceras pilosa							***					

*: floraison
S: premières feuilles sèches
F: fructification
D: défeuillaison

don) ou les premières germinations (*Borreria scabra*), se fassent dès avril. Ces deux espèces, qui sont communes aux localités de Nazinga et de Lamto, y fleurissent approximativement à la même période.

Au total la longueur de la période de végétation permet de toute évidence plus de variété dans la phénologie des espèces de Dicotylédones herbacées à Lamto qu'à Nazinga où le climat est plus rude.

2.6. CYCLE PHENOLOGIQUE DE DIVERS GROUPES DE MONOCOTYLEDONES HERBACEES NON GRAMINEENNES

Comme les diverses Dicotylédones, les Monocotylédones herbacées non graminéennes ont de nombreuses espèces mais participent faiblement à la biomasse. Seules les Cypéracées atteignent la valeur relativement élevée de 2,4% de la biomasse à Lamto. Elles perdent cette importance à Nazinga et à Ouango-Fitini, où leur biomasse est insignifiante, malgré le nombre relativement élevé des espèces.

Les Cypéracées ont à Nazinga des périodes de reproduction particulièrement groupées: la plupart d'entre elles fleurissent en juillet ou en août (tab. IV.16). A Ouango-Fitini (tab. IV.17), elles fleurissent entre mai et novembre, avec un maximum d'espèces fleuries en juin et juillet. A Lamto les Cypéracées achèvent généralement leur fructification avant l'arrivée des fortes pluies d'avril, mai et juin (CESAR, 1971 b), à l'exception de *Scleria lagoënsis* qui fleurit seulement en octobre-novembre (tab. IV.18).

La floraison des autres groupes s'étale à Nazinga de mai à septembre, centrée exactement sur la saison des pluies; la seule exception est la Commélinacée *Aneilema lanceolatum*, qui commence à fleurir dès le mois de mars (tab. IV.19). Comme chez les arbres, quelques espèces fleurissent avant de produire des feuilles: par exemple *Curculigo pilosa* et *Kaempferia aethiopica*. Ce type de floraison, antérieure au développement des feuilles, est normalement celui de l'Aracée *Stylochiton hypogaeus*, mais ni fleur ni fruit n'ont été vus pendant les deux années d'étude. *S. warneckei*, espèce pourtant fort commune, n'a pas non plus été observée au stade reproductif. La sortie des feuilles de la plupart des espèces est généralement tardive (mai à juillet).

TABLEAU IV.16. Phénologie de quelques Cypéracées de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W), Burkina Faso.

ESPECE	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Bulbostylis coleotricha								***				
Bulbostylis filamentosa							***					
Cyperus dilatatus							*********			FFF		
Cyperus esculentus							***					
Cyperus haspan									***			
Cyperus iria								***				
Cyperus podocarpus							***					
Cyperus schweinfurthianus								***				
Fimbristylis dichotoma								***				
Fimbristylis hispidula					fff	**********						
Fimbristylis ovata								**F				
Fimbristylis pilosa						*********				FFF		
Lipocarpha albiceps							******					
Mariscus cylindristachyus					fff	**********						
Scleria bulbifera						fff	*********			FFF		

f: émergence des premières jeunes feuilles
*: floraison
F: fructification

TABLEAU IV.17. Phénologie de quelques Cypéracées de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W).

ESPECE	DATE DE FLORAISON											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Ascolepis protea								*				
Bulbostylis filamentosa			*	*	*							
Bulbostylis metralis			*	*	*							
Cyperus reduncus										*		
Fimbristylis ferruginea			*	*	*							
Fimbristylis hispidula			*	*	*	*						
Fimbristylis ovata			*	*	*	*	*					
Fimbristylis scabrida			*	*	*							
Scleria bulbifera			*	*	*	*	*	*				
Scleria lithosperma				*	*	*						

TABLEAU IV.18. Phénologie de quelques Cypéracées de Lamto (06°13'N, 05°02'W) d'après des observations personnelles et les travaux de CESAR (1971 b).

ESPECE	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Bulbostylis filamentosa				*****FFFF								
Bulbostylis pilosa			***									
Cyperus ledermannii		f**		FFF								
Cyperus tenuiculmis var. schweinfurthianus		ffff******			FFFFF							
Fimbristylis hispidula						**********						
Fimbristylis scabrida			******		FFF							
Killinga erecta						***						
Mariscus alternifolius		fff***										
Scleria achtenii										***		
Scleria lagoensis			fff						*****	FFFF		

f: émergence des premières jeunes feuilles
*: floraison
F: fructification

Les données de Ouango-Fitini sont trop fragmentaires pour être analysées pour toutes les espèces. On peut cependant remarquer que la floraison des deux Commélinacées *Cyanotis angusta* et *C. lanata* se fait en avril-mai, donc sensiblement plus tôt qu'à Nazinga.

A Lamto, le cycle des Monocotylédones est généralement précoce: *Curculigo pilosa* fleurit deux à trois semaines seulement après le feu, tout comme *Urginea indica*. Diverses Orchidées du genre *Eulophia* fleurissent également en février-mars (CESAR, 1971 b).

Comparées aux Dicotylédones, les Monocotylédones présentent donc des cycles plus courts et plus précoces.

TABLEAU IV.19. Phénologie de diverses espèces de Monocotylédones herbacées de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W), Burkina Faso.

FAMILLES ET ESPECES	STADES PHENOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ARACEAE												
Stylochiton hypogaeus						ff	AAAA			SSDDDD		
Stylochiton warneckei						ff	AAAA			SSDDDD		
COMMELINACEAE												
Aneilema lanceolatum			ff	**********								
Cyanotis angusta						******						
Cyanotis lanata					******							
Cyanotis sp.							***					
HYPOXYDACEAE												
Curculigo pilosa						***						
IRIDACEAE												
Gladiolus klattianus								AAA***			FFDDDD	
LILIACEAE												
Chlorophytum blepharophyllum				AAA******			FFF					
Chlorophytum cf macrophyllum							***					
Chlorophytum cf stenopetalum							***FFF					
Iphigenia ledermannii									***			
Scilla sudanica							*F*					
ZINGIBERACEAE												
Costus spectabilis					fff***							
Kaempferia aethiopica					*****ffff							

f: émergence des premières jeunes feuilles
A: apparition des premières feuilles adultes
*: floraison
F: fructification
D: défeuillaison

CHAPITRE V

TYPES PHENOLOGIQUES DES ESPECES ET STRUCTURE PHENOLOGIQUE DES PHYTOCENOSES EN SAVANE

La grande variabilité phénologique des plantes de savane est dûe à plusieurs causes liées aux caractéristiques des espèces et à la diversité des conditions de milieu.

Dans un faciès donné, chaque espèce possède une phénologie propre, bien que les conditions de milieu soient les mêmes pour toutes. Ceci est particulièrement apparent pour des plantes de type biologique éloigné, comme les herbes et les arbres, mais il existe aussi des différences entre espèces écologiquement voisines, par exemple entre les Graminées pérennes. Ces différences traduisent la diversité des aptitudes, génétiquement déterminées, à utiliser l'environnement.

De la diversité des conditions de milieu, seuls deux aspects principaux seront soulignés: la variabilité climatique et la variabilité édaphique, dont l'importance pour les plantes a déjà été évoquée et sera largement discutée dans les chapitres consacrés à la biomasse et à la production primaire.

La variabilité du climat se manifeste dans le temps par la variation interannuelle en un même point et dans l'espace par les modifications de ses paramètres le long d'un axe nord-sud à l'échelle d'un pays ou d'une grande région.

La variabilité édaphique, quant à elle, existe déjà entre les divers faciès d'une même localité. Type de sol et position topographique jouent sur le déroulement du cycle biologique un rôle suffisamment important pour que la phénologie d'une même espèce diffère sensiblement d'un faciès à l'autre.

1. LA VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE LA PHENOLOGIE

A Nazinga, l'émergence des premières jeunes feuilles des ligneux s'étale depuis janvier jusqu'à juillet (ou même août pour certaines espèces de petite taille), tandis que la floraison et la fructification se répartissent sur tous les mois de l'année.

A Lamto, l'émergence des jeunes feuilles a généralement lieu de février à mai selon les espèces; l'Araliacée *Cussonia barteri*, dont le rythme de défeuillaison est particulier à chaque individu, peut cependant produire ses premières feuilles à tout moment de l'année. Les floraisons des diverses espèces de ligneux se répartissent entre mars et décembre et les fructifications entre avril et décembre.

Chez les Graminées pérennes, l'émergence des premières feuilles a lieu entre décembre et mai, selon les sites et les espèces. A Ouango-Fitini et à Nazinga, *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* sont plus précoces, dans un même faciès, qu'*Hyparrhenia smithiana* tandis qu'à Lamto *Imperata cylindrica* est toujours la première à repousser après le passage du feu. La floraison des diverses espèces s'étale d'août à octobre à Nazinga, de juillet à novembre à Ouango-Fitini et de février à décembre à Lamto. Le déroulement de la croissance varie selon les espèces, comme le montre l'évolution de la biomasse chez *Andropogon ascinodis* (voir fig. **IV**.5.1) et chez *Schizachyrium sanguineum* (voir fig. **IV**.7.1) dans le même faciès arbustif ou des biovolumes chez *Andropogon ascinodis* (voir fig. **IV**.6.1) et chez *Ctenium newtonii* (voir fig. **IV**.8.4) dans le même faciès herbeux. La coïncidence entre période de floraison et maximum de phytomasse est cependant une règle qui souffre peu d'exceptions (*Brachiaria brachylopha*, *B. jubata*, *Imperata cylindrica*).

Les Graminées annuelles commencent à germer en février-mars à Lamto, de mai à juillet à Nazinga et en juin à Gampéla. Leurs floraisons, réparties d'août à novembre à Lamto et de septembre à novembre à Ouango-Fitini, se font en juillet à Nazinga et Gampéla. Deux espèces d'un même faciès, soumises aux mêmes contraintes climatiques, peuvent toutefois présenter un cycle assez différent comme *Hyparrhenia involucrata* (voir fig. **IV**.10.1) et *Tripogon minimus* (voir fig. **IV**.10.6) dont les maximums de biomasse sont nettement décalés.

La famille des Cypéracées renferme également une assez grande variété de phénologies, avec des floraisons réparties depuis février jusqu'en octobre à Lamto et de mai à novembre à Ouango-Fitini comme à Nazinga.

Pour les diverses autres familles de plantes herbacées, dont les floraisons peuvent se faire de mars à novembre à Nazinga, la richesse phénologique est tout aussi grande.

Cette diversité phénologique des plantes de savane amène à s'interroger sur les règles en régissant l'organisation. Certains traits phénologiques doivent être plus favorables -donc plus fréquents- que d'autres dans les savanes. L'association de divers traits phénologiques n'est par ailleurs certainement pas le fruit du hasard chez une espèce donnée mais doit au contraire constituer une stratégie efficace. Certaines combinaisons plus performantes que d'autres doivent ainsi se rencontrer avec une fréquence particulièrement élevée. Les phénologies des diverses espèces d'un même site doivent enfin former un tout harmonieux pour que leur coexistence soit possible. Ce sont ces questions qui vont être traitées maintenant.

2. LA LIAISON ENTRE LES CARACTERES PHENOLOGIQUES CHEZ LES ESPECES DE SAVANE

Dans le site de Nazinga, les données sont assez précises pour permettre d'établir le détail du cycle phénologique de 101 espèces, dont 38 végétaux ligneux (arbres, arbustes, buissons et espèces suffrutescentes) et 63 herbacés (15 Graminées pérennes, 25 Graminées annuelles, 5 Légumineuses et 23 autres espèces). A partir de ces données, on peut tenter de dégager quelques règles générales d'organisation dans la phénologie des plantes de savane.

Pour ce faire les 101 espèces sont tout d'abord classées selon les états de quatre critères phénologiques. Le premier est la rapidité de l'émergence des jeunes feuilles, dont l'importance est grande puisqu'elles captent, par la photosynthèse, l'énergie destinée à assurer les diverses fonctions de la plante. L'émergence est qualifiée d'**immédiate** si elle se fait avant le mois de mars (époque habituelle des premières pluies, environ quatre mois après le feu), sinon elle est dite **retardée**. Les trois autres critères se définissent à partir de la floraison, première étape de la reproduction sexuée des plantes; ce sont sa **concomitance** avec l'émergence des premières feuilles, sa précocité et sa longueur. La floraison est dite **antérieure ou simultanée** lorsqu'elle se fait avant ou pendant la sortie des premières feuilles, **différée** dans le cas contraire. Elle est **courte** si

elle dure un ou deux mois, **longue** si elle dure davantage. Elle est enfin **précoce** si elle commence avant avril, **moyennement précoce** si elle commence entre mai et août, **tardive** si elle commence plus tard.

La combinaison des diverses modalités des quatre critères conduit à 24 possibilités, dont une partie seulement sont effectivement réalisables. La plante ne peut en effet avoir à la fois des feuilles à émergence précoce (avant mars) et une floraison simultanée, tout en étant tardive ou moyennement précoce (à partir de mai), ce qui élimine 4 possibilités. Deux autres cas ne sont pas possibles biologiquement: l'émergence tardive avec floraison simultanée et tardive; pour remplir ces conditions la plante devrait produire ses premières feuilles en septembre seulement. Il reste ainsi 18 possibilités dont 15 sont effectivement rencontrées (tab. V.1).

L'existence d'une association entre les critères considérés deux à deux a été recherchée en comparant, par un test X^2, la distribution observée à la distribution théorique dans l'hypothèse d'indépendance (tab. V.2).

Les modalités de l'émergence des jeunes feuilles et de la concomitance de la floraison ne montrent pas d'association.

En revanche l'association des modalités de l'émergence des feuilles et de la précocité de la floraison ne peut s'expliquer par le seul hasard: le caractère précoce de l'émergence paraît lié à une floraison soit précoce soit tardive, tandis que l'émergence tardive s'associe à la floraison moyennement précoce.

La précocité de l'émergence des feuilles et la longueur de la floraison ne semblent pas liées.

La concomitance de la floraison et de l'émergence des feuilles d'une part, la longueur de la floraison d'autre part, présentent une association préférentielle des modalités "floraison antérieure ou simultanée" et "floraison longue" et des modalités "floraison différée" et "floraison courte".

La concomitance de la floraison et de l'émergence des feuilles est, bien évidemment, liée à la précocité de la floraison: la floraison précoce est souvent aussi antérieure ou simultanée, tandis que la floraison moyenne ou tardive est différée.

Les critères de précocité et de longueur de la floraison présentent aussi des associations: la floraison courte est généralement tardive ou moyennement précoce, tandis que la floraison longue est précoce.

A l'exception du premier critère (précocité de l'émergence des feuilles), indépendant du deuxième (concomitance de l'émergence des feuilles et de la floraison) et du

TABLEAU V.1. Répartition de quatre critères phénologiques chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W).

		EMERGENCE DES FEUILLES IMMEDIATE		EMERGENCE DES FEUILLES RETARDEE	
		FLORAISON COURTE	FLORAISON LONGUE	FLORAISON COURTE	FLORAISON LONGUE
FLORAISON ANTERIEURE	Tardive	*	*	*	*
	Moyenne	*	*	3	0
	Précoce	1	10	2	7
FLORAISON DIFFEREE	Tardive	16	1	23	1
	Moyenne	1	2	19	3
	Précoce	5	7	0	0

Critère n°1: émergence des feuilles (immédiate/retardée)
Critère n°2: concomitance de la floraison avec l'émergence des feuilles (antérieure ou simultanée/différée)
Critère n°3: longueur de la floraison (courte/longue)
Critère n°4: précocité de la floraison (précoce / moyenne / tardive)

*: combinaison impossible (voir texte)

troisième (précocité de la floraison), tous les caractères phénologiques sont donc liés les uns aux autres.

Les cas les plus fréquents, critère par critère, sont au total la floraison différée, courte et précoce et l'émergence immédiate des feuilles. Deux combinaisons se révèlent particulièrement fréquentes: des floraisons tardive et courte ou moyennement précoce et courte, accompagnées dans les deux cas d'une émergence retardée avec floraison différée. Une autre combinaison se rencontre également fréquemment: l'émergence immédiate avec floraison différée, courte et tardive (tab. V.2). Aucune de ces trois combinaisons les plus fréquentes ne correspond cependant à l'association des quatre modalités individuellement les plus fréquentes.

3. CARACTERISATION DE LA PHENOLOGIE DES TYPES BIOLOGIQUES FONDAMENTAUX

Si l'on recherche, sur les 101 espèces de savane de Nazinga, l'association des critères phénologiques et de la nature ligneuse ou herbacée des plantes, il apparaît que la précocité de l'émergence des feuilles est liée au caractère ligneux, alors que l'émergence retardée est un comportement d'herbe (tableau V.3).

La simultanéité de l'émergence des feuilles et de la floraison est par ailleurs typique des végétaux ligneux, tandis que la floraison différée est plus commune chez les herbes. La floraison courte caractérise les herbes et la floraison longue les ligneux. Les arbres ont enfin une floraison surtout précoce, à l'inverse des herbes, chez qui la floraison est, plus habituellement, moyennement précoce ou tardive.

Les végétaux ligneux et herbacés diffèrent donc nettement par leur comportement phénologique.

Aux ligneux sont attachées une émergence immédiate des feuilles, une floraison précoce et longue; les deux modalités du dernier critère (floraison antérieure ou simultanée et floraison différée) sont en revanche indifféremment représentés. Quatre combinaisons regroupent à elles seules plus de 70% des ligneux étudiés (tab. V.3). La plus fréquente d'entre elles a déjà été citée comme l'une des trois plus communes parmi les plantes de savane dans leur ensemble (voir tab. V.1).

PHENOLOGIE

Chez les végétaux herbacés, l'émergence des feuilles est indifféremment immédiate ou retardée, mais les trois autres critères présentent une occurence plus élevée de l'une de leur modalités: la floraison des herbes est généralement différée, courte et tardive. Les deux combinaisons les plus fréquentes réunissent plus de 60% des espèces d'herbes étudiées et les quatre combinaisons les plus fréquentes près de 80% d'entre elles (tab. V.5). Les deux combinaisons les plus fréquentes chez les herbes, qui sont aussi parmi les trois les plus représentées dans l'ensemble des espèces ligneuses et herbacées (voir tab. V.1), sont celles des Graminées pérennes et des Cypéracées. Dans chacune de ces familles, le comportement phénologique est relativement homogène et le nombre d'espèces élevé. La troisième combinaison correspond à la phénologie des Légumineuses annuelles et la quatrième regroupe des espéces taxonomiquement variées (Ampélidacées, Liliacées, Composées).

Le même type d'étude peut se faire en confrontant l'occurrence des modalités des quatre critères avec le caractère annuel ou pérenne des plantes. L'échantillon traité comprend 98 espèces, dont 38 ligneuses et 60 herbacées (tab. V.6).

L'émergence des feuilles chez les annuelles est très fréquemment retardée, tandis qu'elle peut être immédiate chez les pérennes. La non conformité à une distribution selon le hasard se manifeste pour l'échantillon total de 98 espèces (ligneuses et herbacées) comme pour celui des 60 herbacées.

Aucune herbe annuelle parmi les 60 étudiées ne présente, bien entendu, de floraison antérieure ou simultanée à l'émergence des feuilles et seules deux herbes pérennes sur 30 montrent cette modalité: ce critère ne sépare donc pas entre elles les herbes annuelles des herbes pérennes mais bien plutôt les végétaux ligneux des herbacés.

La précocité de la floraison est associée au caractère pérenne dans l'échantillon de 96 espèces mais cette association est en fait dûe aux ligneux, car sur 30 espèces d'herbes pérennes, seules trois ont une floraison précoce.

Les espèces annuelles ont préférentiellement une floraison courte alors que les pérennes ont indifféremment une floraison longue ou courte. Pour ce dernier critère comme pour le précédent, le clivage se fait en réalité entre herbes à floraison courte et ligneux à floraison longue; les herbes pérennes à floraison longue ne sont en effet qu'au nombre de 5 sur 30.

En résumé, l'émergence immédiate apparaît associée au caractère ligneux, tandis que l'émergence retardée l'est au caractère d'herbe annuelle, les herbes pérennes pouvant présenter l'une ou l'autre des modalités. La précocité et la durée de la floraison ainsi que sa concomitance avec l'émer-

TABLEAU V.2. Association des modalités de divers critères phénologiques chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga.

1. Date d'émergence des jeunes feuilles et précocité de la floraison.

EFFECTIFS OBSERVES

	P	M	T	total
I	23	3	17	*43*
R	9	25	24	*58*
total	*32*	*28*	*41*	*101*

P: floraison précoce
M: floraison moyenne
T: floraison tardive

I: émergence immédiate
R: émergence retardée

$X^2 = 22.88$ d.d.l.= 2

2. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles et longueur de la floraison.

EFFECTIFS OBSERVES

	C	L	total
AS	6	17	*23*
D	64	14	*78*
total	*70*	*31*	*101*

C: floraison courte
L: floraison longue
AS: floraison antérieure ou simultanée à l'émergence des feuilles
D: floraison différée par rapport à l'émergence des feuilles

$X^2 = 23.59$ d.d.l.= 1

TABLEAU V.2 (suite). Association des modalités de divers critères phénologiques chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga.

3.Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles et précocité de la floraison.

EFFECTIFS OBSERVES

	P	M	T	total
AS	20	3	0	*23*
D	12	25	41	*78*
total	*32*	*28*	*41*	*101*

$X^2 = 43.12$ d.d.l.= 2

P: floraison précoce
M: floraison moyenne
T: floraison tardive
AS: floraison antérieure à l'émergence des feuilles ou simultanée
D: floraison différée par rapport à l'émergence des feuilles

4. Précocité et longueur de la floraison.

EFFECTIFS OBSERVES

	P	M	T	total
C	8	23	39	*70*
L	24	5	2	*31*
total	*32*	*28*	*41*	*101*

$X^2 = 44.54$ d.d.l.= 2

P: floraison précoce
M: floraison moyenne
T: floraison tardive

C: floraison courte
L: floraison longue

TABLEAU V.3. Association des modalités de divers critères phénologiques avec le caractère ligneux ou herbacé chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga.

1. Date d'émergence des jeunes feuilles.

EFFECTIFS OBSERVES

	L	H	total
I	26	17	*43*
R	12	46	*58*
total	*38*	*63*	*101*

$X^2 = 15.00$ d.d.l. = 1

L: espèce ligneuse
H: espèce herbacée

I: émergence immédiate
R: émergence retardée

2. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles.

EFFECTIFS OBSERVES

	L	H	total
AS	17	6	*23*
D	21	57	*78*
total	*38*	*63*	*101*

$X^2 = 14.77$ d.d.l. = 1

L: espèces ligneuses
H: espèces herbacées
AS: floraison antérieure ou simultanée à l'émergence des feuilles
D: floraison différée par rapport à l'émergence des feuilles

TABLEAU V.3 (suite). Association des modalités de divers critères phénologiques avec le caractère ligneux ou herbacé chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga.

3. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles et précocité de la floraison.

EFFECTIFS OBSERVES

	C	LG	total
L	12	26	*38*
H	58	5	*63*
total	*70*	*31*	*101*

L: espèces ligneuses
H: espèces herbacées

C: floraison courte
LG: floraison longue

$X^2 = 37.97$ d.d.l.= 1

4. Précocité de la floraison.

EFFECTIFS OBSERVES

	P	M	T	total
L	29	7	2	*38*
H	4	20	29	*53*
total	*33*	*27*	*31*	*91*

P: floraison précoce
M: floraison moyenne
T: floraison tardive

L: espèces ligneuses
H: espèces herbacées

$X^2 = 47.53$ d.d.l.= 2

TABLEAU V.4. Combinaisons phénologiques les plus fréquentes chez les végétaux ligneux de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W).

EMERGENCE DES FEUILLES	FLORAISON			NOMBRE D'ESPECES
	concomitance avec l'émergence	précocité	durée	
immédiate	simultanée	précoce	longue	9
immédiate	différée	précoce	longue	7
immédiate	différée	précoce	courte	5
retardée	simultanée	précoce	longue	6

TABLEAU V.5. Combinaisons phénologiques les plus fréquentes chez les végétaux herbacés de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W).

EMERGENCE DES FEUILLES	FLORAISON			NOMBRE D'ESPECES	GROUPE TAXONOMIQUE
	conco-mitance avec l'émer-gence	précocité	durée		
immé-diate	différée	tardive	courte	15	Graminées pérennes
retardée	différée	moyenne	courte	9	Cypéracées
retardée	différée	tardive	courte	3	Légumineuses annuelles
retardée	simultanée	moyenne	courte	3	*Cissus palmatifida* *Chlorophytum* spp. *Vernonia pumila*

TABLEAU V.6. Association des modalités de divers critères phénologiques avec le caractère annuel ou pérenne chez 98 espèces de plantes des savanes de Nazinga.

1. Date d'émergence des jeunes feuilles (plantes ligneuses et herbacées).

	EFFECTIFS OBSERVES		
	A	**P**	total
I	0	43	*43*
R	30	25	*55*
total	*30*	*68*	*98*

A: espèces annuelles
H: espèces pérennes
I: émergence immédiate
R: émergence retardée

$X^2 = 31.28$ d.d.l.= 1

2. Date d'émergence des jeunes feuilles (plantes herbacées).

	EFFECTIFS OBSERVES		
	A	**P**	total
I	0	17	*17*
R	30	13	*43*
total	*30*	*30*	*60*

A: espèces annuelles
H: espèces pérennes

I: émergence immédiate
R: émergence retardée

$X^2 = 21.01$ d.d.l.= 1

3. Longueur de la floraison (plantes ligneuses et herbacées).

	EFFECTIFS OBSERVES		
	A	**P**	total
C	30	31	*61*
L	0	37	*37*
total	*30*	*68*	*98*

A: espèces annuelles
P: espèces pérennes

C: floraison courte
L: floraison longue

$X^2 = 23.96$ d.d.l.= 1

TABLEAU V.7. Comportement phénologique le plus fréquent des grands types biologiques de plantes en savane: cas de Nazinga (11° 09'20"N, 01° 36'00"W) au Burkina Faso.

CRITERE PHENOLOGIQUE	ESPECES LIGNEUSES	HERBES PERENNES	HERBES ANNUELLES
Emergence des feuilles	immédiate	immédiate ou retardée	retardée
Concomitance de la floraison et de l'émergence des feuilles	antérieure ou simultanée ou différée	différée	différée
Précocité de la floraison	précoce	tardive	tardive
Durée de la floraison	longue	courte	courte

l'émergence des feuilles distinguent, quant à elles, les végétaux ligneux des herbacés (tab. V.7).

4. CLASSIFICATION DES PHENOLOGIES

S'appuyant sur plusieurs critères -la date de floraison, la date d'émergence des premières feuilles, la vitesse de flétrissement de l'appareil végétatif, la durée totale du cycle- et sur plusieurs points de repère chronologiques -l'arrivée des premières pluies, le début et la fin de la saison des pluies, la période de passage des feux-, CESAR (1971 b) recense six types principaux de cycles phénologiques chez les espèces herbacées et ligneuses basses de la savane de Lamto (tab. V.8). Bien que les types biologiques définis par RAUNKIAER (1934) posent un certain nombre de problèmes pour les régions tropicales (AUBREVILLE,

1963), CESAR a pu montrer l'existence d'une liaison entre les types biologiques et les cycles phénologiques. Il remarque ainsi que les plantes à floraison précoce, dont l'enracinement est généralement puissant, sont des géophytes ou des hémicryptophytes. Les thérophytes sont en revanche des plantes à floraison tardive et à émergence retardée, tandis que les herbes pérennes à organes souterrains peu développés ont une floraison tardive et une émergence immédiate. Les principaux producteurs de biomasse, qui sont surtout des Graminées pérennes, appartiennent à cette catégorie: leur floraison a lieu tardivement mais l'émergence de leur premières feuilles est très précoce. Le début de leur croissance est parfois lent mais la biomasse, élaborée de façon progressive et régulière, devient toujours importante par la suite et les Graminées dominent nettement la strate herbacée.

Cette classification a été reprise par HOFFMANN (1983) dans son étude des savanes de Doropo, au nord de la Côte d'Ivoire (tab. V.8). Cet auteur signale cependant que certaines espèces, qui fleurissent tout au long de l'année, y compris en saison sèche, entrent difficilement dans ce cadre (*Tridax procumbens*, *Sapium grahamii*,...).

La classification convient également dans ses grandes lignes pour les plantes de Nazinga, mais il semble utile de la compléter en introduisant un critère de durée de la floraison pour distinguer certains cas. Il n'est en effet pas satisfaisant que la Papilionacée *Indigofera bracteolata*, à émergence immédiate et à floraison précoce mais de longue durée, se trouve dans la même classe que *Cochlospermum tinctorium* qui fleurit très tôt aussi, mais sur une courte période et avant de produire ses feuilles.

Un autre type de classification, fondé sur la notion de "stratégie phénologique" et incluant également les végétaux ligneux a été proposée par MONASTERIO et SARMIENTO (1976) pour les plantes des savanes des Llanos vénézuéliens. Ces auteurs définissent six catégories distinctes de phénologies pour ces régions, dont la pluviosité annuelle totale est voisine de celle de Lamto mais où la répartition des précipitations est proche de celle de Nazinga. La référence au type biologique des plantes est ici aussi très explicite puisqu'elle figure souvent dans la dénomination de la classe. Chacun des types décrits pour les herbes et ligneux bas se rencontre dans les savanes de Nazinga et son importance dans la strate herbacée y est approximativement la même qu'au Venezuela (tab. IV.9).

Une correspondance avec la classification de CESAR peut être établie mais la coïncidence entre classes n'est pas parfaite. Tous les arbres et arbustes des savanes des Llanos qu'ils ont étudiés se conforment, d'après MONASTERIO et SARMIENTO, à un type unique de phénologie: ils produisent leurs feuilles et leurs fleurs en fin de saison sèche, puis

TABLEAU V.8. Application de la classification phénologique proposée par CESAR (1971 b) à divers sites d'Afrique de l'Ouest.

TYPE DE CYCLE PHENOLOGIQUE	TYPE BIOLOGIQUE FREQUENT	EXEMPLE D'ESPECES de LAMTO*	DOROPO**	NAZINGA***
FLORAISON PRECOCE CYCLE(1) COURT	hémicryptophyte	*Cyperus tenuiculmis*	*Curculigo pilosa* *Haemanthus multiflorus*	*Senecio baberka* *Aneilema lanceolatum*
CYCLE(2) LONG	géophyte	*Imperata cylindrica*	*Cochlospermum tinctorium* *Vernonia perottetii* *Cymbopogon proximus*	*Indigofera bracteolata* *Lepidagathis heudelotiana* *Cochlospermum tinctorium*

NOTES:
*: CESAR (1971 b) voir aussi MENAUT ET CESAR (1982)
**: d'après HOFFMANN (1983)
***: observations personnelles
Lamto: Côte d'Ivoire, (06°13'N, 05°02'W)
Doropo: Côte d'Ivoire (09°49'N, 03°19'W)
Nazinga: Burkina Faso (11°09'20"N, 01°36'00"W)

toute activité morphogénétique apparente est suspendue dès l'arrivée de la saison des pluies. Il n'apparaît plus de nouvelle feuille et la croissance de celles qui existent déjà cesse. Au début de la saison sèche, les feuilles commencent à tomber et sont progressivement remplacées par de nouvelles, sans que l'arbre ne se défeuille totalement, sauf si le feu passe. Cet unique modèle ne suffit pas à rendre compte de la phénologie des ligneux d'Afrique de l'Ouest, qui peuvent fleurir en saison des pluies ou même sur l'ensemble de l'année. Par ailleurs les espèces ouest-africaines restant défeuillées pendant plusieurs mois sous les effets conjoints du feu et des variations climatiques saisonnières ne peuvent être considérées comme sempervirentes. L'essentiel de l'acti-

TABLEAU V.8 (suite). Application de la classification phénologique proposée par CESAR (1971 b) à plusieurs sites d'Afrique de l'Ouest.

TYPE DE CYCLE PHENOLOGIQUE					TYPE BIOLOGIQUE FREQUENT	EXEMPLE D'ESPECES de LAMTO*	DOROPO**	NAZINGA***
FLORAISON	EMERGENCE	IMMEDIATE	CYCLE	COURT (3)	hémicryptophyte	*Scleria lagoensis*	*Brachiaria jubata* *Sporobolus pyramidalis* Cypéracées en général	*Brachiaria jubata*
			CYCLE	LONG (4)		*Hyparrhenia smithiana* Graminées pérennes en général	Andropogonées Graminées pérennes en général	*Andropogon ascinodis* Graminées pérennes en général
TARDIVE	EMERGENCE	RETARDEE	CYCLE COURT (5)		thérophyte	*Sorghastrum bipennatum* *Aspilia bussei*	*Dactyloctenium* aegyptium *Digitaria horizontalis*	*Hyparrhenia involucrata* *Sporobolus festivus*
			CYCLE LONG (6)			*Cassia mimosoides* *Tephrosia elegans*	*Cassia mimosoides* diverses Rubiacées	*Cassia mimosoides* *Tephrosia elegans* *Tephrosia bracteolata* *Chasmopodium caudatum*

TABLEAU V.9. Classification des cycles phénologiques proposée par MONASTERIO et SARMIENTO (1976) pour les plantes des Llanos vénézuéliens: application aux espèces de Nazinga.

TYPE DE CYCLE PHENO-LOGIQUE	Correspon-dance avec la classi-fication de CESAR *	CARACTERES BIOLOGIQUES et PHENOLOGIQUES	EXEMPLES D'ESPECES DES SAVANES DE NAZINGA
pérennes à phase de semi-repos (1)	(3) et (4)	émergence précoce de saison sèche, floraison tardive de saison des pluies, biomasse forte	Graminées pérennes dominantes, par exemple *Andropogon ascinodis*
arbres sempervirents à croissance saisonnière (2)	non défini par CESAR	émergence et floraison de saison sèche, pratiquement pas de défeuillaison	espèces ligneuses à floraison précoce, par exemple *Combretum collinum* **
espèces éphémères (3)	(5) pp	annuelles à cycle court de saison des pluies, appareil végétatif très réduit,	*Polycarpaea eriantha* *Microchloa indica*
espèces à cycle long (4)	(5) pp (6)	annuelles à cycle de saison des pluies, croissance végétative se poursuivant pendant la reproduction	Légumineuses annuelles *Polygala guineensis*

TABLEAU V.9 (suite).

pérennes à dormance saisonnière (5) (1)	biomasse aérienne saisonnière bulbes, rhizomes, xylopodes	*Gladiolus klattianus* *Curculigo pilosa* *Costus spectabilis*
espèces sempervirentes à floraison continue (6) (2) pp	biomasse souterraine importante	*Indigofera bracteolata*

* : voir tableau précédent
** : voir dans le texte les réserves à faire au sujet de cette classe

vité morphogénétique a lieu en fin de saison sèche dans les savanes africaines, tout comme dans les Llanos, mais elle se poursuit de manière moins intense tout au long de la saison des pluies, sans cesser totalement, comme le montrent les relevés quantitatifs de JOHNSON (1982) à Nazinga. La classification de MONASTERIO et SARMIENTO, facilement transposable pour les herbes et ligneux bas, ne convient donc pas pour les arbres et arbustes.

Une classification synthétique des cycles phénologiques en savanes d'Afrique de l'Ouest, regroupant herbes et ligneux, est proposée dans le tableau V.10, mais un document définitif ne pourra être établi que lorsque les données seront plus complètes, et le présent essai n'est qu'une étape vers une définition de portée générale des types phénologiques dans les savanes de ces régions. Le nombre des catégories retenues est ici volontairement réduit à huit classes pour les herbes et ligneux bas, trois classes pour les arbres et arbustes.

TABLEAU V.10. Proposition de classification synthétique des cycles phénologiques des plantes ligneuses et herbacées en savane d'Afrique de l'Ouest.

TYPE DE CYCLE PHENOLOGIQUE	Correspondance avec les classifications de CESAR (A) et de MONASTERIO (B) (A)	(B)	CARACTERES BIOLOGIQUES ET PHENOLOGIQUES	EXEMPLES D'ESPECES DE NAZINGA, DOROPO ou LAMTO
pérennes à phase de semi-repos, cycle long (a)	(4) pp	(1) pp	émergence de saison sèche, floraison de saison des pluies, biomasse importante	Graminées pérennes en général, *Andropogon ascinodis*
pérennes à phase de semi-repos, cycle court floraison tardive (b)	(3) pp	(1) pp	émergence de saison sèche, floraison plus précoce, biomasse importante	*Brachiaria jubata* *Scleria lagoënsis* Cypéracées en général
pérennes à phase de semi-repos à floraison précoce (c)	(2) pp	-	émergence et floraison de saison sèche	*Imperata cylindrica* *Cochlospermum tinctorium* *Cymbopogon* spp
espèces éphémères (d)	(5) pp	(3) pp	annuelles à cycle très court de saison des pluies, appareil végétatif ré-, duit biomasse faible localisation dans sites vides ou perturbés	*Polycarpaea eriantha* *Microchloa indica* *Polygala arenaria*

TABLEAU V.10. (suite)

TYPE DE CYCLE PHENOLOGIQUE	Correspondance avec les classifications de CESAR (A) et de MONASTERIO (B) (A)	(B)	CARACTERES BIOLOGIQUES ET PHENOLOGIQUES	EXEMPLES D'ESPECES DE NAZINGA, DOROPO ou LAMTO
annuelles à cycle court (e)	(5) pp	(3) pp (4) pp	annuelles à cycle court de saison des pluies, appareil végétatif flétri avant le passage des feux, biomasse moyenne	Graminées annuelles en général *Aspilia bussei*
annuelles à cycle long (f)	(6) pp	(4) pp	annuelles à cycle de saison des pluies, croissance végétative se poursuivant pendant la reproduction, flétrissement peu avant les feux	Légumineuses annuelles en général *Polygala guineensis*
pérennes à dormance saisonnière (g)	(1) pp	(5) pp	biomasse aérienne saisonnière, présence de bulbes, rhizomes, xylopodes	Liliacées en général *Senecio baberka* *Curculigo pilosa* *Costus spectabilis*
espèces sempervirentes à floraison continue (h)	(2) pp	(6) pp	biomasse souterraine importante, production continue de fleurs branche par branche	*Indigofera bracteolata*

TABLEAU V.10. (suite).

TYPE DE CYCLE PHENOLOGIQUE	Correspondance avec les classifications de CESAR (A) et de MONASTERIO (B) (A)	(B)	CARACTERES BIOLOGIQUES ET PHENOLOGIQUES	EXEMPLES D'ESPECES DE NAZINGA, DOROPO ou LAMTO
ligneux à floraison de saison sèche (i)	-	(2) pp	émergence et floraison en saison sèche	*Combretum collinum* *Isoberlinia doka* *Terminalia avicennioides* *Bridelia ferruginea*
ligneux à floraison de saison des pluies (j)	-	-	émergence en saison sèche, floraison en saison des pluies	*Piliostigma thonningii* *Crossopteryx febrifuga* *Anogeissus leiocarpus* *Terminalia glaucescens*
ligneux à floraison longue (6 mois) (k)	-	-	émergence en saison sèche, floraison s'étalant sur 6 mois au moins	*Detarium microcarpum* *Gardenia erubescens* *Annona senegalensis* *Strychnos spinosa* *Cussonia barteri*

5. LA STRUCTURE PHENOLOGIQUE DES COMMUNAUTES VEGETALES DE SAVANE: EXEMPLE DE LA REPARTITION TEMPORELLE DES FLORAISONS A NAZINGA

L'existence de certaines règles d'organisation de la phénologie vient d'être montrée au niveau de l'espèce. Une association préférentielle de certains caractères phénologiques entre eux a été mise en évidence, ainsi qu'une liaison entre le type biologique de l'espèce et ses caractères phénologiques. Portons maintenant l'attention sur la structure phénologique de la communauté dans son ensemble, avec l'analyse de la répartition temporelle des floraisons dans les savanes de Nazinga, critère pour lequel les données sont les plus complètes.

Le pourcentage des espèces fleuries chaque mois a été calculé pour l'ensemble de la communauté et pour diverses catégories taxonomiques (fig. V.1).

Trois grands types biologiques peuvent tout d'abord être distingués: les arbres et arbustes, les buissons et espèces suffrutescentes, enfin les herbes (fig. V.1.1). Pour l'ensemble des espèces, bien que les floraisons s'étalent sur presque toute l'année, un maximum se dessine de juillet à octobre, c'est à dire en pleine saison des pluies et en début de saison sèche. Les arbres et arbustes fleurissent les premiers, avec un maximum en mars et avril; viennent ensuite les buissons et suffrutex (maximum en juillet), et enfin les herbes (maximum en septembre et octobre). Les périodes de floraison des trois catégories se recouvrent largement, mais les maximums en sont bien distincts. La liaison mise en évidence précédemment entre type biologique et phénologie se confirme donc ici. Si l'on se réfère aux Graminées, seule famille suffisamment importante pour que l'analyse soit possible, herbes annuelles et herbes pérennes ne se distinguent cependant pas (fig. V.1.2).

L'analyse de la date de floraison de diverses catégories taxonomiques montre par ailleurs qu'il existe dans certains cas une liaison entre la phénologie et l'appartenance à une famille ou à un groupe de familles (fig. V.1.3). Les diverses Monocotylédones herbacées (Graminées et Cypéracées non comprises), fleurissent ainsi les premières, puis ce sont les Cypéracées, les diverses Dicotylédones herbacées et enfin les Graminées. Comme dans le cas des types biologiques, les périodes de floraison se recouvrent largement mais les maximums sont distincts. A l'intérieur de la catégorie des Dicotylédones herbacées, en revanche, il n'apparaît aucune différence entre le groupe des Légumineuses et l'ensemble des autres familles.

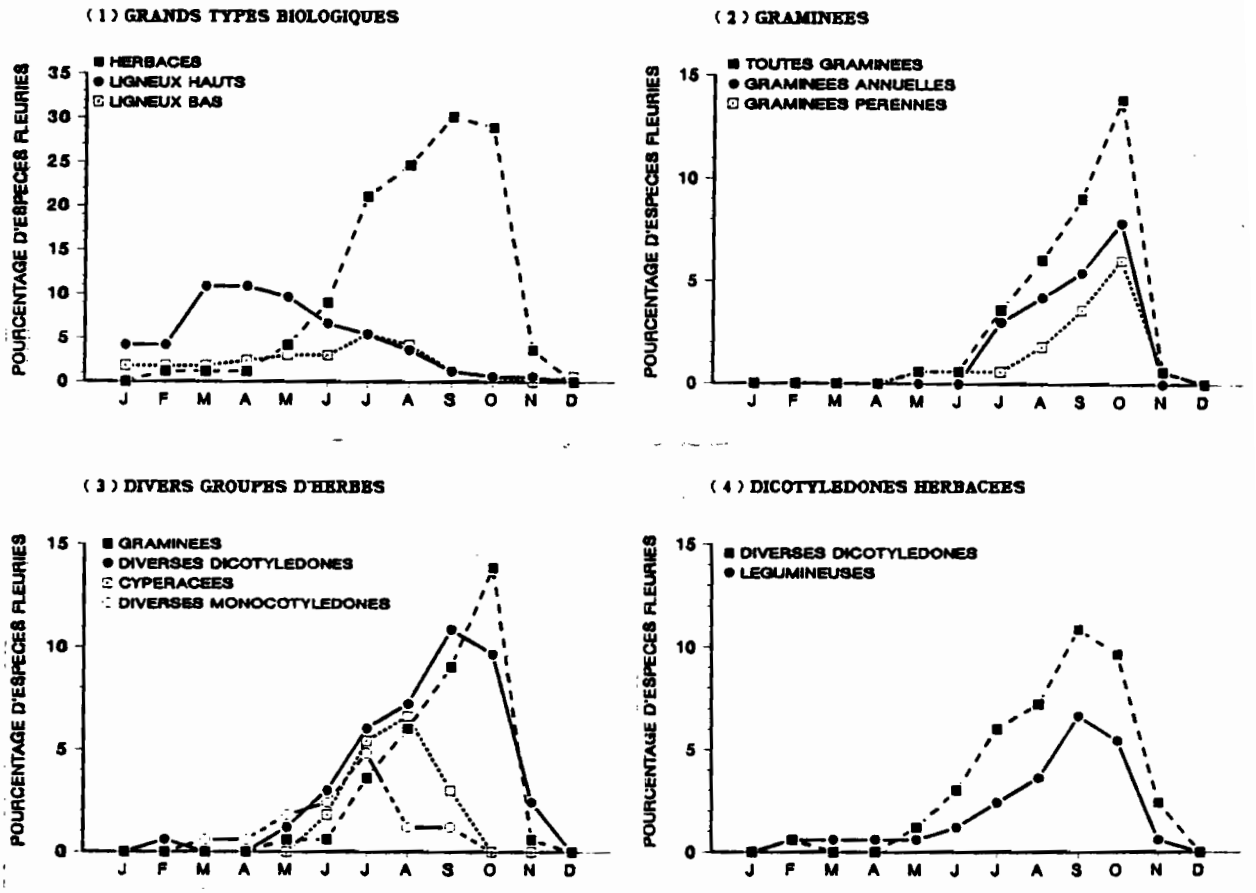


FIGURE V.1. Répartition saisonnière des floraisons chez les plantes des savanes de Nazinga (11°09'20"N, 01°36'00"W), Burkina Faso.

La succession des floraisons dans la communauté végétale des savanes de Nazinga semble donc s'organiser, elle aussi, selon certaines règles. L'appartenance aux deux grands types biologiques, arbre ou herbe, semble prépondérante. Ensuite apparaît, à l'intérieur du groupe des herbes, une structuration selon l'appartenance taxonomique des espèces. La prédominance d'un type biologique dans un groupe taxonomique est manifeste dans bien des cas: par exemple les familles de Monocotylédones autres que Graminées et Cypéracées renferment un nombre particulièrement élevé de plantes à parties souterraines développées (bulbes, rhizomes,...). En revanche, l'appartenance à une famille différencie dans d'autres cas les plantes de même type biologique comme les Graminées et les Cypéracées.

Les travaux de CESAR (1971 b) à Lamto ont montré le même type de succession dans les savanes plus humides du centre de la Côte d'Ivoire. L'ordre de floraison des diverses familles y est pratiquement le même que celui observé à Nazinga. Bien que HOPKINS (1966) n'ait pas fait de distinction entre ligneux et herbacés, la succession qu'il décrit dans des savanes nigérianes laisse également penser que le schéma est encore le même dans les milieux qu'il a étudiés.

6. LES VARIATIONS DU CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES DE SAVANE SOUS L'EFFET DU GRADIENT CLIMATIQUE SUD-NORD

Les données qui précèdent ont été recueillies dans plusieurs sites répartis entre les latitudes 6°N et 12°N. Les conditions climatiques qui règnent en chacun de ces points présentent entre elles d'importantes différences, qui ont été exposées au début du texte. On peut rappeler que le total des pluies diminue du sud vers le nord, tandis que leur répartition passe d'un régime à deux saisons des pluies à un régime à saison des pluies unique plus courte.

La question se pose de savoir comment varie le cycle phénologique des plantes de savane sous l'effet de ces modifications. Une telle variation peut *a priori* se manifester de plusieurs manières. Tout d'abord une même espèce existant dans plusieurs sites peut modifier sa phénologie en réponse directe aux différences climatiques: la durée du cycle peut changer, les dates d'émergence ou de floraison se déplacer. La communauté végétale dans son ensemble peut aussi modifier sa phénologie par l'ajustement de sa composition floristique, de telle sorte que seules subsistent les espèces dont la phénologie est préadaptée aux conditions climatiques locales. Ces deux possibilités ne s'excluent pas, certaines espèces de

la communauté pouvant modifier leur phénologie, tandis que d'autres disparaissent purement et simplement, remplacées par de nouvelles espèces.

6.1. LES ESPECES LIGNEUSES

Pour une espèce ligneuse donnée, la phénologie varie assez peu entre les différents sites d'étude: la date d'émergence des jeunes feuilles comme la date de floraison et de fructification sont à peu de choses près les mêmes depuis Lamto jusqu'à Nazinga.

Il est toutefois évident que la variété des cycles phénologiques rencontrés à Lamto, en climat humide, est plus grande que celle qui existe dans les sites plus septentrionaux dont la flore est pourtant plus riche. C'est ainsi que la phénologie très particulière de *Cussonia barteri* n'a aucun équivalent à la latitude de Nazinga. Il semble que plus le climat est rigoureux, plus l'éventail des cycles phénologiques se resserre.

Les espèces ligneuses n'ayant apparemment que peu de souplesse dans leur comportement phénologique, l'adaptation de la communauté aux conditions du milieu se réalise dans leur cas essentiellement par une modification floristique ou par la disparition des espèces. Chez les ligneux la différence de richesse floristique entre les savanes soudaniennes de Nazinga, au centre de l'aire d'extension de ces écosystèmes, et les savanes guinéennes situées à la limite méridionale de cette aire est d'ailleurs bien plus marquée que pour les herbes.

6.2. LES ESPECES HERBACEES

Chez les plantes herbacées les phénologies sont également plus variées dans les sites à climat plus humide, mais les modifications se font autant par la souplesse des réponses phénologiques des espèces que par une modification floristique de la communauté.

6.2.1 LES CYPERACEES

Sous l'effet du climat, la date de floraison d'une espèce devient de plus en plus tardive depuis Lamto jusqu'à Nazinga (voir tableaux **IV**.16 à **IV**.18). Si l'ensemble des Cypéracées est pris en compte, il apparaît vers le nord tout à la fois un retard et un raccourcissement de la période de floraison. Elle s'étale en effet entre février et octobre à Lamto, avec un maximum d'espèces fleuries en mars et avril, mais à Ouango-Fitini elle dure seulement de mai à novembre, avec un maximum d'espèces fleuries en juin et juillet. A Nazinga, les premières floraisons ont lieu en mai et les dernières en septembre, avec un maximum en juillet et août. La modification climatique du sud au nord s'accompagne donc surtout d'une diminution du nombre d'espèces à floraison précoce.

Il existe ainsi, chez les Cypéracées, à la fois une souplesse du comportement phénologique de chaque espèce et une adaptation de l'ensemble de la communauté par modification floristique.

6.2.2. LES LEGUMINEUSES HERBACEES

Chez les Légumineuses herbacées, l'étalement des floraisons de l'ensemble des espèces ne diffère que peu entre Lamto et Nazinga, mais le centrage sur les mois de septembre et d'octobre est un peu plus marqué sous climat sec (voir tab. **IV**.13 et **IV**.14).

6.2.3. LES GRAMINEES ANNUELLES

L'effet de variations climatiques sur le cycle des Graminées annuelles est très net. Leur germination commence dès février-mars à Lamto, de mai à juillet à Nazinga, et seulement à partir de juin, encore plus au nord, à Gampéla. Ce retard est évidemment lié à celui de la saison des pluies. La floraison des espèces se répartit assez équitablement depuis août jusqu'à octobre pour les espèces de Lamto, qui sont surtout des rudérales ou des plantes de milieux marginaux secs comme les affleurements rocheux (voir tab. **IV**.11). A Ouango-Fitini comme à Nazinga, la période de floraison, comprise entre juillet-août et novembre, est nettement centrée sur le mois d'octobre (voir tab. **IV**.10 et **IV**.11). A Gampéla, où les

annuelles dominent la strate herbacée, la floraison a lieu plus tôt, en août-septembre (voir tab. IV.12).

Pour une espèce donnée, la floraison est généralement plus précoce vers le nord (voir par exemple *Sorghastrum bipennatum*), bien que cette règle souffre quelques exceptions. Au total plus le climat est sec, plus les germinations sont tardives, plus les floraisons sont précoces et plus elles se regroupent sur une courte période. Cette modification se fait à la fois grâce à la souplesse phénologique individuelle des espèces et grâce à une modification floristique de la communauté.

6.2.4. LES GRAMINEES PERENNES

Chez les Graminées pérennes, la repousse peut se faire très rapidement après le passage du feu quel que soit le site, si la réserve en eau du sol est suffisante. A Lamto, où les précipitations sont abondantes, c'est toujours le cas et une fois engagée, la croissance se poursuit sans interruption. A Nazinga, en climat plus sec, la repousse commence rapidement ou non après le feu, selon les années et les faciès. Lorsque la repousse a débuté tôt, il arrive souvent que la croissance s'interrompe après épuisement des réserves hydriques du sol, pour ne reprendre qu'avec la saison des pluies. Les premières jeunes feuilles produites meurent généralement entre temps. Ouango-Fitini présente une situation intermédiaire, avec un arrêt de croissance moins long. Selon les conditions locales, la potentialité de repousse précoce des Graminées pérennes s'exprime donc plus ou moins parfaitement.

En revanche la période de floraison d'une espèce reste habituellement la même dans les différents sites, à quelques exceptions près (voir tab. IV.5, IV.6 et IV. 7). La première est *Brachiaria jubata*, qui fleurit presque toute l'année (mars à novembre) à Lamto, avec un maximum en mars, tandis qu'à Nazinga sa floraison a lieu seulement entre mai et juin. Une deuxième exception est *Brachiaria brachylopha*, qui fleurit presque toute l'année à Lamto, avec un maximum en mars puis un autre moins marqué en octobre, mais qui fleurit uniquement en octobre à Ouango-Fitini. Pour ces deux espèces, dont la reproduction sexuée s'étale sur l'ensemble de la saison des pluies en climat humide, seules persistent les périodes préférentielles de floraison quand le climat devient plus rigoureux. Le dernier cas est celui de *Hyperthelia dissoluta*, qui fleurit en avril-mai à Lamto mais bien plus tardivement (octobre) à Ouango-Fitini et à Nazinga.

La majorité des espèces de Graminées pérennes fleurit en septembre-octobre aussi bien à Lamto qu'à Ouango-Fitini et à Nazinga; il n'existe donc pas de décalage comme chez les annuelles. La diversité des phénologies se restreint cependant du sud au nord pour ce groupe comme pour les précédents: la floraison précoce (avant juin), assez fréquente à Lamto, devient exceptionnelle à Ouango-Fitini et à Nazinga.

La position des Graminées pérennes paraît donc intermédiaire entre celle des ligneux et celle des annuelles. La souplesse phénologique individuelle des espèces réside surtout dans une variabilité de la date d'émergence des premières feuilles, qui fait pendant à la variabilité de la période de germination chez les annuelles. La date de floraison reste cependant fixe, comme chez les ligneux, et c'est par la disparition des Graminées pérennes que se fait l'adaptation des communautés végétales aux climats arides du Sahel.

6.2.5. LA CROISSANCE DES PLANTES HERBACEES PERENNES

Les variations de croissance des plantes herbacées sous l'effet du climat peuvent être illustrées par l'évolution mensuelle de la hauteur totale et de la biomasse chez quelques espèces de Graminées pérennes (fig. V.2 et V.3).

De manière générale, la taille maximale atteinte par une espèce augmente avec l'humidité du climat. La très commune *Andropogon ascinodis* (fig. V.2.1 et V.2.2) est, lors des années d'étude, 1,3 fois plus grande à Ouango-Fitini (1088 mm de pluie) qu'à Nazinga (710 mm de pluie). Une autre espèce très fréquente, *Loudetia simplex* (fig. V.2.5 et V.2.6), est, lors des années d'étude, 1,6 fois plus grande à Lamto (1028mm de pluie et trois mois de saison sèche) qu'à Ouango-Fitini (1088 mm de pluie, mais cinq mois de saison sèche). Une troisième espèce, *Hyparrhenia smithiana* (fig. V.2.7 et V.2.8), est pendant les années considérées, 1,1 fois plus grande à Lamto (1028 mm de pluie) qu'à Nazinga (727 mm de pluie).

Le contre-exemple de *Schizachyrium sanguineum* (fig. V.2.3 et V.2.4), 1,5 fois plus grande à Nazinga (710 mm de pluie pour l'année d'étude) qu'à Ouango-Fitini (1088 mm de pluie pour l'année d'étude), rappelle que d'autres conditions locales de milieu peuvent parfois contrebalancer l'effet du climat. Le site d'étude de *Schizachyrium sanguineum* à Ouango-Fitini possède en effet un horizon cuirassé qui limite la profondeur de sol utilisable à 30 à 60 cm. Malgré une sécheresse climatique plus grande, le site de Nazinga permet,

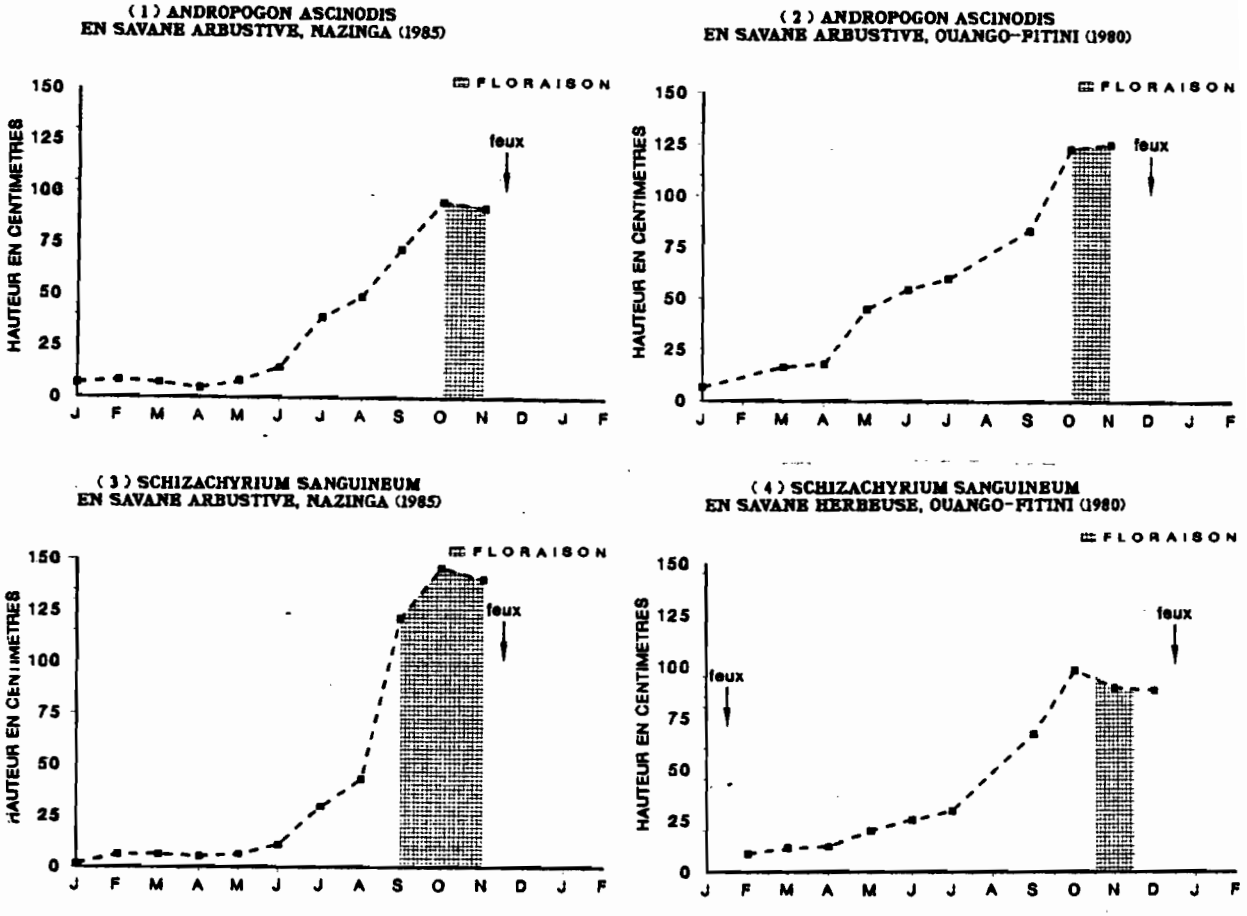


FIGURE V.2. Variation de la croissance en hauteur des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord.

Nazinga: 11°09'20"N, 01°36'00"W
Ouango-Fitini: 09°35'N, 04°01'W
Lamto: 06°13'N, 05°02'W

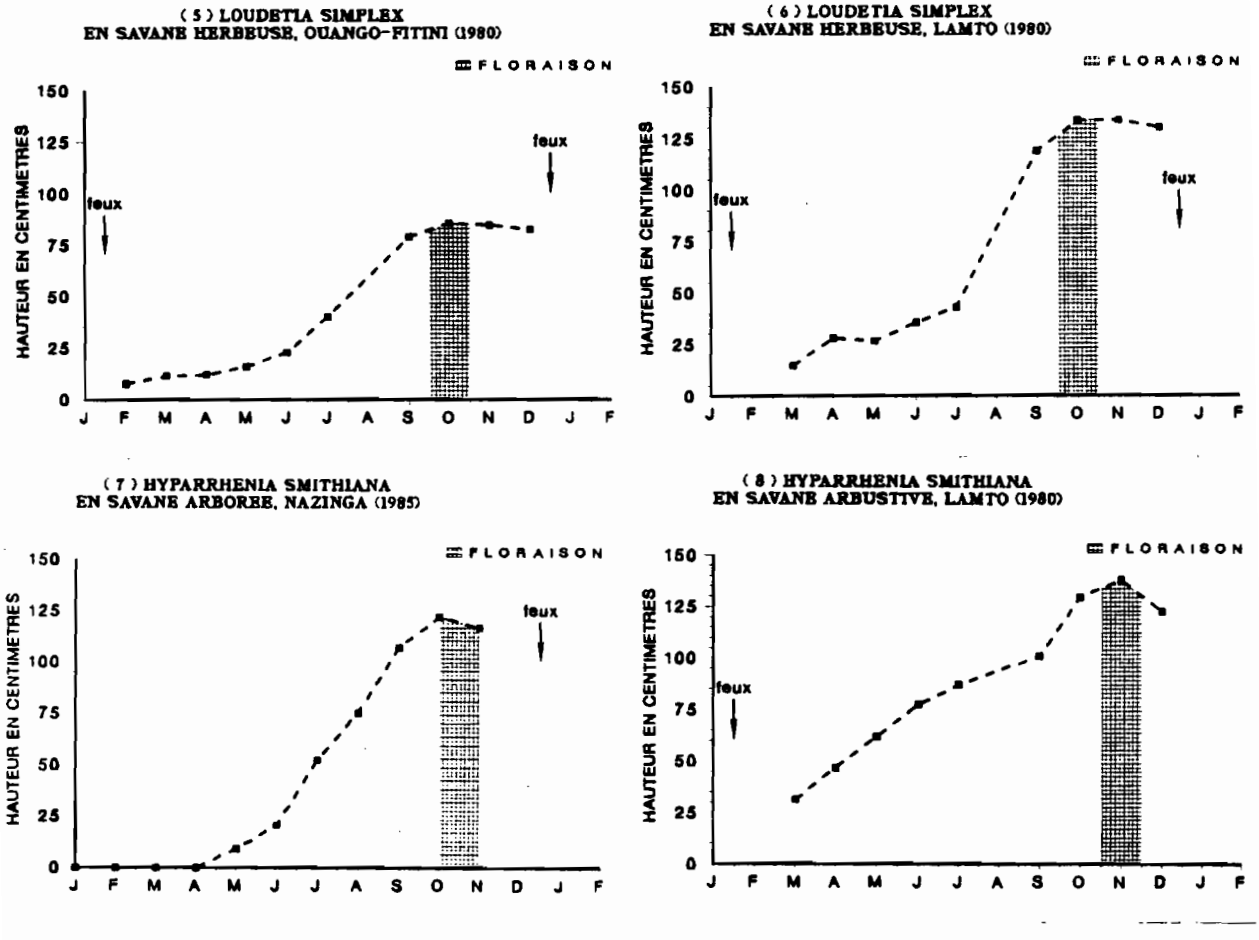


FIGURE V.2. (suite).

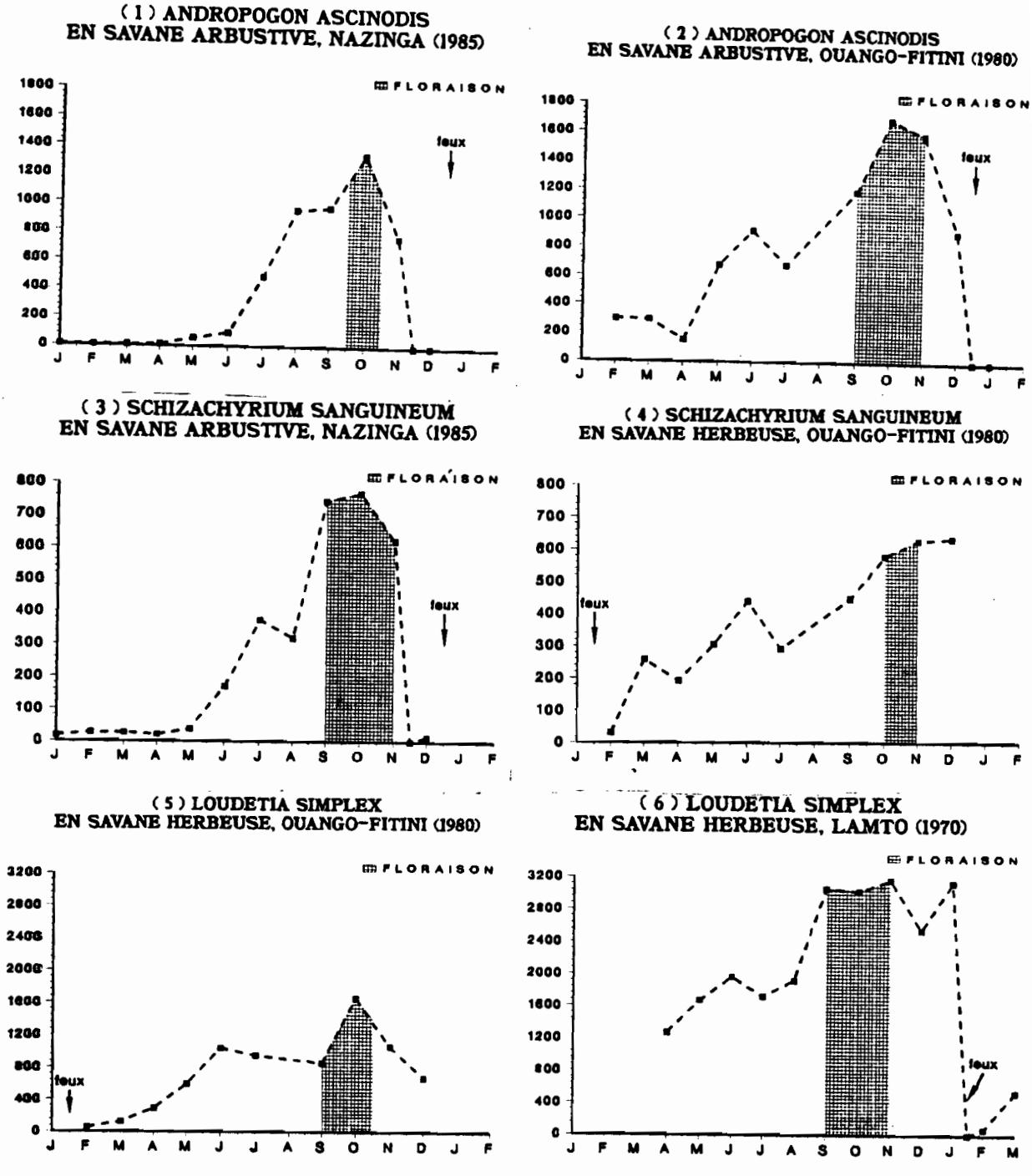


FIGURE V.3. Variation du cycle de la biomasse aérienne des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord.

Nazinga: 11° 09'20"N, 01° 36'00"W
Ouango-Fitini: 09°35'N, 04°01'W
Lamto: 06° 13'N, 05°02'W

par de meilleures conditions édaphiques, une croissance plus importante de cette espèce.

Contrairement aux hauteurs, les valeurs de biomasse par hectare de la figure V.3 ne sont pas directement comparables entre elles, puisqu'elles dépendent de l'abondance de la plante. Les formes des courbes d'évolution de la biomasse le sont en revanche: elles montrent que le maximum est atteint pratiquement à la même époque dans tous les sites, mais qu'ensuite la décroissance de la biomasse est moins brutale aux basses latitudes. Il est également très visible que la croissance en poids se répartit plus régulièrement sur l'ensemble de l'année aux latitudes les plus basses, ce qui confirme la remarque déjà faite au sujet des croissances en hauteur.

L'effet de la modification climatique sur la phénologie des espèces de savane se manifeste donc à deux échelles: celle de l'espèce et celle de la communauté végétale.

7. LES VARIATIONS INTERANNUELLE ET INTERFACIES DE LA PHENOLOGIE DES ESPECES

L'ampleur de la variabilité climatique interannuelle en un point donné, comme l'importance des variations édaphiques liées à la topographie ont déjà été soulignées à plusieurs reprises, en particulier dans la présentation générale du milieu. Ces différences exercent sur la végétation une influence profonde qui se traduit par une variation de la phénologie et de la croissance des plantes selon les années et selon les faciès.

Les deux types de variation, l'un temporel, l'autre spatial, du cycle saisonnier de la végétation, seront largement abordés plus loin avec l'étude des cycles saisonniers de la phytomasse pour l'ensemble de la strate herbacée. On se bornera ici, avec quelques exemples choisis chez les Graminées, à démontrer la réalité de ces variations au niveau de l'espèce.

Des différences interannuelles apparaissent bien dans l'évolution saisonnière du biovolume total de six espèces de Nazinga (fig. V.4). Les trois premières sont des pérennes, observées dans deux faciès l'un herbeux l'autre boisé: *Andropogon ascinodis*, *Ctenium newtonii* et *Andropogon schirensis* atteignent ainsi des biovolumes sensiblement plus élevés en 1985 qu'en 1986, même dans le faciès herbeux qui a

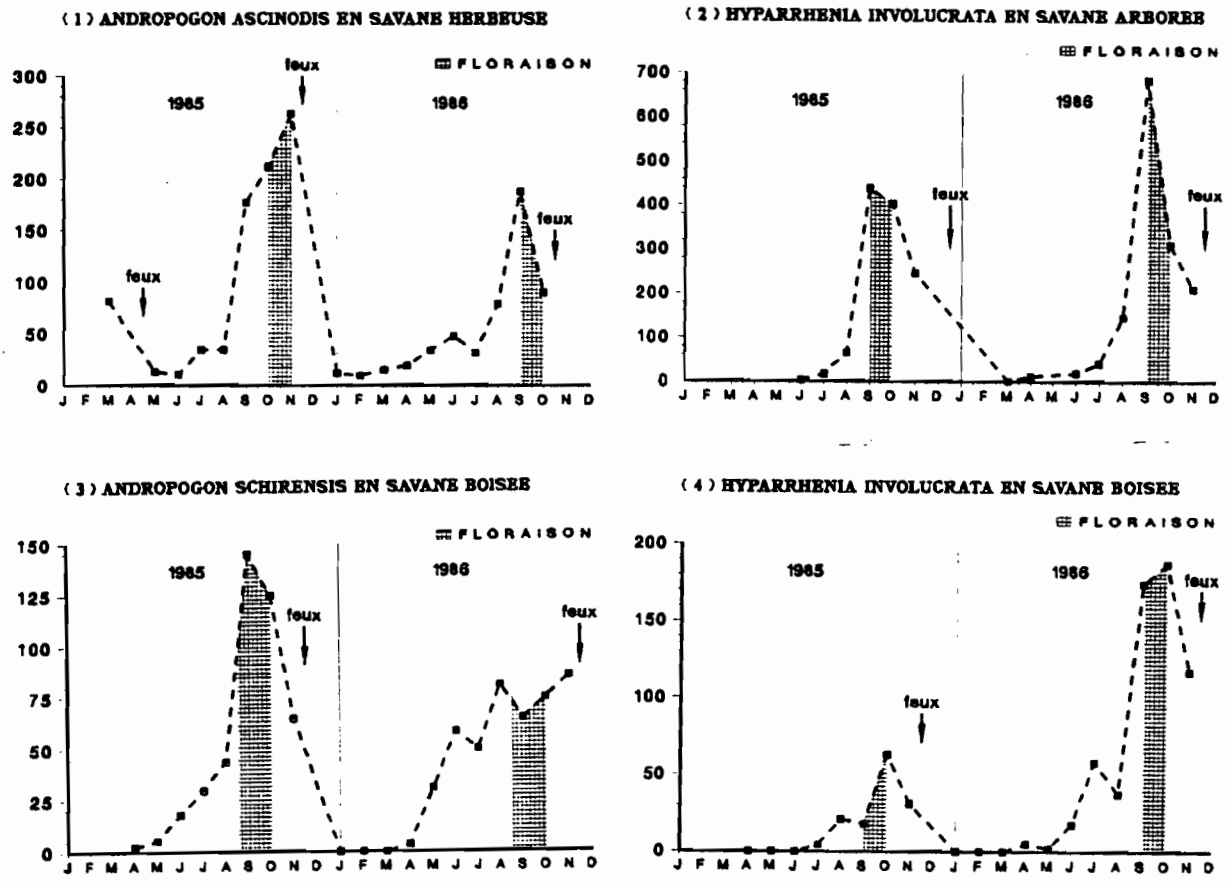


FIGURE V.4. Variation interannuelle du cycle du biovolume chez quelques Graminées de Nazinga (11° 09'20"N,01° 36'00"W, Burkina Faso).

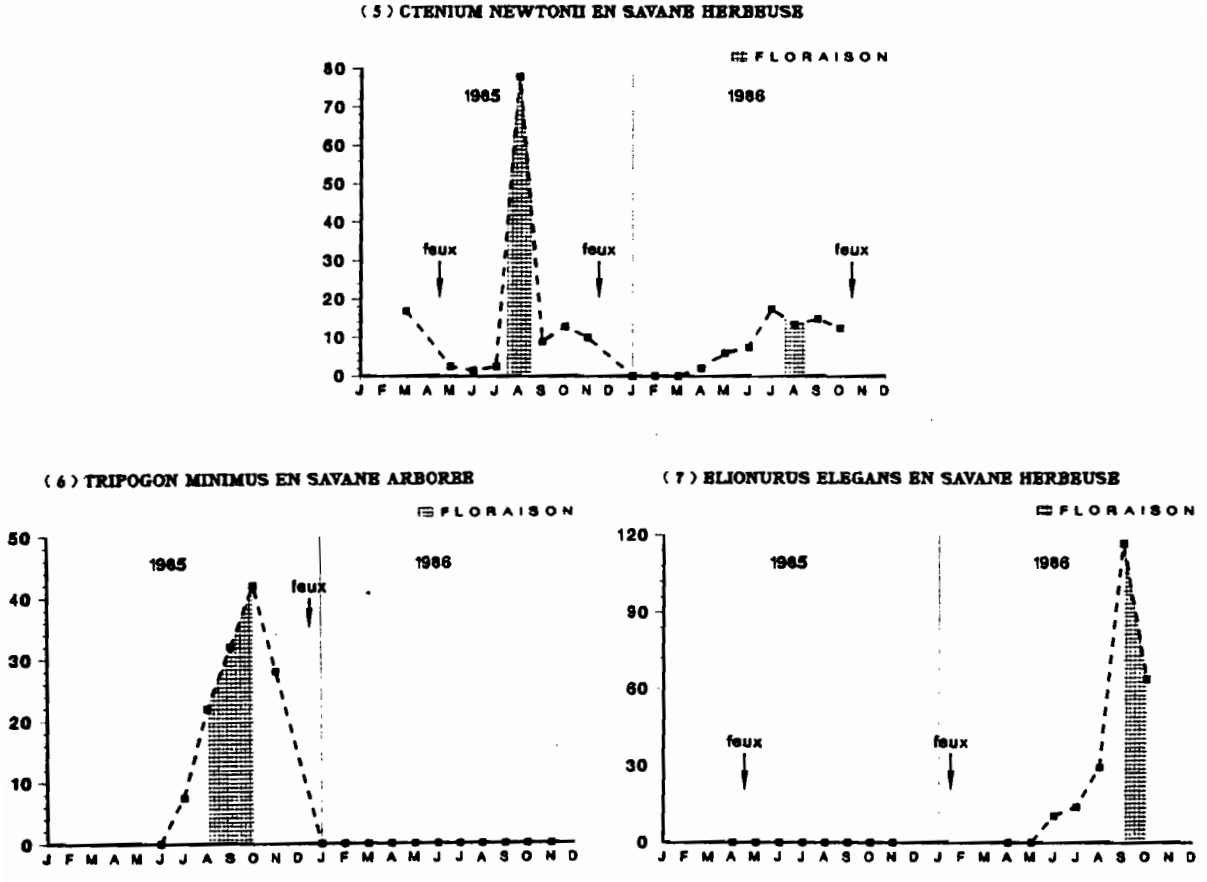


FIGURE V.4. (suite).

connu un feu tardif fin avril. Par ailleurs, même dans le faciès boisé où la date du feu a été moyenne en 1985 et en 1986, la croissance diffère nettement d'une année à l'autre: elle est, tout comme les premières pluies, plus précoce en 1986.

Pour les trois espèces annuelles, la variation est encore plus marquée: *Elionurus elegans*, absente la première année, se développe bien la deuxième, à l'inverse de *Tripogon minimus* qui n'apparaît qu'en 1985. Le premier cas s'explique facilement par une meilleure disponibilité hydrique du milieu. Dans le second, il faut supposer que l'espèce est préadaptée aux conditions climatiques des années sèches ou bien que les années bien arrosées lui sont défavorables dans son interaction avec les autres espèces de la communauté. *Hyparrhenia involucrata*, quant à elle, manifeste une plus grande précocité et atteint un biovolume plus élevé la deuxième année, pendant laquelle le total des pluies a été plus élevé et leur répartition meilleure.

Ces quelques exemples montrent bien la sensibilité des espèces aux variations climatiques interannuelles et la particularité des réponses de chacune d'entre elles.

La croissance en hauteur de deux Graminées pérennes permet d'illustrer la variation entre les faciès. La taille maximale atteinte à Nazinga en 1985 par *Andropogon ascinodis* est plus faible dans la savane à *Gardenia erubescens* (voir fig. IV.2.2) que dans les deux autres (voir fig. IV.2.1 et IV.2.3); la présence d'un horizon cuirassé vers 30 cm dans le sol de ce faciès est un élément d'explication de cette différence (voir la description détaillée des faciès d'étude au chapitre III). Chez *Hyparrhenia smithiana* à Lamto en 1980, la taille maximale est légèrement plus élevée en savane herbeuse (voir fig. IV.4.3) qu'en savane arbustive (voir fig. IV.4.2), ce qui peut s'interpréter en termes d'influence dépressive du couvert ligneux. La précocité de la croissance diffère dans les deux faciès considérés, tant à Lamto qu'à Nazinga. L'importance des conditions abiotiques locales, notamment des caractéristiques chimiques et physiques des sols, est donc grande, mais d'autres facteurs, de nature biotique, comme la composition de la communauté végétale (tout spécialement l'abondance et la nature des espèces ligneuses), peuvent aussi jouer un rôle majeur.

Dans le cas des arbres et arbustes, la variabilité interfaciès semble *a priori* plus faible, mais des études quantitatives précises seraient nécessaires pour confirmer cette impression.

LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

CHEZ LES

GRAMINEES PERENNES

Dans l'étude de la phénologie des plantes de savane, l'accent a été mis sur les aspects qualitatifs de l'étude écologique des espèces et des populations. L'aspect quantitatif de l'évolution saisonnière des communautés d'herbes n'a été qu'effleuré avec les données de biovolume ou de biomasse relatives aux espèces dominantes.

Le renouvellement de la matière vivante est cependant un aspect primordial du fonctionnement de la strate herbacée qu'il est indispensable de prendre en compte.

Ce renouvellement se fait au fil des ans par le remplacement de certains individus par d'autres. Au cours d'un même cycle annuel, un renouvellement s'opère aussi au sein de chaque individu grâce au remplacement de ses organes sénescents par de nouveaux. C'est à l'étude de ce mécanisme de remplacement saisonnier chez les Graminées pérennes que sont consacrés les trois chapitres qui suivent.

A cause de certaines particularités de leur biologie -un mode de croissance clonal et une morphologie modulaire-, les Graminées se prêtent particulièrement bien à l'approche démographique adoptée ici pour suivre la dynamique de renouvellement de leurs feuilles en conditions naturelles.

Chez ces plantes qui dominent la strate herbacée, l'analyse démographique des populations de feuilles va permettre de préciser le mode de croissance, les différences entre espèces ainsi que les modifications qui interviennent le long d'un gradient climatique sous l'effet de contraintes hydriques croissantes.

CHAPITRE VI

ASPECTS THEORIQUES ET METHODOLOGIQUES DE LA DEMOGRAPHIE DES POPULATIONS D'ORGANES VEGETAUX

La démarche adoptée dans les trois chapitres qui suivent est de considérer les plantes comme des populations d'organes. elle s'enracine dans des théories botaniques fort anciennes mais fait appel, sous sa forme actuelle, à des concepts issus pour la plupart de l'étude des populations humaines. Certains de ces concepts sont des créations originales suscitées par les caractères propres des organismes végétaux.

Bien que ce type d'approche soit actuellement assez largement utilisé dans les études d'écologie végétale, il semble cependant utile, avant d'exposer les résultats, de donner quelques rappels théoriques ainsi que la définition des différents termes de démographie employés.

Le choix des espèces ainsi que celui du niveau d'étude -la feuille- méritent par ailleurs d'être justifiés.

Le présent chapitre, consacré à ces mises au point préliminaires, présente en outre la description détaillée du protocole des relevés de terrain ainsi que de la mise en oeuvre des calculs.

1. RAPPELS THEORIQUES

1.1. L'APPROCHE DEMOGRAPHIQUE

La **démographie** peut se définir comme l'étude de la structure des populations et de leurs transformations au cours du temps. L'analyse démographique, née avec l'étude des populations humaines, a été étendue par la suite aux populations animales puis végétales.

Dans le cas des plantes, on a également voulu considérer chaque individu comme une population d'unités de base qui peuvent être des feuilles, des branches ou d'autres sous-unités. Cette idée de considérer la plante comme une colonie est fort ancienne, comme le rapelle WHITE (1979) dans un article consacré à l'historique de cette démarche. L'analyse démographique quantitative n'a cependant été appliquée que récemment aux plantes comprises comme des "métapopulations" d'organes (HARPER et WHITE, 1974; HARPER, 1977, 1978; HARPER et BELL, 1979; D'HERBES, 1979; TORQUEBIAU, 1979; CARPENTER, 1980; HUISKE, 1980; LOVETT DOUST, 1981; DANAIS, 1981, 1984, 1985; JACKSON *et al.*, 1985; ...).

Il s'est ainsi développé, depuis quelques années, une démographie des organismes à structure clonale (HARPER, 1977, 1978), c'est à dire des végétaux et des animaux coloniaux. La particularité de ces organismes est de permettre l'analyse de la population à deux échelles: celle des zygotes représentés, les **genets**, et celle des unités développées par chaque zygote, les **ramets**. Les parties des organismes clonaux ayant en effet leurs propres taux de natalité et de mortalité, le nombre de genets et de ramets sont indépendants. La définition que donne WHITE (1979) de ces termes, introduits par KAYS et HARPER (1974), fait ressortir que le ramet, unité de croissance clonale, n'est pas strictement défini d'un point de vue morphologique. CARPENTER (1980) fait ainsi très justement remarquer qu'une plante vasculaire peut être considérée comme un organisme à structure hiérarchisée et que chacun de ses niveaux d'organisation (plante entière, branche, rameau, feuille) possède ses propres taux de natalité et de mortalité. Une autre particularité intéressante des organismes à structure clonale est que leur forme, déterminée par l'arrangement des unités entre elles, résulte de la dynamique démographique (HARPER et BELL, 1979).

1.2. LA CROISSANCE CLONALE CHEZ LES GRAMINEES CESPITEUSES

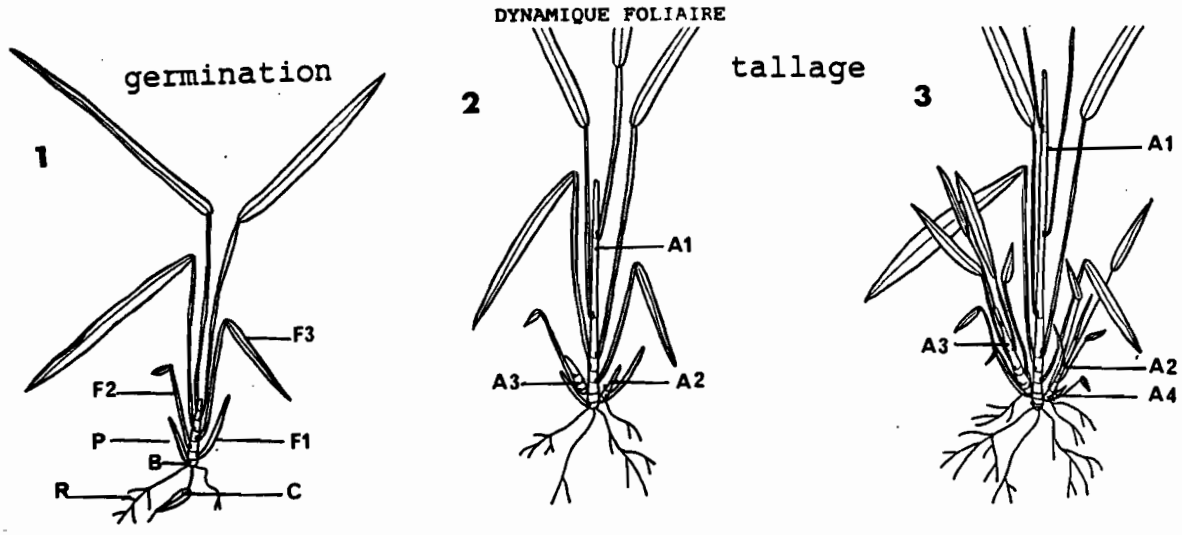
La séquence de développement des Graminées cespiteuses est conforme au modèle architectural de Tomlinson, défini par HALLE *et al.* (1978). Le méristème apical de l'axe issu de la graine initie tout d'abord ses quelques premières feuilles selon la phyllotaxie distique qui caractérise les parties végétatives des Graminées. Dans la partie inférieure de la tige, constituée d'entre-noeuds courts (le "plateau de tallage"), apparaissent ensuite des axes secondaires (les "talles"), qui pourront à leur tour se ramifier selon une séquence de développement semblable à celle du premier axe (fig. VI.1). De morphologie semblable, tous ces axes sont destinés à élaborer une inflorescence terminale après une phase de croissance végétative plus ou moins longue, ils sont donc *hapaxanthiques* au sens de HALLE *et al.* (1978). En se ramifiant ainsi abondamment au niveau du sol, la Graminée édifie une touffe.

L'évolution de la touffe au fil des années consiste ensuite en une augmentation de son diamètre mais comme la partie centrale, non régénérée, tend à disparaître des groupes d'axes se séparent et la touffe se fragmente. Mes observations dans les savanes africaines concordent sur ce point avec celles de nombreux auteurs dans d'autres milieux, tempérés ou tropicaux (GILLET et TINCHANT,1964; ZHUKOVA, 1973; GRANIER *et al.*, 1977; LOISEAU, 1977; CESAR, com. pers., 1982). Dans cette perspective, ce n'est pas l'entité de la touffe qui retient l'attention, mais le flux des axes qui naissent et qui meurent, c'est à dire l'aspect clonal de la croissance, et il paraît légitime de considérer la touffe comme une population de parties (FOURNIER, 1982 a).

2. MATERIEL D'ETUDE

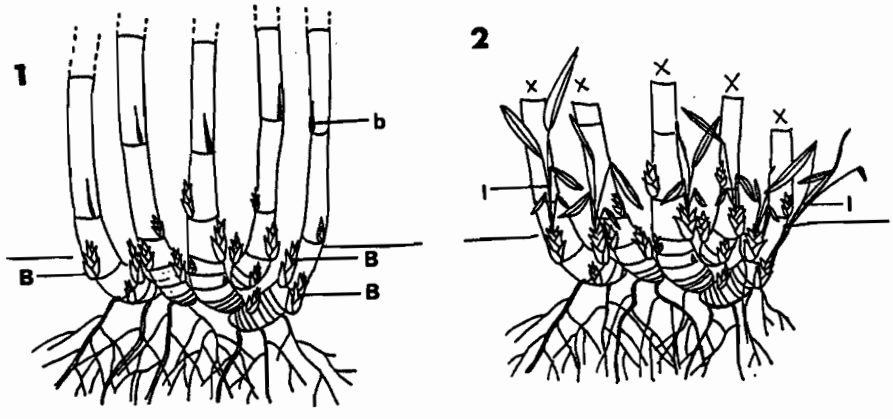
2.1. LE CHOIX DU NIVEAU D'ETUDE

La description précédente de la séquence de développement des Graminées désigne sans équivoque la talle comme module de croissance clonale et comme unité morphologique de base.



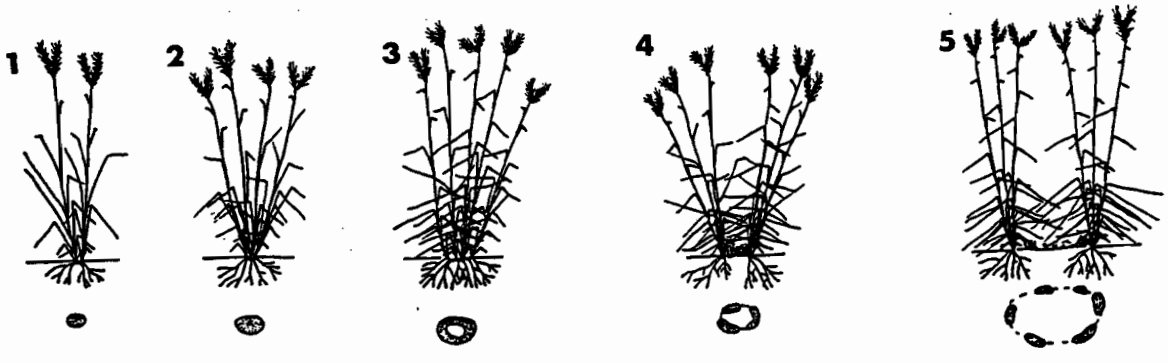
DEVELOPPEMENT DE LA PLANTULE
C caryopse R racine
P préfeuille

F1 à F3 feuilles 1 à 3
A1 à A4 axes 1 à 4



DEVELOPPEMENT DES INNOVATIONS (CHAQUE ANNEE)

b bourgeons ordinaires (allongés)
B bourgeons d'innovations (globuleux)
I innovations en croissance
X axes détruits par le feu



DEVELOPPEMENT DU CLONE AU COURS DE SA VIE (ENVIRON 10 ANS)
vu de côté et vu de dessus

FIGURE VI.1. Schéma de développement des Graminées cespiteuses pérennes.

De nombreux travaux ont cependant mis en évidence des échanges physiologiques importants entre talles interconnectées, si bien que l'unité fonctionnelle n'est pas la talle mais plutôt le groupe de talles associées. Cette considération a guidé le choix de la touffe ou du fragment autonome de touffe comme unités d'échantillonnage.

L'analyse démographique a été faite sur les feuilles, unités plus petites à la fois que cette unité fonctionnelle physiologique de base mais aussi que le module morphologique de croissance clonale, la talle. Les feuilles sont, quant à elles, les unités morphologiques de base du renouvellement de la matière végétale. On sait en effet que la construction de la tige est solidaire de celle des feuilles qu'elle porte: les vaisseaux qui alimentent celles-ci se forment avec la tige. Lorsque la feuille meurt ils meurent aussi, de sorte que la tige est partiellement constituée de tissus morts. L'étude du renouvellement des feuilles permet donc de suivre de manière très exacte celui de l'ensemble de la matière vivante aérienne de la plante. L'un des buts poursuivis ici étant l'analyse fine du mode de renouvellement de la matière végétale herbacée, il est évident que c'est l'échelle de la feuille qui est la bonne. Il faut ajouter que l'étude de renouvellement des talles présentée dans les pages qui viennent montre qu'il n'y a pratiquement pas de remplacement de talle au cours du cycle saisonnier.

2.2. LE CHOIX DES ESPECES

La dynamique foliaire a été suivie chez cinq espèces de Graminées pérennes, dont quatre Andropogonées (*Andropogon ascinodis*, *Hyparrhenia smithiana*, *Monocymbium ceresiiforme*, *Schizachyrium sanguineum*) et une Arundinellée (*Loudetia simplex*). Ces espèces ont été choisies en raison de leur abondance dans les faciès de savane étudiés.

Environ 5 de latitude et 675 km à vol d'oiseau séparent les points d'étude les plus distants. Dans chacune des trois localités, deux ou trois faciès et deux à quatre espèces ont été étudiés, ce qui représente un total de 12 séries de mesures (tab. **VI**.1). Les principales caractéristiques des faciès d'étude, déjà décrites en détail dans le chapitre III, sont brièvement rappelées dans le tableau **VI**.2; la carte présentée dans l'introduction donne la situation géographique des trois localités.

TABLEAU VI.1. Espèces et sites de l'étude de la dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest.

SITE D'ETUDE	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA		
année	1980		1980		1985		
Faciès	L1	L2	O1	O2	N1	N2	N3
ESPECE							
Andropogon ascinodis	-	-	-	+	+	+	+
Hyparrhenia smithiana	-	+	-	-	-	-	+
Loudetia simplex	+	-	+	-	-	-	-
Monocymbium ceresiiforme	-	-	-	+	-	-	-
Schizachyrium sanguineum	-	-	+	-	+	+	-

FACIES:
L1: savane herbeuse.
L2: savane arbustive.
O1: savane herbeuse.
O2: savane arbustive.
N1: savane herbeuse.
N2: savane arbustive.
N3: savane arborée.

3. METHODOLOGIE

La méthodologie utilisée a déjà été décrite ailleurs, mais sera reprise ici, tout comme la définition des principaux termes de démographie, pour permettre une bonne compréhension des résultats présentés (FOURNIER, 1982 a, 1983). Elle s'inspire de celle publiée par COUPLAND (1974) et que divers auteurs ont reprise après lui.

Pour déterminer les variations du rythme d'apparition et de disparition des feuilles au cours du cycle annuel, une dizaine de touffes ou de fragments de touffes clairement individualisés de chaque espèce sont suivis depuis le passage

TABLEAU VI.2. Principales caractéristiques des sites de l'étude de la dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest.

SITE ET NOM DU FACIES	SITUATION TOPOGRAPHIQUE	RECOUVREMENT LIGNEUX	TYPE DE SOL
Lamto savane herbeuse	bas de pente	<2%	hydromorphe à pseudogley
Lamto savane arbustive	mi-pente	30%	ferrugineux tropical
Ouango-Fitini savane herbeuse	bas de pente	<2%	ferrugineux tropical remanié ferrallitique sur schiste
Ouango-Fitini savane arbustive	mi-pente	30%	ferrugineux tropical remanié
Nazinga savane herbeuse	plateau	<2%	ferrugineux tropical lessivé
Nazinga savane arbustive	haut de pente	5%	ferrugineux tropical lessivé à poches et concrétions
Nazinga savane arborée	mi-pente	20%	ferrugineux tropical lessivé induré à gravillons

du feu jusqu'au feu suivant. Les relevés se font, selon les possibilités d'accès au terrain, à intervalles aussi proches que possible de 30 jours. Toutes les feuilles apparues depuis le relevé précédent sur des axes déjà présents ou sur de nouveaux axes sont alors marquées d'un point de couleur sur le limbe. Une feuille est prise en compte quand elle est suffisamment développée pour recevoir la marque, c'est à dire lorsqu'elle apparaît hors de la gaine de la feuille immédiatement inférieure. Chacun des groupes de feuilles ainsi apparus successivement au cours de l'année est marqué d'une couleur différente et peut donc être reconnu ultérieurement. Les feuilles encore vivantes et les feuilles mortes de chaque groupe sont recensées lors de chaque relevé; une feuille est considérée comme morte quand son limbe est entièrement sec. Il est ainsi possible de déterminer avec précision, pour chaque plante et pour chaque groupe, le nombre de feuilles qui sont mortes ou ont disparu entre deux relevés.

Pour compléter l'étude de la démographie foliaire, un dénombrement des axes ou "talles" vivants de chacune des touffes échantillonnées a également été effectué mensuellement. Il s'agit dans ce cas d'une mesure globale ne permettant pas de suivre des cohortes de talles.

La question de la toxicité éventuelle du produit utilisé pour le marquage et celle de l'effet de la manipulation répétée de la végétation en place lors des marquages se posent. Les essais de D'HERBES (1979) ont montré que certains produits sont toxiques et que les jeunes feuilles y sont les plus sensibles. Avec la peinture que j'ai utilisée, les feuilles marquées meurent apparemment de façon tout à fait normale en commençant à se dessécher à partir de la pointe. A l'endroit du marquage, il apparaît parfois (mais non systématiquement), une nécrose de petite taille sur la face inférieure mais en aucun cas le dessèchement lors de la sénescence ne commence à partir de cette zone. Un traumatisme mécanique est vraisemblablement en cause. Compte tenu de la petite taille des nécroses associées au marquage et de la fréquence de nécroses similaires causées par d'autres agents sur des feuilles non marquées, il semble légitime de négliger ce traumatisme.

La manipulation de la végétation en place entraîne en revanche inévitablement des perturbations plus ou moins importantes. Il arrive parfois -bien qu'assez rarement- que les tiges ou les feuilles vivantes cassent lors du marquage comme en septembre 1980 pour *Monocymbium ceresiiforme* à Ouango-Fitini. Il ne faut toutefois pas exagérer l'importance de ce type de perturbation chez une espèce que sa grande fragilité à cette époque expose à de nombreuses cassures provoquées par d'autres causes: le marquage amplifie quelque

peu un phénomène qui existe sans lui. L'influence de la manipulation est certainement plus significative pour les feuilles déjà mortes et sèches, très cassantes et situées pour la plupart en bas des touffes: elles sont fréquemment détachées involontairement par l'expérimentateur, au cours du marquage des nouvelles feuilles. Lors du relevé de juin 1980, le lot des touffes marquées de *Loudetia simplex* et un lot témoin d'une dizaine de touffes non marquées, choisies dans le voisinage des premières, ont été comparés par un test de rang. La proportion de feuilles mortes est très significativement supérieure dans le lot témoin.

En résumé, la technique de marquage utilisée conduit à des valeurs fiables de mortalité des feuilles, seule la quantité de feuilles mortes étant systématiquement sous-estimée.

4. RAPPEL DE QUELQUES DEFINITIONS

La plupart des termes de démographie dont la définition suit ont tout d'abord été appliqués aux populations humaines; les démographes des populations animales et végétales les ont par la suite utilisés, moyennant de légères modifications de leurs définitions (voir par exemple: PRESSAT, 1969).

L'**effectif** d'une population est le nombre d'individus qui la composent.

La **cohorte** est l'ensemble des individus ayant subi un même évènement démographique au cours d'une même période. L'évènement démographique est ici la "naissance" des feuilles (moment où leur limbe devient visible) et les cohortes sont définies par les marquages des relevés successifs.

L'**espérance moyenne de vie** des individus d'une cohorte à l'âge **x**, e_x, est la durée moyenne de vie des individus ayant atteint l'âge **x** considéré. Si l'on admet que les d_i individus morts pendant chacun des intervalles (D_i, F_i) définis par les recensements successifs, ont vécu en moyenne un temps égal à $(D_i+F_i)/2$, on a:

$$e_x = \left(\sum_{i=x}^{i=\infty} d_i * (D_i+F_i)/2\right) * (1/L_x)$$

où:

e_x en jours, est l'espérance moyenne de vie à l'âge x (x=0 correspond au recensement initial), la formule permet le calcul de ex pour les âges correspondant aux dates de recensements,

L_x est le nombre d'individus encore vivants à l'âge x considéré,

D_i et F_i sont les âges, en jours, correspondant au début et à la fin de chacun des intervalles définis par les recensements successifs; ces intervalles ne sont pas forcément égaux entre eux,

d_i est le nombre d'individus disparus entre D_i et F_i.

L'**espérance de vie à la naissance**, e_0, représente la durée moyenne de vie pour la cohorte.

La **natalité** et la **mortalité** sont les effectifs d'individus nés ou morts pendant l'intervalle de temps considéré.

Le **paramètre** t_{50}, a été proposé par WILLIAMSON (1976) dans une étude de démographie d'organes végétaux. Construit sur le modèle du DL_{50} employé en toxicologie, il représente le temps au bout duquel la moitié des individus de la cohorte sont morts. Moins précis que l'espérance de vie, qui peut se calculer pour différents âges, le t_{50} permet, dans la présente étude, de suivre davantage de cohortes: en effet il n'est pas nécessaire de connaître la durée de vie de toutes les feuilles de la cohorte pour caculer son t_{50}.

5. CALCULS ET PRESENTATION DES RESULTATS

La méthode adoptée pour l'étude de la dynamique foliaire des Graminées consiste à échantillonner de manière exhaustive au cours du temps un certain nombre d'unités morphologiques et fonctionnelles: des touffes ou fragments de touffes.

Dans une population ou un peuplement de Graminées, de telles unités sont évidemment de taille variable (les schémas de la structure horizontale de la strate herbacée de la figure II.5, dans le deuxième chapitre, a donné une idée de cette variabilité). L'intervalle entre les relevés n'est, de plus, pas toujours exactement d'un mois (tab. VI.3), ce qui introduit une distorsion entre relevés successifs. La durée du cycle de développement des plantes diffère enfin d'un faciès ou d'une localité à l'autre.

A cause de toutes ces différences, le calcul des diverses moyennes ne peut pas se faire sur les données brutes:

TABLEAU VI.3. Durée des intervalles entre les relevés dans l'étude de la dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest.

SITE ET ESPECE	DUREE DE L'INTERVALLE EN JOURS											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
NAZINGA												
savane herbeuse												
Andropogon ascinodis						35	29	29	41	24	31	
Schizachyrium sanguineum						35	29	29	41	24	31	
savane arbustive												
Andropogon ascinodis	34	27	28	28	35	32	26	41	24	31		
Schizachyrium sanguineum	34	27	28	28	35	32	26	41	24	31		
savane arborée												
Andropogon ascinodis						35	30	27	39	24	31	
Hyparrhenia smithiana						35	30	28	41	24	31	
OUANGO-FITINI												
savane herbeuse												
Loudetia simplex			29	34	26	39	23	50		28	36	31
Schizachyrium sanguineum			29	34	26	39	23	50		28	36	31
savane arbustive												
Andropogon ascinodis	35	29	32	28	37	25	52		26	36		
Monocymbium ceresiiforme	35	29	32	28	37	25	52		26	36		
LAMTO												
savane herbeuse												
Loudetia simplex			22	37	29	29	31	72		28	35	33
savane arbustive												
Hyparrhenia smithiana			24	34	28	32	28	75		28	34	33

il est indispensable d'effectuer une pondération pour éliminer l'effet des variations tant de la taille des unités d'échantillonnage, que de la durée des intervalles entre relevés ou du cycle lui-même. Plusieurs options sont envisageables pour cette pondération; bien que divers arguments puissent être avancés en faveur de l'une ou l'autre d'entre elles, le caractère fondamentalement arbitraire du choix demeure.

5.1. EFFECTIFS DE LA POPULATION ET DES DIVERSES COHORTES

On a rapporté toutes les valeurs brutes à un effectif théorique moyen de 100 feuilles vivantes par unité d'échantillonnage entre l'émergence des premières feuilles et le passage du feu. Ce point de repère offre l'avantage de tenir compte de l'ensemble des stades de développement de la plante ainsi que de la durée de son cycle annuel.

Une autre possibilité aurait été de rapporter les valeurs à 100 feuilles en moyenne sur l'année, en considérant les effectifs comme nuls tant que la repousse n'avait pas commencé. Cette solution, qui ne tient pas compte de la durée variable du cycle de développement selon les zones climatiques, a été jugée moins bonne que la précédente.

Le repère de 100 feuilles lors du maximum des effectifs (feuilles vivantes et mortes) a été employé dans une précédente publication (FOURNIER, 1983 a). Plus biologique que les précédents, puisqu'il correspond à une étape précise du développement de la plante, il présente en revanche l'inconvénient de privilégier un court moment du cycle annuel et d'être par conséquent plus susceptible de variations fortuites.

Il a par ailleurs été jugé plus satisfaisant de se référer toujours aux effectifs de feuilles vivantes plutôt qu'au total, tant par souci d'homogénéité avec les études de démographie plus classiques que parce que l'effectif des feuilles mortes est modifié par la manipulation.

5.2. NATALITE ET MORTALITE

La pondération doit ici corriger la variabilité de la durée des intervalles entre relevés: toutes les valeurs de natalité et de mortalité ont simplement été rapportées à un mois théorique de 30 jours. Elles sont, comme les effectifs, rapportées à 100 feuilles vivantes en moyenne sur la période de croissance.

Dans de précédentes publications (FOURNIER, 1982 a, 1983 a, 1984), les données avaient été présentées sous forme de taux, calculés par rapport à l'effectif de la population de feuilles au début de l'intervalle considéré. Ce type de calcul, identique à ceux de la démographie des organismes sexués non clonaux, s'appuyait sur l'idée que c'est l'activité photosynthétique des feuilles vivantes en place sur la plante qui permet la construction des nouveaux organes. En fait cette idée n'est que partiellement juste car la construction des feuilles se fait, au moins à certaines périodes, à partir d'autres sources. Après le passage du feu, il n'y a plus aucun organe photosynthétiquement actif et la repousse ne peut s'effectuer qu'à partir de réserves situées dans d'autres parties de la plante (plateaux de tallage, racines). Dans le site le plus septentrional de la zone d'étude, où règne un climat relativement sec, ces réserves entrent fréquemment en jeu une seconde fois en fin de saison sèche (mars ou avril) si toutes les premières feuilles produites vers décembre ou janvier sont mortes par manque d'eau. La situation est donc bien plus complexe que dans le cas des organismes sexués non clonaux.

Ces considérations ont amené à la conclusion que l'emploi de taux pour présenter et discuter des données de natalité et de mortalité d'organes chez les végétaux à croissance clonale n'offre pas d'intérêt théorique réel mais peut au contraire conduire à des interprétations erronées: ce type de calcul a donc été abandonné.

5.3. ESPERANCE DE VIE ET T_{50}

L'espérance de vie d'une cohorte à un âge donné est une moyenne établie à partir de l'histoire individuelle de chacune de ses feuilles. La taille de la cohorte influe évidemment sur la précision du résultat obtenu mais il n'y a pas lieu de pondérer les valeurs brutes. Les données présentées dans les figures du chapitre suivant sont des valeurs moyennes pour les dix touffes échantillonnées.

Le paramètre t_{50}, tout comme l'espérance de vie, est déjà une moyenne établie pour chaque touffe, il est, par

définition, indépendant de la taille des cohortes et de la durée des intervalles de mesure. Les valeurs présentées sont également des moyennes sur les dix touffes échantillonnées.

CHAPITRE VII

LES VARIATIONS SAISONNIERES DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

L'analyse des résultats sera faite d'abord à l'échelle de la population entière: la variation saisonnière des effectifs de feuilles vivantes ou mortes et de talles, puis les phénomènes de natalité et de mortalité, qui constituent le moteur de cette variation, seront successivement étudiés. Pour approfondir la compréhension de la mortalité, le devenir des cohortes successives sera ensuite considéré individuellement, à l'aide de divers paramètres. Pour terminer, l'étude de la composition en classes d'âge de la population sera réalisée.

1. CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

1.1. LA DUREE DU CYCLE

Comme l'a montré l'étude de la phénologie, la longueur du cycle saisonnier des Graminées pérennes est très variable: il a duré 7 à 11 mois pour les 12 séries de plantes considérées ici (fig. VII.1 et VII.2). Cette durée est en grande partie déterminée par l'eau disponible pour la plante et dépend donc à la fois du climat général de la zone, des caractéristiques climatiques propres de l'année considérée et des conditions édaphiques du faciès.

En règle générale, la reprise de croissance est d'autant plus tardive que le climat est plus sec, comme le montrent la comparaison des données obtenues à Nazinga,

Ouango-Fitini et Lamto. L'exemple de l'espèce *Hyparrhenia smithiana* étudiée à Nazinga sous climat sec (fig. **VII**.2.6) et à Lamto sous climat plus humide (fig. **VII**.1.2) est particulièrement significatif, avec un décalage de 4 mois. La repousse est en outre d'autant plus tardive que le pF du sol est plus élevé, comme il apparaît dans les trois faciès de Nazinga: la savane arbustive se différencie par sa reprise de croissance précoce, liée à des valeurs de pF du sol relativement faibles (fig. **VII**.2 et **VII**.3). La présence d'*Andropogon ascinodis* dans chacun des trois faciès considérés (fig. **VII**.2.1, **VII**.2.3 et **VII**.2.5) permet de vérifier que les différences observées ne résultent pas d'un comportement propre des diverses espèces. Le décalage qui existe, dans les deux faciès à croissance la plus tardive, entre le début de la repousse (mai) et la période où l'eau du sol dépasse le pF 4,2 (juin) prouve cependant que les plantes peuvent tirer parti des premières précipitations, même si le sol n'est pas encore réhumecté de manière permanente. Les graphiques des figures **III**.15 et **III**.16 (chapitre III) montrent en effet que, dans les points d'étude de Nazinga lors de l'année 1985, les pluies ont débuté en mars et ont atteint des valeurs mensuelles relativement élevées à partir d'avril.

Si le début de la croissance est lié à une disponibilité de l'eau pour les plantes, que ce soit grâce aux pluies ou à la réserve en eau du sol, la diminution des effectifs de feuilles vivantes en fin de cycle semble en revanche en être indépendante. A Nazinga, lorsque se produit une nette chute des effectifs de feuilles vivantes en octobre, la quantité d'eau disponible dans le sol est encore supérieure au pF 4,2. Sous les climats plus humides de Ouango-Fitini et de Lamto, la réserve hydrique du sol n'est pas non plus épuisée quand les effectifs diminuent (voir FOURNIER, 1983 a et 1984). Cette diminution est certainement liée à d'autres facteurs climatiques comme l'humidité de l'air ou la variation de la longueur du jour ainsi qu'à l'état physiologique des plantes qui ont alors dépassé le stade de la floraison. Il est probable que les facteurs climatiques externes agissent alors comme des signaux provoquant le passage d'un stade phénologique au suivant, ici la sénescence. Dans le cas général, c'est toujours le passage du feu qui marque le point final du cycle saisonnier en détruisant ce qui reste de la matière vivante aérienne.

Le cycle semble donc principalement réglé par des facteurs climatiques et édaphiques, au moins en ce qui concerne l'étape de la reprise de croissance, les caractéristiques individuelles des espèces ne jouant qu'un rôle mineur. L'étape de sénescence serait réglée par des mécanismes plus complexes, les facteurs climatiques ne jouant pas un rôle aussi direct que pour la repousse.

1.2. LE CYCLE DES EFFECTIFS DE FEUILLES VIVANTES

Chez les Graminées pérennes le maximum des effectifs de feuilles vivantes se rencontre généralement en fin de cycle, entre septembre et décembre. Ceci est d'autant plus net que le climat est plus sec, comme le montre la comparaison des localités de Nazinga, Ouango-Fitini et Lamto (fig. **VII.1** et **VII.2**). Le maximum peut cependant être atteint bien plus tôt sous les climats humides: on le rencontre dès le mois de mars dans le cas de *Loudetia simplex* et de *Hyparrhenia smithiana* à Lamto (fig. **VII.1.1** et **VII.1.2**).

Le long d'un gradient de sécheresse climatique croissante de Lamto à Nazinga, deux types de modifications du cycle d'évolution des effectifs de feuilles vivantes se dessinent. Ou bien le cycle se raccourcit parce que la repousse commence plus tardivement, ce qui vient d'être discuté, ou bien il devient dissymétrique entre saison sèche et saison humide. Dans le cas de l'espèce *Andropogon ascinodis* du faciès arbustif de Nazinga (fig. **VII.2.3**), les effectifs sont ainsi très nettement plus faibles en début d'année, tant que dure la saison sèche. Ceci confirme encore le rôle de la contrainte hydrique dans le développement des Graminées de savane.

Dans trois cas au moins, correspondant à des espèces et à des faciès distincts (fig. **VII.1.1**, **VII.1.2** et **VII.2.3**), il existe un pic très net des effectifs en tout début de repousse, suivi d'une diminution tout aussi sensible. La contrainte hydrique semble encore une fois être à l'origine de ce type d'évolution: l'exemple d'*Andropogon ascinodis* à Nazinga, localité pour laquelle on possède des mesures précises d'eau du sol, permet de le comprendre. C'est grâce à une réserve tout juste équivalente au pF 4,2 que la repousse peut débuter dès janvier (voir fig. **VII.3**). Pendant tout le début de l'année, avant le retour de la saison des pluies, l'évapotranspiration se maintient à un niveau très élevé (voir au chapitre III les valeurs calculées à partir des données d'évapotranspiration potentielle de la localité de Po) tandis que les apports hydriques des premières précipitations et des rosées restent faibles et irréguliers.

On conçoit, dans ces conditions, qu'après la première poussée de croissance réalisée à partir de ces ressources très limitées, la taille de la population de feuilles se réajuste dès que ces premiers apports sont épuisés. Les mesures d'eau du sol faites à Ouango-Fitini et à Lamto (voir fig. **III.2**, **III.3**, p. 62-63 et **III.9**, p. 82) montrent que les conditions hydriques y sont également sévères pendant certaines périodes de l'année: le même mécanisme entre probablement alors en jeu. Les capacités individuelles de croissance et la sensibilité

DYNAMIQUE FOLIAIRE

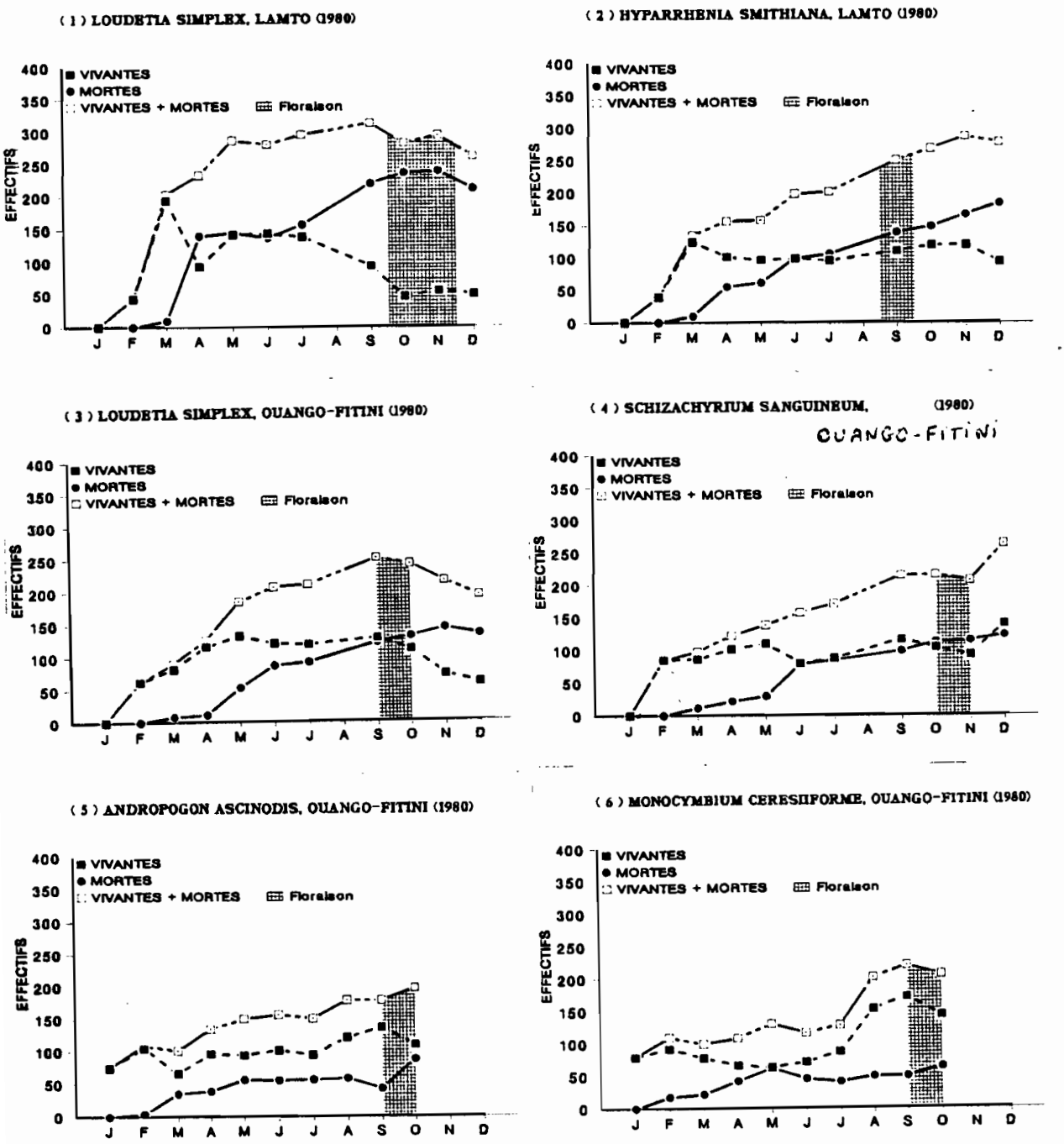


FIGURE VII.1. Evolution saisonnière des effectifs de feuilles de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte d'Ivoire (d'après FOURNIER 1982 a, 1983 et 1984).

DYNAMIQUE FOLIAIRE

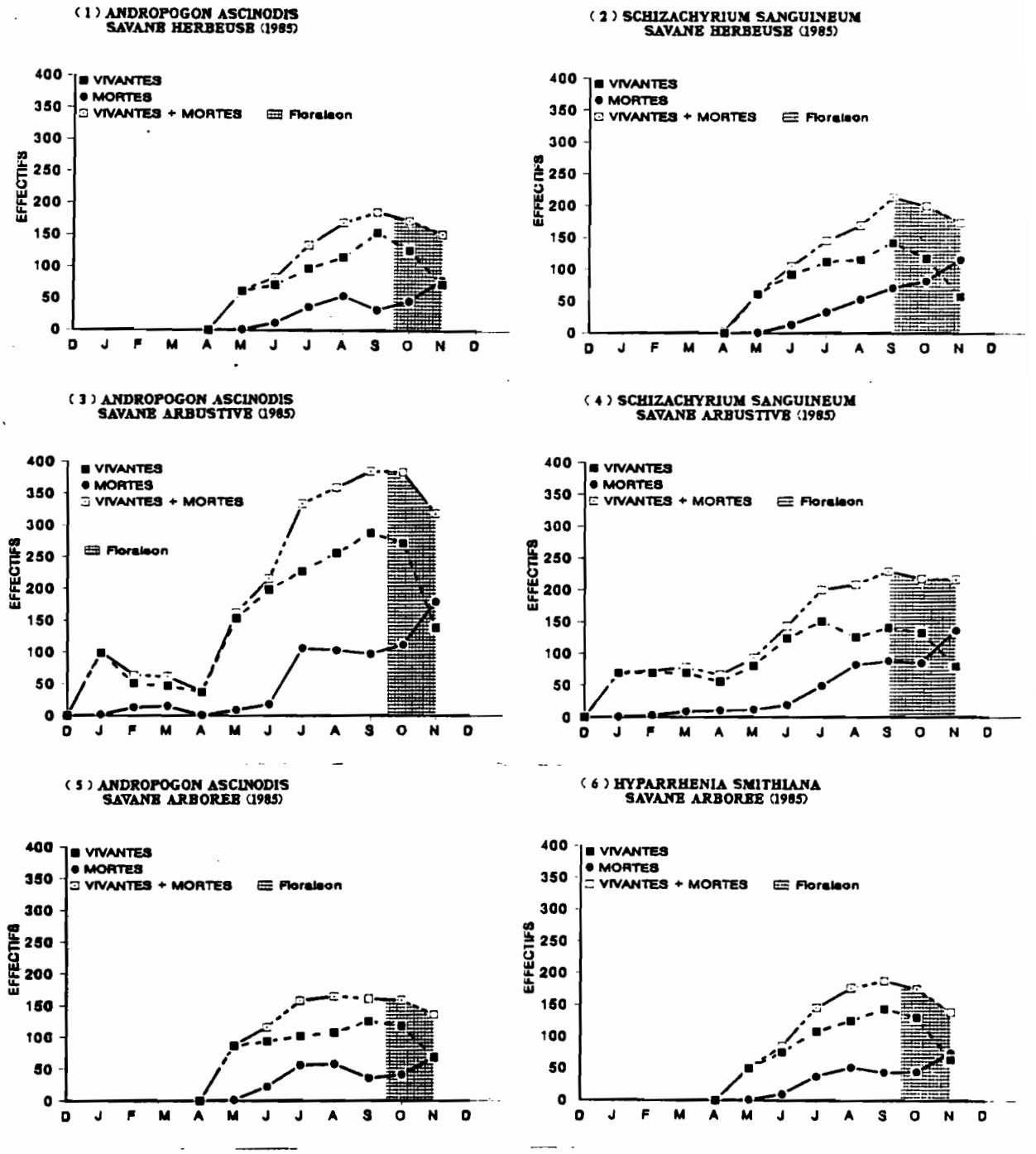


FIGURE VII.2. Evolution saisonnière des effectifs de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso.

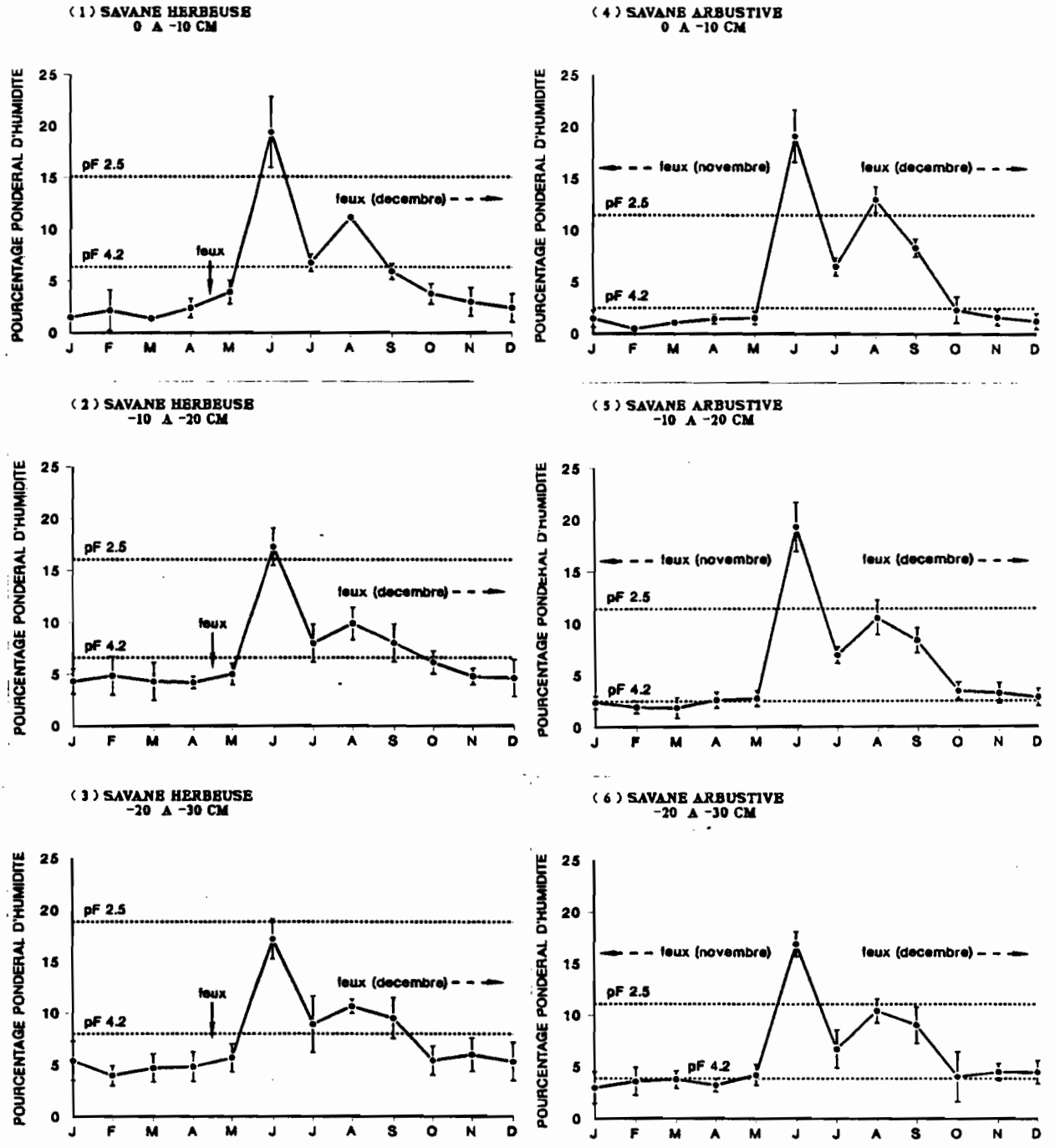


FIGURE VII.3. Evolution saisonnière de l'eau du sol en 1985 dans trois faciès des savanes de Nazinga au Burkina Faso.

DYNAMIQUE FOLIAIRE

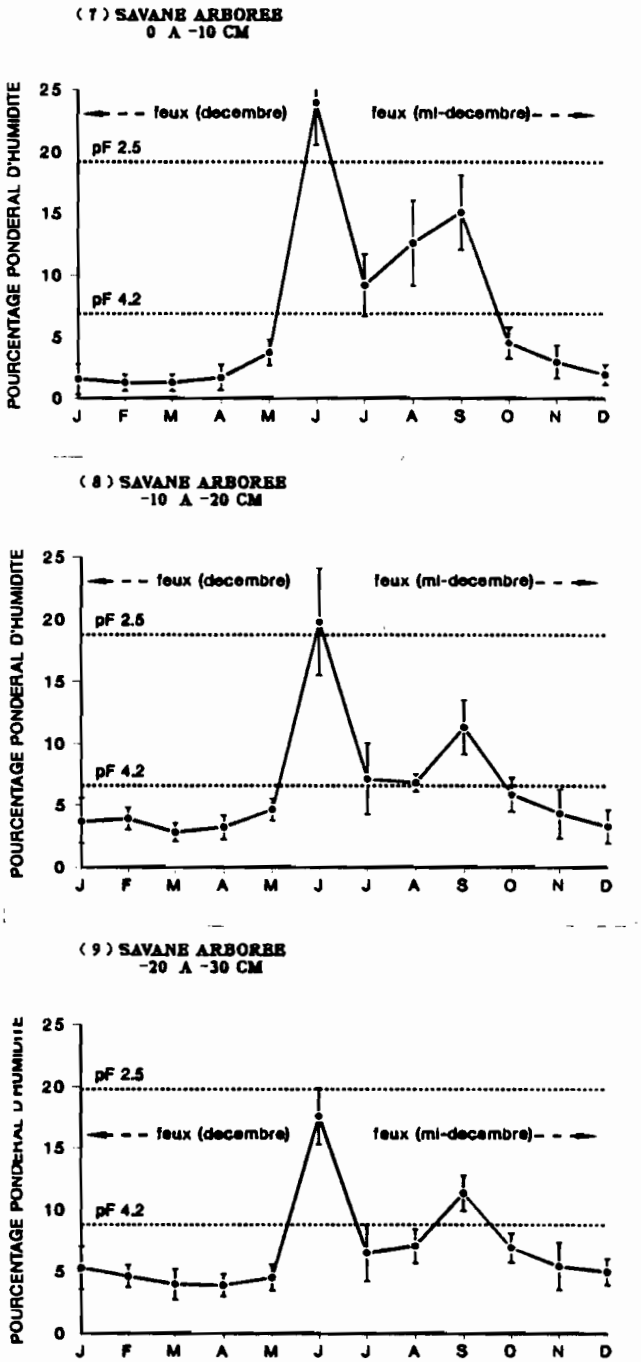


FIGURE VII.3. (suite)

propre aux contraintes des deux espèces explique leur divergence de comportement dans le faciès arbustif de Nazinga.

1.3. LE CYCLE DES EFFECTIFS DE FEUILLES MORTES ET SON RAPPORT AVEC CELUI DES FEUILLES VIVANTES

C'est évidemment parce que les feuilles vivantes meurent qu'apparaissent des feuilles mortes, aussi l'évolution des effectifs de ces dernières paraît-elle un peu décalée par rapport à celle des feuilles vivantes. Le cycle saisonnier est par ailleurs assez semblable pour toutes les espèces et tous les faciès. Les valeurs maximales sont atteintes en fin de cycle, entre octobre et décembre, quelle que soit la zone climatique considérée.

Une variation du cycle des feuilles mortes existe cependant le long du gradient de sécheresse climatique croissante, mais elle concerne le rapport des effectifs vivants et des effectifs morts. Pour toutes les espèces de Lamto et pour l'une des espèces de Ouango-Fitini, les effectifs de feuilles mortes dépassent ou égalent en fin d'année ceux des feuilles vivantes. Pour toutes les espèces et tous les faciès de Nazinga, ils leur restent en revanche nettement inférieurs, tandis que les trois dernières espèces de Ouango-Fitini présentent une situation intermédiaire, avec dès effectifs de feuilles mortes légèrement inférieurs à ceux des feuilles vivantes.

Il a déjà été dit (chapitre VI, § 3) que les effectifs de feuilles mortes étaient modifiés par la manipulation des plantes lors du marquage. Cela ne permet toutefois pas d'expliquer la différence observée, même s'il est probable que les feuilles mortes sont, au moins pendant la saison sèche, plus fragiles dans les localités plus septentrionales. L'analyse des données de mortalité et de survie des feuilles, dans les paragraphes suivants, va apporter d'autres éléments pour tenter d'interpréter ce résultat. Le rapport entre effectifs vivants et effectifs morts dépend en effet de la natalité, de la mortalité, de la décomposition et de la consommation. La natalité alimente le compartiment "feuilles vivantes"; la mortalité le vide tout en alimentant le compartiment "feuilles mortes", qui est lui-même vidé par la décomposition. La consommation peut intervenir sur chacun des deux compartiments en diminuant leurs effectifs.

2. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGES ET DU NOMBRE MOYEN DE FEUILLES PAR TIGE

2.1. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGES

Parallèlement aux études portant sur les feuilles, un suivi de l'effectif des talles vivantes a été fait pour les six séries de plantes de Nazinga (fig. VII.4). Il montre une évolution s'articulant autour de deux évènements clé: le retour de la saison des pluies et la reproduction sexuée.

Le retour des pluies détermine en effet le commencement de la repousse dans deux des faciès étudiés. Dans le troisième, où la repousse avait déjà débuté, il provoque une augmentation d'effectifs sensible (*Schizachyrium sanguineum*) à très forte (*Andropogon ascinodis*).

La période de reproduction coïncide toujours avec une variation d'effectifs comprenant une phase d'augmentation rapide et marquée, sauf chez *Hyparrhenia smithiana*. Il faut d'ailleurs souligner que cette espèce a un taux de floraison très inférieur aux autres (1% des talles environ contre 7% et 40% chez *A. ascinodis* et *S sanguineum*). Cette augmentation d'effectifs, qui correspond à la mise en place de nombreuses jeunes talles à la base de la plante, a lieu entre septembre et novembre. Elle interfère avec le déclin des talles reproductrices en sénescence, ce qui peut expliquer en partie la succession d'augmentations et de diminutions dans le faciès herbeux. Les premières feuilles formées sur ces talles seront détruites par le passage du feu.

Par ailleurs la variation entre faciès se révèle très nette. Ainsi, l'évolution assez régulière des effectifs de talles d'*Andropogon ascinodis* dans les faciès arbustif et arboré s'oppose aux larges variations dans le faciès herbeux chez la même espèce. De la même manière, *Schizachyrium sanguineum* montre des évolutions très divergentes dans les savanes herbeuse et arbustive. Ces résultats suggèrent que les modifications du nombre de talles sont fortement dépendantes des conditions de milieu. Les différences entre espèces sont également notables: elles se marquent particulièrement bien dans le faciès arbustif où *Schizachyrium sanguineum* atteint le maximum de ses effectifs en mai et *Andropogon ascinodis* en novembre seulement.

L'ajustement de la taille de l'appareil végétatif à des contraintes d'ordre interne, est modulé par les ressources instantanées du milieu. Il se fait à l'échelle de deux types

DYNAMIQUE FOLIAIRE

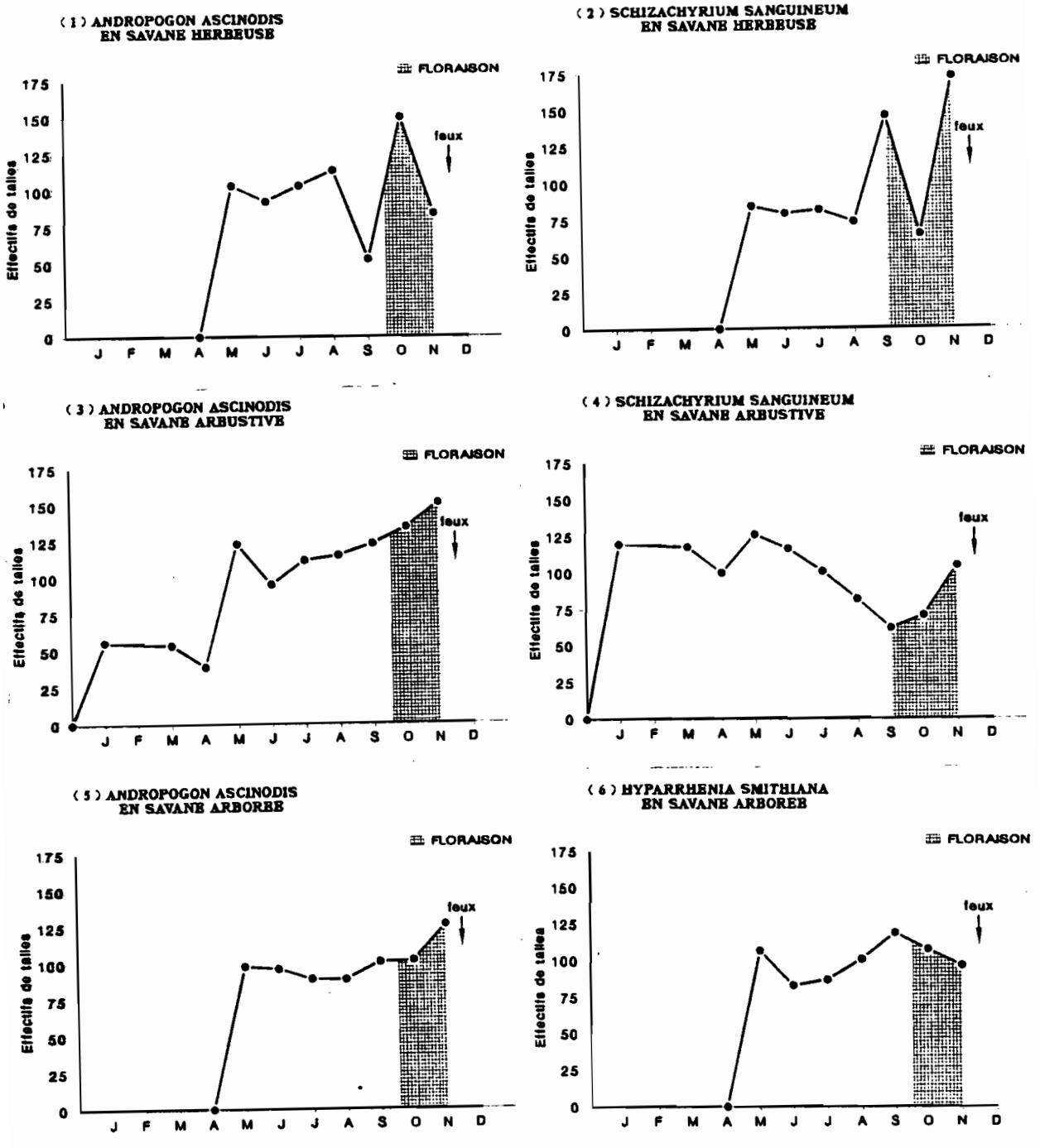


FIGURE VII.4. Variation saisonnière de l'effectif des talles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso.

d'unités morphologiques: la feuille qui constitue le module de renouvellement de la matière végétale, et la talle, qui est le module de croissance clonale.

2.2. LE CYCLE SAISONNIER DU NOMBRE DE FEUILLES PAR TIGE

A partir des données précédentes, il est facile de calculer le nombre moyen de feuilles par tige. Les résultats obtenus à Nazinga sont présentés dans la figure VII.5.

Ils montrent tout d'abord que le nombre moyen de feuilles vivantes par talle diffère selon les espèces. Le maximum atteint, voisin de 3 pour *Andropogon ascinodis* et de 4 pour *Hyparrhenia smithiana*, est bien plus élevé (environ 8) pour *Schizachyrium sanguineum*. Le nombre de feuilles par tige aparaît donc comme une caractéristique intrinsèque de l'espèce, contrairement à d'autres traits de la biologie des Graminées, par exemple la durée de leur cycle de croissance.

Les données obtenues précédemment par divers auteurs chez des Graminées de milieu tempéré (RYLE, 1964; ROBSON, 1973 sur *Lolium perenne*; HUISKES et HARPER, 1979 sur *Ammophila arenaria* au Pays de Galles; FRANCOIS et RENARD, 1979 sur *Festuca arundinacea*; AL-SBEI, 1982 sur *Dactylis glomerata*,...) concordent d'ailleurs avec le fait que le nombre moyen de feuilles par tige est un caractère de l'espèce.

Quelle est alors l'influence des conditions de milieu sur cette caractéristique intrinsèque des espèces? Pour chacune, les valeurs obtenues en septembre dans les différents faciès ont été comparées deux à deux à l'aide d'un test de Mann-Whitney-Wilcoxon. Pour *Schizachyrium sanguineum*, les valeurs ne diffèrent pas significativement (au seuil de sécurité 0,05) entre les deux faciès étudiés. Pour *Andropogon ascinodis*, en revanche, la valeur obtenue dans le faciès arbustif se distingue des deux autres: elle diffère de celle du faciès arboré au seuil de sécurité 0,01 et de celle du faciès herbeux au seuil de sécurité 0,05. Les valeurs du faciès herbeux et du faciès arboré ne diffèrent pas entre elles de manière significative (seuil 0,05).

Deux conclusions se dégagent de cette comparaison du comportement d'une même espèce entre faciès: la première est

DYNAMIQUE FOLIAIRE

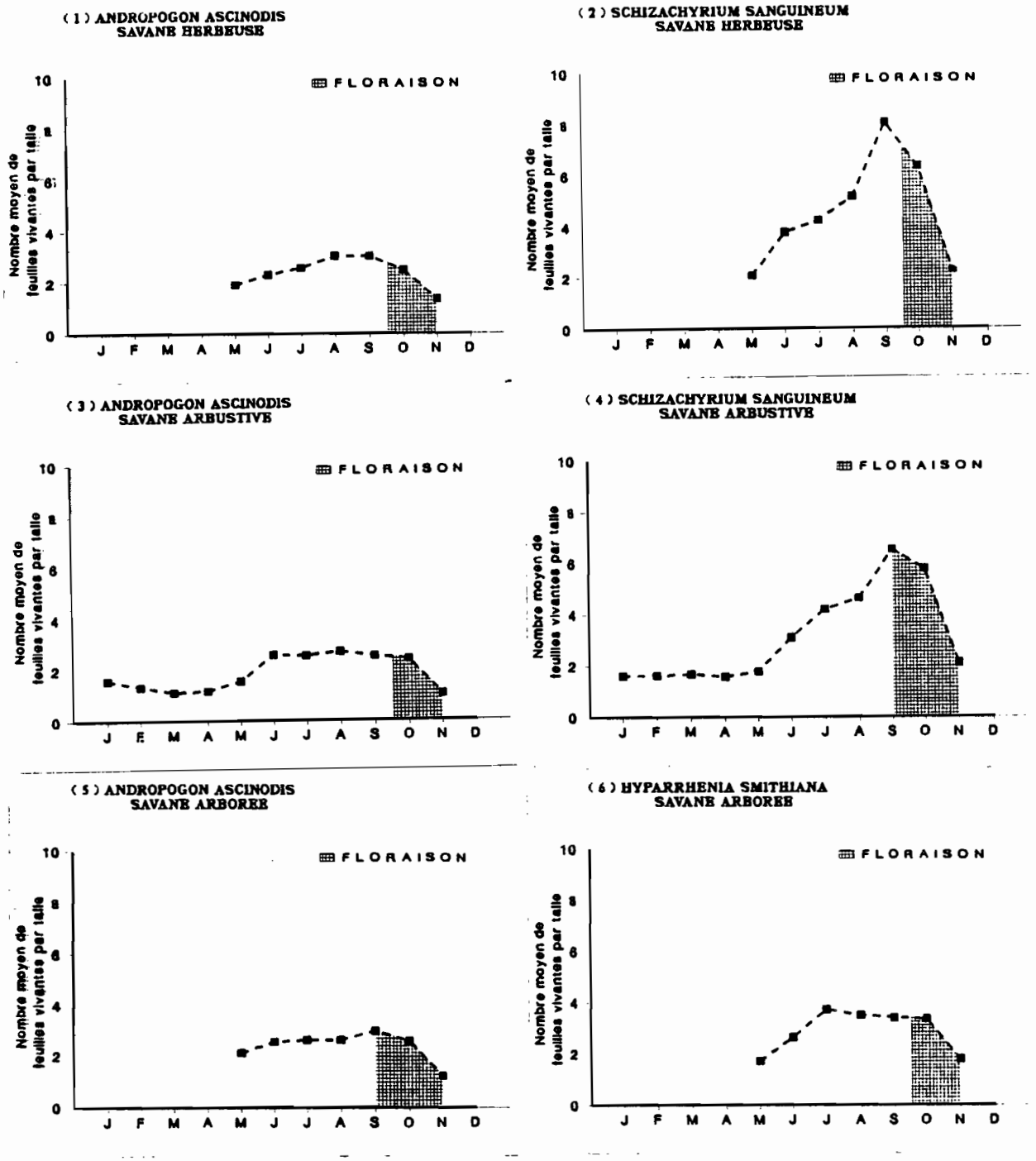


FIGURE VII.5. Evolution saisonnière du nombre moyen de feuilles par talle chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso.

que les conditions de milieu ont une influence sur le nombre maximal moyen de feuilles portées par les axes, la seconde est que les diverses espèces n'ont pas la même sensibilité à ces conditions. Dans le cas présent, *Andropogon ascinodis* se montre plus sensible que *Schizachyrium sanguineum*. Une telle influence des conditions de milieu sur le nombre moyen de feuilles vivantes par talle a été mise en évidence en zone tempérée, notamment chez la Graminée *Ammophila arenaria* (HUISKES et HARPER, *op. cit.*) pour laquelle les valeurs oscillaient entre 0,7 et 2,4 selon les sites et les saisons. GARNIER (1982) a également observé que le nombre de feuilles par talle était plus élevé en milieu fermé qu'en milieu ouvert chez *Dactylis glomerata* L. et *Bromus erectus* Huds..

En ce qui concerne la variation saisonnière de la variable "nombre de feuilles par talle", on constate que deux types de comportements se dessinent parmi les trois espèces considérées. Le premier -celui d'*Andropogon ascinodis* et d'*Hyparrhenia smithiana*- est d'atteindre rapidement, puis de maintenir, un nombre maximal de feuilles relativement faible. A l'opposé, le comportement de *Schizachyrium sanguineum* est d'augmenter progressivement le nombre de ses feuilles tout au long de la saison de croissance, jusqu'à un maximum relativement élevé mais fugitif.

Pour toutes les espèces, la fin de la période de reproduction s'accompagne d'une forte chute du nombre de feuilles par talle: de 2,5 à un peu plus de 1 pour *Andropogon ascinodis*, de presque 3,5 à moins de 2 pour *Hyparrhenia smithiana* et d'environ 6,5 à un peu plus de 2 pour *Schizachyrium sanguineum*. Cette diminution du nombre moyen de feuilles vivantes par tige correspond évidemment à l'augmentation du nombre des feuilles mortes signalée précédemment ainsi qu'au développement de nouvelles tiges, dont le nombre de feuilles est d'autant plus faible qu'elles sont plus jeunes. L'étude des phénomènes de natalité et de mortalité va permettre de compléter ces premières données sur le renouvellement de la matière végétale au sein de la touffe de Graminée.

3. LE CYCLE SAISONNIER DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

La variation saisonnière des effectifs qui vient d'être étudiée résulte de l'interaction des phénomènes de natalité et de mortalité au sein de la population.

3.1. LA NATALITE

La natalité montre de très fortes variations saisonnières (fig. VII.6 et VII.7); elle se répartit en une ou plusieurs vagues, d'importance relative et de date diverses selon les localités et les espèces.

A Lamto, la vague principale de début d'année, juste après le passage du feu, est suivie d'une deuxième vague, d'importance moindre, lors de la mise en place des innovations en octobre-novembre. En fait, le passage du feu introduit une coupure artificielle à l'intérieur d'un seul et même évènement: le développement des innovations, dont la mise en place est immédiatement suivie d'une croissance active.

A Nazinga, il n'existe qu'une unique vague de natalité, centrée sur la seule période favorable de l'année: la saison des pluies (fig. VII.7).

A Ouango-Fitini, une croissance immédiate de saison sèche après le passage du feu peut avoir lieu dans certains cas (*Andropogon ascinodis*, fig. VII.6.5 et *Monocymbium ceresiiforme*, fig. VII.6.6), mais elle est rapidement stoppée par le manque d'eau du sol. La croissance commence ou reprend ensuite de manière très active au retour des pluies, puis augmente une deuxième fois au moment de la mise en place des nouveaux axes. La vague principale de natalité, correspondant chez *Loudetia simplex* (fig. VII.6.3) au retour de la saison des pluies, se rencontre au moment de la mise en place des nouvelles talles chez *Schizachyrium sanguineum* (fig. VII.6.4). On n'observe jamais à Nazinga une telle coïncidence entre mise en place des talles et vague de natalité foliaire, probablement parce que le développement des talles nouvellement apparues est bien moins important qu'à Ouango-Fitini, où plusieurs feuilles doivent naître sur chacune.

3.2. LA MORTALITE ET SES RELATIONS AVEC LA NATALITE

Les valeurs maximales de mortalité se situent, dans toutes les localités, soit en même temps que celles de la natalité, soit un mois plus tard. Elles peuvent aussi se rencontrer en fin de croissance, au retour de la saison sèche, comme à Nazinga. Par ailleurs, la période de reproduction coïncide généralement avec une augmentation de la mortalité.

La liaison entre les fortes mortalités et les fortes natalités s'explique certainement par la combinaison de contraintes internes du fonctionnement de la plante et de contraintes imposées par les ressources limitées du milieu.

Ainsi les conditions climatiques favorables qui permettent la forte natalité à certaines périodes entraînent par contrecoup une importante mortalité. La plante se révèle incapable d'assurer la survie simultanée d'un trop grand nombre d'organes lorsque les ressources du milieu, en particulier hydriques, deviennent insuffisantes.

D'un autre côté, il est logique que des conditions climatiques rigoureuses entraînent une forte mortalité et que la natalité reste alors faible. Une mortalité bien supérieure à la natalité s'observe ainsi chez *Andropogon ascinodis* dans la savane arbustive de Nazinga en février où existe une forte contrainte hydrique. L'influence des conditions climatiques est également manifeste lors de la sénescence de la population de feuilles après la reproduction. Comme le retour de la saison sèche est plus précoce au nord, la mortalité est bien plus élevée chez les trois espèces de Nazinga (fig. III.8) que chez les quatre espèces de Ouango-Fitini, ou chez les deux espèces de Lamto.

Il existe en outre sur le gradient climatique une variation saisonnière du rapport entre natalité et mortalité. A Lamto, les deux valeurs s'équilibrent à peu près pendant toute la deuxième partie de l'année. A Nazinga la mortalité reste au contraire bien plus faible que la natalité pendant tout le début de l'année et elle n'augmente que très tardivement. Dans le troisième site, Ouango-Fitini, la situation est intermédiaire.

4. LA DUREE DE VIE DES FEUILLES

Le devenir des cohortes va maintenant être considéré individuellement par la caractérisation de leur courbe de survie, de leur t_{50} et de leur espérance de vie.

4.1. LE POURCENTAGE DE SURVIE DES COHORTES

Les figures VII.8 et VII.9 montrent la décroissance des effectifs de chaque cohorte au cours de l'année. Selon les localités et les espèces, les cohortes mettent de 2 à 6 mois à

DYNAMIQUE FOLIAIRE

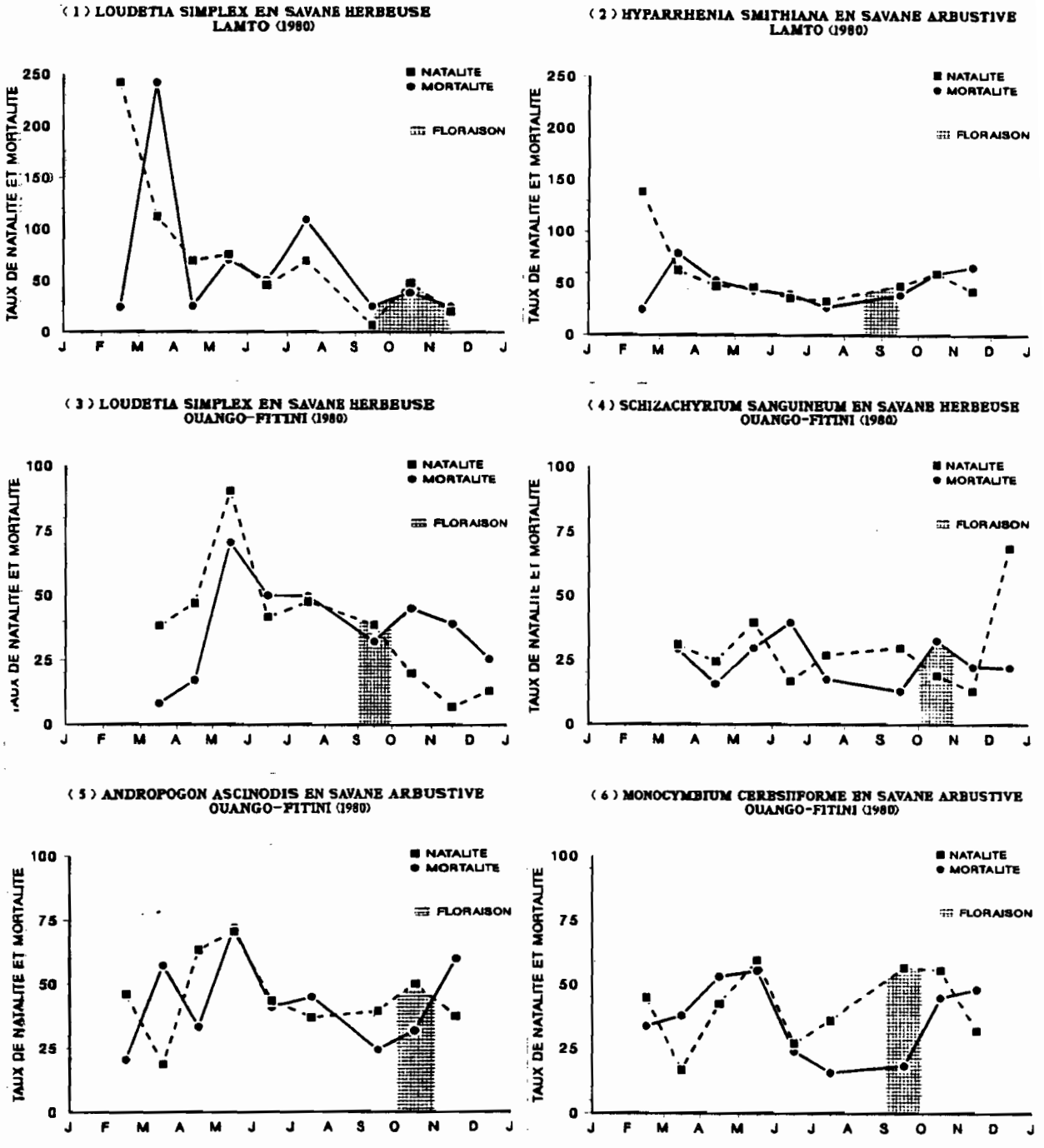


FIGURE VII.6. Evolution saisonnière de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982 a, 1983 a, 1984).

DYNAMIQUE FOLIAIRE

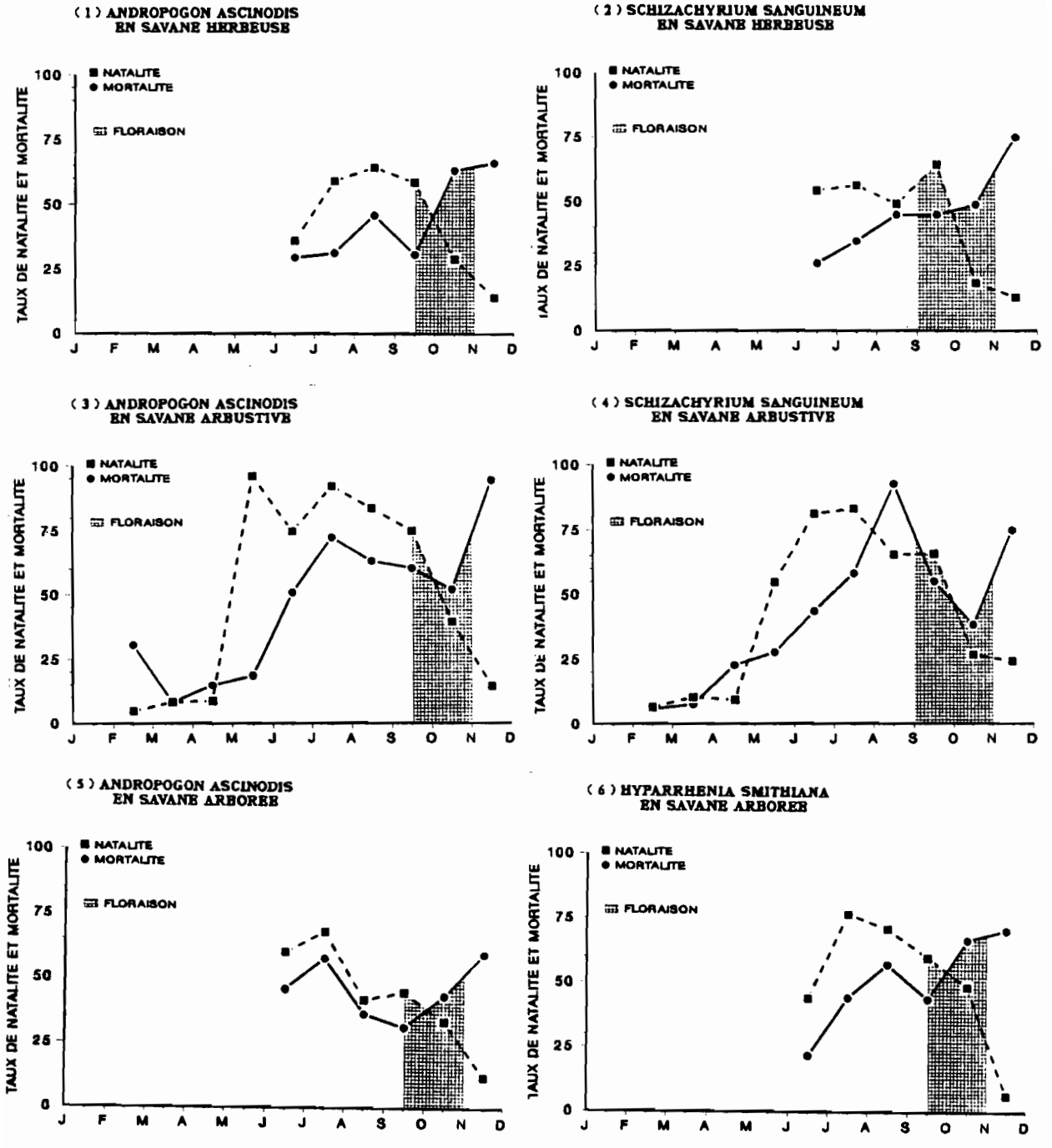


FIGURE VII.7. Evolution saisonnière de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985.

disparaître. Leur durée de vie apparaît légèrement plus longue à Nazinga (2 à 6 mois) que dans les autres localités (2 à 5 mois).

Les cohortes qui persistent le plus longtemps (6 mois) correspondent aux premières feuilles de saison sèche (janvier-février) chez *Schizachyrium sanguineum* dans le faciès arbustif de Nazinga. Ce résultat peut sembler étonnant dans la mesure où les feuilles de ces cohortes, dont la vie s'étend de janvier à juin, subissent des conditions de milieu difficiles: pratiquement pas de pluie, peu d'eau dans le sol, des températures diurnes dépassant fréquemment 35 C, une humidité relative de l'air inférieure à 30% (voir le détail des données climatiques dans le chapitre III). La faiblesse de la natalité à cette époque montre d'ailleurs que ces conditions limitent la croissance (voir fig. VII.7.4). La plante semble donc restreindre les dépenses énergétiques concernant les parties aériennes au strict minimum, seule la maintenance des organes en place étant assurée.

Les cohortes qui ont la vie la plus brève (2 mois) sont tout d'abord les premières repousses d'*Hyparrhenia smithiana* à Lamto (février); contrairement à la situation précédente les conditions rencontrées par les plantes sont alors favorables à la croissance (températures diurnes inférieures à 35 , humidité relative de l'air supérieure à 70%) et la natalité est forte (voir fig. VII.6.2). Un deuxième cas de cohorte à vie brève est celui des premières repousses d'*Andropogon ascinodis* dans le faciès arboré de Nazinga (mai); leurs feuilles jouissent également de conditions favorables pendant le début de leur vie: les pluies reprennent, le sol se recharge en eau et l'humidité relative de l'air dépasse généralement 60%. La natalité est d'ailleurs particulièrement élevée à cette époque (voir fig. VII.7.5). Le troisième exemple est celui de la cohorte née en période reproductive chez *Loudetia simplex* à Lamto (octobre). Bien que les conditions climatiques soient toujours bonnes, la natalité est alors faible (voir fig. VII.6.2) car la plante entre dans sa période de sénescence.

Il apparaît donc que les durées de vie les plus longues correspondent à un état de survie sans croissance et que les plus courtes coïncident soit avec une période de croissance active, soit avec la sénescence.

Pour une espèce donnée dans un faciès donné, la différence de durée de vie des cohortes successives varie de moins de 1 (*Schizachyrium sanguineum* du faciès herbeux de Nazinga) à 3 mois (*Schizachyrium sanguineum* du faciès arbustif de Nazinga).

Les légers changements de forme des courbes observés à divers moments de l'année pour toutes les espèces et toutes

les localités traduisent des variations dans la répartition saisonnière de la mortalité. Les conditions hydriques locales semblent prépondérantes dans le déterminisme de ces changements, puisque les courbes des diverses espèces d'un même faciès se ressemblent généralement plus que celle d'une même espèce dans différents faciès. Ceci apparaît particulièrement bien sur les courbes des deux espèces *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* dans les faciès herbeux et arbustif de Nazinga (fig. VII.9.1 à VII.9.4).

L'arrivée de la saison des pluies provoque dans tous les cas au cours des deux premiers mois une diminution de la mortalité qui est bien visible sur toutes les courbes: en mars-avril à Lamto, en avril-mai ou mai-juin à Ouango-Fitini et en mai-juin ou juin-juillet à Nazinga.

Certaines courbes montrent par ailleurs qu'une forte natalité lors d'un mois donné accentue, pendant la même période, la mortalité dans la cohorte du mois précédent. La forte natalité entre avril et mai chez l'espèce *Andropogon ascinodis* du faciès arbustif de Nazinga (voir fig. VII.7.3) s'accompagne d'une forte mortalité de la cohorte d'avril (fig. VII.9.3). De même la natalité explosive entre février et mars chez *Loudetia simplex* à Lamto (voir fig. VII.6.1) correspond à une importante mortalité dans la cohorte de mars (fig. VII.8.1).

En contrepartie, les faibles natalités s'associent généralement à des pourcentages de survie élevés comme le montrent le cas d'*Andropogon ascinodis* de la savane arbustive de Nazinga en mars-avril (voir fig. VII.7.3 et VII.9.3) ainsi que celui de *Schizachyrium sanguineum* du faciès herbeux de Ouango-Fitini de juin à septembre (voir fig. VII.6.4 et VII.8.4).

Malgré la prépondérance, déjà signalée, des conditions hydriques dans le déterminisme de la mortalité des cohortes, les caractéristiques propres des espèces transparaissent aussi: *Schizachyrium sanguineum* présente dans tous les faciès un pourcentage de mortalité plus faible que celui de l'autre espèce étudiée au même endroit.

L'étude de la survie de cohortes individuelles confirme donc tout à la fois l'importance des conditions hydriques, l'existence de contraintes internes à la plante (liaison natalité-mortalité et mortalité-période reproductive) et la particularité de la réponse de chaque espèce.

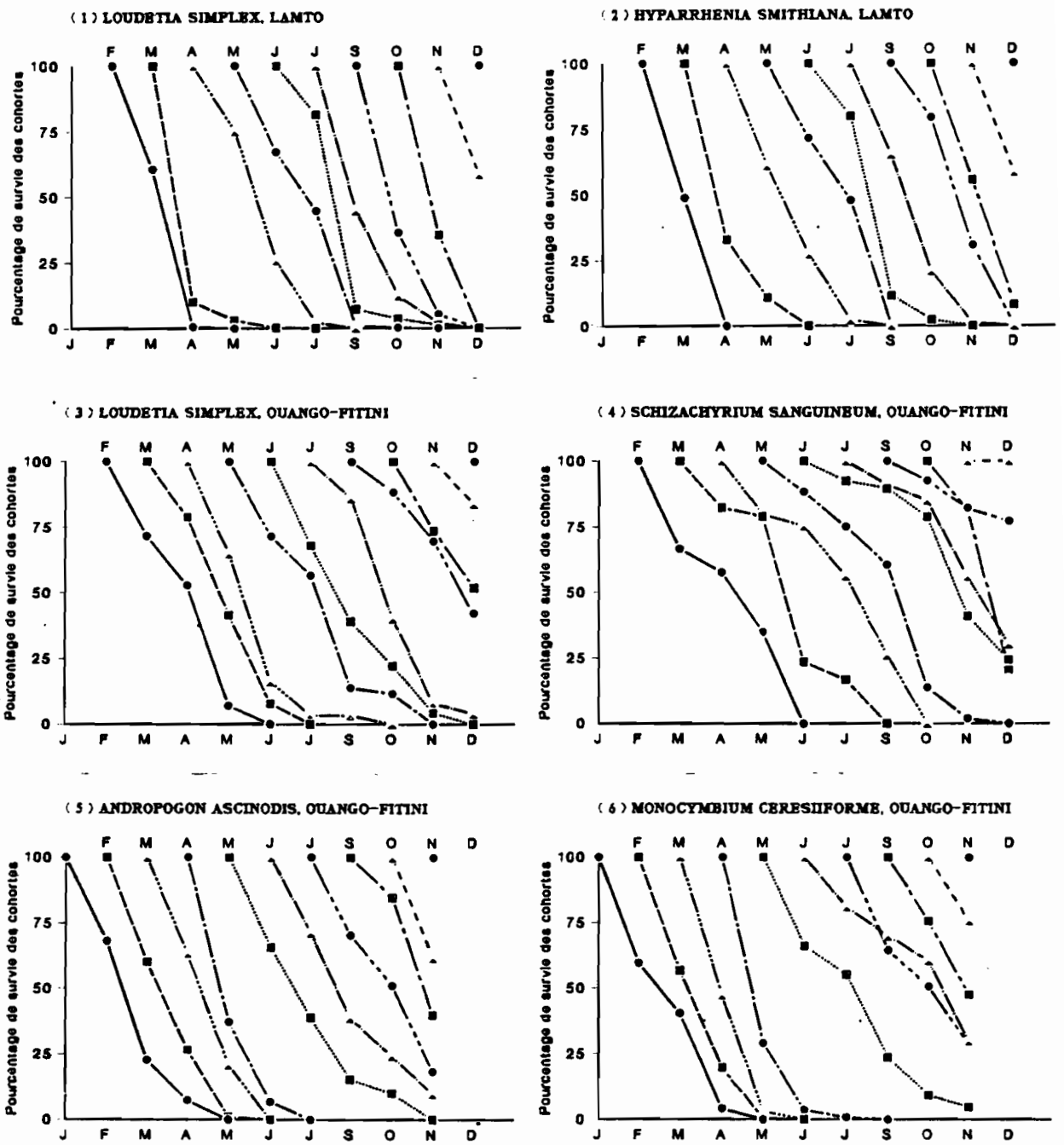


FIGURE VII.8. Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de cinq espèces de Graminées des savanes de Côte d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982 a, 1983 a, 1984).

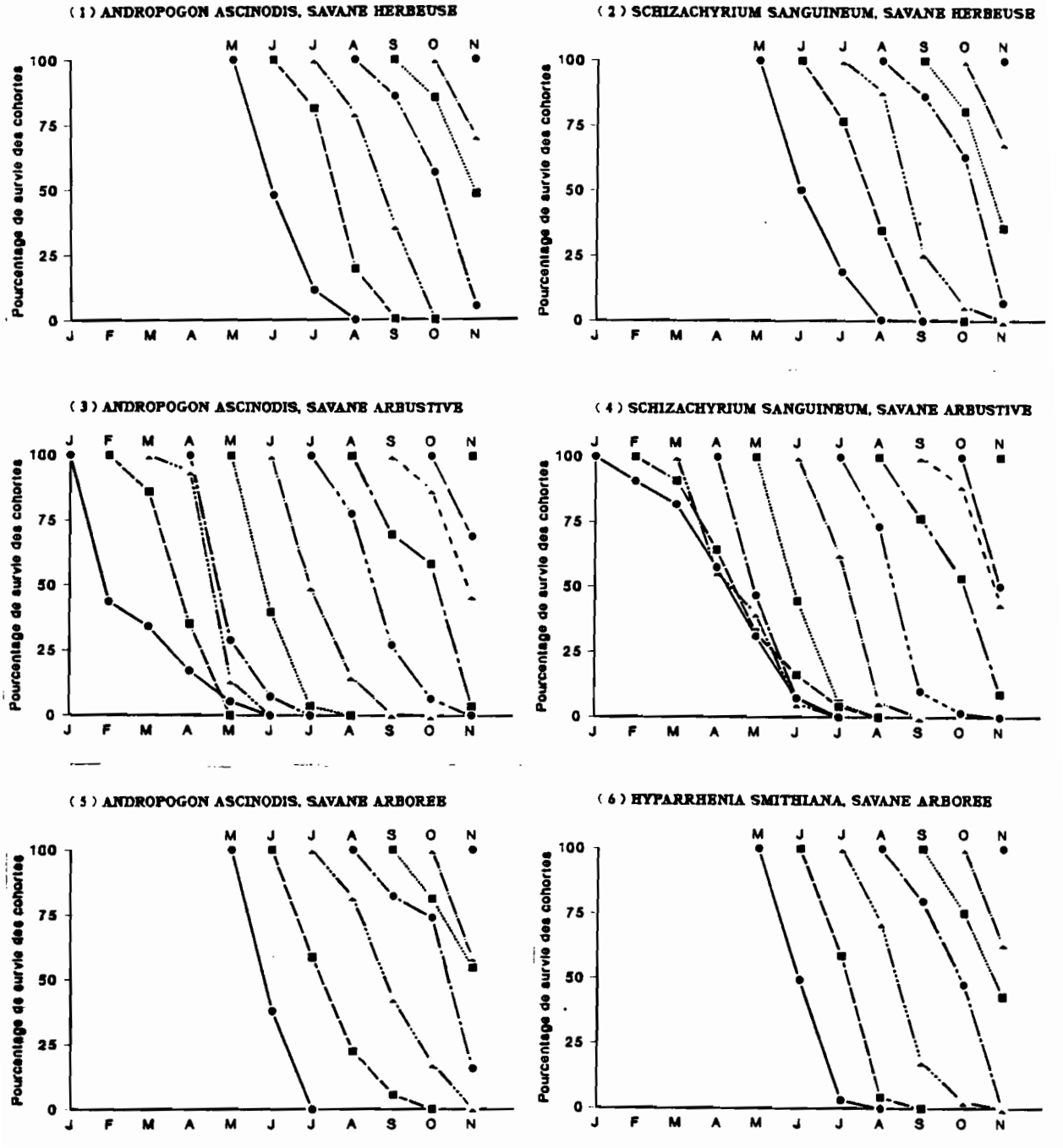


FIGURE VII.9. Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

4.2. LE TEMPS DE DISPARITION DE 50% DES EFFECTIFS VIVANTS DES COHORTES OU "T_{50}"

Le paramètre t_{50}, qui mesure en quelque sorte une "demi-vie", donne du devenir des cohortes une image plus synthétique que les courbes de survie. Il a été déterminé pour toutes les cohortes dont l'effectif initial a diminué de moitié sous l'effet de la sénescence ou des conditions extérieures avant le passage du feu (fig. VII.10 et VII.11, tab. VII.1).

Le t_{50} varie, selon les cohortes, de 19 à 126 jours, c'est à dire presque d'un facteur 7, les deux valeurs extrêmes se rencontrant d'ailleurs chez la même espèce: *Monocymbium ceresiiforme* à Ouango-Fitini (fig. VII.10.6). Dans certains cas, la moitié de l'effectif initial de feuilles peut donc persister plus de 4 mois après la naissance de la cohorte, ce qui est une durée importante compte tenu des conditions tropicales. A titre de comparaison, les valeurs obtenues pour des Graminées de régions tempérées varient de 20 à 40 jours à 20 C et de 35 à 70 jours à 5 C (WILLIAMSON, 1976, chez cinq espèces) ou d'environ 50 à 200 jours (SYDES, 1984, chez six espèces).

Les valeurs sont du même ordre de grandeur pour les trois localités ouest-africaines étudiées, pour les divers faciès et pour les diverses espèces; la variabilité observée est donc surtout de nature saisonnière.

De manière générale, le t_{50} atteint des valeurs moins élevées pour les cohortes nées en saison sèche que pour celles de saison des pluies, ce qui confirme la remarque précédemment faite à propos des pourcentages de survie. La faible valeur correspondant au mois de juillet chez *Loudetia simplex* à Lamto, est une exception imputable au régime hydrique particulier du sol dans ce faciès de bas de pente. Un engorgement s'y produit fréquemment pendant la saison des pluies (voir les graphiques du chapitre III), mettant momentanément les racines des plantes en conditions asphyxiques et augmentant donc la mortalité des feuilles. Une autre exception est l'espèce de *Schizachyrium sanguineum* dans la savane arbustive de Nazinga (fig. VII.11.4): chez cette plante, les plus fortes valeurs de t_{50} correspondent à la saison sèche. Il ne s'agit visiblement pas d'un comportement intrinsèque de l'espèce en cas de repousse précoce puisqu'à Ouango-Fitini c'est en saison des pluies que les valeurs de t_{50} sont le plus élevées (fig. VII.10.4).

La période reproductive, qu'elle ait lieu pendant la saison des pluies (voir *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia*

TABLEAU VII.1. Valeurs moyennes du paramètre t_{50} pour les diverses cohortes de feuilles de quelques espèces en 1980 et 1985 dans l'étude de la dynamique foliaire des Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest.

LOCALITE	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA		
année d'étude	1980		1980		1985		
FACIES D'ETUDE ESPECE	L1	L2	O1	O2	N1	N2	N3
Andropogon	-	-	52	-	51	41	51
ascinodis	-	-	**53**	-	**54**	**46**	**53**
Hyparrhenia	-	**46**	-	-	-	-	42
smithiana	-	**47**	-	-	-	-	**44**
Loudetia	36	-	63	-	-	-	-
simplex	**37**	-	**64**	-	-	-	-
Monocymbium	-	-	-	57	-	-	-
ceresiiforme	-	-	-	**56**	-	-	-
Schizachyrium	-	-	104	-	51	51	-
sanguineum	-	-	**105**	-	**52**	**50**	-

caractère ordinaire: moyennes brutes des diverses cohortes
caractère gras: moyennes pondérées par les effectifs des diverses cohortes

L1: savane herbeuse de bas de pente
L2: savane arbustive
O1: savane herbeuse
O2: savane arbustive

N1: savane herbeuse
N2: savane arbustive
N3: savane arborée

DYNAMIQUE FOLIAIRE

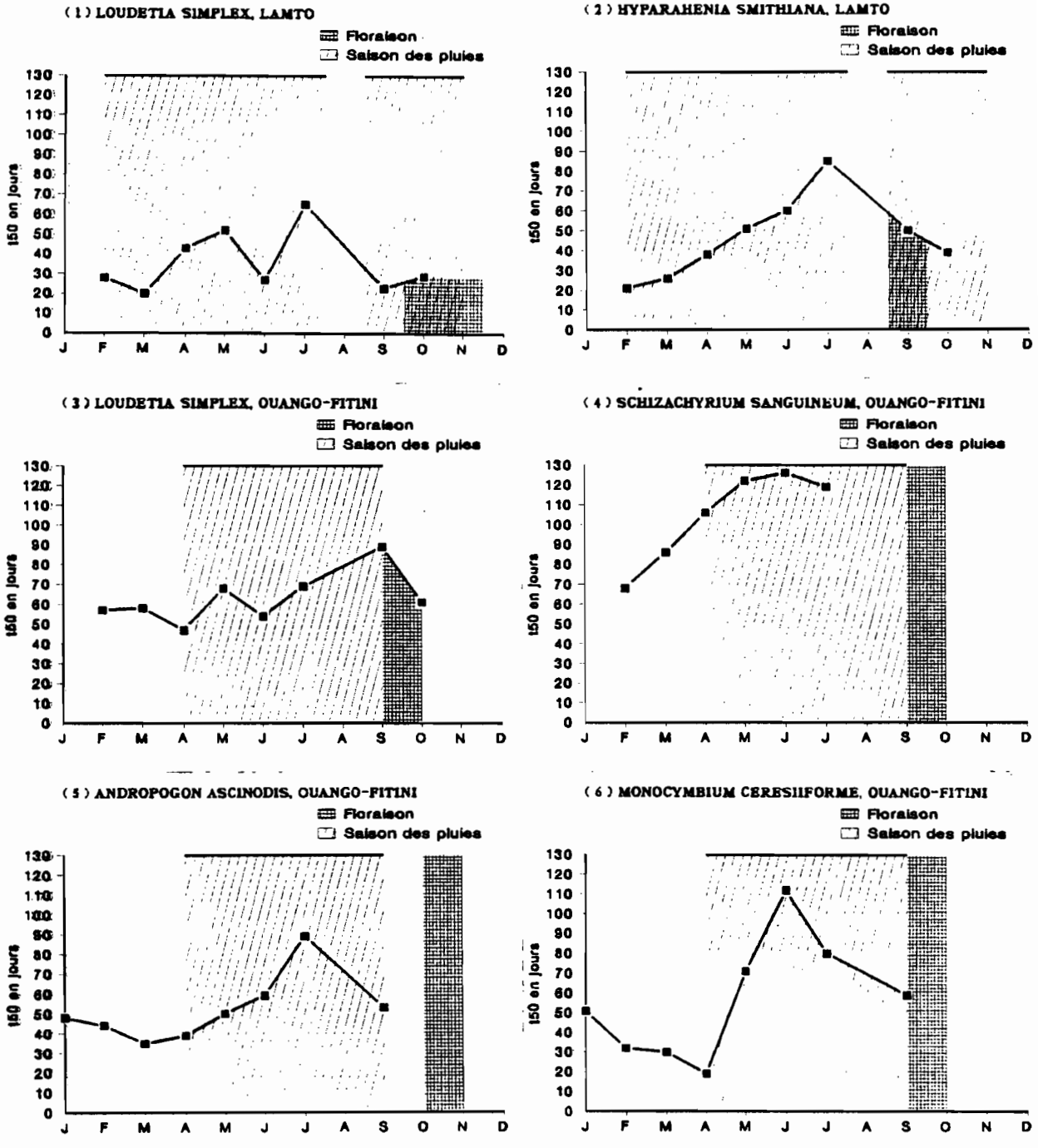


FIGURE VII.10. Valeurs du paramètre t_{50} chez les cohortes successives de cinq espèces de Graminées des savanes de Côte d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982 a, 1983 a, 1984).

DYNAMIQUE FOLIAIRE

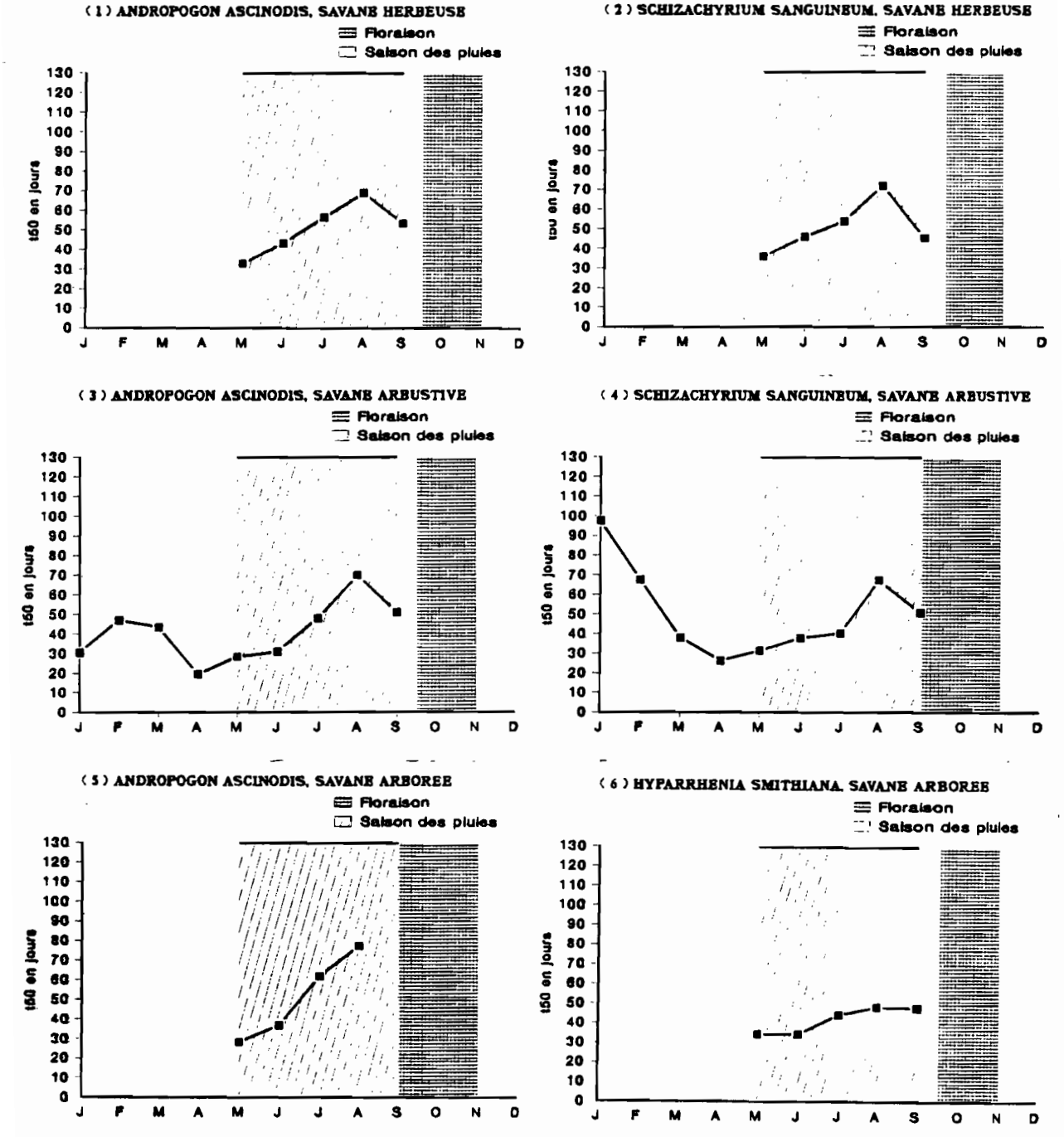


FIGURE VII.11. Valeurs du paramètre t_{50} chez les cohortes successives de trois espèces de Graminées des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985.

thiana à Lamto, fig. **VII**.10.1 et **VII**.10.2) ou pendant la saison sèche (voir *Loudetia simplex* à Ouango-Fitini, fig. **VII**.10.3), correspond également à de faibles valeurs de t_{50}, c'est à dire à une mortalité élevée.

L'étude du t_{50} confirme donc encore l'influence des conditions difficiles de milieu (saison sèche, engorgement du sol,...) sur le déclenchement de la mortalité chez les feuilles des Graminées pérennes en savane et montre également l'importance des conditions internes (floraison et fructification).

4.3. L'ESPERANCE DE VIE DES COHORTES

L'espérance de vie n'a été calculée que pour les cohortes ayant achevé leur vie avant le passage du feu, c'est à dire pour 7 ou 8 mois à Lamto, 4 ou 5 mois à Ouango-Fitini et 2 à 7 mois à Nazinga. De fait, la vie des cohortes suivantes ayant été écourtée par l'incendie, la valeur de leur espérance de vie e_x n'aurait en effet pas de signification biologique.

A partir de l'espérance de vie à l'âge x, un autre paramètre a été calculé: il s'agit de e_x-x, espérance moyenne de survie à l'âge x, dont l'évolution est présentée dans les figures **VII**.12 et **VII**.13. L'espérance de vie et l'espérance de survie décrivent, tout comme les pourcentages de survie des cohortes et le t_{50} qui viennent d'être présentés, les phénomènes de mortalité dans les cohortes successives. Leur intérêt par rapport à ces derniers est de permettre une meilleure lecture de la répartition de la mortalité au cours de la vie des cohortes.

Les figures **VII**.12 et **VII**.13 retracent l'évolution saisonnière de la durée de survie pour chaque cohorte des 12 séries de plantes étudiées. On s'intéressera successivement à la forme des courbes et aux valeurs atteintes en discutant la variabilité saisonnière interspécifique, interfaciès et sur le gradient climatique.

Globalement d'allure linéaire décroissante, la relation qui lie e_x-x à l'âge est de la forme e_x-x=-ax+b: la durée probable de survie d'une jeune feuille est en moyenne plus élevée que celle d'une feuille âgée et le taux de mortalité reste le même, quel que soit l'âge de la cohorte.

En fait, si la conformité à ce modèle est presque parfaite pour certaines cohortes (janvier chez *Andropogon ascinodis* du faciès herbeux de Nazinga, fig. **VII**.13.1; janvier chez *Schizachyrium sanguineum* du faciès arbustif de Nazinga fig. **VII**.13.3; juin chez *Schizachyrium sanguineum* à Ouango-

Fitini, fig. **VII**.12.4), d'autres s'en écartent sensiblement (avril chez *Loudetia simplex* à Lamto, fig. **VII**.12.1; mars chez *Hyparrhenia smithiana* à Lamto, fig. **VII**.12.2; juillet chez la même espèce à Nazinga, fig. **VII**.13.6; juin chez *Schizachyrium sanguineum* du faciès arboré de Nazinga, fig. **VII**.13.4).

Dans tous ces cas, l'espérance de survie augmente ou diminue brusquement à un moment donné, ce qui signifie que le taux de mortalité varie au cours de la vie de la cohorte. Une augmentation de l'espérance de survie s'observe ainsi en juillet pour les cohortes de Lamto et de Ouango-Fitini et pour celles de mai ou d'août à Nazinga. D'après les courbes d'évolution de l'eau du sol de la figure **VII**.3, ces périodes correspondent à une augmentation de la disponibilité hydrique à Nazinga. Les données d'eau du sol concernant Lamto et Ouango-Fitini (chapitre III) ne sont en revanche pas assez détaillées pour permettre la mise en évidence d'une telle coïncidence.

Les valeurs d'espérance de survie ne diffèrent que peu entre localités et entre espèces: comme dans le cas du t_{50}, la variabilité est surtout saisonnière. Une légère tendance à l'augmentation de l'espérance de survie avec l'humidité climatique ou édaphique croissante se dessine cependant (tab. **VII**.2). Les valeurs maximales absolues d'espérance de vie e_x, ainsi que les valeurs maximales d'espérance de vie à la naissance e_0, sont systématiquement plus élevées vers le sud, sauf chez *Loudetia simplex* (qui pousse dans un faciès aux caractéristiques hydriques très particulières à Lamto). Les moyennes d'espérance de vie à la naissance des diverses cohortes varient de manière différente selon les espèces, aucune tendance ne se dégageant le long du gradient climatique. Ces moyennes sont identiques pour toutes les localités chez *Andropogon ascinodis*, plus élevées en climat humide chez *Schizachyrium sanguineum* et *Hyparrhenia smithiana* et plus élevées en climat sec chez *Loudetia simplex*.

Les séries de courbes d'une même espèce dans divers faciès ou localités (*Schizachyrium sanguineum*, fig. **VII**.12.4, **VII**.13.2 et **VII**.13.4; *Andropogon ascinodis*, fig. **VII**.12.5, **VII**.13.1 et **VII**.13.5; *Loudetia simplex*, fig. **VII**.13.3 et **VII**.12.1; *Hyparrhenia smithiana*, fig. **VII**.12.2 et **VII**.13.6), montrent également un certain décalage saisonnier des valeurs.

Dans l'évolution saisonnière de l'espérance de survie, la première phase consiste en une diminution des valeurs chez les cohortes successives (février à mars à Lamto, fig. **VII**.12.1; janvier ou février à avril à Ouango-Fitini, fig. **VII**.12.3, **VII**.12.5 et **VII**.12.6; janvier à avril à Nazinga, fig. **VII**.13.3 et **VII**.13.4) et correspond à la fin de la saison sèche; elle est absente dans certains cas (*Hyparrhenia smithiana* à Lamto, fig. **VII**.12.2; *Schizachyrium*

DYNAMIQUE FOLIAIRE

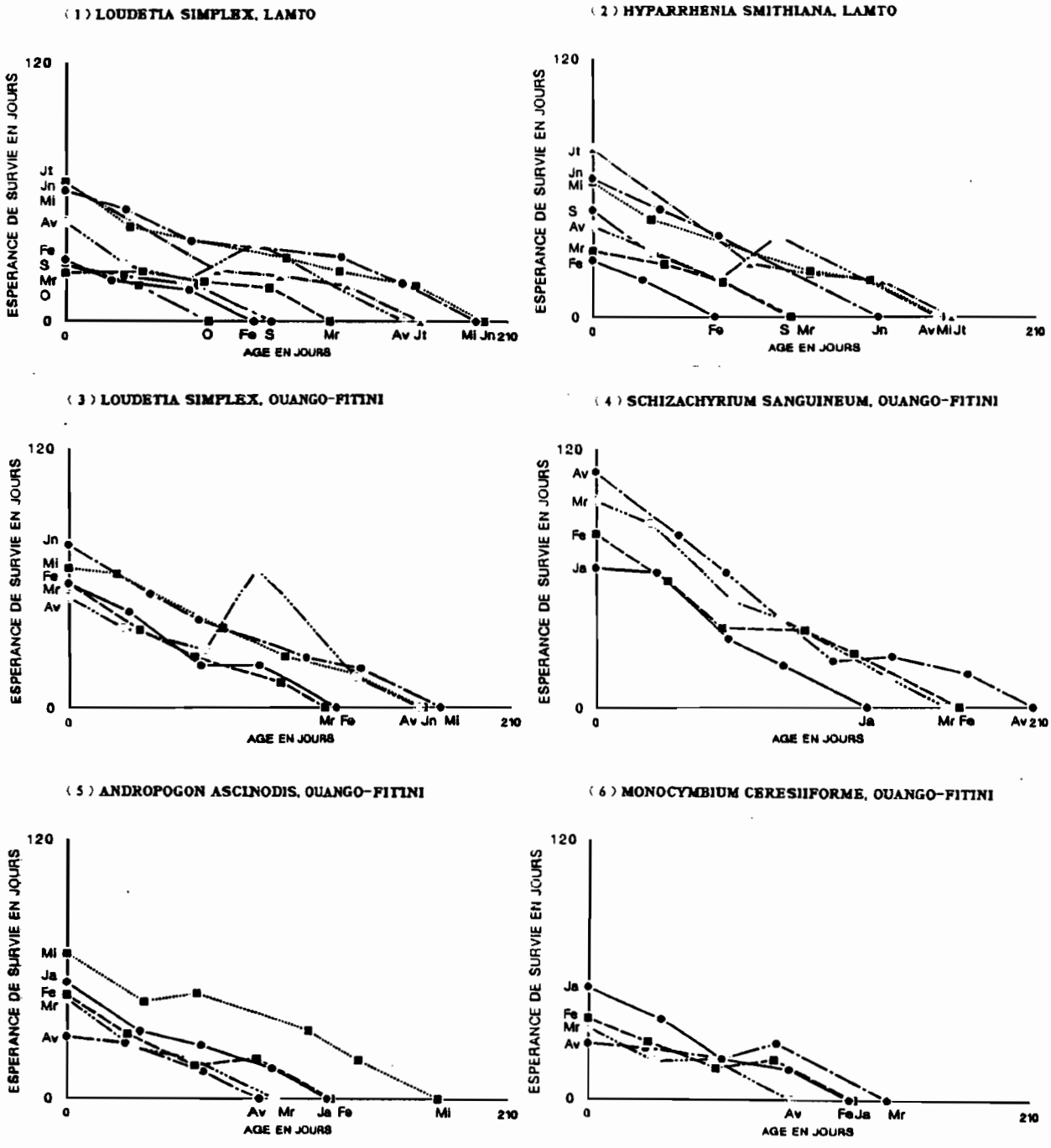


FIGURE VII.12. Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982 a, 1983 a, 1984).

DYNAMIQUE FOLIAIRE

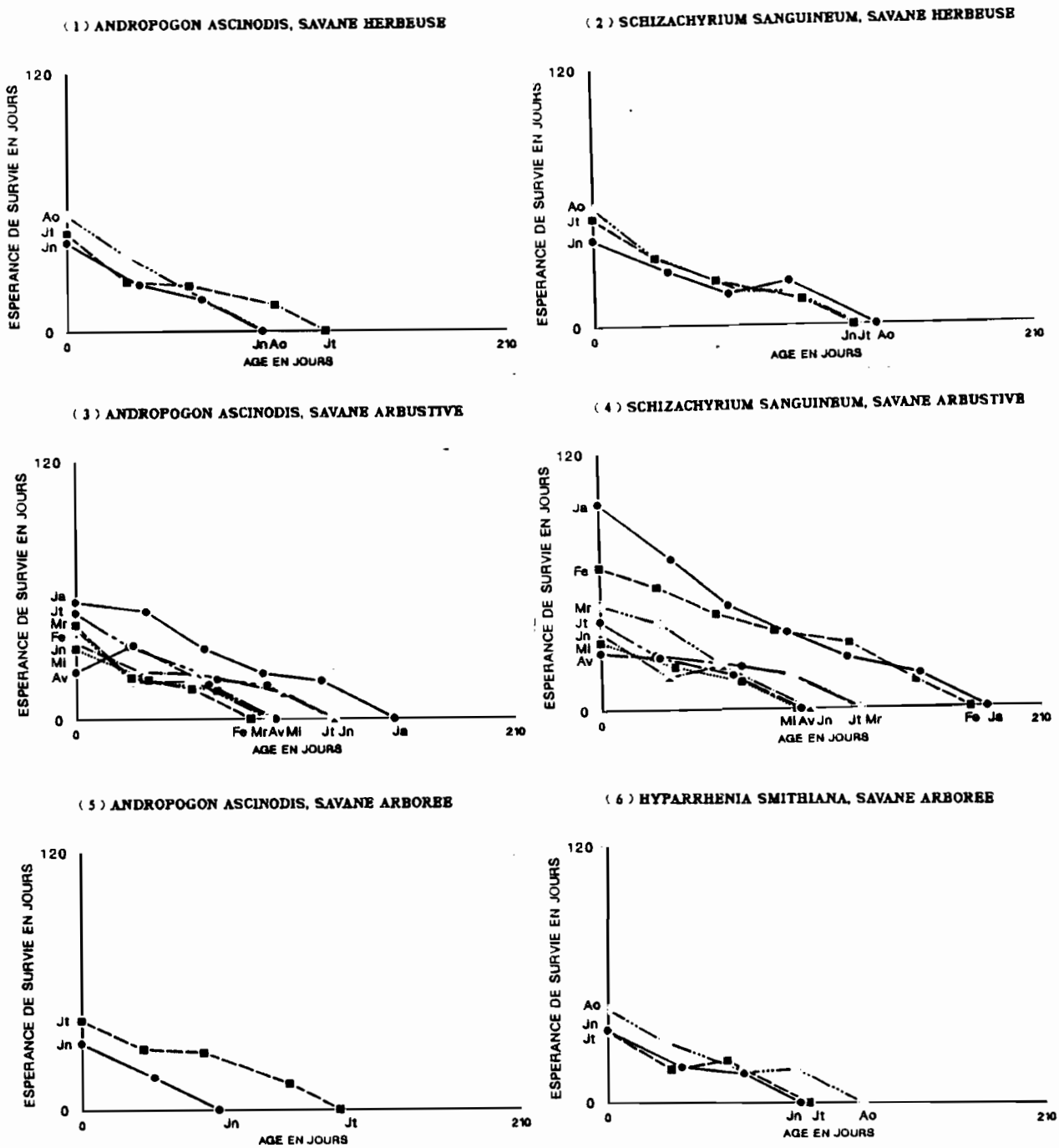


FIGURE VII.13. Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985.

TABLEAU VII.2. Etude de la dynamique foliaire des Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest: valeurs de l'espérance de vie des cohortes de feuilles de quelques espèces en 1980 et 1985.

LOCALITE	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA		
année d'étude	1980		1980		1985		
FACIES D'ETUDE ESPECE	L1	L2	O1	O2	N1	N2	N3
Andropogon	-	-	-	67	54	55	42
ascinodis	-	-	-	**158**	**111**	**134**	**111**
	-	-	-	49	47	40	36
Hyparrhenia	-	78	-	-	-	-	43
smithiana	-	**153**	-	-	-	-	**105**
	-	50	-	-	-	-	37
Loudetia	65	-	75	-	-	-	-
simplex	**182**	-	**158**	-	-	-	-
	42	-	61	-	-	-	-
Monocymbium	-	-	-	52	-	-	-
ceresiiforme	-	-	-	**116**	-	-	-
	-	-	-	37	-	-	-
Schizachyrium	-	-	109	-	55	97	-
sanguineum	-	-	**191**	-	**113**	**168**	-
	-	-	88	-	49	50	-

caractère ordinaire: valeurs maximales de e_0
caractère gras: valeurs maximales de e_x
souligné: moyenne des e_x sur l'année

L1: savane herbeuse de bas de pente
L2: savane arbustive
O1: savane herbeuse
O2: savane arbustive

N1: savane herbeuse
N2: savane arbustive
N3: savane arborée

sanguineum à Ouango-Fitini, fig. **VII**.12.4; espèces des faciès herbeux et arboré à Nazinga, fig. **VII**.13.1, **VII**.13.2, **VII**.13.5 et **VII**.13.6). Pendant une deuxième phase, les valeurs de l'espérance de survie augmentent ensuite au cours de la saison des pluies.

5. LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES VIVANTES

Les histogrammes présentés dans les figures **VII**.14 et **VII**.15 sont analogues aux pyramides des âges utilisées en démographie classique pour figurer la structure d'âge des populations. La représentation adoptée s'écarte cependant des conventions habituelles car les classes les plus jeunes sont placées au dessus des autres. Il a en effet paru souhaitable que le graphique reflète l'organisation spatiale réelle des feuilles sur la plante; or les jeunes feuilles sont en grande majorité situées à l'extrémité des tiges, au dessus des feuilles plus âgées.

La réoccupation du milieu par les Graminées pérennes après le passage du feu se traduit sur les graphiques par l'augmentation du nombre de cohortes en présence au cours de l'année, le maximum étant atteint en fin de cycle. Le perpétuel rajeunissement des plantes par le remplacement des cohortes est également très visible: les jeunes feuilles constituent pendant une bonne partie de l'année une proportion importante de la population.

L'influence des conditions climatiques est particulièrement évidente à Nazinga. Pour le faciès arbustif, où les conditions édaphiques sont les meilleures, l'épuisement des

DYNAMIQUE FOLIAIRE

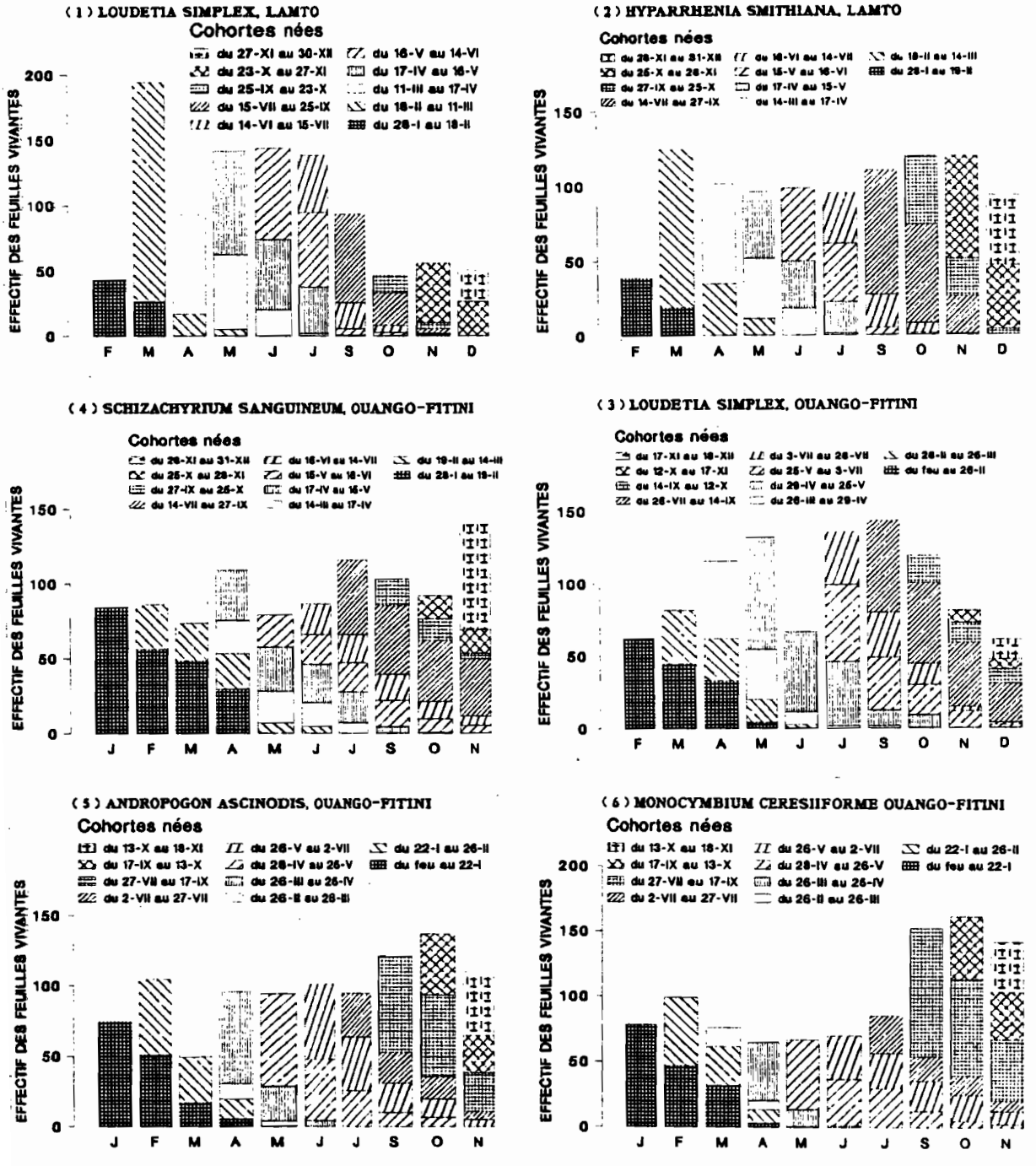


FIGURE VII.14. Variation saisonnière de la composition en classes d'âge de la population de feuilles vivantes de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982 a, 1983 a, 1984).

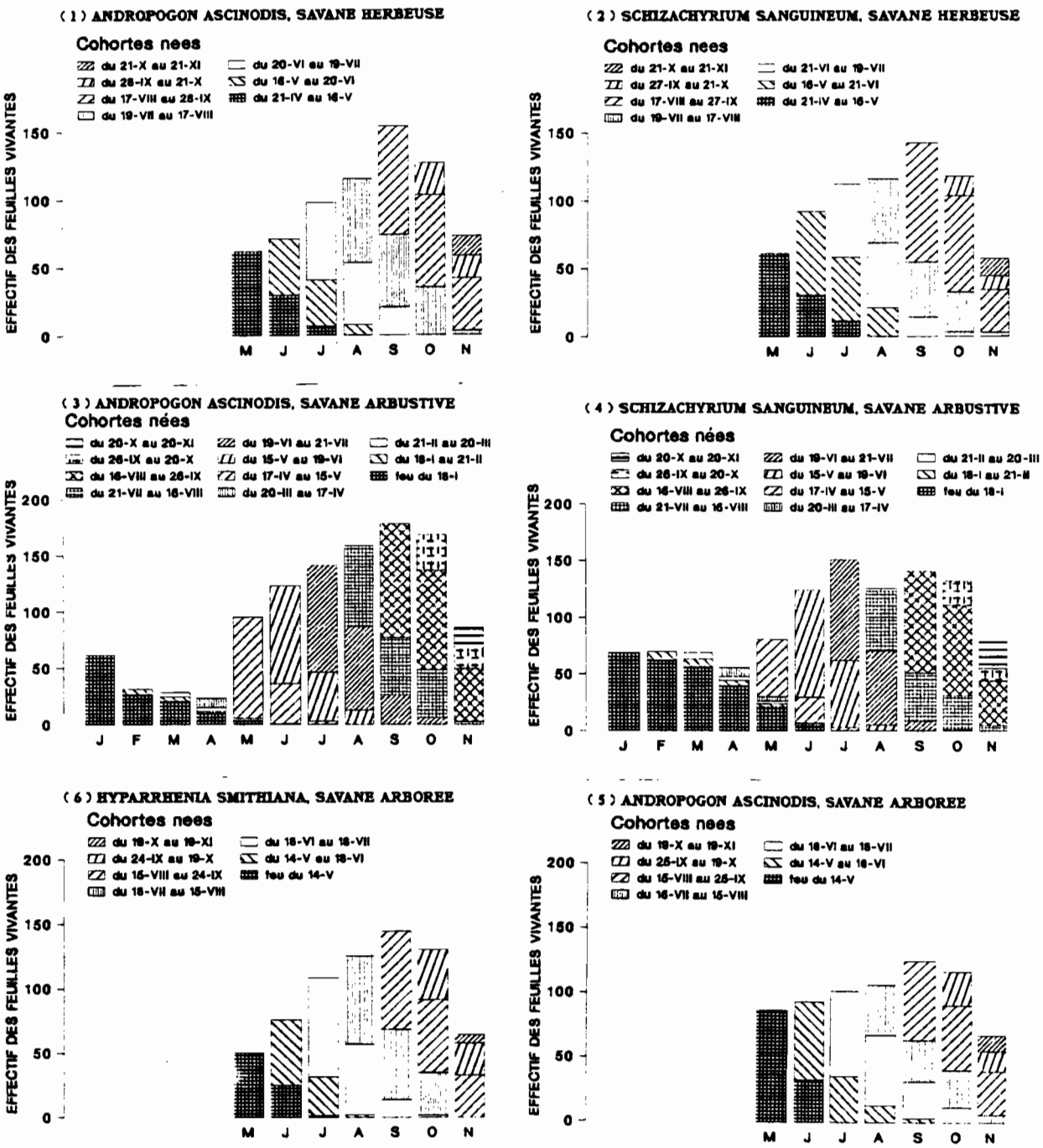


FIGURE VII.15. Variation saisonnière de la composition en classes d'âge de la population de feuilles vivantes chez trois espèces des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985.

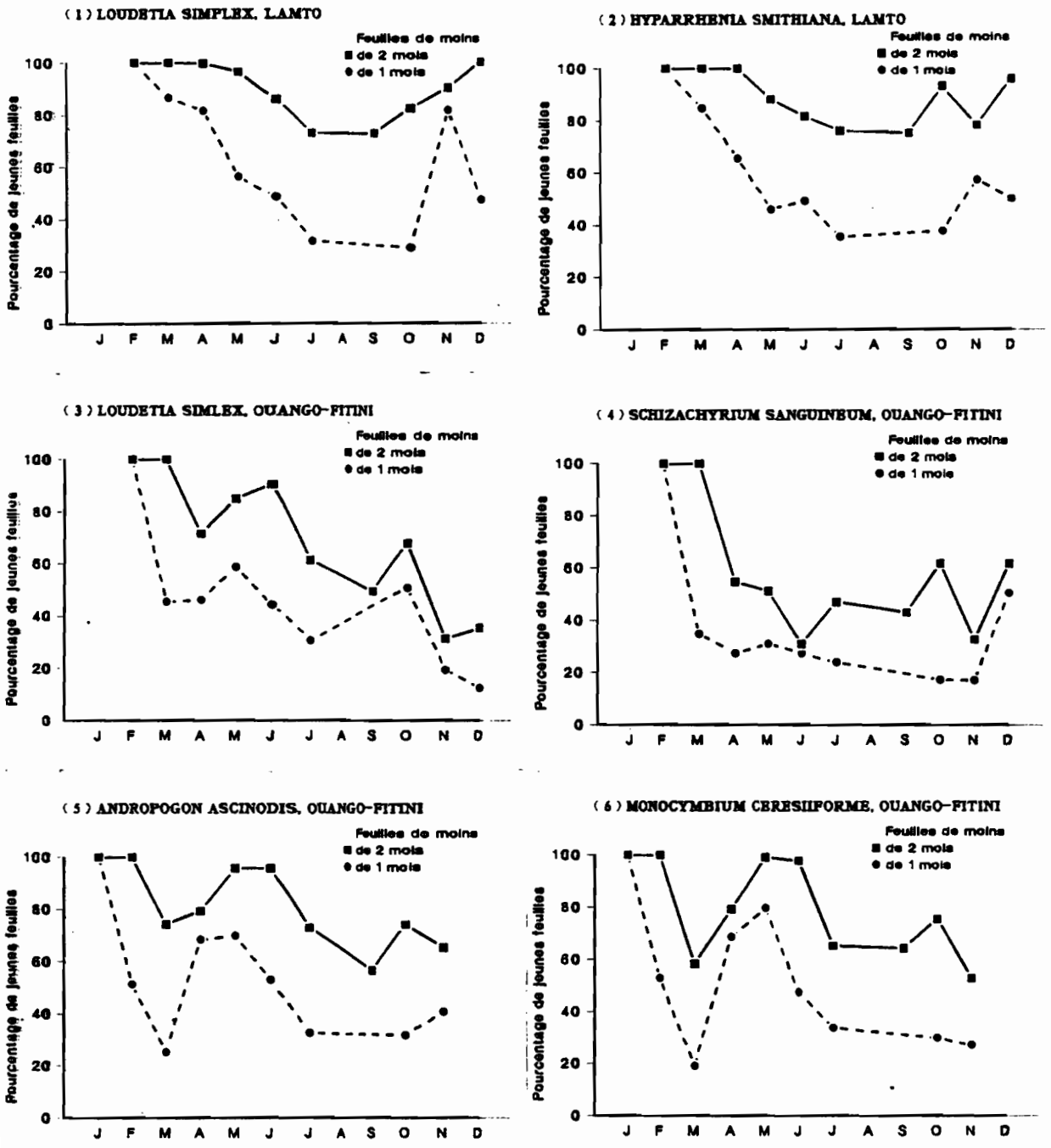


FIGURE VII.16. Variation saisonnière de la proportion des jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez trois espèces des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985.

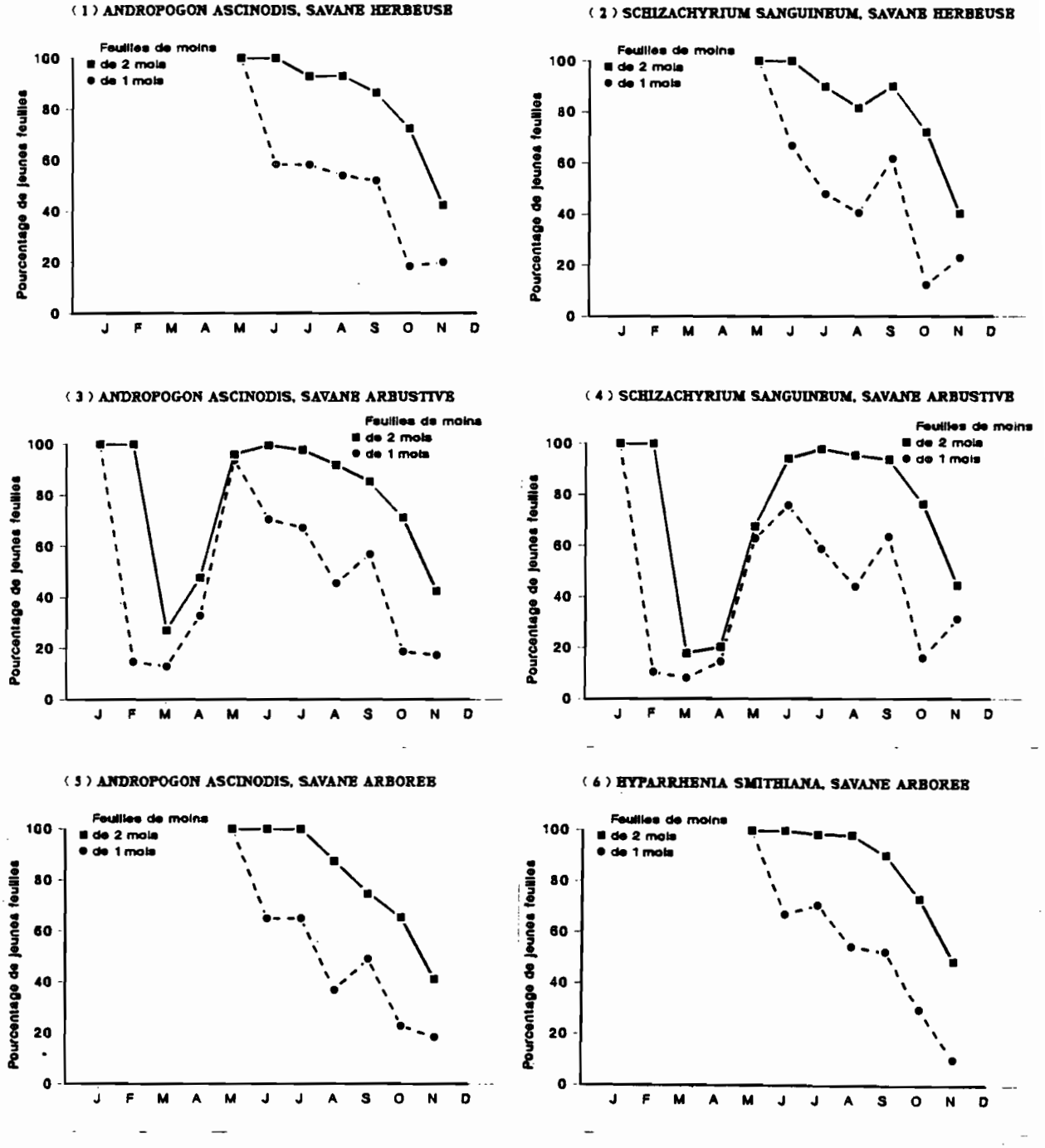


FIGURE VII.17. Variation saisonnière de la proportion des jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez trois espèces des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985.

TABLEAU VII.3. Etude de la dynamique foliaire des Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest: pourcentage de jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez quelques espèces.

LOCALITE	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA		
année d'étude	1980		1980		1985		
FACIES D'ETUDE ESPECE	L1	L2	O1	O2	N1	N2	N3
Andropogon	-	-	81	-	84	78	81
ascinodis	-	-	**53**	-	**52**	**48**	**51**
Hyparrhenia	-	89	-	-	-	-	87
smithiana	-	**59**	-	-	-	-	**55**
Loudetia	90	-	69	-	-	-	-
simplex	**66**	-	**45**	-	-	-	-
Monocymbium	-	-	-	79	-	-	-
ceresiiforme	-	-	-	**51**	-	-	-
Schizachyrium	-	-	58	-	82	74	-
sanguineum	-	-	**37**	-	**50**	**44**	-

En caractères ordinaires: pourcentage moyen sur l'année des jeunes feuilles de moins de deux mois.
En caractères gras: pourcentage moyen sur l'année des jeunes feuilles de moins d'un mois.

SITES D'ETUDE:
L1: savane herbeuse de bas de pente
L2: savane arbustive
O1: savane herbeuse
O2: savane arbustive
N1: savane herbeuse
N2: savane arbustive
N3: savane arborée

réserves hydriques du sol pendant la repousse se manifeste par la diminution simultanée des effectifs et de la natalité entre janvier et mai (fig. **VII**.15.2 et **VII**.15.3), les feuilles des cohortes de février à avril étant très peu nombreuses. Dans les autres faciès, où le pF est plus élevé, la production de feuilles est nulle pendant toute la première partie de l'année, la deuxième partie du cycle étant tout à fait comparable à celle du faciès précédent. A Lamto au contraire la première partie de l'année présente une phase de croissance particulièrement intense.

Les figures **VII**.14 et **VII**.15 montrent donc qu'il existe une évolution de la composition en classes d'âge de la population de feuilles le long du gradient climatique, évolution qui n'apparaît pas dans les moyennes calculées sur toute l'année, surtout influencées par la variabilité entre faciès (tab. **VII**.3).

Si l'on extrait les deux catégories "feuilles de moins d'un mois et "feuilles de moins de deux mois" (fig. **VII**.16 et **VII**.17), il apparaît que l'époque de jeunesse maximale de la population est de plus en plus tardive dans l'année le long du gradient climatique sud-nord. La position de cette période varie donc de manière tout à fait parallèle à celle des premières pluies: elle reflète fidèlement la modification du climat.

CHAPITRE VIII

PRINCIPAUX ASPECTS DE LA VARIABILITE DU CYCLE DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINEES PERENNES

Le chapitre précédent a été consacré à la description des variations saisonnières de la dynamique foliaire des Graminées pérennes dans plusieurs faciès de savane de trois localités ouest-africaines. Il a mis en évidence chez ces plantes une importante variabilité du cycle de croissance qu'il convient maintenant de considérer plus attentivement.

Il est hors de question d'en étudier ici tous les aspects car ils sont bien trop nombreux. Trois types de variabilité peuvent toutefois être cernés avec une précision satisfaisante grâce aux données qui viennent d'être présentées: celle qui se développe le long d'un gradient de sécheresse climatique sud-nord, celle qui intervient entre les divers faciès d'une même localité et enfin celle qui distingue les espèces coexistant dans un même faciès.

Un autre type important de variabilité est celui, lié aux aléas climatiques, qui différencie les années successives. La lourdeur des relevés de terrain nécessaires pour le mettre en évidence a toutefois interdit de l'aborder en ce qui concerne la dynamique foliaire. Il est largement traité dans le présent travail pour d'autres aspects de la croissance des plantes, en particulier pour le cycle des phytomasses.

1. LA VARIABILITE SUR LE GRADIENT CLIMATIQUE SUD-NORD

Le comportement démographique des feuilles de Graminées pérennes montre, le long d'un gradient climatique sud-nord, une remarquable variation. Celle-ci concerne le cycle de la natalité et de la mortalité, celui des effectifs de la population ainsi que la durée de vie des feuilles aux diverses périodes de l'année.

1.1. LA VARIABILITE DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE

L'évolution saisonnière de la natalité et de la mortalité des feuilles varie de façon sensible sur le gradient climatique sud-nord, comme on l'a vu au chapitre précédent.

1.1.1. LA NATALITE

A Lamto, où les conditions climatiques ne sont pas très dures, les valeurs de la natalité sont toujours élevées en début d'année, une seconde poussée de croissance pouvant se faire ou non selon les sites et les espèces au moment de la mise en place des innovations vers septembre-octobre (voir fig. VII.6). Les courbes d'évolution saisonnière de la natalité sont donc parfois bimodales. L'importante croissance précoce observée dans cette région, en l'absence de contraintes autres que le feu, peut être considérée comme révélant les potentialités des plantes.

Lorsque le climat est plus sévère, avec de fortes contraintes hydriques, comme à Nazinga, le développement des innovations, qui se fait pendant ou peu après la période de reproduction sexuée, n'est pas suivi d'une importante croissance immédiatement après le feu. La courbe d'évolution de la natalité est alors presque toujours unimodale: les valeurs maximales se regroupent nettement autour de la période la plus arrosée (voir fig. VII.7). Le comportement des diverses espèces, uniformisé par la contrainte, est peu varié.

A Ouango-Fitini en revanche, avec une contrainte climatique réelle -bien que moins forte qu'à Nazinga-, il existe plusieurs vagues de natalité dans l'année, situées différemment selon les espèces (voir fig. VII.6). Les courbes d'évolution saisonnière de la natalité sont bi- ou tri-modales. C'est dans cette localité que la différence entre les diverses espèces est la plus marquée.

En l'absence de contrainte, ou avec une contrainte faible, comme à Lamto, toutes les espèces se comportent donc de manière assez semblable. Une contrainte climatique forte, comme à Nazinga, uniformise également le comportement. C'est en présence d'une contrainte extérieure moyenne, comme à Ouango-Fitini, que les espèces expriment le plus nettement la diversité de leurs capacités de réponse. Une telle situation s'oppose à celle observée dans le cas de la phénologie de la

floraison (voir chapitres IV et V), où la diversité maximale correspond au climat le moins contraignant.

1.1.2. LA MORTALITE ET SES RAPPORTS AVEC LA NATALITE

Les phénomènes de mortalité sont, comme on l'a vu, étroitement liés à ceux de natalité: les périodes de mortalité maximale coïncident avec celles de natalité maximale ou viennent un mois plus tard.

La discussion d'une telle liaison entre natalité et mortalité chez les feuilles des clones de Graminées pérennes sort du cadre du présent chapitre, ce qui importe en revanche ici, c'est que comme les courbes d'évolution saisonnière de la natalité celles de la mortalité présentent des variations le long du gradient climatique. Les valeurs de mortalité les plus élevées se rencontrent en effet d'autant plus tardivement que le site est plus septentrional. Les maximums correspondent ainsi aux mois de février et de mars à Lamto, d'avril à juin à Ouango-Fitini et d'août à novembre à Nazinga.

Les données exposées dans le chapitre précédent (§ 3.2) ont par ailleurs montré que le rapport entre natalité et mortalité se modifie du sud au nord de la région étudiée sous l'effet de la variation climatique. Le renouvellement saisonnier de la matière végétale se fait ainsi de manière différente dans les trois localités de Lamto, Nazinga et Ouango-Fitini. A surface photosynthétique (ou masse végétale aérienne vivante) maximale égale en septembre ou octobre, la strate herbacée des savanes de Lamto, sous climat humide, aura produit en proportion plus de feuilles depuis le début du cycle que celles des savanes de Ouango-Fitini ou de Nazinga.

Ce résultat essentiel, lié aux variations de répartition saisonnière de la natalité d'une part, de la durée totale du cycle de croissance d'autre part, sera commenté plus en détail dans le chapitre XI et dans la discussion générale. Il est en effet nécessaire de le prendre en compte dans les estimations de production primaire faites à partir de la mesure de la biomasse.

1.2. LA VARIABILITE DE LA DUREE DE VIE DES FEUILLES ET DE LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES

1.2.1. LA DUREE DE VIE DES FEUILLES

Plusieurs paramètres (t_{50}, espérance moyenne de vie et de survie) ainsi que l'aspect des courbes de survie ont été considérés au chapitre précédent pour étudier la durée de vie des feuilles.

* LES COURBES DE SURVIE

La forme des courbes de survie dépend à la fois de la durée de vie moyenne de la cohorte et de la répartition temporelle de la mortalité des divers individus.

La variabilité la plus évidente entre les courbes de survie est, comme on l'a dit, celle qui existe entre les divers mois pour chaque espèce dans chaque localité. Elle semble dépendre à la fois des conditions édaphiques locales (eau du sol) et du stade phénologique de la plante, liés tous deux à la saison (voir fig. VII.8 et VII.9). Les cohortes vivent ainsi plus longtemps lorsqu'elles naissent pendant une période de croissance active -généralement le début de la saison des pluies- ou pendant la sénescence -qui coïncide avec le retour de la saison sèche. La variabilité apparaît donc comme de nature essentiellement saisonnière.

Dans la mesure où la succession des saisons et leur durée diffère du sud au nord de la zone considérée, il existe une variation des courbes de survie le long de ce gradient climatique. Les cohortes à vie brève de début de saison des pluies se rencontrent ainsi en février ou mars à Lamto mais seulement en mai à Nazinga.

* LE TEMPS DE DISPARITION DE 50% DES EFFECTIFS OU "T_{50}"

Les variations du paramètre t_{50} paraissent surtout liées aux conditions de milieu particulières des faciès d'étude (voir fig. VII.10, VII.11 et tab. VII.1). Comme les courbes de survie, ce paramètre met en outre en évidence l'influence du stade phénologique de la plante et donc le lien avec les saisons.

* L'ESPERANCE DE VIE ET DE SURVIE DES COHORTES

Si l'on considère maintenant les espérances de vie et de survie des cohortes de feuilles, quelques différences se dessinent entre localités (voir fig. VII.12, VII.13 et tab. VII.2). Pour une espèce donnée, les valeurs maximales absolues d'espérance de vie ainsi que les valeurs maximales d'espérance de vie à la naissance sont plus élevées vers le sud.

Cela signifie qu'à certaines périodes de l'année il est possible à une feuille de Graminée de vivre plus longtemps sous le climat humide de Lamto que sous celui plus sec de Nazinga. En moyenne sur l'année, la durée de vie des feuilles ne diminue cependant que très peu du sud au nord du gradient.

* CONCLUSION

Les divers paramètres étudiés font ressortir au total une légère tendance à la diminution de la durée de vie des cohortes de feuilles le long du gradient climatique sud-nord, bien que l'essentiel de la variabilité soit saisonnière ou liée aux conditions locales des faciès d'étude. Les feuilles de Graminées vivraient ainsi en moyenne un peu plus longtemps à Lamto, sous climat humide, qu'à Nazinga, sous climat plus sec. Le temps de renouvellement de la matière ("turn-over") serait en conséquence légèrement plus court au nord, au moins à certaines périodes.

1.2.2. LA VARIABILITE DE LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES

La période où la proportion de jeunes feuilles est la plus élevée dans la population est de plus en plus tardive du sud vers le nord, cette variation suivant, bien entendu, la répartition saisonnière des pluies (voir fig. VII.14, VII.15, VII.16, VII.17 et tab. VII.3).

Il est évident que le retard de la période de natalité maximale vers le nord, lié à celui du début de la saison des pluies, est la cause de cette évolution le long du gradient climatique.

1.3. LA VARIABILITE DES EFFECTIFS

1.3.1. LES EFFECTIFS DE FEUILLES VIVANTES

L'évolution saisonnière des effectifs de feuilles vivantes présente une dissymétrie de plus en plus marquée vers le nord, où la période climatiquement sèche de début d'année coïncide avec des valeurs très faibles (voir fig. VII.1 et VII.2). Dans les faciès climatiquement et édaphiquement les plus secs, la première phase de croissance est même totalement absente: un délai de 5 mois sépare ainsi parfois le passage du feu de la reprise de croissance.

La variation saisonnière de la natalité, qui a été abordée dans les pages précédentes, est évidemment à l'origine de cette variation des effectifs. La croissance des plantes est limitée en saison sèche par la faiblesse de la quantité d'eau disponible dans le sol: elle varie selon les faciès et les années, en liaison directe avec les variations de la pluviosité d'une part, les caractéristiques édaphiques propres du faciès d'autre part.

La conséquence du raccourcissement du cycle à l'extrémité septentrionale du gradient climatique est ainsi d'obliger la plante à achever en 6 ou 7 mois une croissance qu'elle étale sur 11 ou 12 mois sous les climats plus cléments. La brièveté de la période de croissance explique certainement la diminution de taille et de poids d'une même espèce qui a été illustrée dans le paragraphe 6 du chapitre V).

1.3.2. LE RAPPPORT ENTRE LES EFFECTIFS VIVANTS ET LES EFFECTIFS MORTS

Le rapport entre effectifs vivants et effectifs morts varie lui aussi le long du gradient climatique: les feuilles vivantes sont relativement plus nombreuses dans la population au nord qu'au sud (voir § 1.3 au chapitre VII). A Lamto les effectifs de feuilles mortes égalent ou dépassent ainsi en fin d'année ceux des feuilles vivantes, tandis qu'à Nazinga ils leur restent très inférieurs jusqu'au mois de novembre et qu'à Ouango-Fitini la situation est intermédiaire.

* LE RÔLE DES PARAMETRES DEMOGRAPHIQUES

Le rapport entre effectifs vivants et morts dans la population dépend évidemment en premier lieu des paramètres démographiques (natalité, mortalité, durée de vie des feuilles) et de la vitesse de disparition des tissus morts.

La différence de proportion observée ne peut être liée à une variation dans la durée de vie des feuilles. Comme on l'a vu, ces dernières vivent en effet en moyenne un peu plus longtemps à Lamto, sous climat humide, qu'à Nazinga, sous climat plus sec. Le temps de renouvellement de la matière végétale est donc légèrement plus court au nord, ce qui devrait conduire, toutes choses égales par ailleurs, à une accumulation plus rapide de la matière morte. Comme c'est exactement le contraire que l'on observe, un autre paramètre est en jeu.

La vitesse de disparition des feuilles mortes, en l'absence de toute consommation, pourrait aussi être déterminante. Elle correspond à une décomposition des tissus morts sous l'action des microorganismes, qui est certainement plus importante et plus rapide lorsque l'humidité est plus forte comme à Lamto. Comme c'est dans cette localité que la proportion de matière morte est la plus élevée, la vitesse de décomposition des tissus morts n'est visiblement pas non plus le facteur clé. Il a été montré par ailleurs que la manipulation des plantes lors du marquage diminuait les effectifs de feuilles mortes (§ 3 du chapitre VI). Il est possible que les feuilles mortes soient, au moins pendant la saison sèche, plus fragiles dans les localités les plus septentrionales et qu'elles y disparaissent alors plus vite. Cela ne permet toutefois pas d'expliquer que la différence de proportion persiste et s'affirme pendant la saison humide.

La mortalité, très largement liée à la natalité par des contraintes internes, ne peut jouer qu'un rôle secondaire.

La date de la période de natalité maximale, étroitement dépendante des conditions climatiques le long du gradient, est encore un facteur qui peut influencer la structure de la population. Les valeurs maximales des effectifs de feuilles vivantes se rencontrent en début d'année à Lamto car c'est à cette époque que la natalité est la plus forte, à Nazinga en revanche la natalité n'atteint son maximum que bien plus tard, si bien que les maximums d'effectifs de feuilles vivantes sont plus tardifs. Les nombreuses feuilles ainsi mises en place précocement à Lamto, localité la plus humide, alimentent ensuite en mourant le compartiment "feuilles mortes" pendant le reste de l'année, tandis que la natalité devient relativement plus faible. La proportion de feuilles mortes reste en conséquence toujours assez élevée dans la population. A Nazinga, où le climat est plus sec, le

nombre de feuilles produites avant avril ou mai est réduit et leur mortalité n'alimente donc jusque là que faiblement le compartiment "matière morte". Lorsque la natalité devient ensuite forte, le nombre de feuilles vivantes augmente rapidement et le rapport des effectifs vivants par rapport aux morts devient relativement élevé. La précocité de la période de natalité maximale sous climat humide peut donc suffire à expliquer la différence de proportion observée. Cette précocité n'est d'ailleurs qu'un des aspects de l'allongement du cycle annuel de croissance vers le sud.

* LE RÔLE POSSIBLE DES CONSOMMATEURS

Le dernier facteur susceptible d'entrer en jeu dans le déterminisme de la proportion de matière vivante et de matière morte est une consommation différentielle des feuilles par les animaux. L'évaluation, même grossière, de l'impact des consommateurs est très délicate en l'absence de données précises pour tous les sites étudiés. Les lignes qui suivent ont donc plutôt pour but de souligner l'intérêt du problème que d'y apporter une réponse.

Les grands Mammifères herbivores semblent incapables de trier feuille par feuille à l'intérieur d'une touffe de Graminée pour sélectionner le matériel vert et le matériel mort (LAMOTTE, com. pers.). Leur principale action est plutôt le prélèvement global d'une partie de la matière végétale, qui provoque le rajeunissement des touffes et la diminution relative de la proportion de feuilles mortes. Ils ne peuvent cependant pas être en cause ici car ils ont été écartés des zones d'étude par des enclos.

L'impact des consommateurs de petite taille peut être, dans certains cas, quantitativement au moins aussi important que celui des grands herbivores (voir le paragraphe consacré à la consommation dans la suite du texte). Ces consommateurs, qui sont principalement les Criquets et les Termites, ont par ailleurs une action plus spécifique que les grands herbivores puisqu'ils sont capables de sélectionner dans la touffe de Graminée les organes parvenus à un stade bien précis de développement. La protection de la végétation contre ce type de consommateurs, qui implique l'utilisation de dispositifs apportant une forte perturbation dans le milieu (filets à mailles très fines, par exemple), n'a pas été tentée dans le cadre des études présentées ici. Il est par conséquent possible que ce groupe de consommateurs intervienne dans la différence de proportion observée entre feuilles vertes et feuilles mortes sur le gradient climatique. On sait d'ailleurs que la composition faunistique des consommateurs d'herbe et de litière varie le long du gradient (voir chapitre XI, § 1).

* CONCLUSION

Le déplacement des périodes de natalité maximale sous l'effet des variations climatiques peut, à lui seul, expliquer la variation du rapport entre effectifs vivants et morts dans les populations de feuilles le long du gradient.

Malgré l'absence de données sur ce problème dans chacune des localités concernées on peut, avec une bonne sécurité, faire l'hypothèse que l'abondance et la structure des peuplements de consommateurs primaires influencent aussi le rapport entre effectifs de feuilles vivantes et effectifs de feuilles mortes dans la strate herbacée.

2. LA VARIABILITE INTERFACIES DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

C'est uniquement à partir des données réunies à Nazinga que cet aspect de la variabilité peut être examiné puisque c'est la seule localité où deux des trois espèces étudiées ont été suivies dans au moins deux faciès à la fois (voir tableau **VI**.1).

Ce type de variabilité paraît principalement lié aux caractéristiques hydriques édaphiques et donc aux types de sols. La disponibilité de l'eau est le facteur essentiel qui détermine le déroulement du cycle de croissance des Graminées pérennes.

2.1. LA DUREE TOTALE DU CYCLE DE CROISSANCE, EVOLUTION DES EFFECTIFS DE FEUILLES VIVANTES ET MORTES DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE

2.1.1. LA DUREE DU CYCLE DE CROISSANCE

La durée totale du cycle de croissance des Graminées pérennes diffère nettement selon les faciès de savane. Elle est ainsi bien plus longue dans le faciès arbustif (11 mois) que dans les faciès herbeux et arboré (8 mois ou 9 mois) étudiés à Nazinga (voir fig. **VII**.2).

Cette différence provient de la variation dans la date de la reprise de la croissance des plantes après le passage du feu. Il est évident que les caractéristiques

édaphiques du faciès sont le facteur clé: à quantité d'eau égale, le sol le moins argileux -celui de la savane arbustive- est le plus humide et le sol le plus argileux -celui de la savane arborée- est le plus sec (voir tab. III.13). C'est ce que traduit la notion de pF dont la valeur croît depuis la savane arbustive jusqu'à la savane arborée (voir fig. VII.3).

Le cas de la savane herbeuse mérite cependant quelques commentaires supplémentaires: le passage du feu y a été bien plus tardif (avril 1985) que dans les deux autres faciès (fin 1984) lors de l'année d'étude, ce qui a introduit une perturbation dans le début de la repousse. Les courbes d'évolution des effectifs de feuilles présentées dans le chapitre précédent ne concernent d'ailleurs que la croissance postérieure au passage du feu. D'après des observations faites par ailleurs, la repousse avait cependant commencé en avril, juste avant le passage du feu, c'est à dire un peu plus tôt que dans le faciès arboré, ce qui concorde avec le fait que le pF 4,2 est un peu plus faible dans la couche superficielle du sol.

2.1.2. L'EVOLUTION DES EFFECTIFS DE FEUILLES, DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE

L'évolution des effectifs de feuilles vivantes et mortes ainsi que celle de la natalité et de la mortalité ne présentent pas entre les faciès d'autre variation que celle de la longueur totale du cycle.

2.2. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGES ET DU NOMBRE DE FEUILLES PAR TIGE

2.2.1. LES EFFECTIFS DE TIGES

On retouve bien évidemment dans l'évolution saisonnière des effectifs de tiges la différence de longueur totale du cycle, déjà signalée pour les effectifs de feuilles, (voir fig. VII.4).

L'allure de la courbe d'évolution varie également d'un faciès à l'autre: le faciès herbeux est le seul à présenter une brusque diminution des effectifs en septembre-octobre. Les pluviosités étant équivalentes dans les trois faciès à cette époque, c'est aux caractéristiques édaphiques qu'il faut encore faire appel pour interpréter ce résultat. Comme l'eau du sol devient limitante plus tôt dans l'année, la sénescence est plus précoce dans le faciès herbeux. L'augmentation du nombre de talles, liée quant à elle à la phase de reproduction et ne dépendant pas des conditions hydriques locales (voir les chapitres IV et V), n'est en revanche pas plus précoce. Il existe ainsi un décalage entre la disparition des anciennes talles et l'apparition des nouvelles. Un tel décalage n'apparaît pas dans les autres faciès où les deux évènements se produisent simultanément, donnant l'illusion d'une stabilité des effectifs. La précocité de la sénescence dans le faciès herbeux est certainement liée à la faible profondeur du sol plutôt qu'à ses caractéristiques physiques.

2.2.2. LE NOMBRE DE FEUILLES PAR TIGE

Chez *Schizachyrium sanguineum* la différence observée entre les deux faciès n'est pas significative. Chez *Andropogon ascinodis* en revanche, la valeur obtenue dans le faciès arbustif est, comme on l'a vu, significativement supérieure à celles des deux autres faciès.

L'hypothèse la plus plausible pour expliquer cette différence est que plus la période de croissance précédant la reproduction sexuée est longue (c'est à dire plus la reprise de croissance est précoce), plus le nombre maximal de feuilles par tige est élevé. La différence essentielle entre les faciès semble bien être en effet la disponibilité de l'eau du sol pour les plantes, les autres caractéristiques physico-chimiques du sol étant moins variables (tableau III.13). Un effet de l'ombrage apporté par les plantes ligneuses paraît peu probable car, même dans le faciès le plus dense, le couvert ligneux ne dépasse pas 20%.

Une telle hypothèse de l'importance de la durée du cycle cadre d'ailleurs bien avec la diminution de taille observée chez les individus d'une même espèce le long d'un gradient de sécheresse climatique croissante sud-nord (voir chapitre V). Il paraît en effet logique que la tige soit d'autant plus longue que le nombre de ses feuilles est grand. Ainsi les individus vivant sous un climat humide au sud auraient des tiges plus longues et portant en moyenne plus de

feuilles que ceux des zones plus sèches du nord. Les courbes de croissance en hauteur établies dans les trois sites d'étude à Nazinga pour l'espèce *Andropogon ascinodis* ne montrent cependant pas de supériorité de taille dans le faciès arbustif, au contraire la valeur maximale atteinte n'est que d'un mètre contre environ 1,25 m dans les deux autres faciès (voir fig. **IV.1**). Les mesures de hauteur n'ayant été faites que pour une dizaine d'individus dans chaque site, ces différences, comparées par un test t de Student, ne sont toutefois pas significatives.

2.3. LA DUREE DE VIE DES FEUILLES

2.3.1. LES COURBES DE SURVIE DES COHORTES

L'influence des conditions locales est prépondérante sur la répartition temporelle de la mortalité puisque la forme des courbes des diverses espèces d'un même faciès se ressemblent plus entre elles que celles d'une même espèce dans différents faciès (voir fig. **VII.9**).

Les variations saisonnières de l'eau du sol sont certainement ici encore le facteur déterminant.

2.3.2. LE TEMPS DE DISPARITION DE LA MOITIE DES EFFECTIFS (T_{50}) ET ESPERANCES DE VIE

* LES PARAMETRES T_{50} ET E_0 (ESPERANCE DE VIE A LA NAISSANCE)

Les valeurs du paramètre t_{50} sont tout à fait comparables dans les trois faciès (voir tableau **VII.1**).

L'espérance moyenne de vie à la naissance e_0, qui représente le temps moyen de vie d'un ensemble de feuilles apparues dans un même intervalle de temps, présente, elle aussi, des valeurs maximales du même ordre de grandeur dans les trois faciès (voir tab. **VII.2**).

* L'ESPERANCE DE VIE MAXIMALE

L'espérance moyenne de vie à l'âge x, e_x représente l'âge moyen de mort du groupe des feuilles encore présentes dans le dernier intervalle précédant la disparition de toute la cohorte. Ce paramètre atteint des valeurs maximales plus élevées dans le faciès arbustif que dans les deux autres.

Cela signifie que les feuilles nées à certaines périodes sur les plantes de ce faciès ont une durée de vie supérieure aux feuilles des plantes vivant dans les autres faciès. Les valeurs maximales de e_x correspondent aux mois de janvier pour le faciès arbustif, de mai ou juin pour les autres faciès, c'est à dire à la première ou à la deuxième cohorte apparue sur la plante après le passage du feu: la différence est donc liée à la durée du cycle et aux conditions hydriques locales.

Ce sont les caractéristiques édaphiques propres du faciès arbustif qui permettent une reprise précoce de la croissance. La longue durée de vie des feuilles de la première cohorte paraît liée, comme on l'a vu, à la faible croissance de la plante en saison sèche, les dernières feuilles en meurent au moment du retour de la saison des pluies. Dans les autres faciès la cohorte à vie la plus longue est née au début de la saison des pluies.

2.4. LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES

Il n'apparaît pas de nette différence entre les trois faciès des savanes de Nazinga dans la composition en classes d'âge des populations de feuilles.

3. LA VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

Dans la variabilité du comportement des cinq espèces de Graminées étudiées au cours d'un cycle annuel dans trois localités et sept faciès, une part revient, comme on vient de le voir, au climat de la région et aux caractéristiques édaphiques de chaque faciès. Une autre part est liée à la diversité des caractéristiques propres des taxons. L'étude de la phénologie (voir chapitres IV et V) a déjà donné un aperçu de la gamme de ces capacités, qui va maintenant être examinée du point de vue du comportement démographique.

3.1. LA DUREE DU CYCLE

Si la précocité de la repousse paraît principalement liée aux caractéristiques édaphiques, notamment hydriques, du faciès considéré, il existe aussi des différences entre espèces (voir chapitre IV). Ainsi les touffes d'*Andropogon ascinodis* et celles de *Schizachyrium sanguineum* repoussent-elles toujours un peu plus tôt que, par exemple, celles d'*Hyparrhenia smithiana* dans le même faciès.

Cette variabilité interspécifique, bien qu'évidente, est cependant difficile à cerner avec précision car s'y ajoutent par ailleurs celle qui intervient entre les individus d'une même espèce et celle qui existe entre les divers points d'un même faciès (voir chapitre V). Une variabilité entre individus au cours de la phase de repousse a en effet été observée chez les Graminées de Nazinga, elle semble liée à la taille des touffes, les plus grosses étant les plus précoces. Un tel lien entre la hiérarchie des tailles et les performances de croissance paraît très commun parmi les populations végétales (SARUKHAN *et al.*, 1984). La taille de la plante dépend d'ailleurs souvent de son âge. Une variabilité spatiale a également été remarquée à Nazinga: la repousse paraît plus ou moins synchronisée pour les clones de diverses espèces par taches d'une dizaine de mètres de diamètre dans certains faciès. Un tel regroupement spatial du comportement de croissance ou de reproduction, certainement très répandu lui aussi, a été remarqué également chez des arbres forestiers (PINERO et SARUKHAN, 1982). Il peut être attribué à une structure en mosaïque du milieu pour les diverses ressources

(sols, lumière en forêt, ...) ou à des interactions entre individus (TURKINGTON et AARSEN, 1984).

3.2. L'EVOLUTION SAISONNIERE DES EFFECTIFS DE FEUILLES, DE TIGES ET DE FEUILLES PAR TIGE

Les différences dans l'évolution saisonnière des effectifs de feuilles de Graminées sont principalement liées à la variabilité des conditions locales entre les faciès d'étude et en tout premier lieu du pF de leurs sols (§ 2.1 à 2.3, chapitre II). Certaines différences entre les espèces qui coexistent en un même lieu s'observent cependant (voir fig. VII.1. et VII.2). Dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini par exemple, *Loudetia simplex* accumule ainsi la matière morte plus précocement que *Schizachyrium sangineum*. Dans le faciès arbustif de Nazinga, *Schizachyrium sanguineum* montre une variation saisonnière d'effectifs moindre qu'*Andropogon ascinodis*. Une telle divergence dans la variabilité du comportement reste cependant étroitement liée au faciès puisque ces deux taxons ne se différencient pas l'un de l'autre dans le faciès herbeux. En revanche la proportion de matière morte semble toujours plus élevée chez *Schizachyrium sanguineum*.

L'évolution des effectifs de tiges, étudiée à Nazinga seulement (voir fig. VII.3), diffère surtout entre les espèces *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* dans le faciès arbustif. La valeur maximale des effectifs est en effet atteinte entre janvier et avril chez *Schizachyrium sanguineum*, puis les effectifs diminuent, tandis que chez *Andropogon ascinodis* les effectifs augmentent tout au long de l'année et atteignent leur maximum en novembre seulement. La différence de comportement est, ici encore, liée au faciès: elle n'apparaît que dans la savane arbustive.

Il a déjà été souligné que le nombre maximal moyen de feuilles vivantes par tige était caractéristique des espèces (§ 2.2 du chapitre VIII). Ce nombre, qui est voisin de trois chez *Andropogon ascinodis* et de quatre chez *Hyparrhenia smithiana*, s'élève jusqu'à huit environ chez *Schizachyrium sanguineum*. La taille maximale des plantes semble d'ailleurs très logiquement augmenter avec le nombre maximal de feuilles

par tige (voir fig. **IV**.1). La hauteur des touffes d'*Andropogon ascinodis* est ainsi restée inférieure à 1,25 m lors de l'année d'étude tandis que celles d'*Hyparrhenia smithiana* et *Schizachyrium sanguineum* atteignaient 1,25 et 1,50 m environ.

Dans l'évolution saisonnière des effectifs de feuilles par tige se distinguent en outre deux types de comportement: celui d'*Andropogon ascinodis* et *d'Hyparrhenia smithiana*, qui est de mettre en place assez rapidement le nombre maximal de feuilles puis de le maintenir, et celui de *Schizachyrium sanguineum*, qui est d'augmenter progressivement le nombre de feuilles par tige jusqu'à un maximum fugitif.

3.3. L'EVOLUTION SAISONNIERE DE LA NATALITE, DE LA DUREE DE VIE DES COHORTES ET DE LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION

Les seules caractéristiques qui ressortent de l'examen des natalités dans la population sont une propension à une forte natalité précoce chez *Loudetia simplex* (voir fig. **VII**.6.1 et **VII**.6.3) et par ailleurs une sensibilité plus aigüe au retour des pluies chez *Andropogon ascinodis* que chez *Schizachyrium sanguineum*, ce qui se traduit par un pic d'activité très marqué en mai-juin (voir fig. **VII**.7.3 et **VII**.7.4).

Les courbes de survie des cohortes de feuilles présentent peu de différences entre espèces, si ce n'est une tendance, chez *Schizachyrium sanguineum*, à une forme plus convexe qui indique une mortalité relativement faible chez les jeunes feuilles (voir fig. **VII**.8 et **VII**.9).

Les valeurs du paramètre t_{50} diffèrent assez peu entre espèces: c'est la variabilité interfaciès qui prédomine (voir fig. **VII**.10 et **VII**.11 et tab. **VII**.1).

Certaines différences se dégagent cependant des valeurs de l'espérance de vie (voir fig. **VII**.12, **VII**.13 et tab. **VII**.2). Les diverses espèces peuvent se classer par espérance de vie croissante selon l'ordre: *Andropogon ascinodis*, *Hyparrhenia smithiana*, *Loudetia simplex* et *Schizachyrium sanguineum*. La cinquième espèce, *Monocymbium ceresiiforme*, n'a pas été classée parce qu'elle n'a été étudiée que dans un seul faciès.

La composition en classes d'âge de la population de feuilles confirme les informations données par l'examen de la natalité (voir fig. **VII.14** à **VII.17** et tab. **VII.3**). Les espèces réagissent différemment aux variations climatiques, *Schizachyrium sanguineum* se montrant comparativement plus apte que les autres espèces à réaliser sa croissance quand l'eau du sol est peu abondante. Cette espèce est corrélativement moins sensible au retour de la saison des pluies, qui se marque souvent pour les autres par un regain net de croissance. *Schizachyrium sanguineum* présente aussi la particularité d'une forte natalité tardive correspondant à la croissance des innovations en novembre ou décembre. Ces particularités sont en accord avec les observations de CESAR (com. pers., 1988) sur la localisation fréquente de l'espèce sur des sols sableux dans le nord de la Côte d'Ivoire.

Dans le faciès de savane arbustive de Ouango-Fitini, *Andropogon ascinodis* se montre plus sensible au retour des pluies que *Monocymbium ceresiiforme* (voir fig. **VII.6.5** et **VII.6.6**). Le regain de jeunesse de la population en septembre ou octobre chez plusieurs espèces, correspond à la mise en place de nombreuses feuilles lors de la phase d'allongement maximal des tiges avant la floraison.

4.4. ESSAI DE CARACTERISATION DES TRAITS DEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS DE FEUILLES DE DEUX ESPECES DE GRAMINEES PERENNES

Pour les deux espèces *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*, qui codominent dans de nombreux faciès de savane soudanienne, l'échantillonnage a été relativement important. Il est donc possible de caractériser de manière comparative la démographie de leurs populations de feuilles.

Schizachyrium sanguineum met en place un nombre relativement réduit de tiges qui vont porter un nombre moyen de feuilles photosynthétiquement actives de plus en plus élevé (jusqu'à 8) au cours du cycle saisonnier. Ces feuilles ont une durée de vie relativement longue et une forte proportion des tiges fleurit chaque année. La plante, qui est de grande taille, semble développer ses innovations assez tard. L'espèce paraît au total relativement peu sensible aux variations climatiques saisonnières; elle supporte aisément les périodes de sécheresse pendant lesquelles elle reste plus performante que la deuxième espèce.

Andropogon ascinodis produit au contraire de nombreuses tiges, dont l'effectif s'accroît sensiblement avec l'arrivée des pluies et dont seule une petite proportion parvient à la floraison. Chacune de ces tiges ne porte à un moment donné qu'un nombre en moyenne assez faible de feuilles photosynthétiquement actives (3 environ), mais restant relativement constant tout au long du cycle saisonnier. La durée de vie des feuilles est par ailleurs comparativement plus courte que chez l'espèce précédente. *Andropogon ascinodis*, de taille plus petite que l'espèce précédente, développe ses innovations plus tôt et répond de manière plus marquée aux variations climatiques saisonnières: elle augmente rapidement la taille de sa surface photosynthétique dès que les conditions hydriques sont bonnes, mais sa croissance diminue quand celles-ci sont moins favorables.

Andropogon ascinodis suit donc les variations climatiques de plus près que *Schizachyrium sanguineum* dans son rythme de croissance: plus sensible et plus souple, elle est en contrepartie moins résistante à la sécheresse. Chez cette espèce l'ajustement de la surface photosynthétique aux ressources du milieu est rapide: il se fait grâce à la multiplication d'unités de petite taille, des tiges portant quelques feuilles actives. Chez *Schizachyrium sanguineum*, l'ajustement de la surface photosynthétique se fait par la croissance des unités déjà en place et il est plus lent.

LES CYCLES SAISONNIERS

DES PHYTOMASSES

ET DE LA PRODUCTION

Dans le fonctionnement des écosystèmes, la production primaire est une donnée fondamentale dont il importe de connaître tant la répartition saisonnière que la valeur globale. L'essentiel de la production est assuré par la strate herbacée qui est un constituant obligatoire des savanes contrairement à la strate ligneuse qui peut en être absente.

Ce sont les processus complexes de la photosynthèse qui sont à l'origine de la production primaire. Parmi les voies métaboliques ainsi utilisées pour élaborer la matière vivante certaines sont communes à tous les végétaux chlorophylliens mais certaines autres présentent plusieurs variantes qui permettent de distinguer divers types de plantes. Le type de métabolisme dit "C4" prédomine si constamment parmi les herbes de savane qu'il a pu être proposé comme l'un des critères de définition de ces écosystèmes (HUNTLEY, 1982).

Pour calculer la production, il est nécessaire d'effectuer dans les milieux considérés le suivi saisonnier des masses végétales en place tout au long d'un ou, mieux encore, de plusieurs cycles de croissance. Les différents termes relatifs aux masses végétales et à la production ayant reçu des définitions assez diverses selon les auteurs, une mise au point terminologique s'imposait avant d'en venir aux résultats: elle est donnée dans le neuvième chapitre. La méthodologie employée pour le suivi des masses végétales ainsi que le mode de calcul de la production sont également assez divers selon les auteurs, ils sont donc eux aussi présentés et discutés dans le neuvième chapitre.

Le dixième chapitre est consacré à la présentation et au commentaire des résultats relatifs aux cycles des phytomasses. Les variations interannuelle, interfaciès et le long du gradient climatique de sécheresse sud-nord des cycles saisonniers y sont étudiées pour plusieurs localités ivoiriennes et burkinabè.

Le onzième chapitre traite de la production proprement dite: ses valeurs globales et sa répartition saisonnière sont successivement examinées.

CHAPITRE IX

RAPPELS PHYSIOLOGIQUES ET METHODOLOGIQUES

1. LES DIFFERENTS TYPES DE FONCTIONNEMENT PHOTOSYNTHETIQUE

Le cycle de CALVIN est une voie métabolique commune à toutes les plantes vertes mais il existe certaines variantes concernant le premier produit de la fixation du dioxyde de carbone. Ces variantes permettent de classer les espèces en plusieurs groupes photosynthétiques dits "type C3", "type C4", "type CAM" et "type intermédiaire C3/C4", qui semblent liés à certains groupes phylogénétiques et à une adaptation à des conditions particulières de milieu (voir par exemple MOYSE, 1976; CHAMPIGNY et MOYSE, 1983).

1.1. LE TYPE C3

Le cas le plus courant est celui où le premier produit de la fixation du dioxyde de carbone est un composé tricarboné. Les plantes qui possèdent ce type de voie métabolique utilisent directement le cycle de CALVIN dans les cellules du mésophylle. Elles se rencontrent dans les types d'habitat les plus divers.

1.2. LE TYPE C4

Pour le second groupe, dit de type C4, la fixation initiale du CO_2 se fait sur des composés tétracarbonés dans les cellules du mésophylle. Après un transport, ces composés sont décarboxylés dans des cellules spécialisées dites "coronaires", qui sont disposées en rayons autour de la fibre vasculaire. Ces cellules, décrites pour la première fois par KRANZ, abritent les réactions du cycle de CALVIN et assurent donc les fonctions remplies par les cellules du mésophylle chez les plantes C3.

Il existe ainsi un isolement spatial des étapes C4 et C3. Ce mécanisme assure la concentration du dioxyde de carbone autour des sites de fixation et la reprise rapide par les cellules du mésophylle des molécules de CO_2 perdues par photorespiration. Cette voie métabolique est intrinsèquement plus coûteuse sur le plan énergétique que la voie C3 car elle utilise davantage de molécules d'ATP (MOONEY, 1986). Les plantes de type C4 possèdent en revanche une meilleure efficacité photosynthétique aux températures élevées, où la perte de carbone par photorespiration peut devenir importante chez les végétaux C3.

Parmi les espèces C4, plusieurs variantes photosynthétiques peuvent être distinguées (HATCH et OSMOND, 1976; EDWARDS et HUBER, 1981) et des types intermédiaires entre C3 et C4 ont récemment été décrits (voir par exemple RAGHAVENDRA, 1980 et PRENDERGAST et HATTERSLEY, 1985).

1.3. LE TYPE CAM

Ce type de métabolisme, décrit pour la première fois sur des Crassulacées, existe surtout chez les plantes des zones arides.

L'étape en C3 et l'étape en C4 y sont séparées, comme dans le cas précédent, mais dans le temps et non pas dans l'espace: la fixation du dioxide de carbone sur un composé en C4 se fait la nuit, puis les réactions du cycle de CALVIN se font le jour.

1.4. LES AVANTAGES ATTACHES RESPECTIVEMENT AUX TYPES C3 ET C4

1.4.1. CARACTERISTIQUES PHYSIOLOGIQUES DES PLANTES C3 ET C4

Chez les plantes C4, le mécanisme de concentration du CO_2 autour des sites photosynthétiquement actifs entraîne une efficacité maximale de la photosynthèse nette à des teneurs internes en CO_2 plus faibles que chez les plantes C3. La photosynthèse est ainsi moins fortement affectée par la fermeture partielle des stomates. La transpiration étant la même chez les deux types métaboliques, les plantes C4 fixeront davantage de carbone et utiliseront l'eau de manière plus efficace, à ouverture stomatale égale, que les plantes C3.

1.4.2. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE ET SIGNIFICATION EVOLUTIVE DES DEUX TYPES METABOLIQUES

L'étude de la distribution géographique des divers types photosynthétiques a été faite dans plusieurs régions du globe (TIESZEN *et al.*, 1979; ELLIS *et al.*, 1980; HATTERSLEY, 1983; PRENDERGAST, 1986). Elle a permis de dégager certaines caractéristiques propres à chacun de ces groupes.

Les plantes C4 se rencontrent généralement dans des conditions de luminosité et de température élevées, tout particulièrement dans les régions tropicales. La prédominance du type C4 parmi les Graminées de savane est même si constante qu'HUNTLEY (1982) a proposé d'utiliser ce critère pour définir

ces milieux. En règle générale les plantes C4 sont écologiquement plus spécialisées que les C3 et semblent posséder un avantage adaptatif dans les conditions qui occasionnent une photorespiration élevée: fortes température et luminosité accompagnées d'épisodes de sécheresse. Une certaine spécialisation écologique a également pu être mise en évidence pour les variantes métaboliques à l'intérieur même du groupe en C4 (divers auteurs cités par MEDINA, 1985; PRENDERGAST, 1986).

Les diverses voies métaboliques du cycle photosynthétique confèrent, comme on l'a vu, des capacités différentes aux végétaux qui les possèdent. Elles semblent avoir été sélectionnées en fonction des caractéristiques climatiques du milieu.

Le métabolisme C4, qui se rencontre surtout chez les herbes, occasionnellement chez les ligneux bas, mais presque jamais chez les arbres, serait une innovation évolutive assez récente à origine multiple (MOONEY, 1986). Il a été interprété comme un essai évolutif pour diminuer l'importance de la photorespiration (LAETSCH, 1974; SMITH et ROBBINS, 1975).

2. QUELQUES DEFINITIONS ET PRECISIONS DE LANGAGE AU SUJET DE LA PHYTOMASSE HERBACEE

2.1. PHYTOMASSE ET BIOMASSE

Les termes de biomasse, nécromasse, litière, etc. ayant reçu des définitions très diverses (voir par exemple la liste qu'en donne CORNET, 1981), il est nécessaire de préciser le sens qui leur est donné dans le présent travail.

La **biomasse** est le poids de matière fraîche ou sèche d'un organisme ou d'un ensemble d'organismes vivants: en écologie terrestre elle est rapportée à une unité de surface (DUVIGNEAUD, 1967; LAMOTTE et BOURLIERE, 1967; LIETH, 1975; RAMADE, 1976; LEMEE, 1977; etc.). Elle est comprise ici comme le poids de matière sèche de l'ensemble des organes vivants

des plantes, y compris leurs éléments non organiques, que DUVIGNEAUD (1974) distingue sous le terme de **minéralomasse**.

La **nécromasse** représente le poids de matière sèche des individus ou organes morts (KESTEMONT, 1970, cité par DUVIGNEAUD, 1980), y compris leur minéralomasse. Ce que divers auteurs dénomment **litière**, et qui correspond à la masse de matière végétale morte jonchant le sol ou mêlée aux organes vivants (voir CORNET, 1981), est ici considéré comme partie intégrante de la nécromasse.

Le terme de **phytomasse**, ou masse végétale, s'applique ici au total de la matière vivante et morte des végétaux (y compris leur minéralomasse), exprimé en poids de matière sèche.

2.2. PRODUCTION PRIMAIRE

La **production primaire brute** est le résultat de la photosynthèse totale; elle comprend les assimilats brûlés dans la respiration.

La **production primaire nette** est la quantité d'assimilats produits par les végétaux chlorophylliens sur une surface donnée en un temps donné, déduction faite des pertes respiratoires (LAMOTTE et BOURLIERE, 1967; LIETH, 1968).

Le terme de **productivité primaire**, défini par DUVIGNEAUD (1967) comme la vitesse de production de la biomasse, est souvent employé dans le même sens que "production primaire nette" (LIETH, 1975; LEMEE, 1967; GOUNOT et YU, 1980; etc.). De nombreux auteurs ont abondamment discuté les différentes définitions de ces deux termes (BOYSEN-JENSEN, 1932; ODUM, 1959; LIETH, 1962, 1965; etc.).

Dans toute la suite du texte, lorsque le terme de "production" sera employé sans autre précision, il s'agira toujours de la production primaire nette.

2.3. SIGNIFICATION DE LA PHYTOMASSE HERBACEE GLOBALE

Le terme de **strate herbacée** tire son origine d'une analyse spatiale de la structure de la végétation: la strate herbacée en est la partie inférieure, qui comprend principalement les herbes. Cette portion d'espace abrite des espèces nombreuses et diverses; elle représente donc une réalité biologique complexe. Chaque espèce possède en effet une phénologie propre, avec une phytomasse maximale et une floraison survenant à des périodes déterminées, souvent différentes. Ce point a été détaillé dans les chapitres IV et V du présent travail. Le cycle global de la strate herbacée représente la somme de ces cycles individuels.

Au sens de la masse des végétaux, ce sont les Graminées qui dominent parmi les diverses composantes de la strate herbacée des savanes. Dans la douzaine d'espèces, tout au plus, de Graminées qui coexistent généralement au sein d'une communauté végétale donnée, il existe cependant toujours une hiérarchie comme on l'a vu dans le deuxième chapitre (§ 3.3.5). En général deux ou trois espèces dominent, les autres étant moins représentées (fig. IX.1). Parfois la hiérarchie est si forte que le cycle global est calqué sur celui d'une seule espèce (fig. IX.1.3). Dans d'autres cas, où la hiérarchie est moins nette et où les cycles individuels sont plus divers, le cycle global ne ressemble à aucun des cycles individuels (fig. IX.1.6).

3. METHODES D'ETUDE DE LA PHYTOMASSE

La méthode la plus directe de mesure de la phytomasse est celle de la récolte. Simple et précise, elle constitue un outil de terrain particulièrement fiable. Elle présente toutefois les inconvénients d'être destructrice et, en outre, longue et fastidieuse. D'autres méthodes, indirectes, ont donc été proposées. Plus rapides, elles facilitent l'étude d'un nombre plus élevé d'échantillons. Non destructrices, elles permettent de suivre exactement les mêmes points de végétation au cours de l'année, ce qui élimine la variabilité liée à l'hétérogénéité du milieu. Elles sont en revanche bien moins sûres.

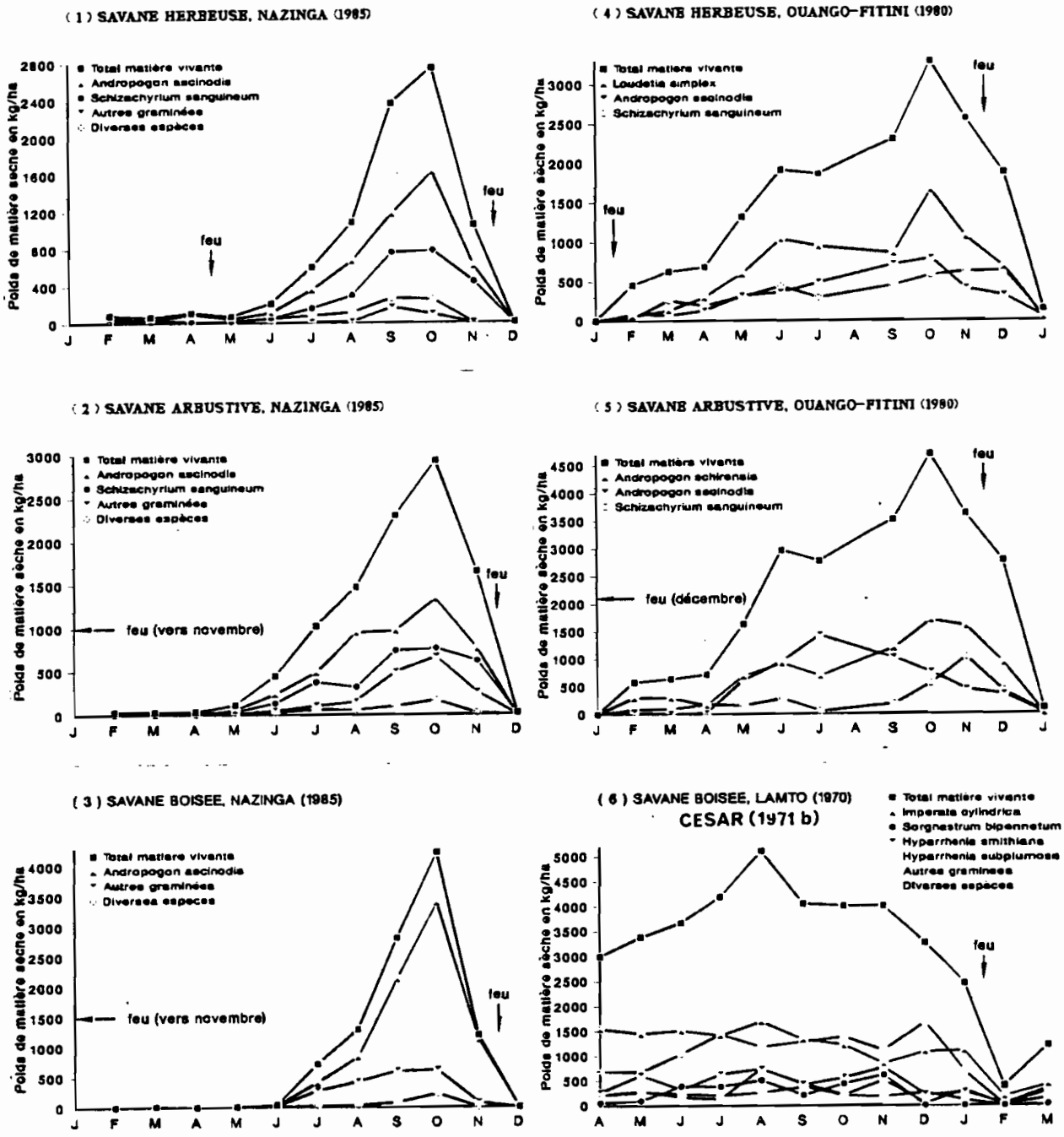


FIGURE IX.1. Quelques exemples de contribution des diverses espèces de Graminées dans le cycle saisonnier de la biomasse herbacée des savanes d'Afrique de l'Ouest.

3.1. LA MESURE DE LA PHYTOMASSE PAR LA METHODE DE LA RECOLTE

La matière végétale, prélevée intégralement sur des échantillons de surface connue, est ensuite pesée après séchage complet à l'étuve à 80°C. On sépare généralement les parties vivantes des parties mortes d'une part, les différentes espèces d'autre part.

3.1.1. PARTIES AERIENNES

La récolte des parties aériennes des plantes ne pose le plus souvent pas de problème particulier, sinon celui de l'échantillonnage; il faut en effet choisir l'emplacement, la taille et la forme des placettes de récolte.

* HOMOGENEITE DE L'AIRE D'ETUDE

En pratique il est essentiel de définir d'abord les limites d'une zone d'étude physionomiquement homogène. Par la suite un jugement plus objectif sur l'homogéneité des phytomasses se dégagera des résultats obtenus. Au sein de cette zone homogène une disposition strictement au hasard des échantillons est souhaitable, car elle conditionne l'utilisation ultérieure des tests statistiques; sa réalisation pratique est toutefois souvent délicate (voir GREIGH-SMITH, 1964 et GOUNOT, 1969).

Dans les trois localités de Lamto, Ouango-Fitini et Nazinga, des zones d'étude physionomiquement homogènes d'environ un hectare ont été délimitées pour effectuer les relevés.

* DISPOSITION DES ECHANTILLONS

Pour des mesures de phytomasse répétées tout au long de l'année, le nombre total d'échantillons à prélever est nécessairement élevé. Le problème se pose alors de ne pas

sortir de la zone homogène définie pour l'étude, mais aussi de ne pas répéter les mesures au même endroit. C'est pourquoi l'on s'oriente fréquemment vers des procédures intermédiaires entre l'échantillonnage systématique et l'échantillonnage au hasard: les échantillons peuvent par exemple être tirés au hasard mais dans des grilles préalablement définies. C'est la solution adoptée par CESAR (1971 b) à Lamto et c'est ainsi que j'ai procédé à Nazinga, à Ouango-Fitini et à Lamto.

Pour des études de type extensif, menées dans le but de dresser des cartes de la phytomasse à un moment donné pour toute une région, il importe de prendre en compte une hétérogénéité à plus petite échelle qui peut être de l'ordre de l'hectomètre. L'étude méthodologique de LEVANG (1978), qui fait suite aux travaux de SICOT (1976) dans les milieux sahéliens de la mare d'Oursi, permet de conclure qu'il est souhaitable de répartir les placettes-échantillons sur l'ensemble du site d'étude. Cet auteur préconise donc un échantillonnage systématique le long d'un unique transect orienté selon la plus grande hétérogénéité apparente du milieu (LEVANG et GROUZIS, 1980). Il faut rappeler que c'est à GODRON (1966) que l'on doit d'intéressants développements théoriques sur les méthodes d'échantillonnage en ligne en écologie végétale.

Une discussion plus approfondie de ces questions d'échantillonnage est donnée par GREIGH-SMITH (1964), par GODRON (1966) et par GOUNOT (1969).

* TAILLE DES PLACETTES ECHANTILLON

Selon GREIGH-SMITH le type de distribution généralement obtenu dans les mesures de phytomasses (loi normale) autorise l'emploi de petites surfaces de récolte. La taille de la placette échantillon doit toutefois être suffisante pour limiter l'effet de bordure et pour que la précision sur la mesure ne soit pas du même ordre de grandeur que la mesure elle-même. Dans les formations tropicales de savane et de steppe sahélienne, des surfaces de 0,16 à 4 m^2 ont été utilisées selon les types de végétation (CESAR, 1971 b, 1981; SICOT, 1976; JAIN, 1976; LEVANG et GROUZIS, 1980; CORNET, 1981; FOURNIER, 1982 a et b, etc.).

Comparant les résultats obtenus dans des formations sahéliennes avec des prélèvements de 1 à 16 m^2, LEVANG (1978) vérifie que l'augmentation des surfaces n'affecte pas significativement les moyennes, mais diminue la variance. Il préconise donc l'emploi de la surface la plus petite avec des répétitions plus nombreuses.

Dans les milieux de savane à végétation plus dense, il est généralement préférable d'utiliser des placettes relativement grandes afin d'éviter les effets de bordure. Dans la présente étude les prélèvements ont été faits sur des placettes carrées de 4 m^2 lorsqu'un tri entre les diverses espèces était réalisé ou parfois de 1 m^2 seulement, quand le prélèvement était global comme à Nazinga en 1986.

* FORME DES PLACETTES

La récolte peut se faire sur des surfaces carrées, rectangulaires ou circulaires. Les avantages respectifs de ces différentes formes ont été discutés par MILNER et HUGHES (1968) puis par GOUNOT (1969), en fonction de considérations statistiques, de l'importance de l'effet de bordure et de la commodité d'emploi. Pour les formations herbacées hautes au moins, des questions de facilité et de rapidité de mise en place guident généralement le choix vers les placettes carrées ou rectangulaires.

Toutes les mesures présentées dans ce travail ont été faites sur des placettes carrées.

* NOMBRE D'ECHANTILLONS

C'est à partir des valeurs obtenues pour les variances et en fonction de la précision souhaitée que le nombre des placettes de récolte se détermine par le calcul (voir GREIGH-SMITH, 1964 et MILNER et HUGHES, 1968).

La méthode des "moyennes progressives" (GREIGH-SMITH, 1964), rapide mais peu rigoureuse, peut permettre de déterminer facilement si le nombre des échantillons récoltés est suffisant. La moyenne des 2, 3, 4, etc. premières mesures est calculée et représentée graphiquement en fonction du nombre d'observations (fig. IX.2.1 et IX.2.2). La courbe obtenue présente d'abord de fortes fluctuations puis se stabilise lorsque le nombre d'échantillons devient suffisant.

Un calcul plus rigoureux peut être effectué à partir de la valeur de la variance et d'un seuil de sécurité que l'on fixe arbitrairement. SNEDECOR et COCHRANE (1984) proposent la formule suivante pour fixer la taille de l'échantillonnage en

adoptant l'un des deux seuils de sécurité les plus couramment utilisés:

$n = 4s^2/L^2$, au seuil de sécurité 95%

ou

$n = 6,6s^2/L^2$, au seuil de sécurité 99%,

avec

n:nombre d'échantillons,
s^2: estimation de la variance,
L:limite supérieure de l'erreur admissible.

C'est avec 20 à 30 échantillons de 1 m^2 que LEVANG (1978) atteint une précision de l'ordre de 10% sur la moyenne dans des formations sahéliennes d'annuelles. Ce sont également des nombres de cet ordre qu'utilisent au Sahel CORNET (1981) et GROUZIS (1979, 1987) selon les faciès d'étude.

Dans les savanes, où la végétation est plus dense, les auteurs se limitent habituellement à une vingtaine de mètres carrés répartis en 4 à 5 échantillons de 4 m^2 ou à une vingtaine de 1 m^2. A Lamto et à Ouango-Fitini, les mesures ont été faites sur 4 placettes de 4 m^2, tandis qu'à Nazinga 5 échantillons de 4 m^2 ou 20 échantillons de 1 m^2 ont été prélevés. Cet échantillonnage permet d'atteindre une précision sur la moyenne toujours voisine de 20% au moment du maximum de la phytomasse.

3.1.2. PARTIES SOUTERRAINES

L'étude des parties souterraines des plantes pose des problèmes techniques bien plus difficiles, auxquels un ouvrage entier a été consacré (BOHM, 1979). La synthèse méthodologique présentée ici s'appuie sur l'ouvrage de BOHM, sur une précédente publication (FOURNIER et LAMOTTE, 1983), sur un travail de CESAR (1984) et sur un autre de SCHOLES (à paraître). Les références citées, qui sont loin de constituer une liste exhaustive, ont surtout pour but d'illustrer chacune des méthodes et de leurs variantes.

* PRELEVEMENT DES ECHANTILLONS DE TERRE

Pour déterminer la phytomasse souterraine, la première opération nécessaire est le prélèvement d'échantillons de terre de volume connu, selon la méthode des "monolithes", volumes de terre extraits dans une tranchée ou directement à l'aide d'une tarière. SCHUURMAN et GOEDEWAAGEN (1964) ont décrit et classé les principales variantes de ces méthodes. Parmi les exemples de prélèvements par blocs, on peut citer les études de WEAVER et VOIGT (1950), de CESAR (1971 a) et de KAUFFMAN et GARNER (1978). Des sondages à l'aide d'appareils plus ou moins sophistiqués ont été utilisés par OVINGTON *et al.* (1963), BARTOS et HUGHES (1969), PICARD (1977), CESAR (1971 a), LEGRAND (1979), FOURNIER (1982 a et b, 1987 a et b), ABBADIE (1983, 1984), GROUZIS (1987) etc..

Les avantages respectifs de ces deux types de procédés ont été discutés par CESAR (1971 a, 1984): le sondage est plus efficace que le prélèvement par blocs, mais il est parfois difficile à réaliser, en particulier dans les sols durs et caillouteux.

Le choix de la taille des monolithes ou du diamètre de la sonde ainsi que celui du nombre des prélèvements ramène aux problèmes d'échantillonnage abordés précédemment.

Dans le présent travail les prélèvements ont été faits à l'aide d'une sonde d'un diamètre de 8,3 cm (Ouango-Fitini et Lamto) ou de 6,4 cm (Nazinga) lorsque le sol n'était pas trop dur (Lamto, Ouango-Fitini et Nazinga), mais par blocs de 20x20 cm en période sèche pour certains sols caillouteux (Ouango-Fitini). Une méthode proche de celle de SCHUURMAN et GOEDEWAGEN (1971) consiste à introduire la sonde dans le sol par percussion; elle a été utilisée au Burkina Faso par LEGRAND (1979) et par GROUZIS (1979, 1987). Elle a été employée avec succès à Nazinga, même pendant les périodes les plus sèches.

A Ouango-Fitini, les relevés mensuels ont comporté, selon les saisons, le prélèvement jusqu'à 30 cm de profondeur de 4 blocs ou de 10 échantillons à la sonde de 8,3 cm de diamètre. A Nazinga, l'échantillonnage a toujours consisté en 20 prélèvements faits à la sonde de 6,4 cm de diamètre par percussion. Les prélèvements ont toujours été faits par couches de 10 cm.

* PROFONDEUR DE PRELEVEMENT

Il est à peu près impossible de prélever la totalité des racines et organes souterrains. En effet, si dans beaucoup

de milieux herbacés la plupart des racines (80 à 90%) se trouvent dans les 30 premiers centimètres, il s'en rencontre encore jusqu'à plus d'un mètre. La question de la profondeur jusqu'à laquelle il faut prélever nécessite donc une étude cas par cas. A cause de la lourdeur du travail, les prélèvements ne se font habituellement pas au delà de 30 à 70 cm, selon la nature du sol, mais la répartition des racines en fonction de la profondeur doit être étudiée par ailleurs pour permettre une extrapolation des résultats ainsi obtenus.

Sauf mention spéciale, toutes les mesures mensuelles de phytomasse racinaire présentées dans la suite de ce texte ont été faites jusqu'à la profondeur de 30 cm; divers niveaux, par couche de 10 cm, ont été distingués. Dans les faciès étudiés en 1980 à Ouango-Fitini, des prélèvements ont en outre été faits jusqu'à 50 cm de profondeur au mois de septembre dans la savane herbeuse et jusqu'à 50 cm en janvier et 70 cm en juillet dans la savane arbustive. A Nazinga, une série de prélèvements atteignant 40 à 120 cm selon la profondeur de l'horizon cuirassé a été faite aux mois d'avril et de septembre 1986 en complément des mesures mensuelles.

* SEPARATION DES RACINES ET DE LA TERRE

La séparation des racines et de la terre est une opération délicate. Elle se fait par tri à la main, par tamisage à sec ou par lavage puis passage sur un tamis. Ces méthodes associent dans certains cas l'utilisation d'une solution de densité élevée (AL-KAFAF, 1977), d'un dispersant des colloïdes (BARTOS et HUGHES, 1969), d'un jet d'eau sous pression avec agitation mécanique ou manuelle (BONZON, 1968, LAUENROTH et WHITMAN, 1977; CESAR, 1971 a et b; BARTOS et SIMS, 1974). Certains appareils comme celui de CESAR et BIGOT (1984) ont été mis au point pour faciliter cette séparation qui reste néanmoins longue et presque toujours imparfaite: une partie des fines racines reste mélangée à la terre ou passe à travers les mailles du tamis lors du lavage. CESAR (1984) évalue le poids de ces radicelles ainsi perdues à 33% du total. Les évaluations que j'ai moi-même faites sur des sols de Lamto conduisent aux même ordre de grandeur.

Dans le présent travail, sauf indication contraire, le tri a été fait par lavage à l'aide de tamis à maille de 0,5 mm.

* SEPARATION DES DIVERSES ESPECES, DE LA BIOMASSE ET DE LA NECROMASSE

La séparation des racines vivantes et des racines mortes présente également des difficultés. Leur aspect extérieur -couleur, morphologie, etc.- peut servir de critère pour un tri manuel, mais les erreurs sont alors trop fréquentes. L'utilisation de divers colorants vitaux a été tentée par certains auteurs, mais elle pose de nombreux problèmes encore non résolus. Une méthode efficace est l'emploi de traceurs radioactifs au C_{14}, mais elle est trop coûteuse pour que son usage puisse se généraliser. La séparation des différentes espèces entre elles, bien que fort difficile, semble réalisable, au moins dans certains cas, grâce à la chromatographie sur papier (CHILVERS, 1972).

Dans le présent travail la phytomasse souterraine a été considérée comme un tout sans distinguer la matière morte ni les diverses espèces.

* CONCLUSION

On voit que les problèmes posés par l'extraction et le tri des racines restent loin d'être résolus de manière satisfaisante et que les phytomasses évaluées par les méthodes actuelles ne sont que des valeurs indicatrices. Elles constituent, dans presque tous les cas, des estimations par défaut.

3.2. LES METHODES INDIRECTES DE MESURE DE LA PHYTOMASSE

Si diverses méthodes reposant sur des principes physiques variés ont été proposées (voir FOURNIER et LAMOTTE, 1983), la seule qui soit d'emploi courant parce qu'elle est simple et performante est la méthode des points-contacts ou points-quadrats. Les récents développements de la télédétection offrent certes des possibilités intéressantes pour des études où la précision requise n'est pas très grande (évaluation de la réserve fourragère sur de grandes superficies par exemple). Ces méthodes ne fournissent

cependant actuellement que des évaluations trop grossières pour permettre des calculs de production.

La méthode des points-quadrats, ou points-contacts, développée par LEVY et MADDEN (1933) pour l'étude quantitative de la structure des formations herbacées, a été largement utilisée dans les régions tempérées (HANSON, 1934; P. et J. POISSONET, 1969; etc.) et parfois tropicales (POISSONNET et CESAR, 1972; GROUZIS, 1979, 1987; DOS SANTOS, 1981; FOURNIER, 1982 a, 1983 b; BADIARA, 1986; MITJA, en préparation).

Le dispositif utilisé par POISSONET et CESAR (*op. cit.*) est un ruban gradué tendu au dessus de la végétation. A intervalle régulier, de longueur choisie en fonction de la densité et de la hauteur de la formation étudiée, une fine tige est descendue verticalement dans la végétation et tous les contacts des espèces avec la tige sont enregistrés. Il existe différentes variantes de ce dispositif, portant par exemple sur l'inclinaison et le nombre des aiguilles (TINNEY *et al.*, 1937; WARREN WILSON, 1960; etc.).

L'utilisation de tels dispositifs pour estimer la phytomasse aérienne a été tentée par divers auteurs. Des facteurs de correspondance entre le nombre total des contacts de l'aiguille avec la végétation et la phytomasse ont pu être établis (HANSON, 1934; ARNY et SCHMID, 1941; DREW, 1944; P. et J. POISSONET, 1969; ROY, 1977; BROCHIER, 1978; etc.). Il ressort cependant de ces études que la relation entre nombre de contacts et phytomasse varie d'une espèce à l'autre et qu'elle n'est pas toujours très constante dans une même espèce. Il est certes possible d'établir des facteurs de correction mais ce travail, généralement délicat, exige de nombreuses mesures préliminaires. Utilisée en complément des récoltes, la méthode des points-contacts fournit cependant des approximations satisfaisantes.

Le dispositif utilisé dans le présent travail est celui de POISSONNET et CESAR, la longueur totale de la ligne de mesure est de 10 m et celle de l'intervalle entre points de 10 cm, un relevé comporte donc 100 points. Les strates distinguées sont: 0-25cm, 25-50 cm, 50-100 cm, 100-200 cm et plus de 200 cm.

Pour conclure, les méthodes indirectes de la phytomasse ne sont pas aussi performantes que la mesure directe mais peuvent dans certains cas remplacer ou compléter de longues et fastidieuses récoltes. L'inconvénient majeur des méthodes indirectes est cependant qu'elles ne donnent généralement aucune information sur les parties souterraines des plantes qui représentent cependant une masse considérable et sont très importantes du point de vue fonctionnel. Le recours aux méthodes classiques de récolte reste donc pour elles le seul moyen d'investigation.

IV. ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

La manière la plus directe et la plus exacte d'estimer la production primaire nette est de mesurer en continu les échanges gazeux des plantes sur le terrain. De telles expériences ont été mises en oeuvre dans quelques cas (voir ECKARDT, 1968; LIETH *et al.*, 1975; MONTEITH, 1976), associant parfois l'usage de traceurs radioactifs (DAHLMAN et KUCERA, 1968; SINGH et COLEMAN, 1974; WAREMBOURG, 1977; CRESSWELL *et al.*, 1982;...). Ces méthodes, théoriquement très efficaces, posent en fait de très difficiles problèmes d'échantillonnage; elles sont en outre coûteuses et techniquement extrêmement délicates en milieu naturel, ce qui en limite l'application à quelques rares sites. La principale base d'acquisition des données de production primaire reste donc l'étude des variations de la phytomasse.

Un grand nombre de méthodes ont été proposées pour le calcul de la production primaire à partir des mesures de variation de la phytomasse. Une présentation détaillée et une analyse comparative des résultats obtenus avec les multiples variantes de neuf d'entre elles a été donnée par SINGH *et al.* (1975). Un précédent article, consacré à l'évaluation de la production en régions tropicales (FOURNIER et LAMOTTE, 1983), rappelle les principales d'entre elles, depuis la plus simple jusqu'à la plus élaborée. Ce travail, qui est repris dans les paragraphes suivants, permet de discuter les difficultés rencontrées et de souligner l'importance de la sous-estimation généralement faite avec les méthodes classiques.

Comme la mesure des variations de la masse végétale pose des problèmes assez différents pour les parties aériennes et les parties souterraines, il est d'usage de les étudier séparément, en faisant la distinction entre une "production primaire aérienne" et une "production primaire souterraine". Une telle distinction, bien que porteuse d'erreur dans la mesure où des échanges se font en permanence entre les parties aériennes et souterraines des plantes, a toutefois le mérite de permettre un calcul qui serait autrement impossible ou limité aux quelques rares études d'échanges gazeux en conditions naturelles.

Il faut souligner que le volume de la littérature consacrée à la phytomasse et à la production des parties souterraines est bien moins important que celui des études concernant les parties aériennes. Ceci est dû en partie à la difficulté technique de l'étude des racines et en partie à l'optique appliquée dans laquelle sont réalisés bon nombre de travaux sur les milieux herbacés. Lorsque le but d'un travail est l'évaluation des possibilités d'utilisation de pâturages

par des animaux domestiques, l'étude des organes souterrains des plantes, qui ne sont pas consommés, n'est en effet pas prioritaire. Ces deux raisons expliquent aussi pourquoi les résultats concernant la production primaire aérienne sont bien plus précis que ceux des parties souterraines.

4.1. METHODES DE LA PHYTOMASSE MAXIMALE ET DE LA DIFFERENCE MAXIMALE DE PHYTOMASSE

Une méthode simple pour évaluer la production primaire aérienne est de l'assimiler à la masse maximale de la végétation (matière vivante + matière morte, toutes espèces confondues), à la fin de la saison de croissance. La valeur maximale de cette phytomasse Pht est déterminée soit par une seule série de coupes simultanées (HADLEY et KIECKHEFFER, 1963; KUCERA *et al.*, 1967) soit avec plusieurs séries de coupes échelonnées dans le temps, de façon à ne pas laisser passer la période de la phytomasse maximale (BRAY *et al.*, 1959; HADLEY et BUCCOS, 1967; LESTER, 1969; MALONE, 1968; MAC NAUGHTON, 1968; etc.).

A cette méthode sont attachés deux types d'erreurs: comme une partie du matériel végétal produit a disparu par décomposition ou consommation avant la mesure, la production primaire est sous-estimée; cette sous-estimation est accrue par la diversité des cycles de développement des différentes espèces de la phytocénose. D'un autre côté, comme une partie du matériel végétal subsiste d'une année sur l'autre, la production se trouve surestimée et il n'est pas possible de savoir dans quelle mesure ces deux erreurs se compensent. Bien que dans les savanes le feu détruise chaque année presqu'en totalité la masse végétale aérienne -ce qui réduit beaucoup l'importance du deuxième type d'erreur- le problème demeure car une partie de la production est conservée dans les organes souterrains pour être réutilisée lors de la repousse. C'est donc uniquement dans le cas des communautés de plantes annuelles que le deuxième type d'erreur peut être considéré comme minime, le premier restant commun à tous les types de végétation.

Pour tenir compte de la phytomasse provenant du cycle antérieur de végétation qui subsisterait au début du nouveau cycle, d'autres auteurs ont proposé d'assimiler plutôt la production à la différence entre la phytomasse maximale et la

phytomasse minimale au cours d'un cycle ou au cours de chaque période d'activité de la végétation (OVINGTON *et al.*, 1963; SINGH, 1968).

En réalité les diverses espèces n'atteignent pas toujours leur phytomasse maximale au même moment (ODUM, 1960); ce fait conduit évidemment à sous-estimer la production (fig. IX.1 et IX.2.3). Pour éliminer cette autre source d'erreur, on a recherché, grâce à des coupes plus fréquentes, le ou les maximums correspondant à chacune des espèces (MALONE, 1968; SINGH, 1968; LAUENROTH, 1970, 1973; CESAR, 1971 b; SINGH et YADAVA, 1974; CESAR et MENAUT, 1974). La production totale se calcule alors comme la somme des productions de chaque espèce, type de calcul qui peut se résumer par la formule:

$$P = \sum_{s=1}^{s=n} (\text{Pht. max.} - \text{Pht. min.})_s$$

où P représente la production,

Pht. max. et Pht. min. les phytomasses maximale et minimale,

et s chacune des différentes espèces.

Certains auteurs (par exemple SIMS et SINGH, 1978) font la somme des différences maximales de la biomasse de chaque espèce et non pas de leur phytomasse. Cette méthode, *a priori* moins bonne que la précédente, est souvent la seule possible car le tri des différentes espèces dans le matériel mort est extrêmement difficile de telle sorte que la nécromasse est généralement traitée comme un tout.

Lorsque l'échantillonnage ne porte que sur des surfaces peu importantes, ce qui est, par force, souvent le cas, les variances sont fortes et les maximums obtenus pour chaque espèce n'ont parfois guère de sens. Comme ce sont systématiquement les maximums qui sont pris en compte, le danger de ce mode de calcul peut donc être de surestimer la production. On peut toutefois regrouper les espèces de phénologie semblable, de manière à diminuer les variances et les valeurs de production risquent moins alors d'être surestimées.

PHYTOMASSE ET PRODUCTION PRIMAIRE

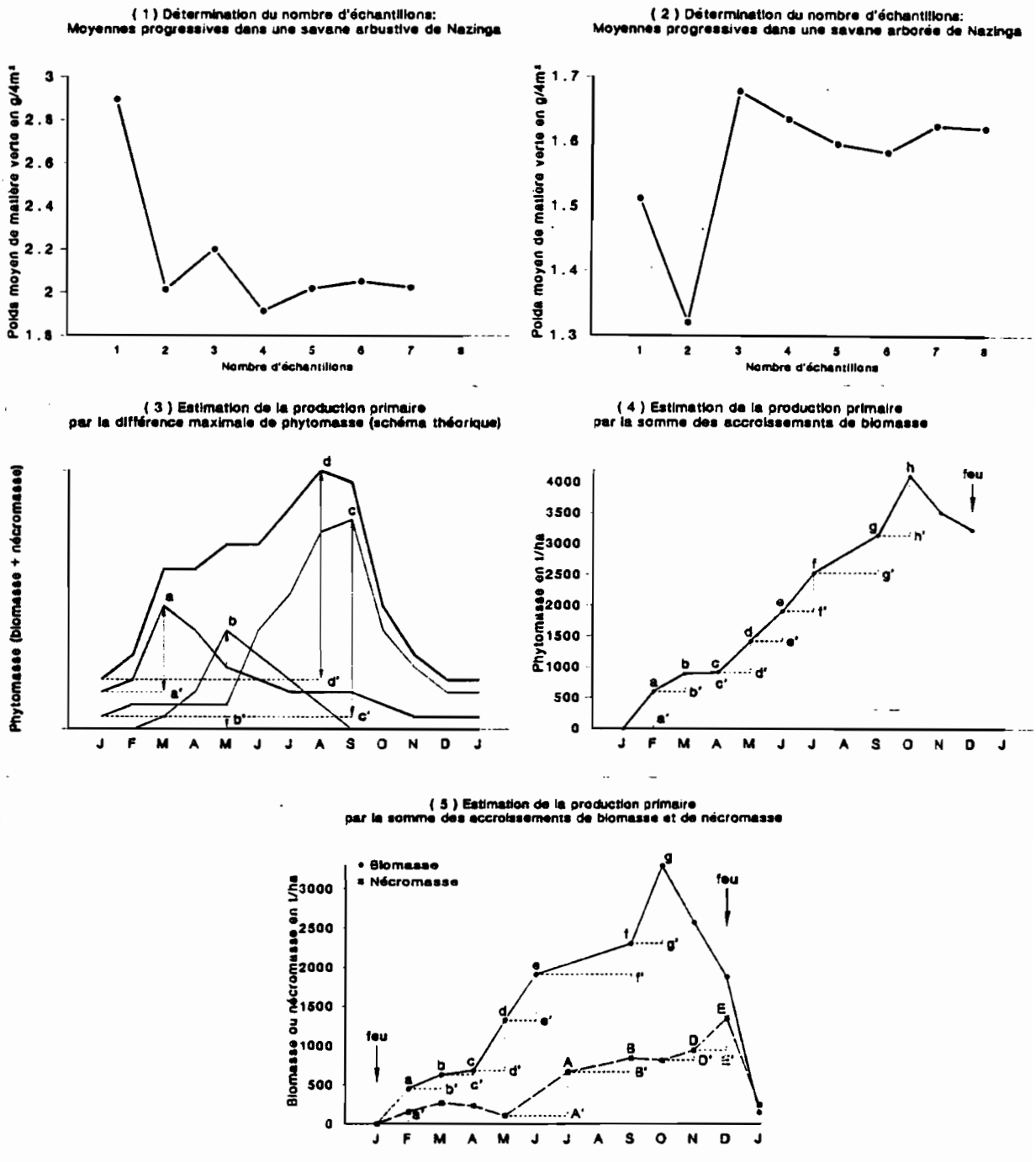


FIGURE IX.2. Méthodes d'étude des phytomasses et de la production de la strate herbacée des savanes (d'après FOURNIER et LAMOTTE, 1983).

4.2. METHODE DE LA SOMME DES ACCROISSEMENTS

Une autre méthode, proposée par MILNER et HUGHES (1968) et par KELLY *et al.* (1974), consiste à faire la somme de toutes les variations positives de la biomasse entre des coupes aussi fréquentes que possible, en considérant soit l'ensemble des végétaux, soit les espèces prises une à une (fig. IX.2.4). La formule exprimant ce type de calcul est alors:

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta B_i$$

où i représente le numéro d'ordre des coupes successives et ΔB_i les variations positives de la biomasse depuis le relevé précédent.

L'évaluation de la production par espèce, quoique théoriquement plus correcte que le calcul sur l'ensemble des végétaux, se heurte à la difficulté déjà citée de l'importante variance des valeurs de biomasse de chacune des espèces par suite de l'impossibilité de pratiquer un échantillonnage suffisant. Le classement des diverses espèces en groupes fonctionnels proposé par LAUENROTH (1973) constitue un compromis entre le calcul sur l'ensemble des végétaux et le calcul par espèces.

On peut proposer une autre variante de la méthode: la somme se fait sur les variations positives de la phytomasse (matériel vivant + matériel mort) plutôt que sur celles de la seule biomasse. La formule de calcul devient alors:

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Pht_i$$

où i représente le numéro d'ordre des relevés et ΔPht_i la variation positive depuis le relevé précédent.

4.3. INTRODUCTION DES VARIATIONS DE LA MATIERE MORTE DANS LES CALCULS

On peut, comme le propose GOLLEY (1965), corriger le calcul précédent en prenant en compte à la fois les variations de la biomasse et celles de la nécromasse (fig. IX.2.5). La formule résumant ce type de calcul est alors:

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \Delta N_i)$$

où ΔB_i est la variation de biomasse et ΔN_i la variation de la masse de matière morte entre deux relevés consécutifs.

La nécessité de tenir compte d'un passage possible de la matière du compartiment vivant vers le compartiment mort, en l'absence de toute production, impose un certain nombre de conditions sur le signe et les valeurs relatives de ΔB_i et ΔN_i pour leur intégration au calcul; elles sont explicitées dans le tableau IX.I.

La séparation des différentes espèces étant, comme on l'a déjà dit, extrêmement difficile au sein de la matière morte, l'évaluation de la quantité de ce matériel doit généralement être faite globalement, si bien que le calcul porte sur la totalité des espèces.

Une nouvelle correction peut être introduite si l'on tient compte de la perte de poids à la fanaison (voir CESAR et MENAUT, 1974). A cause d'une migration de matière des organes sénescents vers les autres (voir par exemple HOPKINSON, 1966) et peut-être d'un lessivage et d'un début de décomposition sur pied, le poids des organes morts n'est en effet plus que de a fois celui de la matière vivante correspondante (N = a.B), de sorte que l'estimation de la production devient:

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \Delta N_i/a)$$

L'intégration de ΔBi et ΔNi au calcul dépend de leur signe et de leurs valeurs relatives (tab. IX.1).

TABLEAU IX.1. Conditions d'intégration des valeurs dans le calcul de la production primaire par la somme des accroissements de biomasse et de nécromasse (d'après FOURNIER et LAMOTTE, 1983).

DIFFERENTES POSSIBILITES	Variations depuis le relevé précédent		Production depuis le relevé précédent	REMARQUES
	de la biomasse ΔBi	de la nécromasse ΔNi	Pi	
1	+a	0	a	
2	+b	+c	b+c	
3	+d	-e	d	
4	-f	0	0	
5	-g	+h	h-g	$\lvert h\rvert > \lvert g\rvert$
6	-j	+k	0	$\lvert k\rvert < \lvert j\rvert$
7	-l	-m	0	
8	0	+n	n	

Ce type de raisonnement n'est toutefois pas tout à fait rigoureux, car la correction apportée conduit à compter deux fois la matière provenant des organes sénescents qui est redistribuée dans les parties vivantes; elle risque donc de surestimer la production. Cette erreur ne compense toutefois certainement pas la sous-estimation introduite par la disparition de matière qui échappe aux mesures, de sorte que les valeurs obtenues sont vraisemblablement meilleures que les précédentes.

4.4. LE PROBLEME DE LA DECOMPOSITION DE LA MATIERE MORTE ET DE LA CONSOMMATION PAR LES ANIMAUX

Une source d'erreur des méthodes précédentes est l'absence d'évaluation de la masse végétale disparue entre deux relevés par consommation ou par décomposition en dehors de la perte de poids à la fanaison.

4.4.1. CONSOMMATION

La consommation par les animaux est très difficile à estimer directement. On procède souvent en comparant des zones protégées par des barrières ou des cages avec des zones non protégées (un tel essai d'évaluation sera présenté dans le chapitre XI), mais ces dispositifs introduisent inévitablement une perturbation du milieu (MILNER et HUGHES, 1968). On sait par ailleurs que la consommation d'une partie des herbes détermine en général ou bien une augmentation ou bien une diminution de la production. Les travaux de KELLY et WALKER (1976) en Rhodésie ont en effet montré qu'une consommation modérée par le bétail ou par les grands herbivores sauvages augmentait la production du tapis herbacé pérenne, tandis qu'une forte consommation la diminuait, tout en entraînant un changement de la composition botanique en faveur des espèces annuelles. Mieux vaut donc se fonder sur les études de consommation des principaux animaux (LAMOTTE, 1967), mais cela n'a été réalisé que dans les quelques cas où une étude approfondie de l'écosystème tout entier a été poursuivie (LAMOTTE, 1967; SINCLAIR, 1975)).

4.4.2. DECOMPOSITION

WIEGERT et EVANS (1964) calculent la production P_i entre deux mesures à partir des variations de la biomasse ΔB_i, de celles de la nécromasse ΔN_i et de la vitesse D_i de disparition de la nécromasse pendant l'intervalle de temps Δt considéré:

$$P_i = \Delta B_i + \Delta N_i + \bar{n}_i . D_i . \Delta t$$

où $\bar{n}_i$ est la nécromasse moyenne pendant l'intervalle.

Pour mesurer D_i, ces auteurs choisissent deux placettes aussi semblables que possible; ils y laissent la matière déjà morte mais en retirent la matière vivante pour éviter tout nouvel apport de matériel mort. La récolte et la pesée de la matière morte sont faites au temps t sur la première placette et au temps $t + \Delta t$ sur la deuxième, où une décomposition a pu se produire. La comparaison des deux valeurs donne:

$$D_i = (1/\Delta t).Ln(N_t/(N_{t+\Delta t}))$$

Il est toutefois peu vraisemblable que la perturbation apportée en supprimant la matière vivante n'influence pas la vitesse de décomposition de la matière morte. C'est pourquoi LOMNICKI *et al.* (1968) ont proposé une modification de la méthode: c'est la matière morte N_{1t} qui est retirée de la première placette et mesurée au temps t, une nouvelle mesure au temps $t + \Delta t$ permettra de savoir quelle quantité $N_{it+\Delta t}$ de matière morte a été produite dans l'intervalle. La quantité $(N_{it}+N_{it+\Delta t})$ est alors comparée à la quantité N_2 de matière morte présente au temps $t + \Delta t$ sur la deuxième parcelle qui n'a pas été touchée jusqu'à cette date. Cette méthode modifiée a été rerise par CORNET (1981) pour des végétations du Sahel sénégalais. Cette solution intéressante déplace cependant le problème plutôt qu'elle ne le résoud car la végétation est encore perturbée.

Au total la formule de calcul la plus complète de la production primaire aérienne est donc:

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + (\Delta N_i/a).N_i.D.\Delta t+C_i)$$

Elle ne tient cependant pas compte des échanges d'assimilats entre parties aériennes et parties souterraines.

4.5. METHODES "MORPHOLOGIQUES" POUR L'EVALUATION DU RENOUVELLEMENT DE LA MATIERE

Les méthodes dites morphologiques ne sauraient remplacer la mesure directe de la biomasse par la récolte mais, devant les difficultés rencontrées dans la mesure de la mortalité et de la consommation de la matière vivante, elles ont été proposées comme complément.

4.5.1. LA METHODE DE WILLIAMSON

WILLIAMSON (1976) propose d'étudier la dynamique de renouvellement des feuilles pour mieux cerner les phénomènes de perte de biomasse entre les récoltes. Ces pertes sont dues à la sénescence et à la consommation. La mortalité des feuilles en conditions naturelles est suivie grâce à un marquage sur le terrain, la vitesse de renouvellement du matériel foliaire entre deux relevés en est ensuite déduite et elle est mise en relation avec les variations de la température. Ces données, combinées à celles de phytomasse et de températures journalières réunies par ailleurs, sont utilisées pour corriger le calcul de la production. Les valeurs ainsi obtenues sont environ deux fois supérieures à celles fondées sur la récolte.

4.5.2. LA METHODE UTILISEE DANS LE PRESENT TRAVAIL

J'ai utilisé, en complément de la récolte des phytomasses dans les savanes de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1982 a; FOURNIER ET LAMOTTE, 1983) et de Nazinga, une méthode qui se classe aussi parmi les méthodes "morphologiques". Elle s'inspire de celle de WILLIAMSON (1976) dont elle représente une version simplifiée, plus adaptée aux conditions tropicales. Elle s'appuie sur l'étude de la dynamique foliaire des principales espèces qui a été présentée dans les chapitres VI à VIII du présent travail et sur des mesures de biomasse par la récolte.

La variation de biomasse ΔBi pendant l'intervalle i est égale à la production Pi diminuée de ce qui a disparu (Ei) par consommation ou mortalité:

$$\Delta Bi = Pi - Ei$$

Une estimation globale de la quantité de matière vivante disparue conduirait à estimer la production primaire en évitant les difficiles mesures de consommation et de décomposition. L'étude démographique des populations de feuilles de Graminées en conditions naturelles permet une telle approche. Elle convient pour prendre en compte la consommation par les petits animaux mais nécessite une protection contre les grands herbivores sauvages ou domestiques.

Le suivi des quelques espèces de Graminées dominantes tout au long d'un cycle annuel de croissance fournit pour chacune d'entre elles le nombre moyen de feuilles vivantes et de feuilles mortes présentes sur la touffe chaque mois, ainsi que le nombre de feuilles nées et disparues pendant l'intervalle entre deux relevés. Pour chaque espèce et chaque intervalle il est donc facile de calculer la proportion xi de feuilles ayant disparu par rapport au nombre moyen de feuilles vivantes pendant l'intervalle. Si l'on admet que cette valeur représente le taux de disparition de la matière vivante, la quantité de matière disparue Ei peut être très simplement calculée à partir des mesures de biomasse:

$$Ei = \bar{B}i.xi$$

où $\bar{B}i$ est la biomasse moyenne pendant l'intervalle i

Comme les valeurs de la biomasse de chaque espèce ont souvent des variances élevées, il est préférable d'effectuer le calcul de production à partir de la biomasse globale. Cela revient à admettre que la végétation est exclusivement composée des Graminées dominantes étudiées. Une telle hypothèse est souvent acceptable dans la mesure où les autres espèces ne représentent qu'une faible biomasse. La valeur de xi utilisée pour le calcul est alors une moyenne pondérée des xi obtenus pour chaque espèce.

4.6. CALCUL DE LA PRODUCTION DES PARTIES SOUTERRAINES ET DES PLATEAUX DE TALLAGE

Les difficultés déjà évoquées de récolte et de tri ne permettent pas d'obtenir pour les parties souterraines des valeurs aussi précises que pour la phytomasse aérienne. L'estimation de leur production est donc, elle aussi, plus difficile et moins précise.

Une partie de la production se conserve dans le sol d'un cycle au suivant dans les formations végétales à plantes pérennes; ce sont d'ailleurs ces organes enfouis qui assurent la repousse en début de cycle. Même dans les formations herbeuses à espèces annuelles, une certaine quantité de racines subsiste d'une année à l'autre (voir GROUZIS, 1987), mais il s'agit alors uniquement de matériel mort. Une estimation correcte de la production ne saurait donc se fonder sur une seule série de prélèvements simultanés. Il est nécessaire de répéter les mesures, de façon à déterminer les maximums et les minimums de la phytomasse.

Comme la phytomasse souterraine présente presque toujours des variations fréquentes, rapides et de forte amplitude, la différence maximale de la phytomasse sous-estime *a priori* nécessairement la production. La méthode de la somme des accroissements entre relevés successifs paraît donc plus correcte. A cause de la difficulté à distinguer les parties vivantes des parties mortes, et *a fortiori* les différentes espèces entre elles, les estimations de la production s'appuient sur des valeurs globales de phytomasse (matériel vivant + matériel mort). De telles évaluations constituent presque toujours des sous-estimations, comme l'a montré l'étude des parties aériennes; elles n'en donnent pas moins des ordres de grandeur.

PERSSON (1978) et SINGH *et al.* (1984) signalent toutefois dans le cas de la méthode de la somme des accroissements un danger de surestimation de la production, lié à la variabilité des échantillons prélevés. La plupart des maximums et minimums observés pourraient n'être en fait que des artefacts ne correspondant pas à une production réelle. Appliquant un modèle mathématique à des mesures de LAUENROTH et WHITMAN (1977) -10 prélèvements annuels de 10 échantillons de phytomasse dont le coefficient de variation moyen σ/X vaut 32%- SINGH et al. (1984) évaluent la surestimation à 3,2 fois. Si le nombre d'échantillons est porté à 30 par prélèvement, la surestimation est ramenée à moins de 2 fois. Le coefficient de variation obtenu à Nazinga sur les 20 échantillons de

phytomasse de racines prélevés mensuellement n'étant que de 25% environ, le risque de surestimation est certainement moins élevé que pour les mesures de LAUENROTH et WHITMAN.

La somme peut se faire sur l'ensemble des racines ou encore en distinguant différentes strates dans le sol. La somme des valeurs par niveau a été proposée pour tenir compte d'une probable différence de comportement des organes souterrains en fonction de la profondeur. Il est connu en effet que les racines ont un développement plus actif lorsque le sol est humide (voir par exemple CALLOT *et al.*, 1982); or les conditions hydriques varient très sensiblement en fonction de la profondeur à une période donnée. Il est ainsi possible qu'il se produise un développement de racines à un niveau et simultanément une disparition à un autre niveau: la production risque alors d'être masquée si les calculs sont faits sur les valeurs globales. Dans un premier temps on considère donc chaque niveau séparément et la production totale est ensuite calculée comme la somme des accroissements de chaque niveau.

Un risque de surestimation s'attache toutefois à ce calcul car il est possible qu'une augmentation observée à un niveau corresponde à une redistribution des assimilats plutôt qu'à une réelle production. La sous-estimation liée à l'imperfection des techniques de récolte et de tri des racines n'est cependant certainement pas compensée, de sorte que le calcul par niveau conduit vraisemblablement à des estimations plus correctes que le précédent.

Le tri des parties vivantes et des parties mortes est également très difficile pour les plateaux de tallage, essentiellement composés des bases des tiges et des gaines foliaires. Le calcul de leur production se fait donc aussi en faisant la somme des accroissements de la phytomasse.

Pour conclure il faut à nouveau souligner que les évaluations de production de racines ne sont que des ordres de grandeur. Les techniques d'extraction des organes souterrains ne permettent que des mesures fortement sous-évaluées des phytomasses réelles. Or les organes qui échappent le plus fréquemment à ces mesures, les fines radicelles, sont justement les plus importants dans les phénomènes de production. L'impossibilité de séparer avec sécurité les organes vivants des parties mortes augmente encore la probabilité de sous-estimation, de même que la variabilité de comportement des racines dans les différentes couches de sol selon leur humidité. Il existe en revanche d'importants risques de surestimation de la production liés à la forte variabilité des échantillons et au type de calcul choisi, sans qu'il soit possible de savoir comment ces différents risques se compensent. Le choix des méthodes de calcul peut se discuter, mais il reste, dans l'état actuel des techniques, en grande partie intuitif.

CHAPITRE X

LES CYCLES SAISONNIERS DES PHYTOMASSES

1. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE AERIENNE

Un certain nombre d'exemples, répartis entre les latitudes 12°N et 6°N, vont permettre d'illustrer le cycle saisonnier de la phytomasse et de la production primaire.

Les uns correspondent aux données que j'ai personnellement accumulées entre 1980 et 1986 dans les sites de Ouango-Fitini, de Lamto et de Nazinga, quelques autres ont été réunies sous ma direction (OUEDRAOGO, P.M., 1985), d'autres encore proviennent des travaux conduits par divers chercheurs en Afrique de l'Ouest dans les localités de Lamto (CESAR, 1971 b, 1978, 1981; ABBADIE, 1983, 1984), de Kawaha (CESAR, 1978, 1981), de Badikaha (CESAR, 1978, 1981; BRUZON, 1986 a et d, 1988), de Léo (TOUTAIN, 1974) et de Tiogo (VERCHOT, 1987). Les résultats qui concernent la localité de Gampéla au Burkina Faso ont été extraits des travaux des étudiants de l'Université de Ouagadougou (N'GARSARI, 1983; BADINI, 1985; DARGA, 1986).

1.1. GAMPELA ET TIOGO, LOCALITES SOUS CLIMAT SOUDANIEN SEC

1.1.1. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE A GAMPELA

Le suivi d'une dizaine de faciès différents a été réalisé entre 1982 et 1985 à la Station Expérimentale de l'Université de Ouagadougou, au voisinage du village de Gampéla (12°25'N, 01°22'W). Tous les faciès d'étude sont plus ou moins régulièrement fréquentés par des troupeaux de bovins

et les résultats présentés ne sont donc que des valeurs approchées des phytomasses potentielles.

* VARIATION INTERFACIES DE LA PHYTOMASSE

Trois faciès relativement humides ont été étudiés au cours du cycle de végétation de 1982 (N'GARSARI, 1983; fig. X.1). Les deux premiers se localisent sur une terrasse de la rivière Massili; leurs sols hydromorphes, très semblables, ne se différencient que par un tassement de l'horizon humifère dans l'un d'entre eux, à cause du piétinement de troupeaux ayant intensément fréquenté le site les années précédentes et s'y rencontrant encore parfois. La strate herbacée comprend les Graminées pérennes *Andropogon gayanus*, *Cymbopogon schoenanthus* et l'annuelle *Pennisetum pedicellatum*, tandis que *Butyrospermum paradoxum*, *Piliostigma reticulatum*, *Securinega virosa* et diverses espèces *d'Acacia* constituent la strate ligneuse. Le troisième faciès est un bas-fond au sol hydromorphe à pseudogley dont la strate herbacée est dominée par les deux pérennes *Vetiveria nigritana* et *Panicum anabaptistum* ainsi que par l'annuelle *Andropogon amplectans*. Sa strate ligneuse comprend surtout *Balanites aegyptiaca*, *Mitragyna inermis* et *Piliostigma reticulatum*.

La phytomasse maximale la plus forte (près de 5t/ha) se rencontre dans le bas-fond (fig. X.1); les deux autres atteignent respectivement 3,5 t/ha sur sol tassé et 4,0 t/ha sur sol non tassé. Une situation topographique basse semble donc favoriser une forte production alors que le tassement du sol, qui s'accompagne d'un glaçage important de surface, la freine.

Une autre série de quatre faciès suivis par BADINI (1985) pendant le cycle de végétation 1984, correspond à un net gradient d'hydromorphie (fig. X.2). Le point le plus élevé -et donc le plus sec- est une savane arbustive de plateau cuirassé sur sol ferrugineux tropical lessivé; sa strate herbacée, dominée par des Graminées annuelles, s'accompagne d'une strate ligneuse claire comprenant surtout *Securinega virosa* et *Piliostigma reticulatum*. Le deuxième faciès, une vieille jachère située sur le replat d'une pente, repose sur un sol ferrugineux peu épais; les deux espèces *Butyrospermum paradoxum* et *Terminalia avicennioides* dominent la strate ligneuse de cette savane arborée claire tandis que la Graminée pérenne *Andropogon gayanus* et les annuelles *A. pseudapricus* et

A. fastigiatus constituent l'essentiel de la strate herbacée. Le troisième faciès, localisé sur une terrasse, est une savane boisée à *Combretum glutinosum* et *Strychnos spinosa*; il s'agit aussi d'une vieille jachère dont la strate herbacée abrite les pérennes *Andropogon gayanus* et *Cymbopogon schoenanthus* et la strate ligneuse *Combretum glutinosum*, *Securinega virosa* et *Vitellaria paradoxa*. Son sol ferrugineux, hydromorphe en profondeur, présente un tassement de l'horizon humifère provoqué par le piétinement des animaux domestiques qui traversent la parcelle et y pâturent parfois. Bien que l'impact des troupeaux se marque surtout par le piétinement, une partie de la matière végétale produite est en outre détruite ou consommée et les phytomasses mesurées sont des estimations par défaut. Le quatrième et dernier faciès est un bas-fond arbustif sur sol hydromorphe à pseudogley; sa flore comprend principalement *Securinega virosa* et *Feretia apodanthera* pour les végétaux ligneux, ainsi que la pérenne *Brachiaria jubata* et l'annuelle *Setaria sphacelleta* pour les plantes herbacées. Dans ce site, fréquenté comme le précédent par des bovins, la phytomasse ne représente qu'une estimation par défaut des valeurs potentielles.

Quelques remarques sont suggérées par la comparaison des cycles de phytomasse des quatre faciès (fig. X.2). Tout d'abord la phytomasse maximale atteint dans le replat une valeur sensiblement plus élevée que sur le plateau, bien que les deux sites aient le même type de sol: il est vraisemblable que le faciès de replat, sujet à une hydromorphie temporaire, possède malgré un sol relativement plus riche, bien que plus mince, que celui du plateau.

Entre le replat de mi-pente et la terrasse du cours d'eau, la différence consiste surtout en un décalage du cycle dans le temps: les phytomasses maximales diffèrent peu, mais le faciès de replat sur sol ferrugineux tropical est plus précoce que la terrasse sur sol hydromorphe. Ce décalage est certainement à attribuer à une différence de nature des sols, qui conditionne leur capacité de rétention d'eau: en début d'année l'eau est plus rapidement disponible dans le moins argileux des deux sites, le replat.

Les phytomasses atteintes sur la terrasse diffèrent peu de celles du bas-fond, mais l'étalement du cycle y est moins prononcé. L'eau de ruissellement qui vient alimenter le bas-fond dès le début de la saison des pluies lui permet de commencer son cycle de croissance végétale plus tôt que la terrasse, malgré la ressemblance de leurs sols.

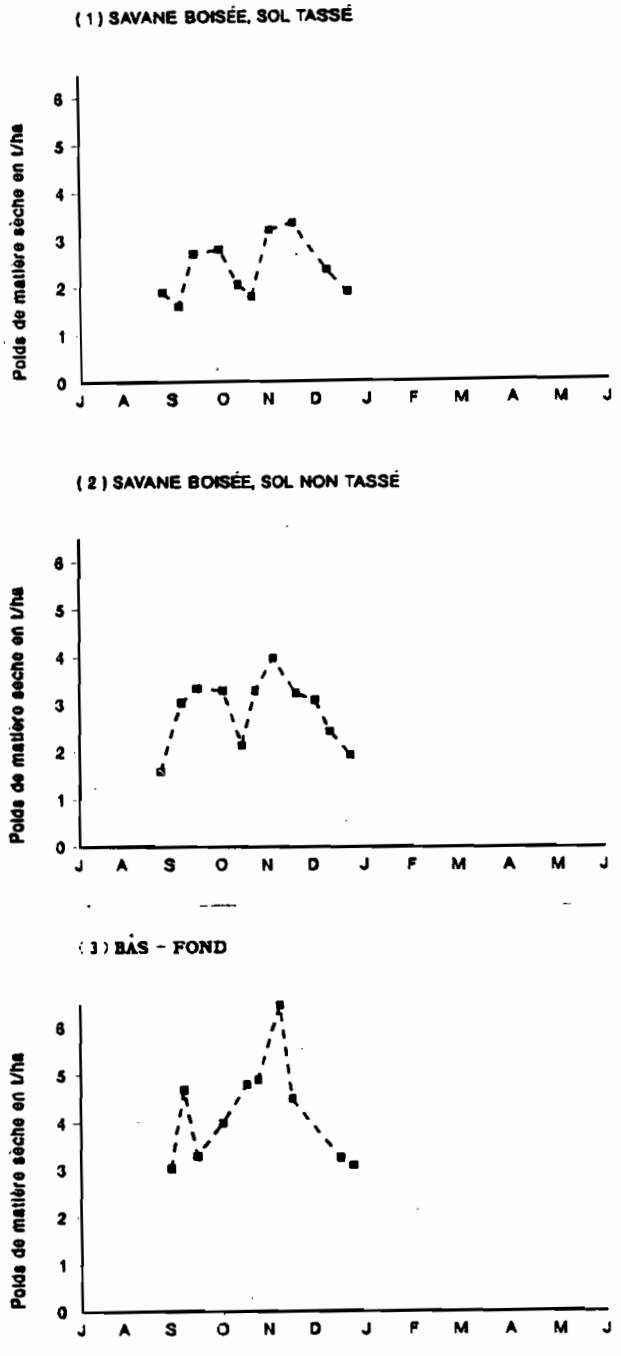


FIGURE X.1. Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans trois faciès des savanes de Gampéla (12°25'N, 01°22'W) au Burkina Faso, d'après N'GARSARI (1983).

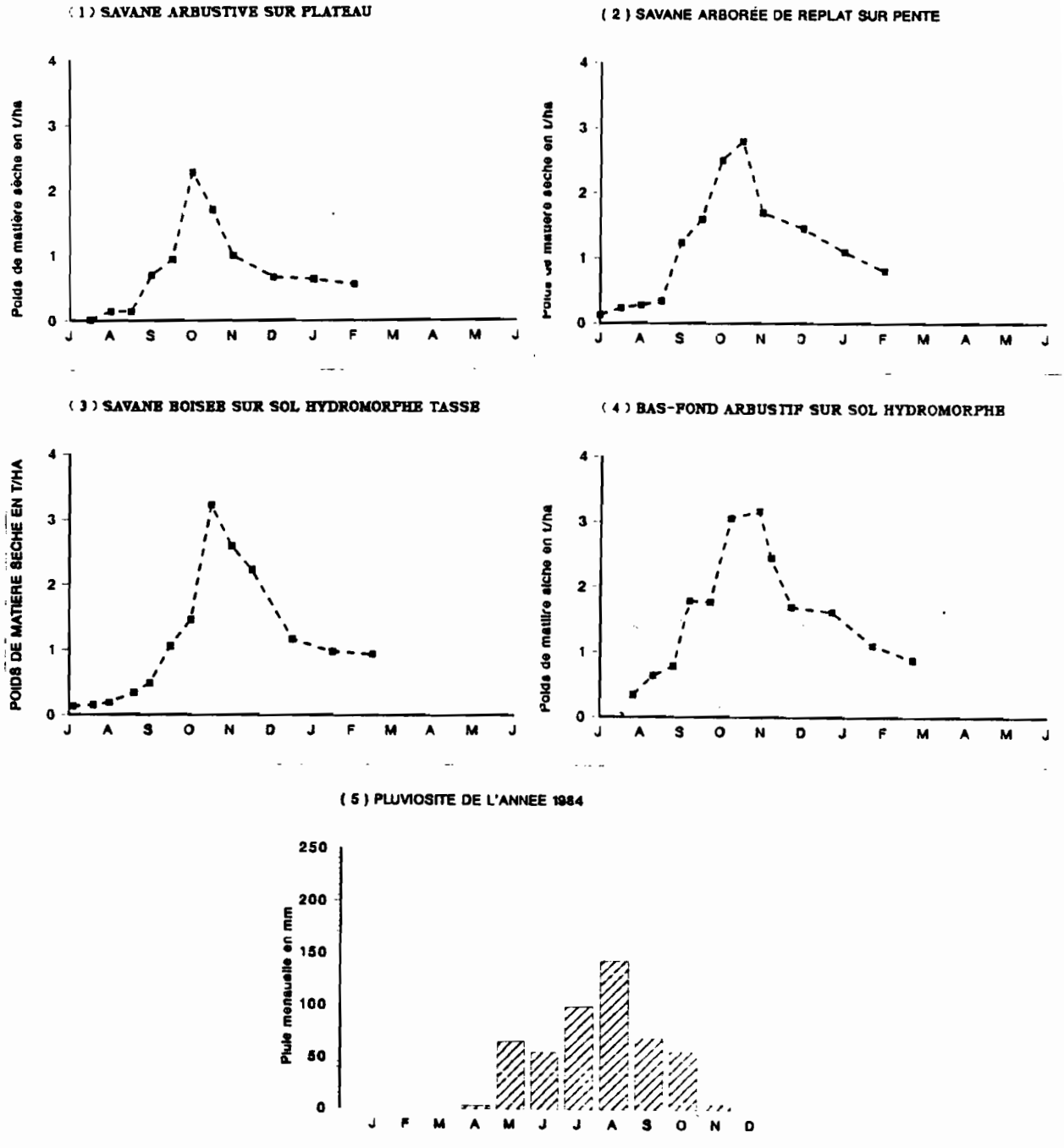


FIGURE X.2. Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Gampéla (12°25'N, 01°22'W) au Burkina Faso, d'après BADINI (1985).

DARGA (1986) a également suivi en 1985 l'évolution de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès de Gampéla soumis au pâturage (fig. X.3). Les deux premiers, un plateau cuirassé et un replat de mi-pente, sont les mêmes que ceux étudiés par BADINI l'année précédente; le troisième, une vieille jachère sur terrasse, possède un sol ferrugineux tropical peu lessivé à hydromorphie temporaire. La strate herbacée de cette savane arborée comprend la Graminée pérenne *Andropogon gayanus* et les annuelles *A. pseudapricus* et *Pennisetum pedicellatum;* son couvert ligneux est assuré principalement par *Butyrospermum paradoxum, Ziziphus mauritiana* et *Dichrostachys cinerea*. Le quatrième faciès, sur sol hydromorphe à pseudogley, est un bas-fond à Graminées pérennes (principalement *Vetiveria nigritiana* et *Acroceras amplectans*) dont la strate ligneuse est dominée par *Balanites aegyptiaca, Piliostigma reticulatum* et *Mitragyna inermis*. Ce faciès ressemble beaucoup à celui qu'avait suivi N'GARSARI trois ans plus tôt.

Les résultats confirment que la phytomasse maximale du replat est supérieure à celle du plateau, que l'étalement du cycle est plus prononcé sur la terrasse que sur le replat et dans le bas-fond que sur la terrasse. Une assez forte sous-estimation de la phytomasse du bas-fond, liée aux difficultés de l'échantillonnage pendant la période d'inondation (DARGA, 1986) ne permet cependant pas de comparer les valeurs maximales obtenues à celles des autres faciès.

* VARIATION INTERANNUELLE DE LA PHYTOMASSE

Deux mêmes faciès de plateau cuirassé et de replat de mi-pente ont été étudiés par BADINI en 1984 et par DARGA en 1985, ce qui permet d'évaluer la variabilité interannuelle.

Les courbes d'évolution de la phytomasse apparaissent nettement différentes: le maximum de la phytomasse de 1985 est supérieur à celui de 1984 dans un rapport de 10 à 7 environ et le cycle de cette deuxième année, plus étalé, ne présente pas de stagnation jusqu'à la mi-août comme celui de la première (fig. X.2.5 et X.3.5). Or la pluviosité de 1984, qui n'atteint que 80% de celle de 1985, montre en revanche une répartition mensuelle plus régulière (fig. X.2.5 et X.3.5): les pluies de mai 1984 ne permettent pas à la croissance de la végétation herbacée de débuter et la meilleure répartition des précipitations ne compense pas leur faiblesse.

PHYTOMASSE ET PRODUCTION

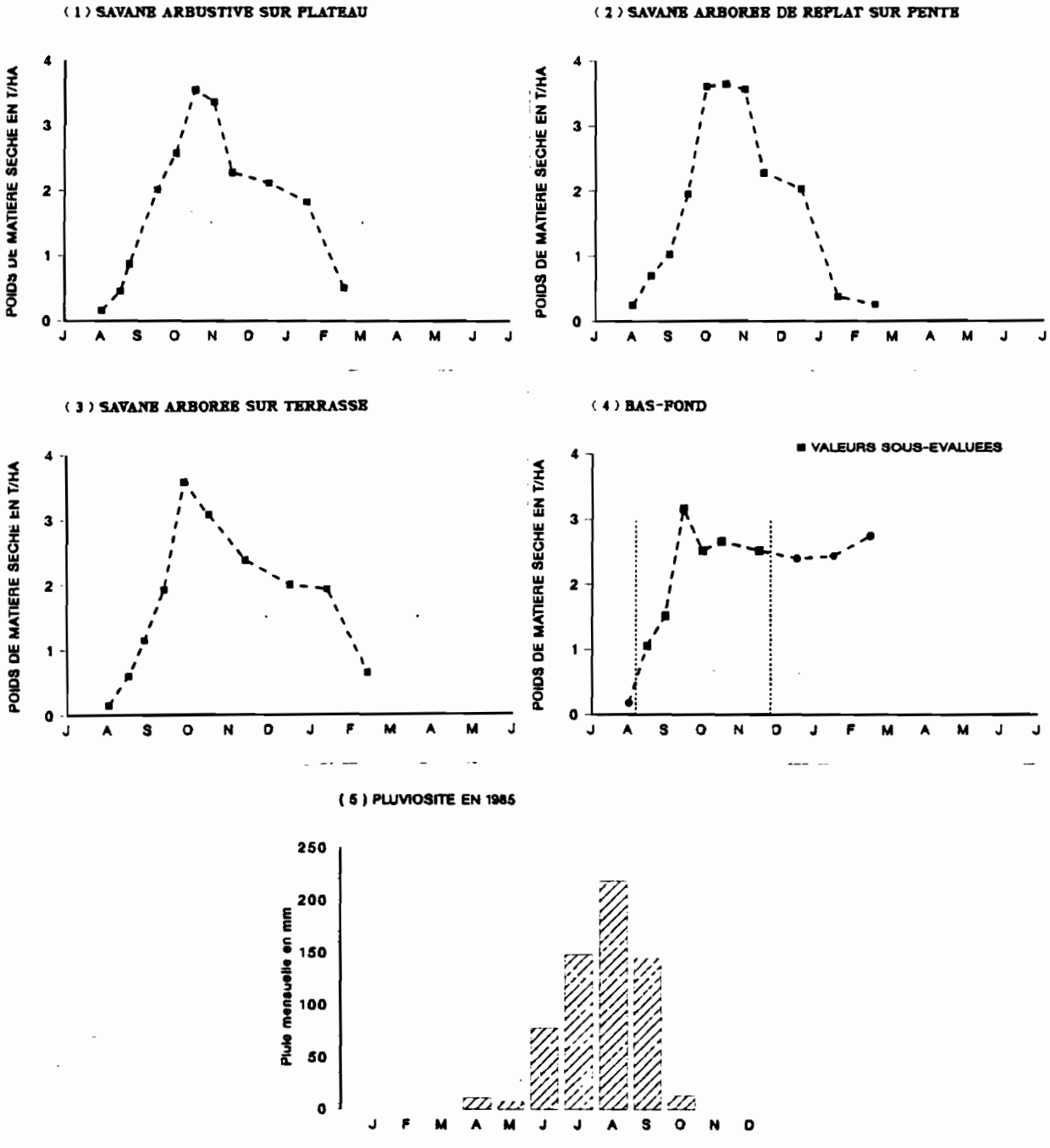


FIGURE X.3. Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Gampéla (12°25'N, 01°22'W) au Burkina Faso, d'après DARGA (1986).

1.1.2. LA PHYTOMASSE MAXIMALE A TIOGO

Des mesures de phytomasse maximale ont été faites pendant l'année 1986 dans la "forêt classée" de Tiogo, qui s'étend entre les latitudes 12°11' et 12°24'N et entre les longitudes 2°39' et 2°52'W (VERCHOT, 1987). Les deux milieux de savane arborée choisis sont contigüs et tous deux localisés à mi-pente sur des sols ferrugineux tropicaux. Dans le premier, dominé par *Combretum nigricans*, *Piliostigma reticulatum* et *Ximenia americana* pour la strate ligneuse, par les annuelles *Andropogon pseudapricus* et *Pennisetum pedicellatum* pour la strate herbacée, la densité des ligneux atteint 416 individus à l'hectare. Le second, au couvert ligneux moins dense (233 individus à l'hectare), renferme principalement *Guiera senegalensis* et *Combretum nigricans* dans sa strate ligneuse et l'annuelle *Loudetia togoensis* dans sa strate herbacée.

La phytomasse maximale atteinte est sensiblement plus élevée dans le second faciès que dans le premier, ce qui suggère un effet dépressif du couvert ligneux sur la croissance des végétaux herbacés (tab. X.1).

1.2. NAZINGA ET SA REGION, SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE

Le Ranch de Gibier de Nazinga (11°09'N, 01°36'W) est une station soumise à un climat soudanien humide d'après la classification de RIOU (1988).

Des mesures de phytomasse maximale y ont été faites dans un total de huit faciès en octobre 1984 (FOURNIER, 1987 a et 1987 b) et dans 36 autres en octobre 1985 (OUEDRAOGO, P. M., 1985). Ce travail a été complété par le suivi mensuel du cycle de la phytomasse dans six faciès pendant les années 1985 (FOURNIER, 1987 b) et 1986. La présentation détaillée de chacun de ces faciès d'étude, avec leur liste floristique, leurs caractéristiques topographiques et édaphiques, ainsi que pour leur localisation précise dans le territoire du ranch ont été données précédemment (§ 3.5.2, chapitre III).

TABLEAU X.1. Phytomasse maximale herbacée aérienne de deux faciès de savane arborée de la forêt classée de Tiogo (12°11' à 12°24'N, 2°39' à 2°52'W) au Burkina Faso, d'après VERCHOT (1987).

FACIES	D	PH	C	N	Kd	Pa
savane arborée à *Combretum nigricans* et *Andropogon pseudapricus*	416	**4,15**	0,25 à 1,60 %	0,05 à 0,14 %	16,0 à 37,6 ppm	2,8 à 6,5 ppm
savane arborée à *Guiera senegalensis* et *Andropogon pseudapricus*	233	**5,97**	0,26 à 0,48 %	0,03 à 0,10 %	19,7 à 91,2 ppm	<0,1 à 7,0 ppm

D: densité des ligneux en nombre d'individus à l'hectare
PH: phytomasse maximale en t/ha de matière sèche

Caractéristiques des sols de 0 à 30 cm de profondeur

C: carbone total
N: azote total
Kd: potassium disponible
Pa: phosphore assimilable

1.2.1. VARIATION INTERANNUELLE DU CYCLE DE LA PHYTOMASSE

La deuxième année d'étude a été plus humide que la première et les différences entre les deux cycles d'évolution des phytomasses sont analogues à celles qui ont été observées en région soudanienne plus sèche. La phytomasse maximale atteinte en 1986 est, dans la plupart des cas, environ 1,3 fois plus élevée que celle de 1985, avec une stagnation de début d'année bien plus courte. Le schéma est le même pour quatre des six faciès étudiés (fig. **X.4** et **X.5**).

Si la savane herbeuse sur plateau cuirassé se distingue de cette série de quatre faciès par sa phytomasse relativement élevée au début de l'année 1985, cette différence n'est due qu'au passage tardif du feu dans cette zone. La phy-

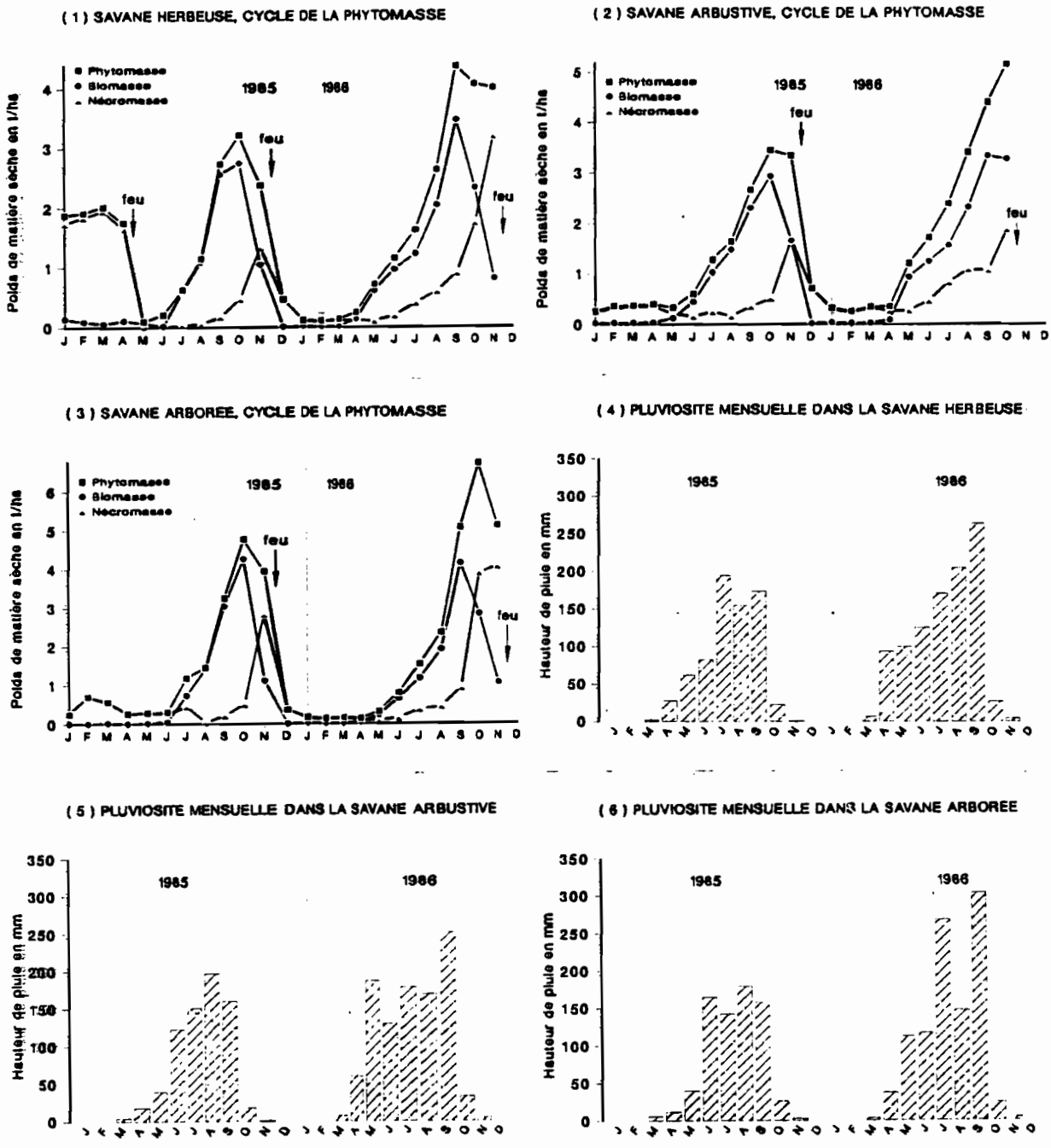


FIGURE X.4. Cycle saisonnier des phytomasses herbacées aériennes de trois faciès herbeux à arboré des savanes de Nazinga (11°09'N, 01°36'W, Burkina Faso), d'après FOURNIER (1987 b).

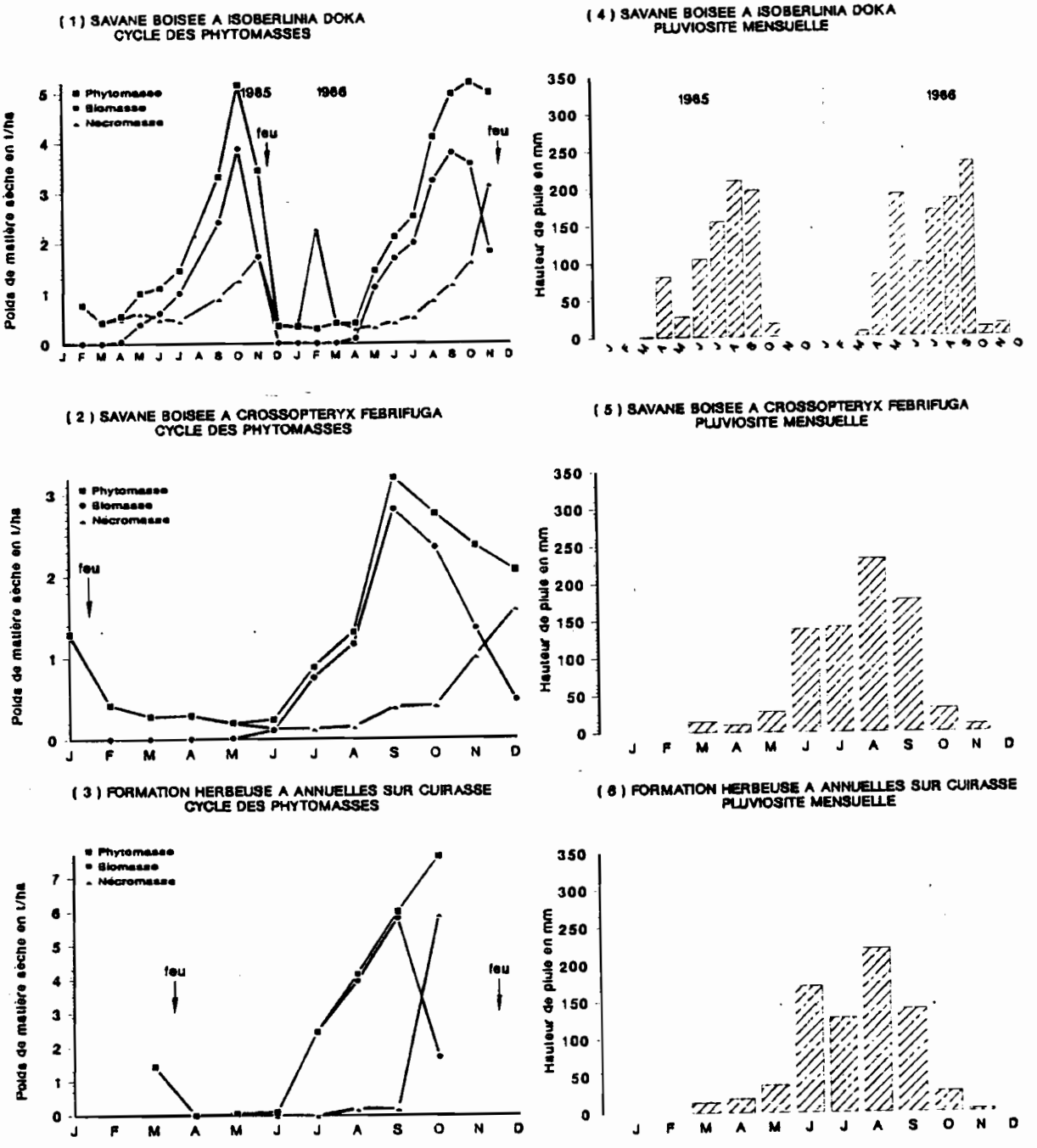


FIGURE X.5. Cycle saisonnier des phytomasses herbacées aériennes de deux faciès boisés et d'une formation à annuelles sur cuirasse des savanes de Nazinga (11°09'N, 01°36'W, Burkina Faso), d'après FOURNIER (1987 b).

TABLEAU X.2. Phytomasses aériennes maximales de la strate herbacée et pluviosité annuelle dans deux faciès de savane de Nazinga pendant trois années consécutives, d'après FOURNIER (1987 b).

ANNEE	1984		1985		1986	
	PH	PL	PH	PL	PH	PL
Premier faciès	5,06 ±1,64	789	3,45 ±0,62	709,5	5,14 ±0,24	1018
Deuxième faciès	4,23 ±0,79	789	4,78 ±1,41	726,5	6,73 ±0,47	1011,5

PH: phytomasses de matière sèche en t/ha
PL: pluie annuelle en mm

Premier faciès= site d'étude n°2: savane arbustive claire de haut de pente à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora*

Deuxième faciès= site d'étude n°3: savane arborée de bas de pente à *Detarium microcarpum* et *Terminalia laxiflora*

tomasse observée correspond en effet en grande partie à la production de l'année 1984, restée en place ici alors qu'elle a été éliminée ailleurs.

Le cas du faciès n°5 mérite d'être commenté plus en détail. Le total des pluies de 1985 est inférieur de 25% à celui de 1986, mais leur répartition mensuelle est plus équilibrée, avec des précipitations presque quatre fois plus élevées au mois de mai, permettant un début de développement des végétaux plus rapide lors de cette première année (fig. X.5.2). Le retard de croissance de 1986 est cependant compensé dans la suite du cycle grâce à la plus grande abondance des pluies, si bien que la phytomasse maximale d'octobre est semblable les deux années. Cet exemple montre bien combien importent à la fois le total et la répartition des pluies: un total annuel plus élevé ne conduit pas nécessairement à une

phytomasse maximale supérieure, la faible quantité des précipitations pouvant être compensée par leur meilleure répartition.

Des données de phytomasse maximale lors de trois années successives (1984 à 1986) dans les sites d'étude 2 et 3, permettent de nuancer l'importance relative du total et de la répartition des pluies (tab. X.2). Les résultats observés sont à première vue étonnants: d'après les pluviosités totales et leur répartition mensuelle (fig. X.4 et X.5), on attendrait en effet une phytomasse maximale plus élevée en 1984 qu'en 1985 dans chacun des deux faciès; or dans le site 3 la phytomasse est la plus élevée en 1985.

Les mesures d'eau du sol faites en 1985 et 1986 permettent d'expliquer cette apparente anomalie (voir fig. III.9 à III.11, et fig. VII.3). Dans le faciès de savane arbustive claire (site 2), l'eau du sol est accessible aux plantes à partir de juin en 1985 et à partir d'avril en 1986. La pluviosité mensuelle de 1984 en ce point (voir annexe), comparée à celle des années 1985 et 1986, permet de déduire que la disponibilité en eau y débute également en avril en 1984, ce qui explique bien la similarité des valeurs de phytomasse atteintes en 1984 et 1986. Dans l'autre faciès (site 3), le même type de comparaison montre que l'eau est disponible à partir de juin en 1985 et de mai en 1986, et qu'elle doit l'être à partir de juin en 1984. La ressemblance des phytomasses atteintes en 1984 et 1985 dans ce faciès s'explique alors aisément.

Cet exemple confirme l'importance de la longueur et de l'intensité de la saison des pluies dans la détermination de la phytomasse maximale mais il montre de plus que l'influence du sol, dont la texture détermine la quantité d'eau disponible pour les plantes, se combine à celle de la pluviosité pour déterminer la longueur de la saison de croissance. De fait, les teneurs en argile et en sables du sol dans les 30 premiers centimètres sont respectivement de 10% et de 68% dans le site n°2 contre 20% et 52% dans le site 3 (voir tab. III.13, chapitre III), ce qui signifie qu'une quantité de pluie plus élevée est nécessaire pour atteindre le point de flétrissement dans le site 3, puisque l'argile retient l'eau plus fortement que le sable.

1.2.2. VARIATION INTERFACIES DU CYCLE DE LA PHYTOMASSE

Aux variations liées aux aléas climatiques des années successives s'ajoute ainsi une forte variabilité entre faciès lors d'un même cycle de croissance. Elle est principalement due, nous l'avons vu, aux caractéristiques édaphiques locales, mais d'autres facteurs, la composition floristique par exemple, jouent aussi un rôle. Les cycles de l'ensemble des six faciès étudiés en 1985 et 1986 illustrent l'influence de quelques uns de ces facteurs.

Les deux faciès de plateau cuirassé présentent des cycles bien différents: celui de la formation à herbes annuelles (site n°6, fig. X.5.3) est court, avec une phytomasse maximale élevée, tandis que celui de la formation à pérennes (site n°1, fig. X.4.1) est plus étalé, avec une phytomasse maximale moins forte. Le resserrement du cycle dans le site n°6 est certainement dû à sa composition floristique où dominent les annuelles et à la minceur de son sol, tandis que sa phytomasse élevée s'explique par une richesse chimique locale du sol exceptionnelle (voir tab. III.13 et FOURNIER, 1987 b) car les faciès à annuelles sur cuirasse ne présentent habituellement pas des maximums de plus de 3 t/ha dans ces régions (FOURNIER, 1987 b, TOUTAIN, 1974).

Le faciès arbustif clair de haut de pente (site n°2, fig. X.4.2) a une phytomasse maximale très proche de celle de la savane herbeuse (site n°1, fig. X.4.1) mais l'étalement de son cycle est plus prononcé, sans doute parce que son sol est plus profond: la cuirasse s'y rencontre à -60 au lieu de -30 cm. En début de saison sèche, vers octobre, les plantes peuvent ainsi continuer de s'alimenter plus longtemps grâce à une réserve d'eau plus importante que dans l'autre faciès.

Les deux faciès de mi-pente sont assez semblables, avec un couvert ligneux relativement important: 30% pour la savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* (site n°3, fig. X.4.3) et 40% pour la savane boisée à *Isoberlinia doka* et *Acacia dudgeoni* (site n°5, fig. X.5.2). La phytomasse maximale du deuxième site dépasse cependant largement celle du premier, probablement à cause d'une plus grande richesse du sol en matière organique (2,07% contre 1,53% dans les dix premiers centimètres, voir tab. III.13). La précocité de la reprise de croissance en début d'année dans le faciès boisé ne correspond en revanche pas à des caractéristiques propres du milieu édaphique, mais seulement à une forte pluie précoce, restreinte à une petite surface du Ranch de Nazinga (fig. X.5.5).

Le faciès arboré de bas de pente à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* présente un cycle proche de

celui de la savane boisée à *I. doka* (fig. X.4.3 et X.5.2) bien que leur couvert ligneux et leur composition floristique diffèrent sensiblement. La plus grande richesse chimique du sol de la savane boisée compense probablement l'effet dépressif de son fort couvert ligneux.

Richesse, profondeur du sol et composition floristique sont ainsi des facteurs importants dans la détermination de la variation interfaciès du cycle et de la valeur maximale de la phytomasse.

D'autres mesures, faites en 1984 à Nazinga dans huit faciès répartis dans les différentes catégories de densité ligneuse et de topographie (depuis les plateaux jusqu'aux bas-fonds), concernent seulement les phytomasses maximales et non pas les cycles annuels. Elles illustrent quelques unes des règles qui régissent les rapports entre types de faciès et phytomasse maximale (tab. X.3). De ces données, il ressort que les phytomasses maximales les plus faibles se rencontrent sur les plateaux cuirassés ou les dômes latéritiques à sols minces. Les valeurs moyennes correspondent aux divers faciès arbustifs et boisés des pentes; un fort recouvrement ligneux semble limiter la phytomasse, comme dans le cas de la savane à *Isoberlinia doka* (site n°5). Les valeurs les plus fortes sont généralement associées aux bas-fonds herbeux ou boisés.

L'étude agrostologique plus extensive réalisée par TOUTAIN (1974) dans une zone adjacente au Ranch de Nazinga met également l'accent sur la variabilité des phytomasses maximales selon les faciès. L'analyse d'une centaine de relevés floristiques a permis à cet auteur de reconnaître une quinzaine de groupements végétaux qu'il associe à des types physionomiques, à des positions topographiques et à des types de sols. Une fourchette de phytomasses maximales est donnée pour chaque groupement (tab. X.4). Les tendances générales signalées précédemment se retrouvent: les valeurs élevées correspondent aux bas-fonds et les plus faibles aux cuirasses couvertes ou non d'arbres et arbustes. Les résultats montrent de plus que les faciès anthropisés de chacune de ces catégories possèdent des phytomasses plus faibles que les faciès non dégradés.

Pour préciser ces tendances générales, et plus particulièrement l'influence du couvert ligneux, une étude plus localisée (excluant les formations inondées ou anthropisées) mais quantitativement plus précise a été entreprise par P. M. OUEDRAOGO en 1985 au Ranch de Nazinga. Les relevés ont été effectués en 36 points répartis sur six transects qui passaient par les sites de savane où je suivais mensuellement l'évolution des phytomasses. Ces relevés comprenaient la mesure de la phytomasse herbacée maximale, du couvert ligneux et herbacé ainsi que la liste floristique des

TABLEAU X.3. Phytomasses aériennes maximales de la strate herbacée dans quelques faciès de savane de Nazinga (11°01' à 11°07'N, 1°16'à 1°43'W) au début de novembre 1984 (d'après FOURNIER, 1987 b).

FACIES ET TOPOGRAPHIE	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA
Colline latéritique à *Hyparrhenia subplumosa*	5%	2,00
Plateau cuirassé à *Loudetia* sp. et *Andropogon pseudapricus*	0%	2,51
Savane boisée à *Isoberlinia doka*	50%	2,58
Savane arborée de mi-pente à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* (site n 4)	30%	4,22
Savane arbustive claire de haut de pente à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora* (site 2)	5%	5,06
Bas-fond boisé à *Andropogon tectorum* et *Cymbopogon giganteus* avec *Khaya senegalensis* et *Terminalia macroptera*	70%	9,26
Bas-fond herbeux à *Andropogon gayanus*	0%	12,22

Pluviosité de l'année d'étude: 789 mm

végétaux ligneux et herbacés. A partir des données floristiques, une analyse phytosociologique, faite séparément pour les deux strates, a conduit à définir six groupements herbacés et cinq groupements ligneux. L'analyse systématique de la liaison entre facteurs (phytomasse maximale, appartenance aux groupements floristiques ligneux et herbacés, couvert ligneux) a permis à P. M. OUEDRAOGO (1985) de dégager diverses conclusions. Les faibles phytomasses sont préférentiellement

TABLEAU X.4. Evaluation de la phytomasse herbacée aérienne maximale des divers groupements végétaux de la région de Léo (11° 04' à 11° 45'N, 1° 35' à 2°13'W) d'après TOUTAIN (1974)

FORMATIONS SUR SOLS EXONDES à *Andropogon ascinodis* et *Vitellaria paradoxa*

1 Type sur cuirasse latéritique 0,5 à 1,4 t/ha
2 Types à *Schizachyrium sanguineum* et *Burkea africana*
A cuirasses subaffleurantes, lisières de cuirasse ou dômes gravillonnaires, lithosols 0,5 à 1,5 t/ha
B épandages gravillonnaires, sol ferrugineux tropical peu épais 2,5 à 3,0 t/ha
C cuirasses démantelées fossiles, sol ferrugineux tropical 2,0 à 3,0 t/ha (1,0 à 2,0)
D plateaux à cuirasse subaffleurante, sol ferrugineux tropical moyen ou mince 3,0 à 4,5 t/ha
E jachères anciennes 3,5 t/ha
3 Types à *Hyparrhenia smithiana*
A versants collu-vionnés des vallées et cours d'eau, pentes légères des formations ripicoles, sols ferrugineux tropicaux 2,5 à 4,5 t/ha
B terrasses colluviales, zones érodées, sol sableux 3,0 à 4,0 t/ha
C bas de pente, sol moyennement profond hydromorphe à pseudogley 2,5 à 5,5 t/ha
D savanes (souvent jachères) inondables, bas de pente dans les vallées évasées, sol ferrugineux tropical à hydromorphie en profondeur 9,0 t/ha (3,0 à 4,0)

FORMATIONS INONDABLES

4 Végétation généralement herbeuse sur terrasses des lits majeurs de rivières encaissées 4,5 t/ha
5 Type à inondation temporaire moyenne dans les petits thalwegs et sur les bords de larges bas-fonds, sol hydromorphe minéral à gley ou pseudogley 9,0 à 10 t/ha
6 Type des prairies aquatiques dans les zones inondées en eau peu profonde: fond de lit majeur de rivières, pourtour des mares, cuvettes 8,0 à 9,0 t/ha

---

entre parenthèses: valeurs des formations dégradées
Pluviosité de l'année d'étude (1973): 749 mm
Description des groupements végétaux dans le chapitre III

associées à certains groupements floristiques herbacés riches en annuelles, souvent localisés sur les cuirasses. Elles vont d'ailleurs souvent de pair avec des recouvrements ligneux élevés, eux-mêmes liés à une composition floristique ligneuse donnée. Les fortes phytomasses semblent en revanche principalement liées à un couvert faible.

Ces résultats, qui confirment les précédentes remarques, mettent en outre très nettement en lumière l'importance de la composition floristique. Ils soulignent aussi que l'interaction des facteurs entre eux est primordiale: un couvert faible associé à un sol mince sur cuirasse conduira à une phytomasse faible, tout comme un couvert dense sur sol profond.

1.3. OUANGO-FITINI, SOUS CLIMAT EBURNEEN CONTINENTAL

Des études de phytomasse (valeurs maximales et suivi de cycles) ont été réalisées dans plus de vingt faciès entre 1979 et 1983 à Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W) et dans le parc de la Comoé, sous climat éburnéen continental (FOURNIER, 1982 a et b, 1983 b, 1987 a et b; FOURNIER *et al.*, 1982).

Les cycles de la phytomasse herbacée aérienne ont été suivis en détail dans deux faciès de Ouango-Fitini qui ont été décrits dans de précédentes publications et dans le troisième chapitre (FOURNIER, 1982 a, 1983 b). Dans les autres sites, au nombre d'une vingtaine, répartis depuis les bas-fonds jusqu'aux plateaux cuirassés, seules des mesures de la phytomasse maximale ont été faites. Les principaux résultats concernant l'ensemble de ces sites sont données dans les tableaux X.5 et X.6.

1.3.1. VARIATION INTERANNUELLE DES PHYTOMASSES MAXIMALES

Les phytomasses maximales ont été mesurées dans quatre faciès des savanes de Ouango-Fitini pendant les années

TABLEAU X.5. Variation interannuelle de la phytomasse maximale aérienne de la strate herbacée dans deux faciès de savane de Ouango-Fitini (d'après FOURNIER, 1982 a et b, 1987 a et b)

ANNEE	1980		1982	
	Phyt	PL	**PH**	PL
Site n 1	**4,98**	1088	**3,54**	923 *
Site n 2	**5,80**	1088	**5,08**	923 *
Site n 3	**4,78**	1088	**2,93**	923 *
Site n 4	**5,09**	1088	**3,55**	923 *

Phyt: phytomasses de matière sèche en t/ha
PL: pluie annuelle en mm (* valeurs de Bouna d'après ASECNA)

Site n°1: savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
Site n°2: savane arbustive de mi-versant à *Detarium microcarpum*
Site n°3: petit bowal à *Loudetia kerstingii*
Site n°4: forêt claire à *Isoberlinia doka*

1980 et 1982. Les valeurs obtenues lors de la première année sont 1,1 à 1,6 fois supérieures à celles de la deuxième. L'influence du total des précipitations est évidente, la pluviosité ayant été bien plus élevée en 1980 qu'en 1982 (tab. X.5).

1.3.2. VARIATION INTERFACIES DU CYCLE ET DU MAXIMUM DE LA PHYTOMASSE

La comparaison des figures X.6.1 et X.6.2 montre que le cycle saisonnier de la phytomasse est plus étalé en début de saison sèche et que les valeurs atteintes sont plus élevées dans la savane arbustive que dans la savane herbeuse. Ceci peut être attribué aux différences de sol et de topographie.

TABLEAU X.6. Phytomasse aérienne herbacée maximale de divers faciès aux environs de Ouango-Fitini (9°35'N, 4°01'W) en 1980 (d'après FOURNIER *et al.*, 1982)

FACIES	RECOUVREMENT LIGNEUX	**PHYTOMASSE T/HA** (MATIERE SECHE)
Ceinture herbacée de bord de mare à *Vetiveria nigritana* (Mare de Dalandjougou)	0%	6,93 + 0,92
Bas-fond à *Piliostigma thonningii* et *Andropogon macrophyllus* (Ouango-Fitini)	60%	8,63 + 1,72
Savane herbeuse à annuelles sur cuirasse de bas de pente, *Loudetiopsis kerstingii* dominante (Ouango Fitini)	0%	2,93 + 0,58
Savane herbeuse de bas de versant à *Loudetia simplex* et *Andropogon ascinodis* (Ouango-Fitini)	<2%	3,54 + 0,70
Savane arbustive de mi-versant à *Detarium microcarpum*, *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* (Ouango-Fitini)	30%	5,08 + 0,16
Forêt claire de bord de plateau cuirassé à *Isoberlinia doka*, *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* (Ouango-Fitini)	80%	3,55 + 0,16

TABLEAU X.6 (suite).

FACIES	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA (MATIERE SECHE)
Formation herbeuse de plateau cuirassé:		
* faciès à *Loudetiopsis kerstingii* (sol de 15 cm de profondeur)	0%	2,93 + 1,47
* faciès à *Diheteropogon hagerupii*	0%	4,63 + 0,52
* faciès à *Elymandra* sp.	0%	2,54
* faciès très localisé à *Loudetia arundinacea* sur sol de plus de 30 cm de profondeur (Ouango-Fitini)	0%	7,76 + 1,34
Savane herbeuse sur colline de roches vertes à *Andropogon ascinodis* (Ouango-Fitini)	<2%	3,45 + 0,65

La localisation plus basse de la savane herbeuse conduit à une érosion et à un lessivage plus intenses (RIOU, com. pers., 1980) qui déterminent un sol moins favorable à la croissance des végétaux. L'étalement plus prononcé du cycle en début de saison sèche dans la savane arbustive peut en revanche s'expliquer par une réserve en eau du sol plus importante, liée à la plus grande profondeur du sol.

Les valeurs de phytomasse maximale mesurées dans une dizaine de faciès en 1980 (tab. X.6) varient entre 4 et 12 t/ha. Une influence de la position topographique, des caractéristiques édaphiques et du couvert ligneux est manifeste (FOURNIER, HOFFMANN et DEVINEAU, 1982).

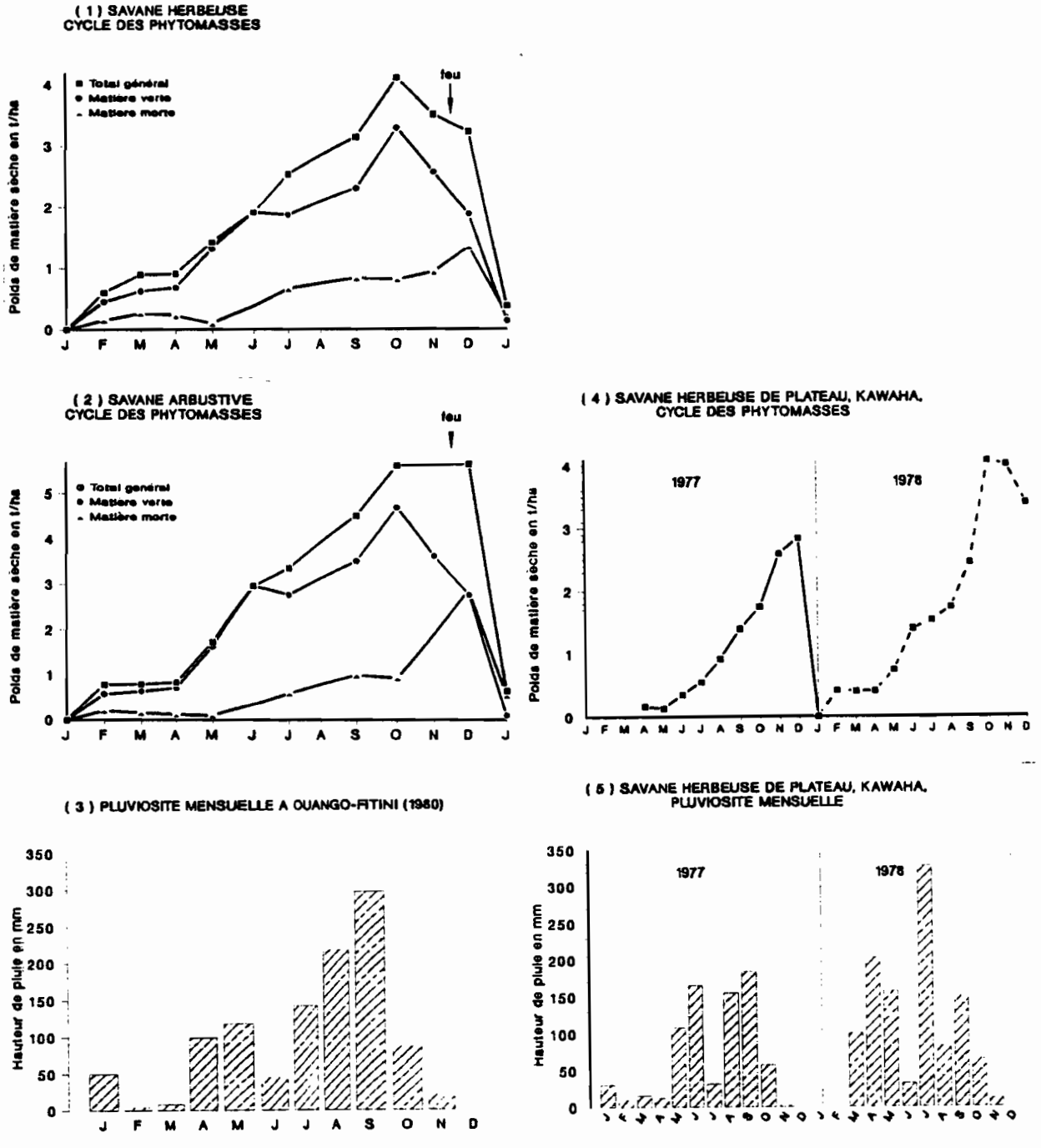


FIGURE X.6. Cycle saisonnier des phytomasses herbacées dans les savanes de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W) d'après FOURNIER (1982 a et b) et de Kawaha (9°03'N, 5°04'W) d'après CESAR (1978, 1981) en Côte d'Ivoire.

De manière générale, la phytomasse herbacée semble d'autant plus élevée que le sol est plus profond et plus riche en fractions fines et que le couvert ligneux est plus réduit. La phytomasse la plus faible se rencontre dans un faciès arbustif à *Hyperthelia dissoluta*, situé sous le rebord d'une cuirasse, où un sol caillouteux et un couvert ligneux relativement élevé (45%) limitent vraisemblablement la croissance des herbes. Dans les trois autres sites où la phytomasse est voisine de 5 t/ha, donc relativement faible, le sol est très caillouteux -cas de la savane de bas de versant à *Loudetia simplex*-, ou bien le couvert ligneux est très important (80%) comme dans la forêt claire de plateau à *Andropogon ascinodis* et *A. pseudapricus* ou bien le sol est très mince comme sur la cuirasse de bas de versant à *Loudetiopsis kerstingii* et *Loudetia togoensis*. La valeur la plus forte (12,2 t/ha) se rencontre dans un bas-fond herbeux à *Cymbopogon giganteus*.

D'autres valeurs de phytomasse maximale ont été réunies à Ouango-Fitini et dans le parc de la Comoé en octobre 1982 (partiellement publié dans FOURNIER, 1987 a et b), ainsi que des valeurs de phytomasse avant le feu en janvier 1983 (tab. X.7). Ces mesures confirment la localisation des phytomasses les plus élevées en bas de pente et la liaison des faibles phytomasses avec les sols cuirassés, sauf dans quelques faciès très localisés où un sol relativement épais à hydromorphie temporaire a permis l'accumulation de matière organique.

1.4. BADIKAHA ET KAWAHA, LOCALITES SOUS CLIMAT GUINEEN DE TRANSITION

A une latitude légèrement plus basse, sous climat guinéen de transition, d'autres mesures ont été faites par CESAR (1978, 1981) et par BRUZON (1986 a, 1988).

Près du village de Kawaha (9°03'17"N, 5°04'46"W), CESAR a étudié pendant deux années le cycle de la biomasse d'une ancienne jachère sur sol sablo-argileux gravillonnaire de plateau. Le couvert ligneux est suffisamment faible (1%) pour que ce milieu soit classé parmi les savanes herbeuses; sa strate herbacée est dominée par la pérenne *Andropogon gayanus*. Les deux années 1977 et 1978 se différencient à la fois par le total et par la répartition des pluies. Les précipitations de 1978, globalement plus abondantes, sont aussi mieux réparties dans l'année. Ces différences se répercutent sur le cycle de

TABLEAU X.7. Phytomasse herbacée aérienne dans diverses savanes du Parc de la Comoé en janvier 1983, peu avant le passage du feu (d'après FOURNIER, 1987 a et b).

FACIES	PHYTOMASSE (T/HA DE MATIERE SECHE)
Savane herbeuse de bas de versant du Gué Piéton	7,04
Savanes herbeuses de bord de cours d'eau	
* Carrefour de Gawi	5,24 + 1,12
* Bord de l'Iringou	7,95
Bas-fond à *Piliostigma thonningii* et *Andropogon macrophyllus*	4,62 + 2,24
Forêts claires de bord de plateau cuirassé à *Isoberlinia doka*	
* Ouango-Fitini	3,22 + 0,34
* Piste de Sayé	2,76 + 0,78
Formations herbeuses sur plateau cuirassé (Ouango-Fitini)	
* faciès à *Loudetiopsis kerstingii*	2,35 + 0,16
* faciès à *Andropogon pseudapricus*	2,52 + 0,38
* Faciès à *Loudetia arundinacea* sur sol profond	6,44 + 8,88
Formation herbeuse sur cuirasse à *Loudetiopsis kerstingii* (piste de Kafolo)	1,11 + 0,23

la phytomasse qui atteint en 1978 des valeurs maximales sensiblement plus fortes qu'en 1977, avec un début de croissance plus rapide (fig. X.6.4).

Dans la localité de Badikaha (9°01'10"N, 5°00'59"W), proche de la précédente, BRUZON a effectué des mesures de

phytomasse maximale en 1984 et 1985 (tab. X.8). Ses points d'étude se répartissent sur deux versants couverts de savanes arbustives à boisées. Les totaux pluviométriques ont été nettement différents les deux années (1402 mm en 1984 et 1171,5 mm en 1985) et les phytomasses maximales se révèlent nettement supérieures en 1984, année la plus arrosée.

Ces mesures permettent également de mettre en évidence l'effet du sol et celui du couvert ligneux (tab. X.8). Dans les deux transects étudiés, les faciès à faible recouvrement ligneux (10 à 15%), tous sur sols sableux, sont associés à des phytomasses relativement élevées (5,5 à 6,1 t/ha en 1985). Toujours sur sols sableux, mais avec un couvert ligneux plus élevé (30 ou 40%), les phytomasses ne sont plus que de 2,9 à 4,2 t/ha en 19658, ce qui montre l'influence dépressive des arbustes. Le même taux de recouvrement de 30 à 40% sur sol plus argileux est associé à une phytomasse de 6,3 t/ha, ce qui montre que ce type de sol est plus favorable que le précédent au développement des herbes. Sur la cuirasse, avec un sol d'une trentaine de centimètres d'épaisseur et un recouvrement ligneux de 30 à 40%, la phytomasse avoisine 4,5 t/ha. Les mêmes remarques s'appliquent aux valeurs de 1984 qui sont seulement globalement plus élevées.

1.5. LAMTO, LOCALITE SOUS CLIMAT EBURNEEN

La station d'Ecologie de Lamto (06°13'N, 05°02'W) se situe dans la zone de savane la plus méridionale de Côte d'Ivoire, au contact de la forêt, sous climat éburnéen d'après la classification de RIOU (1988). Des suivis de cycles de phytomasse y ont été réalisés à plusieurs reprises entre 1969 et 1977 par CESAR (1971 b, 1978, 1981). J'y ai également fait des mesures de phytomasse maximale entre 1980 et 1983, et ABBADIE (1983) a suivi le cycle de l'année 1982.

1.5.1. VARIATION INTERANNUELLE DU CYCLE DE LA PHYTOMASSE

L'un des faciès suivis par CESAR en 1977 et 1978 est une savane herbeuse de plateau, sur sol de colluvion sablo-argileux rouge se classant à la limite entre sols ferrugineux

TABLEAU X.8. Phytomasses maximales herbacées à Badikaha (9°01'N, 5°00'W, Côte d'Ivoire) d'après BRUZON (1986).

FACIES	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE (T/HA DE MATIERE SECHE 1984	1985
Premier versant			
*Savane arbustive de haut de versant à *Hyparrhenia subplumosa*, sol sablo-argileux	30%	7,7	6,3
*Savane arbustive de mi-versant supérieur à *Hyparrhenia subplumosa* et *Andropogon ascinodis*, sol sableux	15%	10,2	6,1
*Savane arbustive de mi-versant inférieur à *Hyparrhenia subplumosa*, sol sableux	10%	8,4	5,6
*Savane arbustive de bas de versant à *Andropogon ivorensis* et *Hyparrhenia sublumosa*, sol sableux	10%	8,6	5,5
Deuxième versant			
*Savane arbustive de plateau cuirassé à *Hyperthelia dissoluta*, sol mince	40%	7,6	4,5
*Savane arbustive de bord de plateau cuirassé à diverses Graminées	30%	8,2	4,7
*Savane arbustive de haut de versant à *Hyparrhenia welwitschii*, sol sableux	40%	6,5	2,9
*Savane arbustive de mi-versant à *Hyparrhenia subplumosa*, sol sableux	30%	5,5	2,9
*Savane arbustive de bas de versant à *Hyperthelia dissoluta*, sol sableux	30%	8,5	4,2
*Savane arbustive de plaine alluviale à *Monocymbium ceresiiforme*, sol sableux	10%	5,7	5,9

et sols ferrallitiques. Les Graminées dominantes y sont les deux pérennes *Andropogon schirensis* et *Hyparrhenia smithiana*. L'année 1977 connaît un total pluviométrique de 1034 mm, répartis de manière assez équilibrée entre les deux saisons humides séparées par un unique mois de saison sèche. Pendant l'année 1978, un peu plus arrosée que la précédente, avec un total de 1075,4 mm, les précipitations sont particulièrement abondantes pendant la première saison des pluies, mais la saison sèche intermédiaire dure deux mois et la seconde saison des pluies est peu intense (fig. X.7.2). Ces conditions climatiques autorisent un début de croissance plus rapide en 1978, mais la synthèse d'une phytomasse maximale plus élevée en 1977 (fig. X.7.1). Le retard pris en début d'année 1977 est en effet comblé au cours de la deuxième saison des pluies et c'est la régularité des précipitations qui joue ici plus que leur total. La longueur de la petite saison sèche est absolument déterminante dans ces régions, comme le conclut CESAR (1978, 1981).

Des mesures de phytomasse maximale ont été faites également pendant les trois années 1980, 1982 et 1983 dans deux faciès de Lamto décrits en détail dans le troisième chapitre du présent travail (FOURNIER, 1987 a, 1987 b).

Le premier faciès est une savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* sur sol hydromorphe à pseudogley. Le deuxième, une savane arbustive assez dense (30% de recouvrement ligneux), se situe à mi-pente sur un sol ferrugineux tropical; sa strate ligneuse est dominée par *Crossopteryx febrifuga* et sa strate herbacée par *Hyparrhenia subplumosa*, *Andropogon schirensis* et *Hyparrhenia smithiana*.

Le total pluviométrique des trois années diffère nettement (tab. X.9): les caractéristiques du cycle de pluviosité de 1980 sont un total moyen avec une petite saison sèche peu marquée; celles de 1982 sont la précocité des pluies, leur abondance pendant la grande saison des pluies et la rigueur de la petite saison sèche; 1983 se distingue par la faiblesse du total, le caractère tardif de l'arrivée des pluies et la rigueur de la petite saison sèche.

Un test de MANN-WHITNEY-WILCOXON appliqué aux données de phytomasse maximale des trois années prises deux à deux montre l'incidence des variations climatiques dans chacun des faciès. Dans la savane arbustive, les valeurs ne diffèrent pas significativement entre les deux années 1980 et 1983, qui sont les moins arrosées: 1982 présente en revanche une valeur de phytomasse supérieure.

Dans la savane de bas de pente à *Loudetia simplex* la situation est autre: aucune différence significative de phyto-

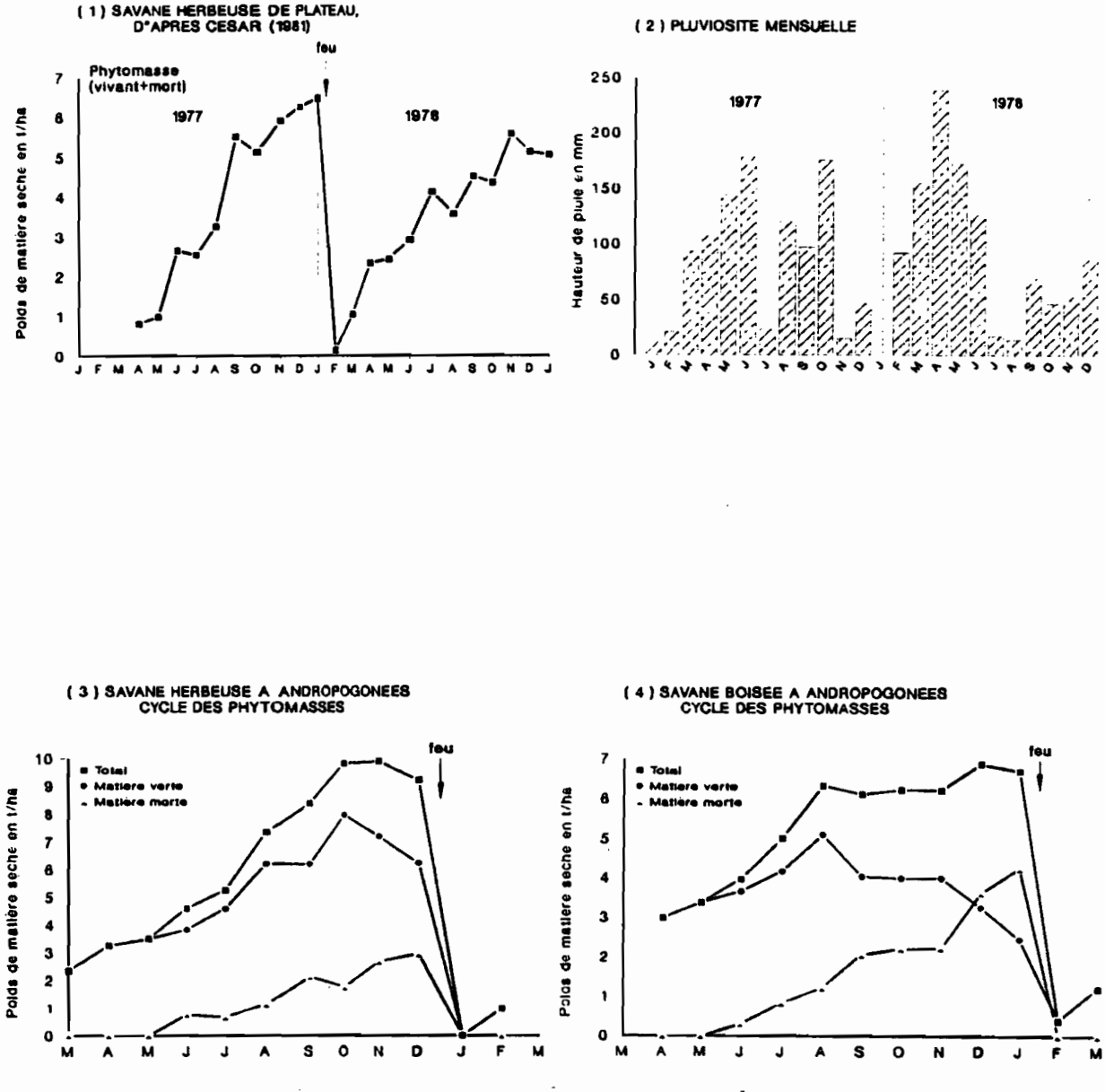


FIGURE X.7. Cycle saisonnier des phytomasses herbacées dans les savanes de Lamto (06°13'N, 05°02'W) en Côte d'Ivoire en 1969-70 d'après CESAR (1971 b, 1978 et 1981).

PHYTOMASSE ET PRODUCTION

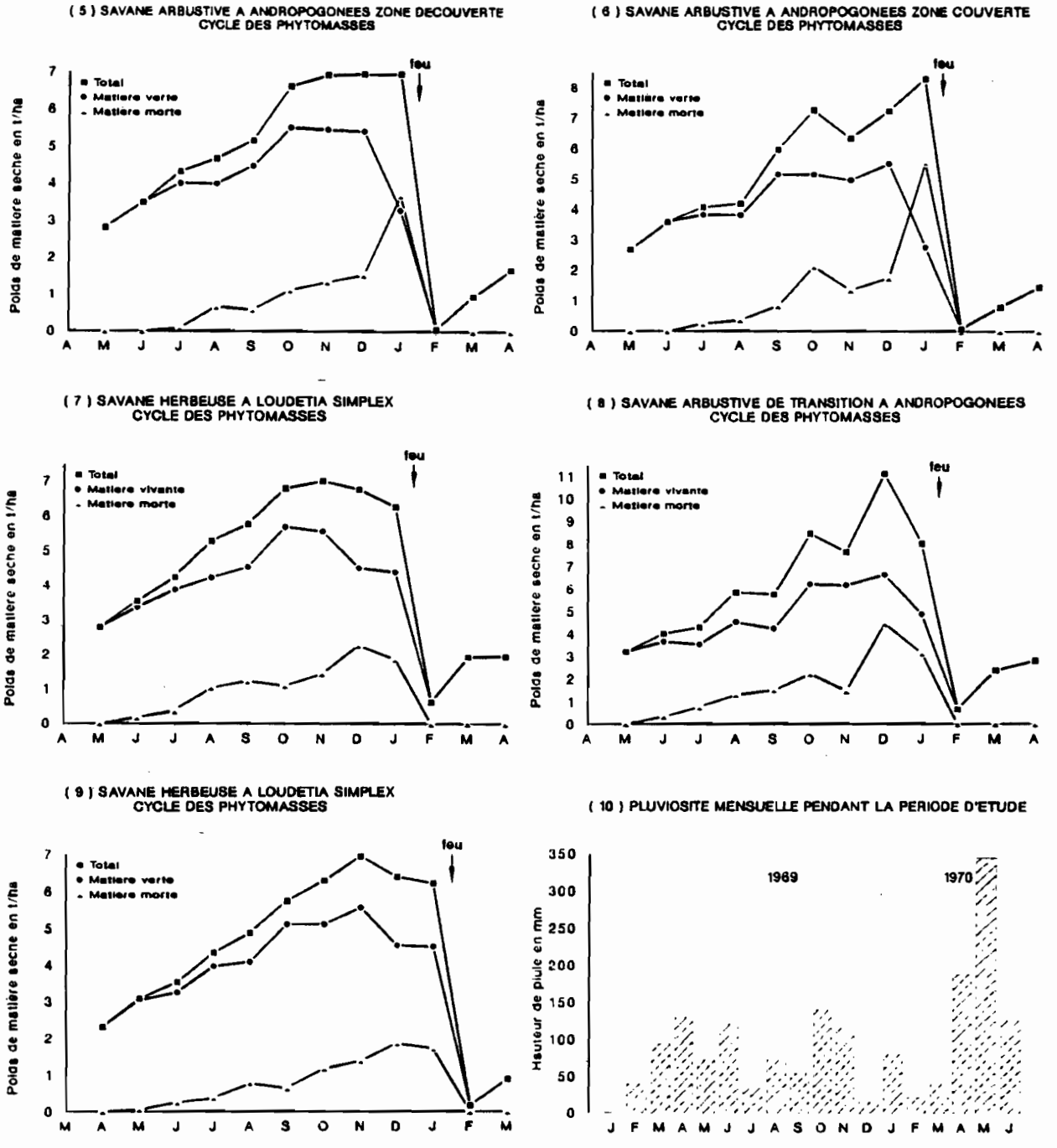


FIGURE X.7. (suite)

TABLEAU X.9. Variation de la phytomasse herbacée maximale dans deux faciès des savanes de Lamto (06°13'N, 5°02'W) au cours de trois années d'après FOURNIER (1982 a, 1987 a et b).

FACIES	**PHYTOMASSE** (T/HA DE MATIERE SECHE) 1980	1982	1983
Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*	**6,24 + 0,75**	**5,66 + 0,95**	**5,18 + 0,90**
Savane arbustive de mi-pente à *Crossopteryx febrifuga* et Andropogonées	**7,88 + 1,05**	**9,90 + 0,78**	**7,16 + 0,63**
Pluviosité annuelle (mm)	1028	1207	797

masse n'apparaît entre les deux années les plus arrosées (1980 et 1982). L'année 1982 ne diffère pas non plus de 1983, bien que leurs totaux pluviométriques aient plus de 400 mm d'écart; 1980 apparaît en revanche comme significativement différente de 1983, avec une phytomasse plus élevée. Il semble donc que ce soit la rigueur de la petite saison sèche (en 1982 et 1983) qui limite dans ce faciès, la phytomasse maximale: une pluviosité élevée mais répartie sur les autres mois de l'année ne compense pas son effet dépressif sur la phytomasse maximale. Ces résultats confirment les conclusions de CESAR (1978, 1981).

La différence de réaction aux conditions de pluviosité qui apparaît ainsi entre ces deux faciès voisins de quelques centaines de mètres à peine tient à la nature de leurs sols. Celui de la savane herbeuse, bien plus sableux, avec de moins bonnes capacités de rétention (pF 4,2 = 4 et pF 2,5 = 7 contre 8 et 14, DE JONG; 1983; et voir chapitre III), conduit à une sensiblité plus grande à la sécheresse.

Cet exemple confirme que l'influence des conditions de pluviosité est modulée par les caractéristiques édaphiques locales.

1.5.2. VARIATION INTERFACIES DU CYCLE DE LA PHYTOMASSE

CESAR (1971 b) a suivi l'évolution de la phytomasse herbacée dans sept faciès répartis depuis le plateau jusqu'au bas de pente, les plus distants n'étant éloignés entre eux que de 2,5 km. J'ai également réalisé des mesures de phytomasse maximale en 1983 dans divers faciès s'étageant du plateau jusqu'à la lisière de galerie forestière en bas de pente.

* PRESENTATION DES SITES D'ETUDE DE CESAR

Deux premiers faciès, étroitement imbriqués, se localisent sur le plateau. Le premier est une savane boisée très dense (80% de recouvrement), regroupant dans sa strate ligneuse les espèces *Crossopteryx febrifuga*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia glaucescens*, etc., tandis que sa strate herbacée est dominée principalement par la Graminée pérenne *Imperata cylindrica*. Le sol, de type ferrugineux tropical, est sablo-humifère en surface puis sablo-argileux en profondeur; il présente un horizon gravillonnaire discontinu entre 40 et 80 cm. L'autre faciès correspond à des clairières incluses dans la savane boisée et coïncide avec des zones où l'horizon gravillonnaire du sol est particulièrement développé et proche de la surface (5cm). Il s'agit d'une savane herbeuse dominée par *Hyparrhenia smithiana* et *Andropogon schirensis*.

Les deux faciès suivants se situent en haut de versant, sur sol ferrugineux tropical; ils correspondent à une savane arbustive au couvert ligneux d'environ 25%, dominé par *Crossopteryx febrifuga*, *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea* et *Cussonia barteri*. Le premier d'entre eux, dont la strate herbacée comprend surtout *Imperata cylindrica*, correspond aux zones ombragées par les arbustes qui poussent en petits groupes de 4 à 8. Entre ces groupes d'arbustes prend place l'autre faciès, qui est herbeux et dominé par les pérennes *Hyparrhenia diplandra* et *H. smithiana*.

Deux autres faciès se localisent aux deux tiers supérieurs du versant, à l'endroit où se fait la transition entre deux types de sols. En amont se rencontre le faciès arbustif au recouvrement ligneux d'environ 10 à 15%, sur sol ferrugineux tropical, dominé par *Crossopteryx febrifuga* pour la strate arbustive et par *Hyparrhenia diplandra* et *Hyparrhenia smithiana* pour la strate herbacée. En aval d'une frange à forte densité en *Cochlospermum planchonii*, qui matérialise la transition, se trouve un sol à tendance hydromorphe, portant le faciès herbeux à *Loudetia simplex*.

Le dernier faciès est une savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* sur sol sableux hydromorphe à pseudogley.

* PRESENTATION DES SITES D'ETUDE DE FOURNIER

Le premier de ces faciès, une savane boisée de plateau à *Crossopteryx febrifuga, Terminalia glaucescens* et *Annona senegalensis* est très semblable à celle qu'avait suivie CESAR en 1969-1970. Le recouvrement ligneux y atteint 75% et les Graminées dominantes y sont *Hyparrhenia subplumosa, H. smithiana, Imperata cylindrica* et *Sorghastrum bipennatum* (voir sa description détaillée dans le troisième chapitre).

Le second faciès, sur plateau lui aussi, est une formation herbeuse à *Loudetia simplex* sur sol mince, très sableux et mal drainé.

Les troisième et quatrième faciès se situent dans une savane arbustive de mi-pente dominée par *Crossopteryx febrifuga* et *Hyparrhenia subplumosa*; ils représentent un type de milieu très proche de la savane arbustive de CESAR.

Le cinquième faciès, une savane herbeuse de transition à *Hyparrhenia subplumosa* et *H. smithiana*, occupe sur la pente une position plus basse que les faciès précédents, en aval de la frange à *Cochlospermum planchonii* décrite par CESAR.

Les deux faciès suivants appartiennent au type à *Loudetia simplex* de bas de pente et représentent des localisations haute et basse dans cette formation.

Le dernier faciès, en lisière de galerie forestière, se place encore plus bas sur la pente que les deux précédents; son couvert ligneux est d'environ 50% et la grande Graminée *Andropogon macrophyllus* domine sa strate herbacée. Le sol de ce type de milieu possède un horizon sableux à porosité développée qui remplace l'horizon d'accumulation des argiles qui existe dans le faciès voisin à *Loudetia simplex* (PASCUAL, 1984).

* LA VARIATION INTERFACIES DES CYCLES (D'APRES LES DONNEES DE CESAR)

La comparaison de l'évolution de la phytomasse herbacée des deux faciès de plateau met en évidence la forte influence négative du couvert ligneux sur la phytomasse (fig.

X.7.3 et X.7.4). Dans le faciès où l'horizon gravillonnaire du sol est bien développé, les arbres ne trouvent apparemment pas des conditions favorables et laissent la place aux herbes qui ont une phytomasse presque une fois et demie supérieure à celle atteinte dans le faciès boisé. Dans ce faciès boisé s'observe en revanche un étalement plus prononcé du cycle, sans doute lié à la présence de l'espèce pérenne *Imperata cylindrica*. Cette Graminée est en effet la seule dans ces milieux à posséder un système développé de rhizomes dont les réserves lui permettent une croissance très rapide après les feux.

Les deux faciès de savane arbustive sur haut de pente (fig. X.7.5 et X.7.6) présentent des cycles peu différents, ce qui montre que l'influence du couvert ligneux n'est ici pas importante. La moins grande régularité du cycle dans le faciès couvert peut cependant être mise en relation avec ses caractéristiques floristiques. Les deux espèces dominantes y ont l'une un cycle étalé, où floraison et maximum de phytomasse ne coïncident pas (*Imperata cylindrica*), l'autre (*Sorghastrum bipennatum*) est une annuelle et présente une phytomasse maximale pendant la floraison en novembre ou décembre. Les deux espèces principales du faciès herbeux, *Hyparrhenia diplandra* et *H. smithiana* ont en revanche des cycles très semblables: leur phytomasse maximale est entre octobre et décembre, période de la floraison.

L'ordre de grandeur des phytomasses obtenues dans ces deux faciès est plus proche de celui du faciès boisé de plateau que de celui du faciès herbeux.

Les deux faciès de la zone de transition entre sol ferrugineux tropical et sol hydromorphe (fig. X.7.3 et X.7.9) se différencient très nettement l'un de l'autre, bien qu'ils ne soient distants que de quelques mètres. Le faciès arbustif présente des valeurs plus élevées et un cycle plus irrégulier que le faciès herbeux. L'importance du substrat apparaît bien dans ce cas: le sol hydromorphe, moins favorable aux ligneux que le sol ferrugineux, détermine un faciès herbeux. Les conditions n'étant cependant pas non plus très bonnes pour les herbes pendant les périodes d'engorgement et de déssèchement, la phytomasse de la strate herbacée reste inférieure à celle du faciès arbustif sur sol ferrugineux.

Le dernier faciès, en bas de pente, montre un cycle pratiquement identique à celui du faciès herbeux sur sol hydromorphe de transition (fig. X.7.8).

TABLEAU X.10. Phytomasses herbacées aériennes maximales de divers faciès de savane à Lamto (6°13'N, 5°02'W) en 1983 d'après FOURNIER (1987 a et b).

FACIES ETUDIE	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA DE MATIERE SECHE
Savane boisée de plateau à *Crossopteryx febrifuga, Terminalia glaucescens, Annona senegalensis, Hyparrhenia subplumosa, H. smithiana* etc.	75%	3,20 + 0,61
Savane herbeuse de plateau à *Loudetia simplex* sur sol mince et mal draîné	<2%	6,14 + 0,31
Savane arbustive de mi-pente à *Crossopteryx febrifuga, Hyparrhenia subplumosa, H. smithiana* et *Andropogon schirensis*		
* premier site	30%	7,93 + 1,33
* deuxième site	30%	7,16 + 0,63
Savane herbeuse de transition à *Hyparrhenia subplumosa* et *H. smithiana*	<2%	7,05 + 1,04
Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*		
* site amont	<2%	5,18 + 0,90
* site aval	<2%	6,40 + 1,47
Savane boisée de lisière à *Andropogon macrophyllus* en bas de pente	50%	14,01 + 3,33

* LA VARIATION INTERFACIES DE LA PHYTOMASSE MAXIMALE

La plus forte phytomasse se rencontre dans la savane de lisière à *Andropogon macrophyllus* et la plus faible sur le plateau boisé. Le faciès de plateau à *Loudetia simplex* présente des valeurs très voisines de celles des faciès de bas de pente dominés par la même espèce. L'influence dépressive du couvert ligneux et des sols sableux à mauvais draînage sur la phytomasse herbacée maximale est claire (tab. X.10).

L'importance de l'organisation du profil apparaît grande elle aussi, puisque la nature différente de l'horizon présent entre 70 et 95 cm dans les sols des deux sites adjacents de lisière et de bas de pente (voir plus haut) semble occasionner une variation de phytomasse maximale allant du simple au double.

* CONCLUSION

Toutes les données qui viennent d'être présentées confirment les conclusions tirées des exemples concernant les autres localités sur l'importance de l'influence des conditions topographiques et édaphiques sur le cycle de la phytomasse herbacée. Elles confirment également l'importance de la composition floristique de la communauté: les performances des diverses espèces ne sont pas équivalentes dans des conditions de milieu similaires, ce qui influence tant le déroulement du cycle que les valeurs maximales de phytomasse atteintes.

Les résultats obtenus dans ces savanes humides confirment aussi l'existence d'une forte variabilité interannuelle du cycle de la phytomasse en un même endroit, liée à celle des conditions climatiques. Ce sont essentiellement les conditions hydriques qui jouent, non seulement par le total annuel des précipitations mais aussi par leur répartition saisonnière.

2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE

Comparées à leurs parties aériennes, les parties souterraines des plantes posent des problèmes de récolte et de tri bien plus complexes, qui occasionnent des travaux de terrain et de laboratoire très lourds. Bien que la masse des organes souterrains soit presque toujours sensiblement supérieure à celle des organes aériens chez les plantes herbacées pérennes et qu'ils jouent un rôle essentiel dans la persistance des individus, leur étude est souvent négligée, en particulier dans les travaux à finalité appliquée.

La présente étude s'appuie sur des données recueillies dans trois localités: j'ai réuni entre 1980 et 1987 celles qui sont relatives à Nazinga et à Ouango-Fitini, pour Lamto l'essentiel des résultats provient des travaux d'ABBADIE (1983) et surtout de CESAR (1971 b).

2.1. RACINES D'HERBES OU D'ARBRES ET PLATEAUX DE TALLAGE

2.1.1. RACINES D'HERBES ET RACINES D'ARBRES

Dans la plupart des savanes coexistent une strate herbacée et une strate ligneuse: le sol contient donc des racines d'arbres et des racines d'herbes. S'il est facile de reconnaître les plus grosses racines des ligneux, leurs fines radicelles sont morphologiquement très semblables à celles des plantes herbacés et seule une étude histologique permettrait de les séparer. La mesure de la phytomasse souterraine herbacée pose donc le problème de la distinction de ces deux catégories. De nombreux travaux ont montré que les racines d'herbes se rencontrent en majorité dans les premiers centimètres de sol, tant en région tempérée qu'en région tropicale, mais les données sur les arbres des savanes tropicales sont plus rares.

Les travaux consacrés aux végétaux ligneux de savane s'accordent sur une répartition relativement superficielle d'une partie de leurs racines au moins (MENAUT, 1971; WALTER, 1975; DEVEAU, 1978). LAWSON *et al.* (1968) trouvent une concentration maximale des plus grosses racines vers 30 à 40 centimètres dans des savanes du Ghana. Dans la région de Nylsvley, en Afrique du sud, RUTHERFORD (1982) observe que la plupart des racines de l'espèce *Ochna pulchra* se rencontrent dans les 60 premiers centimètres, avec une densité maximale

des plus grosses racines entre 20 et 40 cm, tandis que pour *Burkea africana* la zone de concentration maximale est un peu plus profonde (50 cm). Des observations semblables ont été faites en Tanzanie par SCHUETTE (1951) et KERFOOT (1963), au Zimbabwe par STRANG (1969) et au Ghana par OKALI *et al.* (1973).

Les racines des arbres ne se limitent cependant pas aux couches superficielles: il a été maintes fois observé qu'elles pénétraient au delà de deux mètres. Quelques observations font même état de racines s'enfonçant à plus de dix mètres (COLE et BROWN, 1976). Le système racinaire de certaines espèces consisterait d'ailleurs en une partie superficielle et une autre plus profonde (WALTER, 1939; COLE et BROWN, 1976; RUTHERFORD, 1980).

D'une manière générale, la répartition des racines d'arbres semble relativement moins superficielle que celle des herbes: un partage plus ou moins strict de l'espace souterrain se ferait ainsi entre herbes et arbres, les premières occupant les strates les plus superficielles et les seconds des couches plus profondes. Il existe cependant une zone où les deux systèmes se rencontrent et s'intriquent, de sorte que les valeurs de phytomasse racinaire souterraine présentées ici sont probablement un peu surestimées dans les faciès les plus densément arbustifs ou arborés.

2.1.2. PLATEAUX DE TALLAGE

Le développement par ramification basale des Graminées a pour conséquence morphologique la constitution d'une zone épaissie à la base des tiges: le plateau de tallage (voir chapitre VI, § 1.2.). Lors de la récolte des organes aériens, ce plateau de tallage ("crowns" des auteurs anglo-saxons), reste généralement sur le sol. Cette zone intermédiaire, où s'attachent les premières racines, a donc fait l'objet d'un échantillonnage séparé. Les plateaux de tallage sont rarement pris en compte dans les études, ce qui est regrettable car ils peuvent atteindre des phytomasses assez fortes et semblent jouer un rôle fonctionnel important. C'est en effet à leur niveau que, selon de nombreux auteurs (ARBER, 1934; SIMS et SINGH, 1978 b; GOUNOT et YU, 1980; etc.), les Graminées accumuleraient des réserves en hydrates de carbone.

2.2. NAZINGA, LOCALITE SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE

A Nazinga, l'étude des parties souterraines, qui nécessite des travaux de terrain et de laboratoire très lourds, n'a été faite que dans trois faciès de savane, pendant deux années consécutives. Seule la phytomasse globale a été considérée, la distinction des diverses espèces et des organes vivants et morts étant peu sûre (voir chapitre IX, § 3.1.2).

2.2.1. LA REPARTITION DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR A NAZINGA

La phytomasse des racines diminue très rapidement avec la profondeur. Les ajustements des données d'avril et de septembre 1986 sont satisfaisants dans chacun des faciès avec les trois lois testées -puissance, exponentielle et logarithme-, mais c'est avec la fonction puissance que le coefficient de corrélation r est le plus élevé dans tous les cas (tab. X.11).

Au delà d'un mètre dans la savane arbustive et au delà de 60 cm dans la savane arborée, la phytomasse augmente à nouveau légèrement: cette profondeur correspond vraisemblablement à la zone préférentielle d'enracinement des espèces ligneuses car une telle réaugmentation ne s'observe pas dans le faciès herbeux.

2.2.2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE A NAZINGA

La phytomasse des racines est bien plus élevée que celle des parties aériennes et subit des variations rapides et fortes au cours de l'année (fig. X.8). Bien qu'une partie des variations observées puisse être simplement liée à l'importance de la variance sur les moyennes, comme l'ont souligné PERSSON (1978) et SINGH et al. (1984) -le coefficient de variation est d'environ 0,25 sur le total et de 0,38 pour la couche la plus hétérogène-, un schéma saisonnier se dégage

TABLEAU X.11. Lois de décroissance de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur dans les savanes de Nazinga (11° 09'N, 01° 36'W) en avril (1) et en septembre (2) 1986.

FACIES	LOI D'AJUSTEMENT	r	SEUIL DE SECURITE
Savane herbeuse de plateau, mesures faites jusqu'à 0,4 m	*exponentielle*		
	(1) $M=2,80.e^{-3,26p}$	0,99	99%
	(2) $M=4,39.e^{-3,23p}$	0,99	99%
	puissance		
	(1) $M=0,44.p^{-0,69}$	0,98	98%
	(2) $M=0,72.p^{-0,66}$	0,98	98%
	logarithme		
	(1) M=-0,07-0,93Lnp	0,98	98%
	(2) M=-0,10-1,32Lnp	0,99	99%
Savane arbustive, mesures faites jusqu'à 1,2 m (1) ou 1,0 m (2)	*exponentielle*		
	(1) $M=1,86.e^{-1,64p}$	0,89	99%
	(2) $M=2,00.e^{-2,90p}$	0,95	99%
	puissance		
	(1) $M=0,37.p^{-0,86}$	0,99	99%
	(2) $M=0,15.p^{-1,35}$	0,99	99%
	logarithme		
	(1) M=-0,23-0,92Lnp	0,93	99%
	(2) M=-0,08-0,88Lnp	0,95	99%
Savane arborée, mesures faites jusqu'à 0,7 m(1) ou 0,5 m (2)	*exponentielle*		
	(1) $M=2,85.e^{-3,32p}$	0,99	99%
	(2) $M=4,93.e^{-3,83p}$	0,99	99%
	puissance		
	(1) $M=0,24.p^{-1,05}$	0,98	98%
	(2) $M=0,35.p^{-1,09}$	0,98	98%
	logarithme		
	(1) M=-0,22-1,09Lnp	0,98	98%
	(2) M=-0,61-1,86Lnp	0,99	99%

M: phytomasse des racines en t/ha dans une couche de 10 cm
p: profondeur en mètres r: coefficient de corrélation

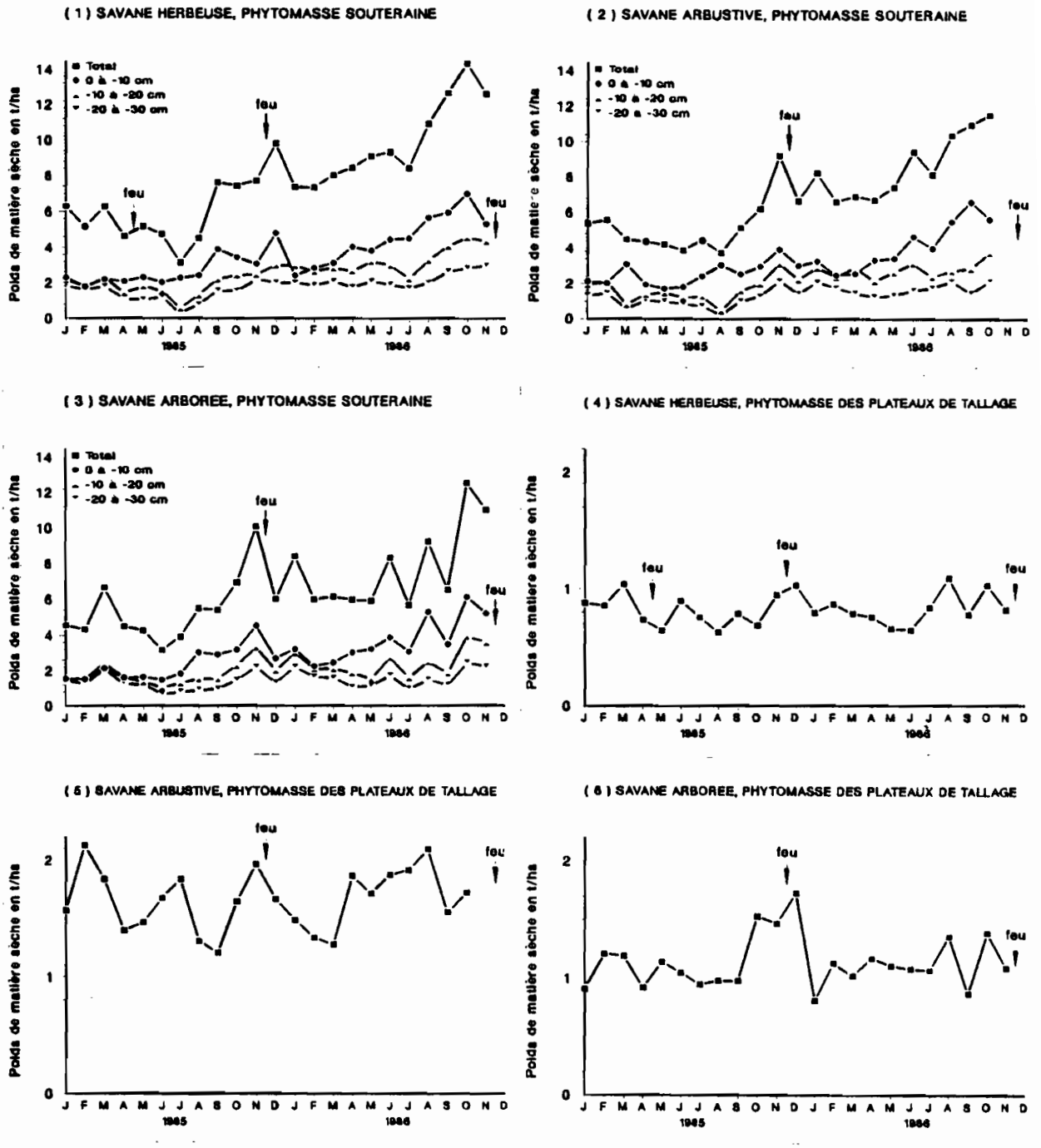


Figure X.8. Cycle saisonnier de la phytomasse des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Nazinga (11°09'N, 01°36'W) au Burkina Faso, d'après FOURNIER (1987 b).

cependant. Pour les deux années d'étude et dans chacun des trois faciès la phytomasse souterraine suit en effet une évolution identique, comprenant plusieurs phases.

Entre novembre et mars selon les sites et les années la phytomasse augmente d'environ 1 ou 2 t/ha en l'espace d'un mois, puis diminue d'au moins la même quantité le mois suivant. La date de cet évènement étant variable selon les sites et les années, tout comme celle du feu, leur position respective n'est pas fixe.

Une phase de stabilité, elle aussi de durée variable, va de 1 à 4 mois -entre janvier et juin- selon les sites et les années.

Au cours de la saison des pluies se fait ensuite une augmentation de la phytomasse de plus de 2 t/ha en l'espace de 4 ou 5 mois. Certaines années, comme en 1985, la phytomasse peut même doubler pendant cette période.

Un suivi sur plus de deux années serait certes nécessaire pour vérifier que les différentes phases existent toujours et dans cet ordre. Deux points semblent toutefois acquis: le premier est l'existence de variations rapides de la phytomasse souterraine en liaison avec les saisons, le second est qu'un maximum est souvent atteint vers la fin de l'année qui, dans ces régions, coïncide avec le début de la saison sèche et la période de passage du feu. Ceci concorde avec l'hypothèse souvent avancée de la mise en réserve de nutriments destinés à assurer la repousse.

2.2.2. LES VALEURS DE PHYTOMASSE ATTEINTES A NAZINGA

Calculée d'après les valeurs obtenues sur 30 cm et extrapolée d'après les lois de décroissance, la phytomasse herbacée souterraine peut être estimée en moyenne à 7,74 t/ha pour l'année 1985 et à 12,36 t/ha pour l'année 1986 dans la savane herbeuse, à 9,41 t/ha en 1985 et à 15,32 t/ha en 1986 dans la savane arbustive et à 7,69 t/ha en 1985 et 10,99 t/ha en 1986 dans la savane arborée.

Une mesure ponctuelle en août 1986, un peu avant le maximum de la phytomasse aérienne, permet d'évaluer à 4,25 t/ha la phytomasse souterraine de la formation sur cuirasse à annuelles (site 6).

2.2.3. LE CYCLE DES PLATEAUX DE TALLAGE A NAZINGA

La phytomasse des plateaux de tallage (fig. X.8.4 à X. 8.6) est bien plus faible que celle des racines et organes souterrains puisqu'elle n'atteint tout au plus qu'une à deux tonnes par hectare en moyenne mais ses variations saisonnières sont relativement fortes. Il semble exister une concordance assez fréquente entre les fortes phytomasses des plateaux de tallage et celles des parties souterraines, sans qu'une règle plus précise puisse être décelée dans les fluctuations.

Une différence très significative (test de STUDENT) apparaît entre les valeurs moyennes des trois faciès étudiés: la savane herbeuse présente les plus faibles (0,83 t/ha), la savane arborée de moyennes (1,14 t/ha) et la savane arbustive les plus fortes (1,67 t/ha). Ceci est à relier à la valeur du recouvrement basal des Graminées propre à chaque faciès, question qui a été abordée dans le deuxième chapitre (§ 3.3.4).

2.2.4. LA VARIATION INTERANNUELLE DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE ET DES PLATEAUX DE TALLAGE A NAZINGA

Si l'allure générale du cycle saisonnier des racines paraît constante, les valeurs atteintes peuvent varier fortement d'une année à l'autre. Ainsi les valeurs maximales diffèrent-elles dans la savane herbeuse de plus de 4 t/ha entre 1985 et 1986 et de 2 à 2,5 t/ha dans les deux autres sites. Les valeurs les plus fortes correspondent à l'année la plus humide (fig. X.8).

Sous l'influence des conditions climatiques, la phytomasse des racines peut ainsi varier d'un facteur proche de 1,5. Les phytomasses des plateaux de tallage, en revanche, ne semblent guère varier d'une année à l'autre (fig. X.8).

2.3. OUANGO-FITINI, LOCALITE SOUS CLIMAT EBURNEEN CONTINENTAL

Deux faciès de savane ont été étudiés à Ouango-Fitini pendant l'année 1980 (FOURNIER, 1982 a et b): la savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* et la savane

arbustive de mi-versant à *Detarium microcarpum* déjà décrites (chapitre III, § 2.5.2).

2.3.1. LA REPARTITION DE LA PHYTOMASSE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR A OUANGO-FITINI

Comme à Nazinga, les racines se distribuent en majorité dans les premiers centimètres du sol et leur quantité décroît très rapidement avec la profondeur. Les mesures effectuées mensuellement jusqu'à -30 cm pendant toute l'année ont été complétées par une série de prélèvements jusqu'à l'horizon induré du sol en septembre 1980.

Ces données montrent que la décroissance de la masse racinaire en fonction de la profondeur s'ajuste de manière très satisfaisante pour les douze mesures mensuelles à une fonction exponentielle de la forme $y = b.e^{mx}$ où y représente la masse racinaire, x la profondeur et b et m des paramètres. Bien que la loi exponentielle soit également la plus satisfaisante pour les mesures de septembre, d'autres lois conviennent aussi (tab. X.12).

Contrairement à ce qui a été observé à Nazinga, la masse racinaire décroît régulièrement depuis la surface du sol vers les couches profondes, y compris dans le faciès arbustif: il n'y a pas d'augmentation en profondeur. Ceci suggère que les racines des espèces ligneuses ont ici une localisation plus profonde dans le sol.

2.3.2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE A OUANGO-FITINI

Ici encore l'importance de la variance sur les moyennes (coefficient de variation d'environ 0,15 pour l'ensemble de la couche 0 à -30 cm et de 0,20 pour la plus hétérogène des trois couches 0 à -10 cm, -10 à -20 cm et -20 à -30 cm) obscurcit quelque peu le schéma saisonnier réel de variation de la phytomasse. Trois périodes peuvent pourtant être reconnues dans l'évolution annuelle de la phytomasse souterraine (fig. X.9.1 et X.9.2).

TABLEAU X.12. Lois de décroissance de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur dans les savanes de Ouango-Fitini (9°35'N, 4°01'W), d'après FOURNIER (1982 a).

FACIES	LOI D'AJUSTEMENT	r	SEUIL DE SECURITE
Savane herbeuse de bas de pente (mesures faites jusqu'à 0,5 m en septembre)	*exponentielle* $M=3,53.e^{-3,46p}$	0,98	99%
	puissance $M=0,34.p^{-0,93}$	0,98	98%
	logarithme $M=5,69-13,89Lnp$	0,99	99%
Savane arbustive de mi-versant à *Detarium microcarpum* (mesures faites jusqu'à 0,5 m en septembre)	*exponentielle* $M=4,34.e^{-3,24p}$	0,98	99%
	puissance $M=0,43.p^{-0,93}$	0,88	99%
	logarithme $M=5,62-12,60Lnp$	0,95	99%

M: phytomasse des racines en t/ha dans une couche de 10 cm
p: profondeur en m r: coefficient de corrélation

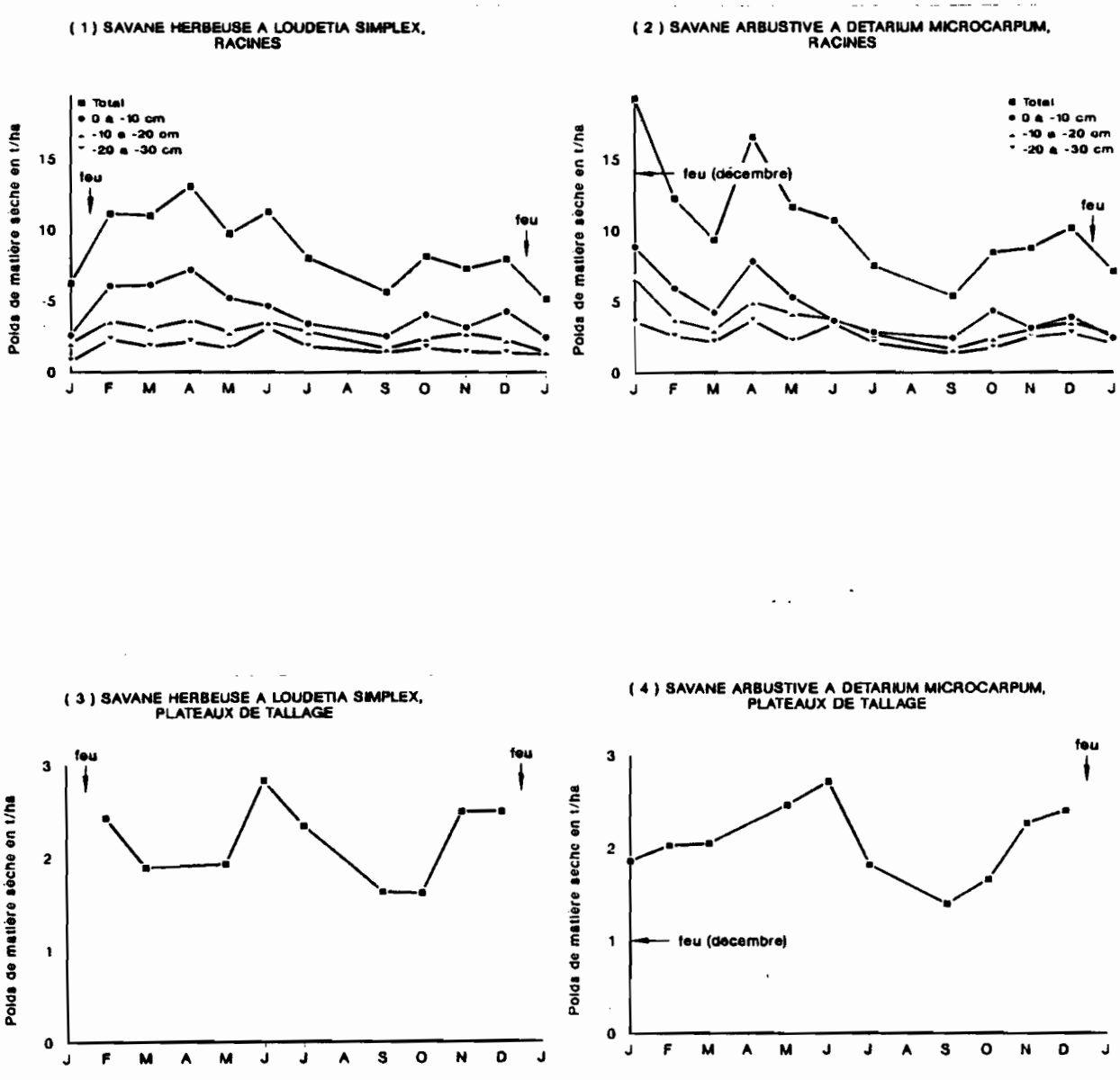


FIGURE X.9. Cycle saisonnier de la phytomasse des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W) en Côte d'Ivoire, d'après FOURNIER (1982 a et b).

L'importante phytomasse présente en janvier 1980 dans la savane arbustive diminue fortement, d'environ 10 t/ha, à partir du début de la repousse, et la diminution se poursuit jusqu'au retour des pluies en avril. Une nouvelle poussée de croissance ramène ensuite à nouveau la phytomasse à une valeur élevée.

Dans la savane herbeuse, où le feu a été un peu plus tardif, les variations sont moins brutales. La phytomasse augmente très vite après son passage, pendant le début de la repousse; elle atteindra son maximum absolu au retour de la saison des pluies en avril.

Entre avril et septembre la phytomasse des racines diminue régulièrement, tandis que la croissance des parties aériennes se poursuit.

Une nouvelle augmentation de la masse des racines se produit au retour de la saison sèche, à partir de septembre, et pendant la reproduction. Elle est suivie d'une diminution en janvier après le passage du feu.

Les résultats semblent donc indiquer ici encore une mise en réserve avant le passage du feu, mais le maximum absolu de la phytomasse n'est atteint qu'après son passage. Des suivis sur plusieurs années consécutives seraient nécessaires pour déterminer si les fortes phytomasses observées en début d'année sont seulement l'expression d'une variabilité interannuelle liée aux fluctuations climatiques ou si elles sont caractéristiques du cycle dans ces régions.

2.3.3. LES VALEURS DE PHYTOMASSE SOUTERRAINE ATTEINTES DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

D'après les mesures effectuées jusqu'à -30 cm pendant 12 mois et d'après les lois de décroissance établies pour le prélèvement plus profond de juillet, la phytomasse totale moyenne pour l'année peut être évaluée à 13,01 t/ha dans le faciès herbeux et à 13,59 t/ha dans le facies arbustif.

Deux mesures ponctuelles ont en outre été réalisées aux alentours de Ouango-Fitini en janvier 1983. La première, dans une formation herbeuse à *Vetiveria nigritana* et *Setaria anceps* du bord de la mare de Dalandjougou donne une valeur de 3,48 t/ha dans les premiers 30 cm, ce qui est donc moins élevé que ce que l'on obtient pour les faciès de savane typique. Ce résultat n'est pas surprenant dans des communautés végétales moins sévèrement limitées par l'humidité édaphique. La seconde mesure, dans un milieu à *Loudetiopsis kerstingii* sur cuirasse,

donne 5,34 t/ha dans les 20 cm de sol prospectés (FOURNIER, 1987 a et b); la relative faiblesse de la phytomasse aérienne explique ici cette valeur peu élevée.

Une étude de CESAR (1984) dans la région plus méridionale de Mankono (08°04'N, 06°11'W), que RIOU (1988) classe dans la zone de climat éburnéen intérieur de transition, montre qu'en fin de cycle végétatif la phytomasse atteint 13,70 t/ha pour les seuls 40 premiers centimètres du sol d'une savane herbeuse à *Daniellia oliveri*, résultat qui confirme les ordres de grandeur obtenus à Ouango-Fitini.

Quelques autres mesures ponctuelles de la fin de 1982 et du début de 1983 dans les deux sites où le suivi mensuel avait été réalisé en 1980, donnent une idée de la variation interannuelle (tab. X.13). Celle ci paraît grande pour un même mois, puisque les valeurs passent du simple au double. Elle peut cependant être due plus à un décalage des cycles qu'à une différence de moyenne. De tels résultats conduisent à souligner la nécessité de comparer des cycles complets lorsqu'il s'agit de la phytomasse souterraine.

2.4.3. LE CYCLE SAISONNIER DES PLATEAUX DE TALLAGE A OUANGO-FITINI

La phytomasse des plateaux de tallage atteint selon les saisons des valeurs de 1,4 à 2,4 t/ha. Contrairement à ce qui avait été observé à Nazinga, il semble exister à Ouango-Fitini des lois saisonnières de variation presqu'identiques pour les deux faciès étudiés (fig. X.9.3 et X.9.4). Des mesures sur plusieurs années seraient cependant indispensables pour vérifier la constance du schéma saisonnier à quatre phases décrit à partir des données de l'année 1980.

Dans la savane herbeuse, la phytomasse des plateaux de tallage diminue après les feux (février à mars 1980). Cette phase, qui représenterait une utilisation des réserves, n'est pas visible dans le faciès arbustif, mais la phytomasse atteinte en décembre 1980 comparée à celle de janvier de la même année laisse supposer qu'elle existe habituellement.

Après une stabilisation (de janvier à mars 1980 pour la savane arbustive, de mars à mai pour la savane herbeuse), la phytomasse augmente à nouveau, une fois les pluies revenues, pour atteindre sa valeur maximale en mai dans la savane arbustive et en juin dans la savane herbeuse. Cette phase peut s'interpréter comme une reconstitution des réserves utilisées précédemment; elle coïncide avec le retour de condi-

TABLEAU X.13. Variation interannuelle de la phytomasse souterraine des 30 premiers centimètres du sol dans deux faciès des savanes de Ouango-Fitini (09°35'N, 04°01'W).

DATE	SAVANE HERBEUSE	SAVANE ARBUSTIVE
année 1980 (valeur moyenne)	**8,72**	**10,62**
janvier 1980	6,27	19,26
janvier 1981	5,12	7,11
janvier 1983	10,98	12,00
octobre 1980	8,16	8,47
octobre 1982	5,39	7,89

tions d'humidité favorables à la croissance.

L'augmentation observée correspond probablement aussi au début de croissance des bourgeons des nouveaux axes apparaissant par tallage.

Jusqu'en septembre (savane arbustive) ou en octobre (savane herbeuse) se produit une nouvelle diminution de la phytomasse. Coïncidant avec la période d'élongation maximale des tiges et de formation des inflorescences, puis des graines, elle semble traduire l'utilisation des réserves accumulées pendant la phase précédente.

La dernière augmentation de phytomasse, de septembre (savane arbustive) ou octobre (savane herbeuse) à novembre, correspond au début de croissance des bourgeons d'innovation et à l'accumulation des réserves destinées à assurer leur développement futur.

2.4. LAMTO, LOCALITE SOUS CLIMAT EBURNEEN

Les données concernant les cycles de phytomasse racinaire proviennent des travaux de CESAR (1971 b) et d'ABBADIE (1983); elles ont été complétées par des mesures ponctuelles effectuées entre 1980 et 1983 ainsi que par une étude des plateaux de tallage.

2.4.1. LA REPARTITION DE LA PHYTOMASSE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR A LAMTO

La plupart des racines se trouvent en surface, ici comme dans les deux précédentes localités.

Les calculs de CESAR (1971 b) montrent que la décroissance de la phytomasse en fonction de la profondeur s'ajuste de façon très satisfaisante dans 4 faciès sur 6 à une fonction puissance. Dans les trois autres faciès la distribution est bimodale, ou s'ajuste à une loi log-normale ou encore ne diminue plus après 30 cm (tab. X.14).

C'est uniquement dans le faciès arbustif à Andropogonées que la phytomasse augmente à nouveau vers 40 cm de profondeur, et ceci uniquement dans les prélèvements faits à proximité d'arbustes (CESAR, 1971 b). Le maintien de phytomasses relativement élevées au delà de 30 cm dans la savane boisée traduit très certainement une colonisation préférentielle de cette zone par les racines d'arbres.

2.4.2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE A LAMTO

Le suivi de l'évolution des phytomasses souterraines pendant un cycle annuel a été réalisé dans six faciès par CESAR (1971 b), puis dans deux autres par ABBADIE (1983).

Ces données montrent une variation de phytomasse souterraine très importante au cours de l'année, mais sans lien évident avec les conditions climatiques saisonnières

TABLEAU X.14. Lois de décroissance de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur dans les savanes de Lamto (06°13'N, 05°02'W) d'après CESAR (1971 b).

FACIES	LOI DE DECROISSANCE
Savane herbeuse de transition à *Loudetia simplex*	*puissance* $M=1,70.p^{-1,83}$
Savane arbustive, zone découverte	*puissance* $M=0,17.p^{-1,55}$
Savane arbustive, zone couverte	*puissance* $M=0,16.p^{-1,57}$
Savane herbeuse à Andropogonées	*puissance* $M=1,12.p^{-1,90}$
Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*	*loi log-normale*
Savane arbustive de transition	*courbe bimodale* pas d'ajustement
Savane boisée	pas d'ajustement: pratiquement plus de décroissance après 30 cm

M= phytomasse en t/ha par couche de 10 cm p= profondeur en m

(fig. X.10 et X.11). Il n'est pas ici possible de dégager, comme pour les localités plus septentrionales à variations saisonnières plus marquées, des étapes de déroulement du cycle annuel identiques pour tous les faciès. La question se pose de savoir si les variations de la phytomasse n'ont effectivement pas de lien avec celles du climat ou si l'importance des variances en masque l'existence.

Des mesures ponctuelles -qui sont présentées dans le tableau X.15- réalisées entre 1980 et 1983 permettent d'approfondir la discussion. Avec 20 échantillons prélevés à la tarière de 8,3 cm de diamètre, le coefficient de variation

TABLEAU X.15. Phytomasse herbacée souterraine globale dans les savanes de Lamto (06°13'N, 05°02'W) d'après CESAR (1971 b) et ABBADIE (1983) et FOURNIER (ce travail).

FACIES	PHYTOMASSE T/HA	AUTEUR
VALEURS MOYENNES SUR UNE ANNEE		
* Savane herbeuse à Andropogonées	13,9	CESAR (1971 b)
* Savane herbeuse à *Loudetia simplex*	19,0	" "
* Savane herbeuse de transition à *Loudetia simplex*	19,0	" "
* Savane arbustive zone découverte	10,5	" "
* Savane arbustive zone couverte	11,0	" "
* Savane arbustive de transition	14,0	" "
* Savane boisée	10,5	" "
* Savane herbeuse à *Loudetia simplex*	11,16	ABBADIE (1983)
* Savane arbustive de transition	6,67	" "
VALEURS PONCTUELLES		
* Savane herbeuse de transition à *Loudetia simplex*		FOURNIER
.septembre	12,72	
.décembre	9,39	
* Savane arbustive		" "
.septembre	14,00	
.décembre	8,20	
* Formation de lisière de galerie à *Andropogon macrophyllus*		" "
.novembre	13,13	

NOTE: Phytomasses totales calculées d'après les lois de décroissance des masses racinaires en fonction de la profondeur proposées par CESAR (1971 b) et les valeurs mesurées jusqu'à 70 cm par CESAR, 50 cm par ABBADIE ou 30 à 40 cm par FOURNIER.

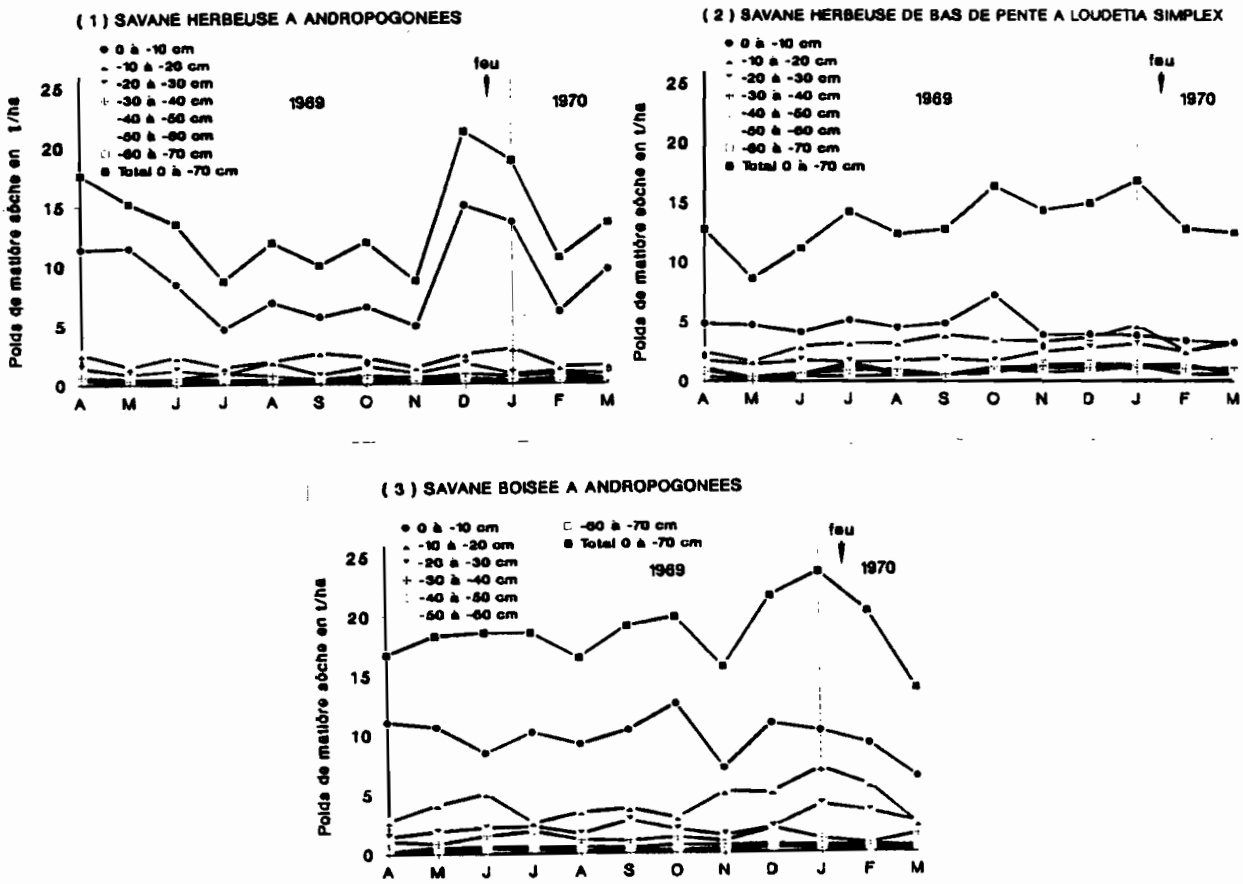


FIGURE X.10. Cycle saisonnier de la phytomasse des racines dans trois faciès des savanes de Lamto (06°13'N, 05°02'W) en Côte d'Ivoire, d'après CESAR (1971 b).

PHYTOMASSE ET PRODUCTION

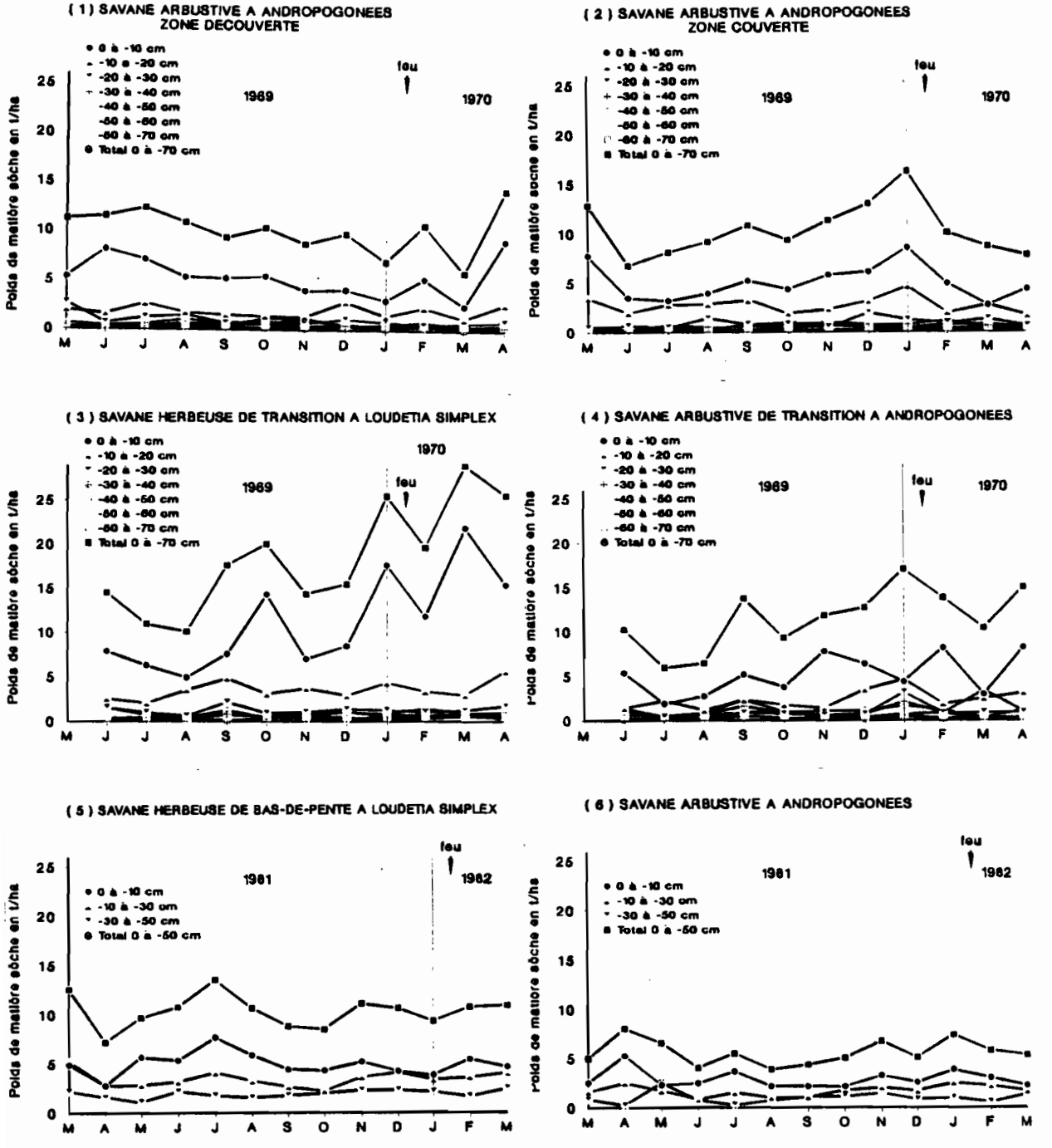


FIGURE X.11. Cycle saisonnier de la phytomasse des racines dans six faciès des savanes de Lamto (06°13'N, 05°02'W) en Côte d'Ivoire, d'après CESAR (1971 b) et ABBADIE (1983).

(écart-type/moyenne) est d'environ 0,20 sur l'ensemble de la phytomasse depuis la surface du sol jusqu'à 40 cm de profondeur et de 0,39 pour la phytomasse contenue dans la couche de 10 cm la plus hétérogène. Ces valeurs sont tout à fait semblables à celles obtenues dans les autres localités d'étude. Comme les échantillonnages pratiqués par CESAR (1971 b) et par ABBADIE (1983) pour établir les cycles saisonniers de variation étaient bien plus réduits (4 prélèvements de blocs de 20 x 20 cm pour CESAR et 10 prélèvements à la tarière pour ABBADIE), les coefficients de variation correspondant sont vraisemblablement plus importants. Il est donc tout à fait possible que l'importance des variances masque une liaison avec les variations climatiques saisonnières, réelle mais moins nette que celle observée dans les sites plus septentrionaux.

2.4.3. VARIATION INTERANNUELLE DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE A LAMTO

La comparaison des données de CESAR (1971 b), celles d'ABBADIE (1983) et des mesures ponctuelles que j'ai faites en 1982, montre que la phytomasse varie très largement d'une année à l'autre, presque du simple au double (tab. X.15). Ce résultat mériterait toutefois d'être vérifié en un même point et avec la même méthode de mesure car les trois études, bien que réalisées dans les mêmes faciès de savane, ne sont pas faites exactement dans le même site et ABBADIE a par ailleurs utilisé un tri à sec pour séparer les racines de la terre alors que CESAR et moi-même avons lavé les échantillons (voir le chapitre IX). Compte tenu d'une possible différence liée à ces facteurs, on peut cependant affirmer que la variabilité interannuelle de la phytomasse souterraine est au moins aussi élevée que celle des parties aériennes.

2.4.4. LA PHYTOMASSE DES PLATEAUX DE TALLAGE A LAMTO

D'après les mesures que j'ai faites en 1980, la phytomasse des plateaux de tallage atteint en moyenne 2,46 t/ha dans un faciès herbeux de bas de pente à *Loudetia simplex* et 3,37 t/ha dans un faciès arbustif de mi-pente à *Crossopteryx febrifuga*. Ces valeurs sont élevées, mais à peine supérieures à celles observées à Ouango-Fitini.

Les mesures n'ont pas été assez régulières dans cette localité pour permettre la description du cycle saisonnier.

CHAPITRE XI

LE CYCLE SAISONNIER DE LA PRODUCTION

La valeur annuelle globale de la production primaire de la strate herbacée ainsi que sa répartition saisonnière sont des éléments fondamentaux du fonctionnement des écosystèmes de savane. Des estimations plus ou moins précises peuvent en être faites grâce à divers types de calculs s'appuyant sur les variations des valeurs des phytomasses au cours du cycle saisonnier présentées dans le chapitre IX. Les résultats obtenus sont exposés et discutés dans la deuxième partie du présent chapitre pour les trois sites de Lamto, Ouango-Fitini et Nazinga.

L'évaluation de la production ne saurait logiquement être dissociée de celle de la consommation mais cette dernière pose de délicats problèmes, déjà évoqués dans le chapitre IX. Un rappel bibliographique concernant la consommation dans quelques types d'écosystèmes de savane débute le présent chapitre, ainsi qu'un essai d'évaluation de la consommation des grands herbivores dans les savanes de Nazinga.

1. LA CONSOMMATION PAR LES HERBIVORES

1.1. GENERALITES

Ne pas prendre en compte la consommation d'une partie de la biomasse par divers groupes animaux entraîne évidemment une erreur dans les évaluations de production primaire. Les consommateurs d'herbe sont en effet nombreux et ils

appartiennent à des groupes d'animaux très divers. Ce sont, bien sûr les grands Mammifères herbivores sauvages (Cobe de Buffon, Hippotrague, Bubale, divers Céphalophes, pour ne citer que quelques uns des plus communs) dont l'image est toujours associée à celle des savanes, mais aussi une série d'autres organismes plus discrets comme les Aulacodes et autres Rongeurs, certains Insectes (Termites, Criquets, etc.) et bien d'autres Invertébrés.

Parmi les travaux sur les relations trophiques dans les écosystèmes de savane, rares sont ceux qui prennent en compte l'ensemble de ces consommateurs, Vertébrés et Invertébrés. Les études réalisées depuis plus de vingt ans dans les savanes de Lamto en Côte d'Ivoire ont permis de rassembler les éléments d'une telle synthèse (LAMOTTE, 1975, 1982). D'autres travaux, dont SINCLAIR (1975) a présenté la synthèse, ont été réalisés dans des savanes plus sèches, celles du Parc du Serengeti en Tanzanie. La comparaison de ces deux écosystèmes a été faite récemment par LAMOTTE (1987 a, 1989). Les données qui suivent sont tirées en grande partie de ces deux séries d'études mais certaines proviennent aussi de travaux plus ponctuels réalisés dans d'autres régions d'Afrique.

L'abondance et la consommation des Mammifères semble très variable selon les savanes. La pression de chasse exercée par l'homme mais aussi des caractéristiques fonctionnelles intrinsèques des milieux (OWEN-SMITH, 1982; LAMOTTE, 1987) conduisent à des densités animales bien plus faibles dans les savanes humides que dans les savanes sèches. Les Ongulés des savanes de Lamto (essentiellement des Cobes de Buffon) ne prélèveraient que moins de 1% de la production herbacée (LAMOTTE, 1977 a et b, 1987 a). Dans les milieux dominés par des herbes annuelles du Parc du Serengeti en revanche, où leurs densités sont très élevées, les grands herbivores utiliseraient jusqu'à 1,8 t/ha /an soit plus de 60% de la production herbacée aérienne annuelle (BRAUN, 1973). A titre de comparaison la consommation du bétail dans des savanes soudaniennes plus humides -et donc à phytomasse plus élevée- du Ghana a été évaluée à 1 à 1,7 t/ha/an (OHIAGU, 1979). DESHMUKH (1986), passant en revue cinq écosystèmes herbacés d'Afrique recevant de 250 à 1300 mm annuels de pluie, estime que lors d'années moyennes, la consommation des grands herbivores ne représente généralement pas plus de 2 à 10% de la production herbacée.

Les Rongeurs prélèveraient environ 40 kg/ha/an à Lamto, soit 0,5% de la production (LAMOTTE, 1977 a et b). Selon les milieux, ils consommeraient 0,04 à 0,26 t/ha/an au Serengeti, soit de moins de 1% à plus de 30% de la production mais les fortes valeurs correspondent uniquement à un type particulier d'habitat, les inselbergs et la consommation des

Rongeurs dans les savanes est généralement très faible: DESHMUKH (1987) estime qu'elle est toujours bien inférieure à 5% de la production.

L'un des groupes d'Invertébrés les plus abondants, est celui des Acridiens, qui se nourrissent essentiellement de feuilles vivantes de Graminées. A Lamto ils consomment près de 70 kg/ha/an en poids de matière sèche (GILLON, 1973). MESTRE (1984) évalue à plus de 7 kg/ha/an la consommation de la seule espèce *Machaeridia bilineata* à Lamto. Les valeurs estimées pour les savanes du Serengeti sont du même ordre de grandeur (SINCLAIR, 1975). GANDAR (1980) fournit des estimations sensiblement plus fortes de 170 kg/ha/an pour la matière végétale consommée ou détruite par les Criquets dans les savanes plus sèches de Nylsvley en Afrique du Sud. Au total ce groupe, malgré son abondance, ne semble pas prélever plus de quelques centièmes de la production herbacée -toujours moins de 5% d'après DESHMUKH (1987).

Les Termites, autre groupe toujours extrêmement bien représenté, ont des régimes alimentaires assez divers: les fourrageurs se nourrissent uniquement de feuilles vivantes de Graminées, tandis que d'autres groupes trophiques ne les consomment qu'occasionnellement. La consommation d'herbe par les diverses espèces de fourrageurs dans les savanes de Lamto a été évaluée à 30 à 504 kg/ha/an dont 6 à 44 kg/ha/an pour le seul genre *Trinervitermes* par JOSENS (1972). OHIAGU (1979) estime à environ 80 kg/ha/an le prélèvement de l'espèce *Trinervitermes geminatus* sur la strate herbacée de savanes soudaniennes au Nigéria. Dans les milieux soudaniens où la production primaire est d'environ 3 à 5 t/ha/an, ce prélèvement représente 20 à 25% du total, ce qui est relativement important. Diverses études ont de plus montré que le prélèvement des Termites sur la strate herbacée n'est pas régulièrement réparti dans l'année: il se fait préférentiellement en saison sèche, au moins chez les Macrotermitinae. DESHMUKH (1987) s'appuyant sur les travaux de BAGINE (1982) estime que ce groupe peut consommer jusqu'à 80% de la production annuelle dans les milieux arides du nord Kenya.

On sait par ailleurs que la composition faunistique et la structure des peuplements animaux évolue le long des gradients climatiques d'Afrique tropicale (voir par exemple les graphiques présentés par DESHMUKH, 1987). Elles paraissent sensibles à la contrainte hydrique, tant sur le plan local, entre faciès d'une même localité, que sur le plan du climat général de la région et les données disponibles pour les Termites en sont une bonne illustration (LEPAGE, 1983; MENAUT *et al.*, 1985). Pour un gradient climatique allant de 50 jusqu'à 600 mm de pluviosité annuelle moyenne, COATON et SHEASBY (1972) ont ainsi pu montrer que les Termites fourrageurs augmentent en importance à mesure que croît la

production herbacée de l'écosystème. Les consommateurs de litière atteignent leurs effectifs maximaux vers 100 ou 200 mm annuels de pluie, puis sont relayés par les champignonnistes qui dominent vers 500 mm. Les catégories trophiques des consommateurs de bois et d'humus se rencontreraient surtout dans les régions les plus humides de la zone climatique considérée, c'est à dire vers 600 mm annuels de pluie. Sous les climats encore plus humides qui sont ceux des savanes à herbes pérennes (800 à 1300 mm annuels de pluie environ) JOSENS (1972, 1974) et LEPAGE (1980 a et b) ont montré que les peuplements étaient dominés par des consommateurs à régime varié du groupe des Macrotermininae.

Au total l'impact des Termites sur la végétation herbacée verte semble donc augmenter avec l'aridité du climat. Cette remarque reste valable à l'échelle de l'ensemble du peuplement des consommateurs animaux (LAMOTTE, 1987 a et b).

1.2. EVALUATION DE LA CONSOMMATION DES GRANDS HERBIVORES A NAZINGA.

Le Ranch de Gibier de Nazinga, où une partie des mesures de phytomasse présentées précédemment ont été réalisées, est fréquenté par une abondante faune sauvage dont l'observation directe est courante (voir tab. III.16, chapitre III). De nombreuses marques laissées par les animaux, telles qu'empreintes au sol, fécès ou traces de pâture sur les touffes de Graminées, parsèment le territoire du Ranch. Elles ont en particulier été observées dans les six faciès d'étude du cycle de la phytomasse décrits dans le troisième chapitre. De telles marques sont quasiment absentes des autres localités étudiées (Lamto et même Ouango-Fitini), où l'impact des grands herbivores est très limité.

Vu l'importance de la grande faune à Nazinga, il a paru nécessaire d'essayer de tenir compte de son influence, au moins de manière approximative. La mise en défens de zones de végétation pose toutefois des problèmes délicats (HAEDY, 1968) et celle de l'ensemble des six zones d'étude, de plus d'un hectare chacune, aurait été trop coûteuse. Dans le cadre d'expériences d'élevage de l'Hippotrague dans un enclos de 1 km^2, les responsables du Ranch ont d'ailleurs constaté que les Bubales étaient capables de franchir des clôtures de plus de 2,50 m de haut (LÜNGREN, com. pers., 1985).

La protection des aires d'étude n'étant pas possible, la mesure des phytomasses a été faite dans des zones

accessibles aux animaux, mais une évaluation de la consommation a été tentée indépendamment en 1986.

1.2.1 PROTOCOLE D'ETUDE

Parmi les six faciès suivis dans le cadre des mesures de la phytomasse, la savane arbustive claire à *Gardenia ternifolia* et la savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* (désignées comme sites n°2 et n°4 dans les paragraphes qui précèdent) ont été choisies pour l'évaluation de la consommation. Dans le premier site la date des feux - novembre 1985 et 1986- a été "normale" tandis que le deuxième site a brûlé seulement la première de ces deux années.

Le dispositif adopté a été de clore par des grillages des bandes longues et étroites, forme choisie pour dissuader les animaux de tenter d'y pénétrer. Des lignes de mesure permanentes de 10 m de longueur, matérialisées par des piquets fixes y ont été mises en place en fin d'année 1985. Aux douze lignes protégées ont été ajoutées douze lignes témoin identiques, réparties entre ces enclos.

Un suivi mensuel de l'évolution de la phytomasse par une mesure globale de points-contacts (voir § 3.2, chapitre IX) a été réalisé sur les lignes d'étude comme sur les témoins. L'échantillonnage a porté sur 100 ou 200 points par ligne selon les périodes de l'année. La validité statistique des différences observées entre les valeurs moyennes obtenues en zones protégées et en zones témoin a été mise à l'épreuve par un test de STUDENT.

1.2.2. RESULTATS

Les résultats des mesures présentés dans la figure XI.1 montrent que dans le site de savane brûlée, la matière vivante est, dès le début de la saison des pluies, assez nettement supérieure dans les zones protégées. L'excès de phytovolume (en moyenne 20% pendant cette période) y atteint un maximum de près de 40% juste avant le passage du feu en octobre. L'évolution de la matière morte ne présente pas de différence entre les deux zones.

Dans la savane non brûlée, la différence entre zones protégées et zones témoin est moins marquée en début d'année pour la matière vivante. Elle atteint toutefois 20% en octobre

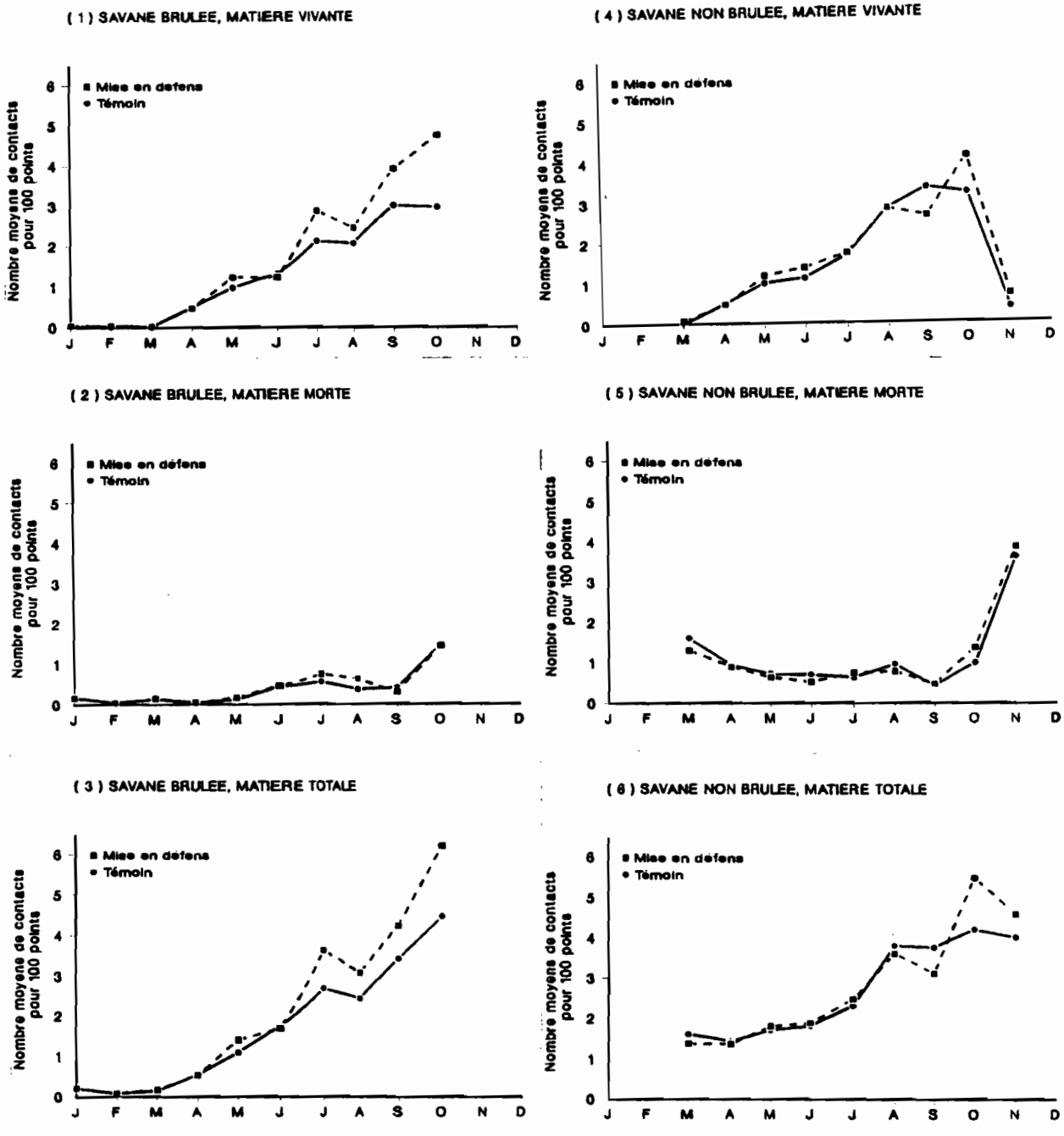


FIGURE XI.1. Comparaison des biovolumes de la matière végétale herbacée avec ou sans pâturage par la faune sauvage dans deux savanes de Nazinga.

et 50% en novembre, époque de la sénescence des talles en place et de la croissance des rejets basaux. La valeur supérieure obtenue à l'extérieur en septembre provient probablement d'une différence fortuite de composition floristique des deux échantillons. L'espèce *Monocymbium ceresiiforme,* relativement plus abondante dans les lignes témoin, fleurit un peu plus tôt (septembre-octobre) que les autres espèces du site (octobre); comme la floraison s'accompagne d'une forte croissance, ce décalage phénologique peut expliquer les données obtenues en septembre. L'évolution de la matière morte ne diffère pas significativement entre zones protégées et zones pâturées.

Ces mesures, qui ne concernent que deux sites, sont insuffisantes pour quantifier avec précision la consommation des grands herbivores. Elles permettent cependant d'avancer des ordres de grandeur de 0,5 à 1 t/ha/an pour cette zone, ce qui représente environ 10 à 20% de la production aérienne annuelle. Ceci est en accord avec les évaluations d'OHIAGU (1979) dans le même type de milieux au Ghana.

L'observation et la comparaison des traces d'animaux dans chacune des six parcelles d'étude suggère que l'utilisation de la strate herbacée serait assez semblable dans la savane arbustive claire et dans la savane arborée (désignées comme sites 2 et 3 dans ce qui précède) d'une part, dans la savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga,* la savane arborée à Isoberlinia doka et la savane herbeuse (désignées comme sites 4, 5 et 1) d'autre part.

2. LA PRODUCTION PRIMAIRE

2.1. COMPARAISON DES METHODES D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION AERIENNE

La production primaire aérienne a été calculée selon chacune des méthodes décrites au début de ce chapitre pour une quinzaine de faciès de Nazinga, Ouango-Fitini et Lamto (tableaux **XI.1** et **XI.2**).

TABLEAU XI.1. Estimation selon diverses méthodes de la production aérienne de la strate herbacée dans quelques faciès de savane en Afrique de l'Ouest (t/ha).

METHODE SITE	PARTIES AERIENNES (1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
NAZINGA						
Faciès 1						
1985	3,22	3,26	3,40	3,83	2,82	6,35
1986	4,37	4,16	4,28	5,90	-	-
Faciès 2						
1985	3,45	3,26	3,51	4,51	2,98	7,18
1986	5,14	4,88	4,97	6,06	-	-
Faciès 3						
1985	4,78	4,80	5,39	7,47	4,39	7,24
1986	6,73	6,12	6,16	8,80	-	-
Faciès 4						
1985	5,15	4,73	5,34	5,56	-	-
1986	5,18	4,89	4,99	6,70	-	-
Faciès 5						
1985	3,20	3,01	3,07	3,42	-	-
Faciès 6						
1985	7,65	7,65	7,66	9,46	-	-
OUANGO-FITINI						
Faciès 1						
1980	4,98	4,98	5,02	5,43	3,55	9,41
Faciès 2						
1980	5,81	5,88	6,41	8,00	6,54	14,02
LAMTO						
1969 (a)						
Faciès 1	6,94	6,94	7,98	9,00	7,39	-
Faciès 2	7,01	7,08	7,33	8,43	13,50	-
Faciès 3	9,88	9,88	10,36	13,51	9,83	-
Faciès 4	11,11	12,00	9,71	13,87	9,40	-
Faciès 5	6,96	6,96	7,05	9,61	7,42	-
Faciès 6	8,30	5,69	9,08	13,26	8,65	-
Faciès 7	6,89	7,11	7,11	9,71	7,76	-
1982 (b)						
Faciès 1	6,98	7,39	8,99	10,26	10,28	-
Faciès 4	9,82	9,40	10,03	12,83	12,26	-

CALCUL DE LA PRODUCTION AERIENNE:

(1): par la phytomasse maximale
(2): par la somme des accroissements de la phytomasse
(3): par la somme des accroissements de la biomasse et de la nécromasse
(4): (3) avec correction des nécromasses par un coefficient de perte à la fanaison
(5): par la somme des maximums de biomasse par espèce
(6): par la dynamique foliaire

REFERENCES:

(a) d'après les mesures de phytomasse de CESAR (1971 b)

(b) d'après les mesures de phytomasse d'ABBADIE (1983)

FACIES:

*** Nazinga**
(1): savane herbeuse
(2): savane arbustive à *Gardenia erubescens*
(3): savane arborée à *Detarium microcarpum*
(4): savane boisée à *Isoberlinia doka*
(5): savane arborée à *Crossopteryx febrifuga*
(6): formation à annuelles sur cuirasse faciès à sol profond

*** Ouango-Fitini**
(1): savane herbeuse
(2): savane arbustive à *Detarium microcarpum*

*** Lamto:**
(1): savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
(2): savane herbeuse de transition
(3): savane herbeuse à Andropogonées
(4): savane arbustive de transition
(5): savane arbustive (zone découverte)
(6): savane arbustive (zone couverte)
(7): savane boisée

TABLEAU XI.2. Estimation en t/ha de la production souterraine (racines et plateaux de tallage) de la strate herbacée dans quelques faciès de savane en Afrique de l'Ouest.

METHODE SITE	RACINES	PLATEAUX DE TALLAGE
NAZINGA		
Faciès 1		
1985	10,75	0,8
1986	12,09	1,0
Faciès 2		
1985	13,95	1,4
1986	19,34	1,7
Faciès 3		
1985	13,27	1,2
1986	21,79	1,3
OUANGO-FITINI		
Faciès 1		
1980	22,09	1,8
Faciès 2		
1980	18,45	1,4
LAMTO		
1969 (a)		
Faciès 1	25,00	-
Faciès 2	43,18	-
Faciès 3	25,95	-
Faciès 4	34,04	-
Faciès 5	20,42	-
Faciès 6	17,96	-
Faciès 7	12,65	-
1982 (b)		
Faciès 1	15,53	-
Faciès 4	15,67	-

CALCULS DE PRODUCTION:

- par la somme des accroissements de la phytomasse pour les plateaux de tallage;
- par la somme des accroissements de la phytomasse par niveau pour les parties souterraines, le total étant corrigé en fonction de la proportion de racines présentes dans les horizons non échantillonnés du sol

REFERENCES:

(a) d'après les mesures de phytomasse de CESAR (1971 b)

(b) d'après les mesures de phytomasse d'ABBADIE (1983)

FACIES:

voir légende du tableau XI.1

La comparaison des valeurs obtenues par les diverses méthodes de calcul montre que la somme des accroissements de la phytomasse (2) et la somme des accroissements de biomasse et de nécromasse non corrigés par un coefficient de perte à la fanaison (3) fournissent des valeurs très inférieures aux trois autres méthodes: somme des accroissements corrigés (4), somme des maximums par espèce (5) et dynamique foliaire (6).

Les deux premières méthodes, qui ne tiennent pas correctement compte des importants phénomènes de renouvellement de la matière végétale, ne sont donc pas satisfaisantes pour les formations à herbes pérennes où elles ne fournissent que de grossières estimations par défaut. Dans certains cas la somme des accroissements de la phytomasse donne des valeurs inférieures aux phytomasses maximales: ce résultat correspond à des cas où le feu n'a pas complètement brûlé la phytomasse en place l'année précédente. Une importante nécromasse mise en place au cours du cycle précédent s'ajoute alors à la phytomasse produite pendant le cycle en cours et augmente les valeurs de la phytomasse maximale. Cette remarque confirme que les mesures de phytomasse maximale ne peuvent donner qu'une idée très approximative de la production, même lorsqu'elles sont corrigées par un coefficient établi à partir de l'études de cycles complets.

La méthode de la somme des maximums par espèce ne semble pas plus satisfaisante pour les formations les plus

humides (Lamto) que pour celles du nord (Ouango-Fitini et Nazinga). Elle conduit dans tous les cas à des estimations de 60 à 80% plus faibles que la méthode de la somme des accroissements corrigés. Ce résultat s'explique en partie par l'imprécision des mesures de biomasse des espèces les moins abondantes (fortes variances des moyennes), mais surtout par le manque de prise en compte de la nécromasse. Toute une partie de la matière produite peut en effet être morte bien avant l'époque du maximum et ne pas être comptabilisée. Une solution pour remédier à ce deuxième inconvénient pourrait être d'ajouter à la somme des maximums de biomasse la valeur de nécromasse correspondant à chacun, comme le propose ABBADIE (1983) à la suite de HADLEY et BUCCOS (1967) et de KUCERA *et al.* (1967). Cette correction risque cependant d'occasionner une importante surestimation lorsque la séparation des différentes espèces est difficile dans la nécromasse et que les phénologies diffèrent car la matière végétale ainsi prise en compte comme nécromasse peut avoir déjà été comptée précédemment dans la matière vivante d'une autre espèce. Cette méthode ne paraît donc pas plus appropriée que les précédentes à l'estimation de la production aérienne des savanes.

La méthode de calcul fondée sur le renouvellement des feuilles fournit les valeurs les plus fortes dans quatre cas sur les cinq où elle a pu être employée. Les valeurs obtenues sont 1,6 à 1,8 fois plus élevées que celles de la somme des accroissements corrigés. Elle constitue certainement la méthode d'estimation la plus fine de toutes celles présentées. Bien qu'elle s'appuie sur le renouvellement des feuilles uniquement, elle intègre en fait aussi le renouvellement de la matière vivante des tiges, ainsi qu'on l'a déjà expliqué dans le chapitre IX (§ 4.5.2). Son emploi se heurte cependant à certaines limites, comme le montre le cas du faciès arboré de Nazinga où la valeur obtenue est un peu inférieure à celle de la somme des accroissements corrigés. Dans cette savane, une part relativement importante de la phytomasse est constituée par la Graminée annuelle *Hyparrhenia involucrata*, dont la dynamique foliaire n'a pas été étudiée. L'estimation du taux de renouvellement foliaire de l'ensemble de la strate herbacée faite à l'aide des données concernant les pérennes n'est visiblement pas satisfaisante.

La méthodes'appuyant sur le renouvellement des feuilles conduit bien évidemment à des résultats d'autant meilleurs que les espèces choisies pour l'étude de la dynamique foliaire dominent plus fortement la végétation herbacée. L'obtention de résultats précis peut donc nécessiter un lourd travail de terrain dans certains cas où la hiérarchie entre espèces n'est pas très marquée (voir les graphiques de la figure IX.1 et le § 2.3 du chapitre IX). Dans les exemples présentés, les espèces étudiées constituent en moyenne 87% de

la biomasse totale dans la savane herbeuse de Nazinga, 79% dans la savane arbustive de Nazinga, 80% dans la savane arborée de Nazinga, 66% dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini et moins de 50% dans la savane arbustive de Ouango-Fitini. Le suivi de la dynamique foliaire chez les annuelles ne posant pas *a priori* de problème plus difficile que chez les pérennes, il semble que la méthode puisse être employée avec succès également dans les formations où les annuelles sont nombreuses, moyennant un bon choix des espèces à étudier.

Compte tenu de la ressemblance floristique des faciès, les coefficients de décomposition estimés par CESAR et MENAUT (1974) ont été utilisés pour le calcul de la production par la somme des accroissements. Cette méthode, qui a implicitement servi de référence dans tout le début de cette discussion, fournit des valeurs élevées. Lorsqu'il n'est pas possible de faire un travail de terrain très important, comprenant à la fois le suivi de l'évolution des biomasses par la récolte et celui de la dynamique foliaire, la méthode de la somme des accroissements corrigés est de toute évidence la meilleure. Elle nécessite toutefois, elle aussi, un suivi de phytomasse assez contraignant. Les résultats sont d'autant plus précis que l'intervalle entre les coupes successives est plus bref et que le nombre d'échantillons est plus élevé, c'est à dire que le travail de terrain est plus lourd.

Ces résultats montrent que l'évaluation de la production primaire des savanes reste délicate et que les résultats ne sont relativement précis qu'avec un effort de terrain important et poursuivi tout au long d'un cycle annuel.

2.2. LES VALEURS DE PRODUCTION TOTALE (PARTIES AERIENNES ET SOUTERRAINES)

Les productions aériennes utilisées pour le calcul de la production totale (aérienne et souterraine) sont celles qui correspondent à la méthode de la somme des accroissements corrigés (méthode(4), tab. XI.1).

Les productions souterraines ont été calculées par la somme des accroissements de phytomasse par niveau (tab. XI.2). Etablies dans un premier temps à partir des données de phytomasse mesurées jusqu'à 30, 50 ou 70 cm de profondeur, elles ont ensuite été corrigées en tenant compte de la proportion de racines présentes dans les couches plus profondes non systématiquement échantillonnées. Plus encore que les phytomasses présentées précédemment, les productions ainsi calculées pour les racines ne sont que des estimations

grossières des valeurs réelles mais aucune évaluation plus précise ne peut être obtenue dans l'état actuel des techniques. La production des plateaux de tallage a été, elle aussi, évaluée par la somme des accroissements de la phytomasse.

Les productions aériennes sont comprises entre 8 et 13 t/ha/an à Lamto, entre 5,5 et 8 t/ha/an dans les deux faciès de Ouango-Fitini et entre 3 et 9 t/ha/an à Nazinga (tab. XI.1). Les productions souterraines vont, quant à elles, de 13 à 43 t/ha/an à Lamto, de 18,5 à 22 t/ha/an à Ouango-Fitini et de 10 à 22 t/ha/an à Nazinga (tab. XI.1). A Lamto les relevés n'ont pas été assez réguliers pour autoriser le calcul de la production des plateaux de tallage. Celle-ci peut être estimée à 1,82 (savane herbeuse) et 1,45 t/ha/an (savane arbustive) à Ouango-Fitini, tandis qu'à Nazinga le même calcul donne seulement 0,8 t/ha/an en 1985 et 1,0 t/ha/an en 1986 dans la savane herbeuse, 1,4 t/ha/an en 1986 et 1,7 t/ha/an en 1985 dans la savane arbustive et 1,2 t/ha/an en 1985 et 1,3 t/ha/an en 1986.

Si l'on veut tenir compte de la consommation par les herbivores, il convient d'appliquer pour Lamto une majoration d'environ 1% (LAMOTTE, 1967, 1987 a), qui inclut l'ensemble des consommateurs primaires d'herbes vivantes. Les valeurs de production aérienne atteignent alors d'un peu plus de 8 à un peu plus de 13 t/ha/an. Le calcul est impossible pour Ouango-Fitini, faute de données sur la consommation. A Nazinga la prise en compte du prélèvement par les grands Mammifères conduit à des valeurs de production de 6,5 à 9 t/ha/an. Une évaluation un peu hasardeuse de la consommation des autres groupes à partir de données bibliographiques concernant des milieux apparentés à ceux de Nazinga pourrait augmenter encore ces valeurs d'environ 1 t/ha/an.

Pour parvenir à une estimation correcte de la production totale (tab. XI.3), il faut tenir compte des variations relatives des trois compartiments: matière aérienne, plateaux de tallage et matière souterraine. L'appareil photosynthétique étant la source de la matière vivante, la production est toujours aérienne dans sa première étape; les produits de la photosynthèse se répartissent ensuite dans l'ensemble de la plante. Les assimilats peuvent être employés pour la construction de nouvelles cellules ou pour la constitution de réserves. La partie utilisée pour la construction des structures cellulaires fixes (parois en particulier) est définitivement immobilisée, les autres peuvent subir des redistributions ultérieures. Une apparente production de racines par exemple, peut ainsi correspondre à la remobilisation, lors de la sénescence, d'assimilats contenus dans les parties aériennes. Compte tenu de l'inévitable sous-estimation des phytomasses et donc des productions de racines

d'une part, de la possibilité de diminution de la phytomasse des racines par décomposition d'autre part, il ne semble cependant pas réaliste de déduire des productions aériennes les diminutions de phytomasses racinaires. Seules les diminutions des phytomasses aériennes et des plateaux de tallage sont donc déduites de la production mensuelle, calculée comme la somme des accroissements des phytomasses.

Les valeurs de production totale ainsi évaluées pour les trois sites de Nazinga sont de 9,8 t/ha/an en 1985 et 16,6 t/ha/an en 1986 dans la savane herbeuse, de 13,1 t/ha/an en 1985 et 17,1 t/ha/an en 1986 dans la savane arbustive et de 16,8 t/ha/an en 1985 et 20,9 t/ha/an en 1986 dans la savane arborée (tab. **XI**.3). La prise en compte de la consommation des grands herbivores amène à majorer ces valeurs d'environ 1 t/ha/an, ce qui conduit à des valeurs comprises entre 11 et 22 t/ha/an environ. A Ouango-Fitini le même calcul donne 20,3 t/ha/an dans le faciès herbeux et 23,5 t/ha/an dans le faciès arbustif, valeurs qu'il n'est pas possible, faute de données, de corriger en fonction de la consommation. A Lamto, seuls les organes aériens et souterrains étant pris en compte, puisque les variations des phytomasses des plateaux de tallage n'ont pas été suivies, les productions totales varient entre 22,5 t/ha /an en savane boisée et 52,0 t/ha/an dans la savane herbeuse de transition à *Loudetia simplex*, une correction de 1% pour la consommation amène à des valeurs comprises entre 22,6 et 52,1 t/ha/an.

2.3. LA REPARTITION MENSUELLE DE LA PRODUCTION

Il est intéressant de compléter l'étude des productions annuelles par celle de leur répartition saisonnière.

TABLEAU XI.3. Estimation en t/ha de la production herbacée totale (aérienne et souterraine) dans quelques faciès de savane en Afrique de l'Ouest.

SITE	ESTIMATION DE LA PRODUCTION TOTALE (4) aérienne(1) + souterraine(2) + des plateaux de tallage (3)				ESTIMATION TENANT COMPTE DE LA CONSOMMATION PAR LES GRANDS HERBIVORES
	(1)	(2)	(3)	(4)	
NAZINGA					
Faciès 1					
1985	3,8	10,7	0,8	9,8	10,8
1986	5,9	12,1	1,0	16,6	17,6
Faciès 2					
1985	4,5	13,9	1,4	13,1	14,0
1986	6,1	19,3	1,7	17,1	18,1
Faciès 3					
1985	7,5	13,3	1,2	16,8	17,8
1986	8,8	21,8	1,3	20,9	21,9
OUANGO-FITINI					
Faciès 1					
1980	5,4	22,1	1,8	20,3	-
Faciès 2					
1980	8,0	18,4	1,4	23,5	-
LAMTO					
1969 (a)					
Faciès 1	9,0	25,0	-	36,2	36,6
Faciès 2	8,4	43,2	-	51,5	52,0
Faciès 3	13,5	25,9	-	39,4	39,8
Faciès 4	13,2	34,0	-	51,4	51,9
Faciès 5	9,6	20,4	-	30,0	30,3
Faciès 6	13,3	18,0	-	31,1	31,4
Faciès 7	9,7	12,6	-	22,3	22,5
1982 (b)					
Faciès 1	10,3	15,5	-	24,3	24,5
Faciès 4	12,8	15,7	-	28,0	28,3

Calcul de la production aérienne par la somme des accroissements de la biomasse et de la nécromasse avec correction des nécromasses par un coefficient de perte à la fanaison

Calcul de la production souterraine par la somme des accroissements de la phytomasse par niveau, total corrigé en fonction de la proportion de racines présentes dans les horizons non échantillonnés du sol (parties souterraines)

REFERENCES:
(a) d'après les mesures de phytomasse de CESAR (1971 b)
(b) d'après les mesures de phytomasse d'ABBADIE (1983)

FACIES:
*** Nazinga**
(1): savane herbeuse
(2): savane arbustive à *Gardenia erubescens*
(3): savane arborée à *Detarium microcarpum*
*** Ouango-Fitini**
(1): savane herbeuse
(2): savane arbustive à *Detarium microcarpum*
*** Lamto:**
(1): savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
(2): savane herbeuse de transition
(3): savane herbeuse à Andropogonées
(4): savane arbustive de transition
(5): savane arbustive (zone découverte)
(6): savane arbustive (zone couverte)
(7): savane boisée

2.3.1. LA PRODUCTION DES PARTIES AERIENNES

A Nazinga la production s'étend sur 4 à 9 mois selon les faciès et les années, la période de croissance des parties aériennes correspondant à peu de choses près à la saison pluvieuse (fig. XI.2). La période de production est plus longue pendant l'année la plus arrosée (1986), sans que les valeurs mensuelles soient toujours plus élevées. Les histogrammes présentent parfois des formes nettement bimodales

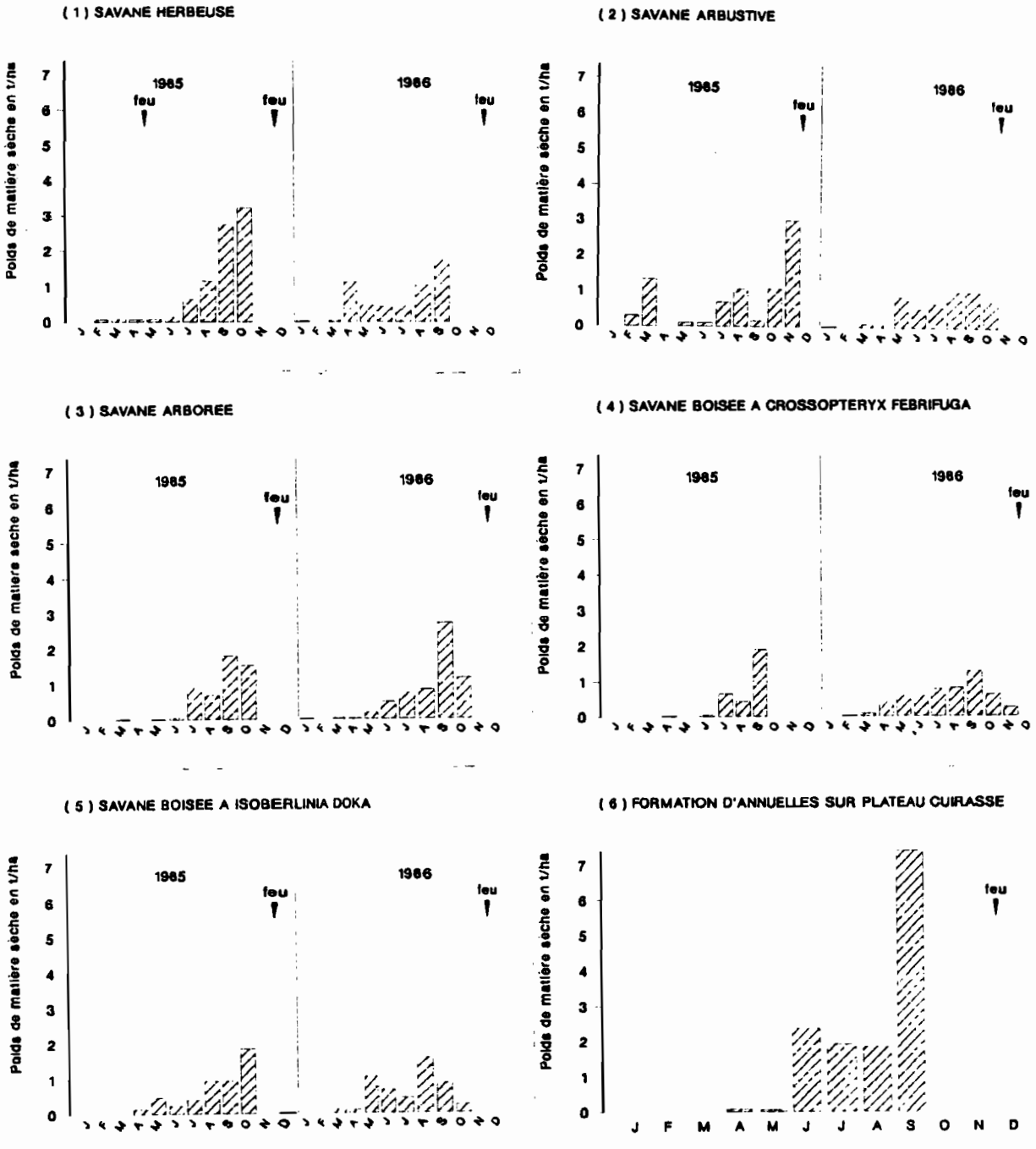


FIGURE XI.2. Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans six faciès des savanes de Nazinga (d'après FOURNIER, 1987 b).

reflétant fidèlement les variations de la pluviosité, comme dans la savane boisée à *Isoberlinia doka* en 1986.

A Ouango-Fitini et à Lamto la production aérienne se répartit sur respectivement 9 ou 10 mois et 8 à 11 mois; la coïncidence avec la saison pluvieuse est également bonne dans les deux localités (fig. **XI**.3, **XI**.4 et **XI**.5).

Une coïncidence du maximum de la production aérienne avec la période de floraison-fructification des Graminées pérennes a été notée de façon quasiment constante à Nazinga mais pas toujours à Lamto où ce maximum peut survenir à d'autres périodes, la floraison des espèces étant d'ailleurs bien plus étalée dans le temps (voir chapitre IV, § 2). A Ouango-Fitini la correspondance n'est observée que pour l'un des deux sites, mais les données sont insuffisantes pour permettre d'en tirer des conclusions.

2.3.2. LA PRODUCTION DES RACINES

Dans toutes les localités la répartition saisonnière de la production des racines est plus irrégulière que celle des organes aériens. Selon les faciès et les années, elle se répartit sur 5 à 11 mois et son évolution est souvent en dents de scie, des périodes de forte activité alternant avec des périodes de repos.

* NAZINGA

C'est à Nazinga, où l'on dispose de deux années de mesure, que le schéma saisonnier est le plus facile à dégager, la production racinaire s'y étale sur 5 à 9 mois (fig. **XI**.6). La pleine saison sèche (janvier-février) correspond généralement à un arrêt de la production souterraine comme de la production aérienne. Une autre période de diminution d'activité se marque généralement au début de la saison des pluies en avril-mai. Le maximum de la production souterraine se produit presque toujours en fin d'année.

* OUANGO-FITINI ET LAMTO

La production s'étale sur 5 à 9 mois à Ouango-Fitini tout comme à Nazinga (fig. **XI**.7). Elle semble plus élevée en début d'année, avant ou après le passage du feu, sans qu'un

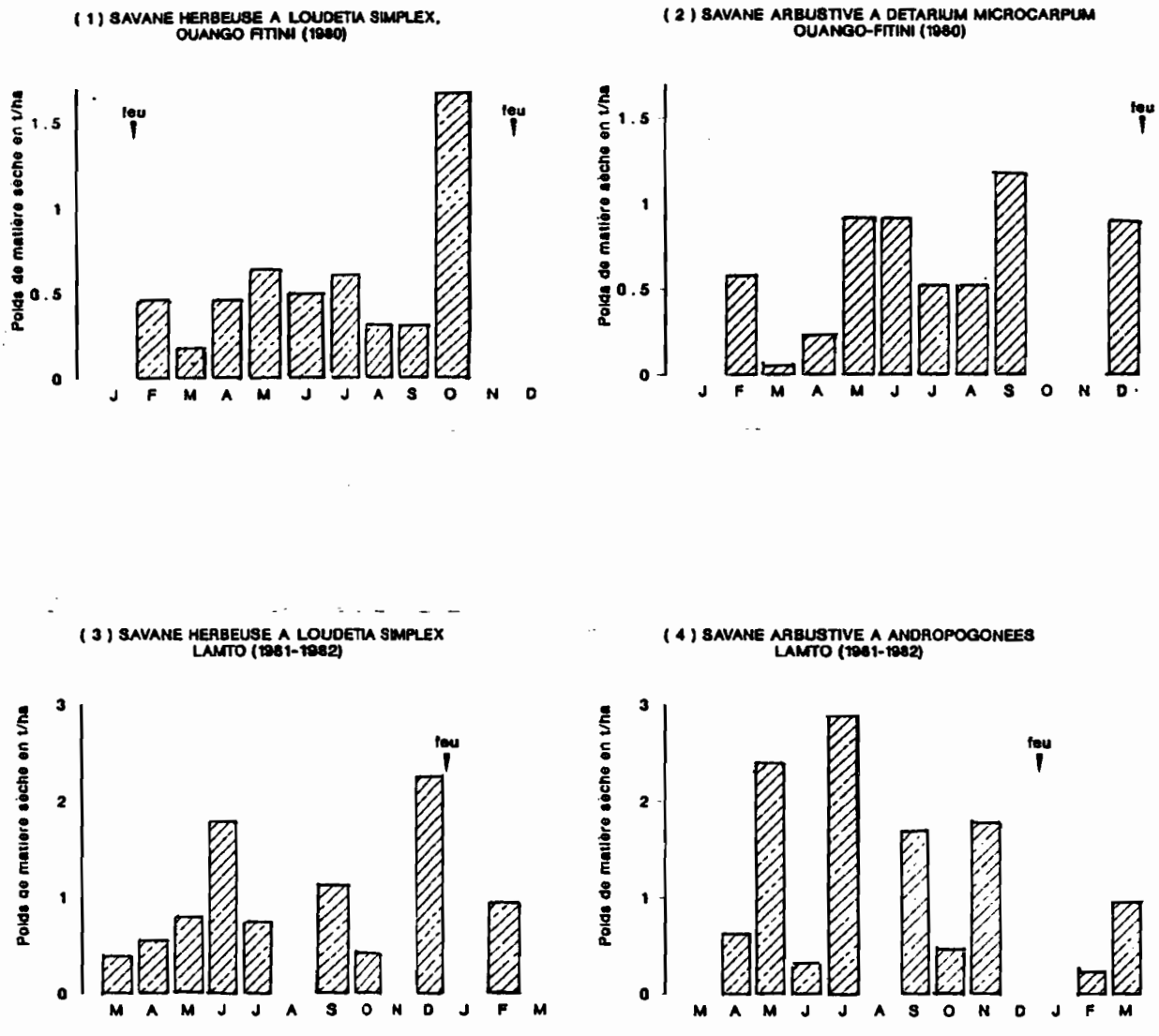


FIGURE XI.3. Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans quelques faciès des savanes de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1987 b) et de Lamto (d'après les données d'ABBADIE, 1983)

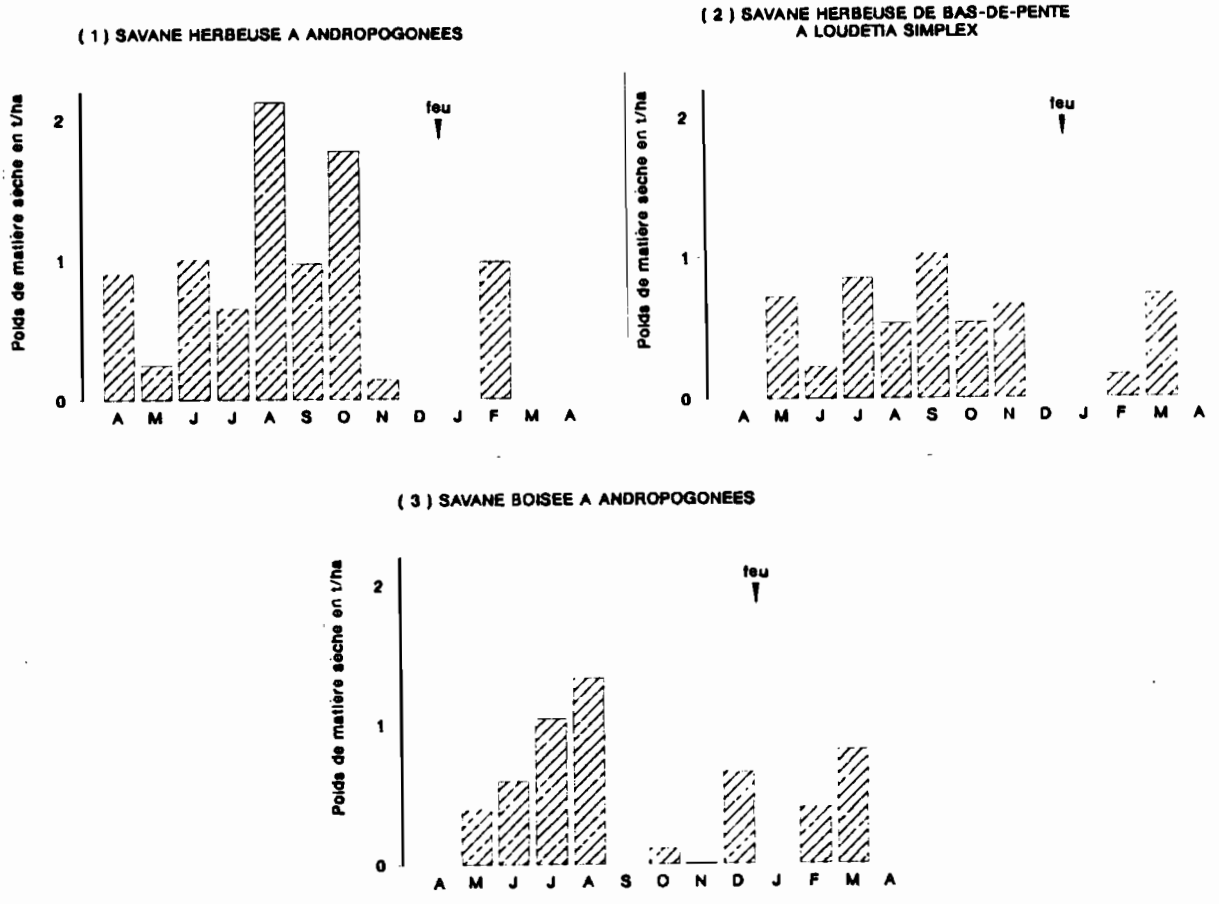


FIGURE XI.4. Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans trois faciès des savanes de Lamto en 1969-1970 (d'après les données de CESAR, 1971 b).

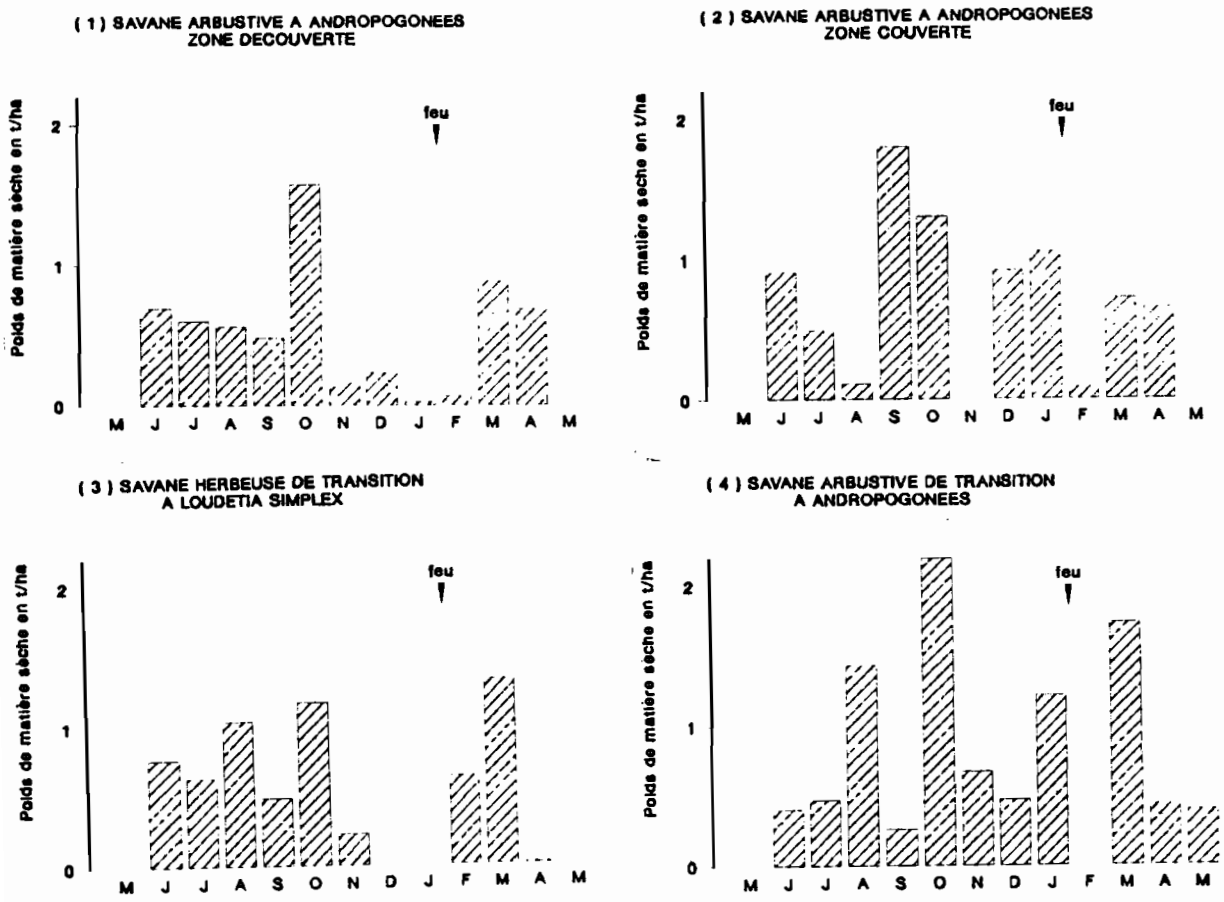


FIGURE XI.5. Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Lamto en 1969-1970 (d'après les données de CESAR, 1971 b).

PHYTOMASSE ET PRODUCTION

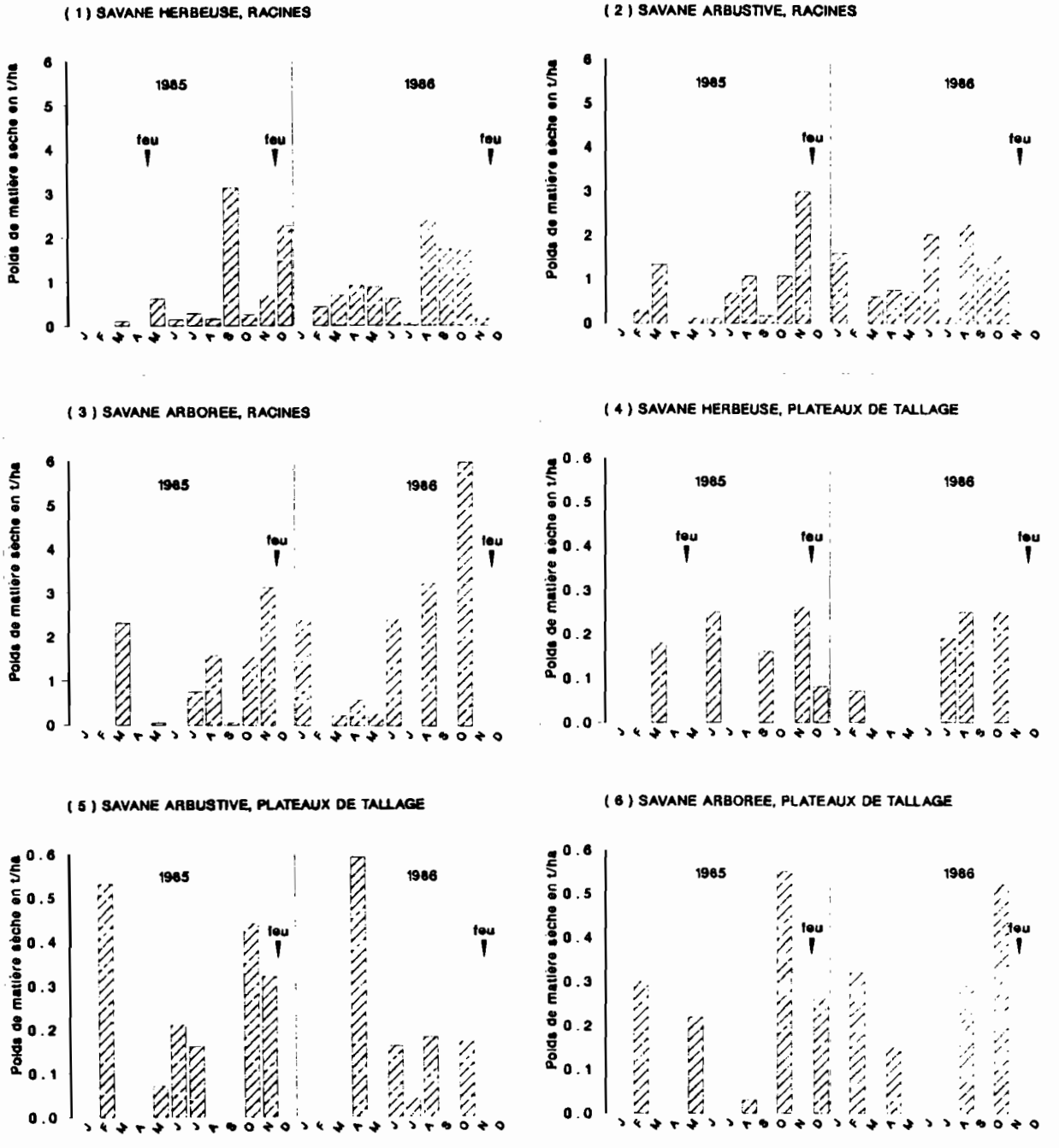


FIGURE XI.6. Répartition saisonnière de la production herbacée de racines et plateaux de tallage dans les savanes de Nazinga (d'après FOURNIER, 1987 b).

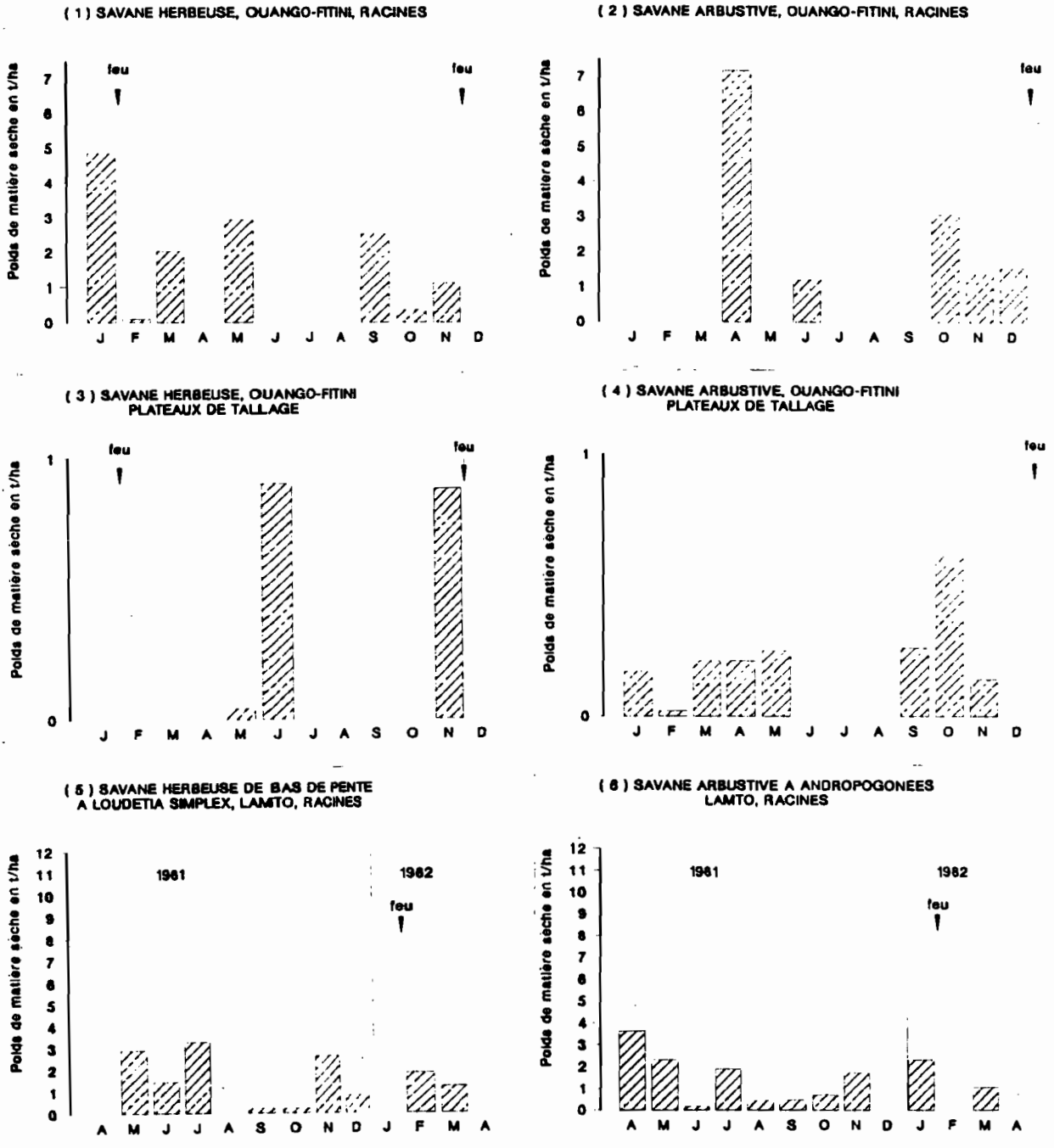


FIGURE XI.7. Répartition saisonnière de la production herbacée des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1987 b) et de Lamto (ABBADIE, 1983).

lien très évident n'apparaisse avec les variations climatiques saisonnières ni avec le comportement des parties aériennes.

A Lamto, la période de production des racines est plus longue: elle dure 9 à 11 mois (fig. XI.8 et XI.9). Il ne paraît exister aucun lien avec le climat ni avec la croissance des parties aériennes.

2.3.3. LA PRODUCTION DES PLATEAUX DE TALLAGE

Il n'apparaît pas de période préférentielle pour la production des plateaux de tallage à Nazinga (fig. XIV.6) ni à Ouango-Fitini (fig. XI.7). Elle peut être répartie de manière assez régulière sur l'ensemble de l'année, saison sèche comprise, comme à Nazinga et dans la savane arbustive de Ouango-Fitini, ou au contraire être limitée à quelques mois comme dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini.

Bien qu'une forte production de racines coïncide souvent avec une forte production des plateaux de tallage, on ne peut déceler de liaison entre la production des plateaux de tallage et celle des parties aériennes et souterraines.

2.4. CONCLUSION

Dans la région d'Afrique de l'Ouest considérée (6° à 11° de latitude nord) et pour des faciès de savane typiques, à l'exclusion de zones de bas-fond ou sur sols très minces, la production annuelle des parties aériennes de la strate herbacée est comprise entre environ 4 et 13 t/ha, celle des parties souterraines entre environ 11 et 43 t/ha et celle des plateaux de tallage est de moins de 2 t/ha. La production totale de la strate herbacée varie entre environ 10 et plus de 50 t/ha.

La production des parties souterraines, comme d'ailleurs leur phytomasse, est largement supérieure à celle des organes aériens. Par ailleurs chez les herbes de savane, la production tant des parties aériennes que des parties souterraines, est plus élevée sous les climats humides du sud que sous ceux plus secs du nord de la zone d'étude. Il existe également une variation au cours des années successives dans un même faciès ainsi qu'une variation entre les divers faciès d'une même localité lors d'une même année. La production de la partie aérienne des plantes est enfin nettement supérieure à leur phytomasse maximale. Tous ces points seront repris plus en détail dans la discussion générale qui suit.

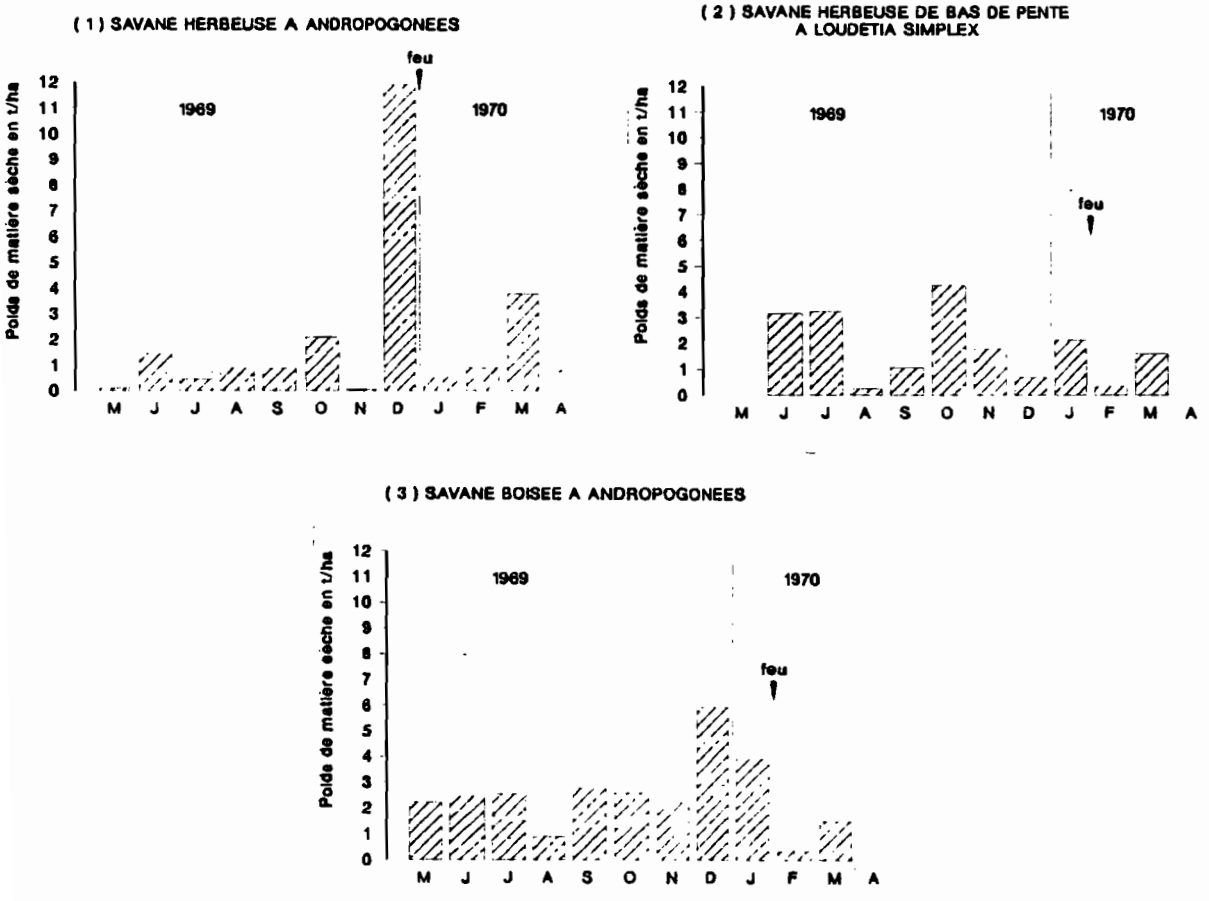


FIGURE XI.8. Répartition saisonnière de la production des racines d'herbes dans trois faciès des savanes de Lamto (d'après CESAR, 1971 b).

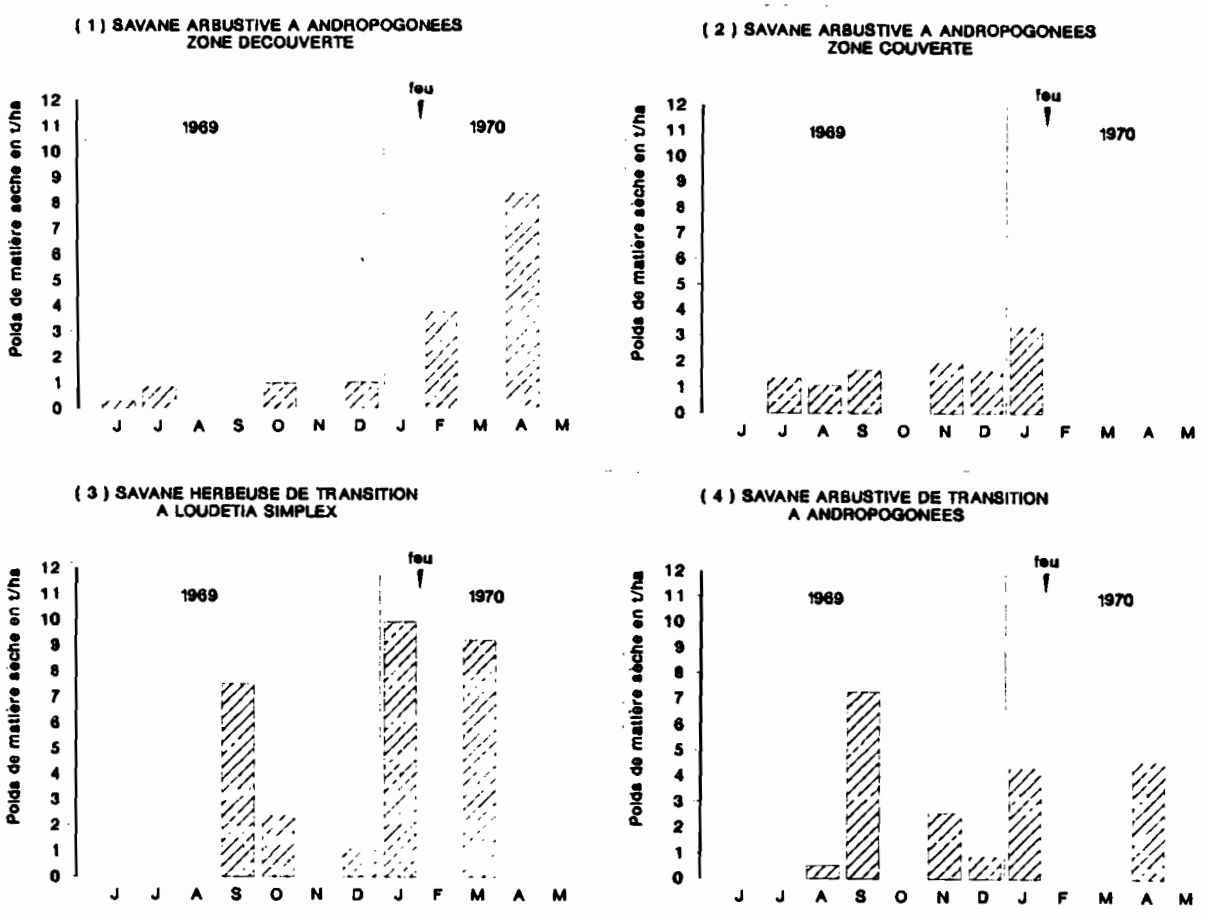


FIGURE XI.9. Répartition saisonnière de la production des racines d'herbes dans quatre faciès des savanes de Lamto (d'après CESAR, 1971 b).

DISCUSSION CONCLUSION

PRINCIPALES CARACTERISTIQUES ET VARIATIONS DES SAVANES D'AFRIQUE DE L'OUEST

D'une grande uniformité morphologique, l'Afrique de l'Ouest, dont l'essentiel des traits géologiques était fixé dès l'Infracambrien, repose principalement sur des granites; on y rencontre presque partout des zones cuirassées, mises en place à la faveur de l'instabilité climatique de la fin du Tertiaire puis du Quaternaire (voir chapitre I). Les sols, issus d'un matériel ferrallitique correspondant à une pédogenèse ancienne, subissent actuellement sous savane une évolution ferrugineuse. Ils sont d'autant plus acides, d'autant plus riches en matière organique et d'autant plus lessivés que le climat actuel est plus humide, c'est à dire que la région considérée est méridionale. Leur pauvreté en azote, calcium, soufre et surtout phosphore est généralement supposée limiter la production végétale des régions humides du sud de la zone étudiée, tandis que dans les régions plus septentrionales aux sols chimiquement plus riches la contrainte hydrique deviendrait le facteur limitant pour la croissance des plantes (KADEBA, 1978; ROOSE, 1980; MONTGOMERY et ASKEW, 1983; LAMOTTE, 1987 b). Les quelques données disponibles indiquent pour les zones non dégradées un bilan géochimique équilibré ou légèrement en excès pour l'azote et le phosphore (ABBADIE, 1983;).

Caractérisé par deux à quatre saisons, une pluviosité annuelle de 800 à 1300 mm et une température annuelle moyenne de 27° à 28°C, le climat de la zone des savanes à herbes pérennes offre un important contraste saisonnier (voir chapitre II). Il existe quatre saisons dans le sud: la période sèche, d'une durée totale inférieure à 5 mois, se répartit en deux saisons inégales, tandis qu'il n'y a que deux saisons dans le nord, l'unique période sèche s'étendant sur plus de 7 mois. L'humidité de l'air est à la fois plus faible sur l'ensemble de l'année et plus variable d'une saison à l'autre dans le nord que dans le sud. L'amplitude de la variation journalière de la température, qui est supérieure à celle des variations saisonnières, croît du sud au nord où elle peut atteindre jusqu'à 18°C à certaines époques. La période théorique de végétation, qui évalue à partir des paramètres climatiques la période de l'année où la croissance des plantes est théoriquement possible, varie de près de 300 jours au sud à moins de 150 jours au nord. En fait les caractéristiques

édaphiques locales influencent grandement la disponibilité de l'eau dans le sol et il existe une certaine variabilité entre les différents faciès d'une même localité. Au moins pour les végétaux herbacés du nord de la zone des savanes, la contrainte hydrique est assez forte pour limiter la croissance pendant une grande partie de la saison sèche. Du sud au nord de la zone des savanes à herbes pérennes, c'est finalement l'économie de l'eau qui diffère le plus. Le total annuel des précipitations, leur répartition saisonnière ainsi que l'humidité de l'air définissent des types de climat bien distincts dont l'influence sur la nature de la végétation et sur son cycle de croissance est certaine.

Sous sa forme actuelle, la végétation des savanes est étroitement associée aux feux annuels allumés par l'Homme. En éliminant toute la partie aérienne des plantes herbacées, ces feux accentuent l'effet des variations climatiques saisonnières. Comme ils ont parfois des causes naturelles, comme la foudre, et qu'ils sont en fait très antérieurs au développement des sociétés humaines, la plupart des auteurs récents considère ces feux comme "naturels" (voir SANFORD, 1982; TROLLOPE, 1984; LAMOTTE, 1987; ...). L'origine de la végétation des savanes, encore très discutée, pourrait être, selon les régions, naturelle, anthropique, ou relictuelle et maintenue par les feux (SCHNELL, 1971). L'hypothèse d'un rôle des grands herbivores dans sa création a également été avancée (voir chapitre I). La mise en place de cette végétation dans son extension actuelle remonte à moins de 20.000 ans (dernières variations climatiques quaternaires) mais dès l'Eocène ou le Miocène ces régions auraient possédé une flore ligneuse ayant des affinités avec celle des forêts claires actuelles (voir SCHNELL, 1970). Du sud au nord de la zone étudiée, la végétation peut être classée en trois groupes: savanes humides, forêts claires soudaniennes, puis forêts claires indifférenciées (WHITE, 1987). Dans chacune de ces formations, qui correspond à une région distincte, des faciès végétaux très diversifiés s'organisent dans le paysage en fonction de la topographie (voir chapitres II et III). Les savanes présentent toujours une strate herbacée continue, accompagnée ou non d'une strate ligneuse plus ou moins dense. Dans la masse de la végétation herbacée, les parties aériennes des plantes représentent presque toujours une part moindre que leurs parties souterraines. En dehors de ces points communs, la structure de la végétation présente toute une série de changements du sud au nord de la zone des savanes (voir chapitre II). Le long de ce gradient, la richesse floristique augmente tout d'abord du sud vers le nord. Plus fréquemment herbeuses dans le sud ou peuplées de ligneux bas, les savanes deviennent en très large majorité arbustives ou arborées avec des arbres de plus grande taille dans le nord. La hauteur des

plantes ligneuses et herbacées y diminue, ainsi que le recouvrement basal et l'indice foliaire des Graminées, famille qui représente l'essentiel de la strate herbacée. La surface moyenne au sol des touffes de Graminées ainsi que leur densité diminuent également, de sorte que la communauté semble s'éclaircir vers le nord. La structure spécifique de la végétation herbacée varie elle aussi: la hiérarchie entre espèces au sein de la communauté s'affirme, avec la dominance de plus en plus nette d'un nombre de plus en plus réduit de taxons.

De nos jours, les savanes sont toutes fréquentées par l'Homme qui les maintient sous leur forme actuelle par l'action de feux régulièrement allumés. L'hypothèse d'un rôle de l'Homme dans la création des savanes a maintes fois été proposée: elle est probablement bonne dans quelques cas mais ne suffit pas à expliquer toutes les situations observées (voir SCHNELL, 1971). Quoi qu'il en soit, l'espèce humaine et les savanes ont partie liée depuis des temps reculés; il est probable que lors de la dernière régression des forêts ouest-africaines, qui a modelé il y a quelque 20.000 ans la répartition actuelle des formations végétales, elle y vivait déjà. S'il est maintenant certain que l'espèce humaine est apparue en Afrique, dans des milieux secs, on ne sait en revanche presque rien de son histoire en Afrique de l'Ouest avant le stade néolithique, qui daterait d'environ 7.000 ans dans ces régions voir chapitres I et III). Sa présence, plausible dès le stade industriel acheuléen, dont la datation précise n'a pas encore été faite, n'est certaine qu'à partir du néolithique. Probablement d'abord chasseur, l'homme aurait commencé à utiliser le feu de manière régulière dans ces régions il y a 60.000 ans environ. Les premières cultures remonteraient à 5.000 ans avant nos jours et l'introduction des premiers troupeaux à seulement 3000 ans. Il est probable que les populations humaines ne sont devenues relativement denses en Afrique de l'Ouest que vers le XVIième ou le XVII^{iéme} siècle, lorsqu'ont été introduites toute une série de plantes alimentaires d'origine américaine (voir chapitre I). Tout comme celle des populations d'Ongulés, la densité actuelle des populations humaines est plus grande dans le nord que dans le sud de la zone des savanes, probablement parce que l'élevage y est plus facile et que les parasites y sont moins nombreux. L'emprise de l'Homme, et par conséquent la dégradation du milieu, est corrélativement plus forte dans les savanes les plus sèches.

DISCUSSION

Variations de structure de la strate herbacée : ses conséquences sur la structure trophique des écosystèmes de savane

Dans les savanes, l'essentiel de la production primaire est assurée par des espèces pérennes de Graminées, famille dont l'épanouissement remonte au Miocène (Tertiaire). A cette production principalement herbacée correspond une faune diversifiée de consommateurs d'herbes, principalement des Acridiens, certains Termites et des Mammifères Ongulés pour la matière vivante, des Vers de Terre et d'autres Termites pour la matière morte (voir LAMOTTE, 1967, 1987 a et b; DESHMUKH, 1986).

La richesse en Mammifères de la faune africaine est bien connue; ce groupe, apparu au Pléistocène et à l'Holocène, est resté à peu près stable en composition, en distribution et en abondance jusqu'à une époque très récente: sa destruction massive par l'Homme ne remonterait qu'à 200 ans environ. Cette faune mammalienne se compose surtout d'herbivores qui se nourrissent principalement de Graminées. La longue coévolution de ces animaux avec les Graminées se traduit par une série de traits d'adaptation réciproque, comme la grande résistance des Graminées au surpâturage et comme la présence, dans la salive des ruminants, de substances stimulant la croissance des herbes (voir MAC NAUGHTON, 1979, 1985). D'après RUESS (1985) avec une faible densité d'herbivores ou en leur absence, les savanes s'appauvriraient d'ailleurs chimiquement car l'équilibre qui permet le recyclage des éléments nutritifs serait rompu. L'hypothèse a été proposée que la végétation ouverte des savanes s'est mise en place, puis maintenue, sous l'effet de cette faune d'herbivores, bien que le climat de ces régions permette l'installation de forêts (voir chapitre I, § 1.2).

La quantité, la qualité et la disponibilité saisonnière de la nourriture conditionnent la structure des peuplements d'herbivores. Dans les savanes humides du sud, l'abondance de l'eau permet une importante croissance des herbes, que limite seulement la pauvreté chimique des sols. Ces herbes, présentes de manière presque continue tout au long de l'année, sont en revanche d'une faible valeur alimentaire, sauf pendant les quelques semaines qui suivent le feu. Cette relative pauvreté des herbes limite la croissance des populations animales de consommateurs. Dans les savanes plus sèches, la croissance des herbes est limitée par le manque d'eau mais leur valeur alimentaire est meilleure car les sols sont moins pauvres. C'est alors la faiblesse de la quantité de nourriture disponible en saison sèche qui limite la taille des populations d'herbivores (voir LAMOTTE 1987).

DISCUSSION

Le présent travail a mis en évidence une variation de composition des populations de feuilles au sein des clones de Graminées (voir chapitre VII). Elle s'ajoute à celle de la valeur bromatologique de la matière végétale, qui est liée aux climats et aux sols. On a montré que la proportion de la matière morte dans la strate herbacée est toujours relativement plus faible dans le nord où, à phytomasse égale, la valeur alimentaire est donc globalement meilleure que dans le sud. Parmi les feuilles vivantes la proportion celles qui sont jeunes est en outre plus élevée dans le nord, ce qui augmente d'autant la valeur alimentaire globale, puisque les stades les plus jeunes des organes végétaux représentent, on le sait, une nourriture plus riche que les stades plus âgés.

De la variation du régime climatique le long du gradient considéré découlent ainsi deux conséquences pour la strate herbacée. A âge égal, la valeur bromatologique des herbes est supérieure dans le nord à cause de la plus grande richesse chimique des sols. Par ailleurs les changements dans la succession des saisons -et donc dans les périodes de disponibilité de l'eau- imposent des différences dans le rythme de croissance. Ces différences induisent une plus grande jeunesse moyenne et donc une plus grande richesse nutritive des tissus végétaux vivants, ainsi qu'une proportion de matière vivante plus élevée au sein de la strate herbacée dans le nord que dans le sud.

Ainsi les grands herbivores disposent-ils d'un type de nourriture différent selon la région considérée dans l'aire des savanes à herbes pérennes. A ceux qui sont de grande taille et donc peu capables de trier finement la matière végétale qu'ils ingèrent (en particulier les grands Ongulés sauvages et le bétail domestique), les savanes du nord offrent une nourriture de meilleure qualité, surtout en saison des pluies, bien que les quantités soient moindres. Ils doivent en revanche faire face à la disponibilité moins régulière de la nourriture à cause du raccourcissement du cycle de la végétation. Ces faits ont certainement eu par le passé une profonde influence sur la composition de la grande faune le long du gradient et sur ses moeurs (migrations saisonnières par exemple) avant que l'Homme ne la détruise presqu'entièrement ces dernières années.

Cette influence de la quantité et de la qualité de l'herbe sur la structure des peuplements de consommateurs ne s'exerce bien évidemment pas seulement sur les Ongulés mais aussi sur l'ensemble des autres groupes d'animaux, modelant la structure des peuplements. Aux peuplements relativement plus riches en Vers de Terre et Termites détritivores mais pauvres en Mammifères Ongulés des savanes humides s'opposent ainsi ceux, plus riches en Mammifères et en Termites fourrageurs des savanes sèches (LEPAGE, 1983; MENAUT *et al.*, 1984; LAMOTTE,

1987). Au total l'impact des consommateurs d'herbe verte augmente avec la sécheresse climatique.

LA STRUCTURE SPECIFIQUE ET SPATIALE DES COMMUNAUTES VEGETALES ET SES VARIATIONS

Richesse floristique

La richesse floristique globale des communautés végétales de savane augmente sur le gradient climatique sud-nord, tant chez les ligneux et Palmiers que chez les plantes herbacées (voir chapitre II, § 3.3.3). Cette augmentation peut être estimée à environ 30% entre Lamto (6°N) et Nazinga (11°N).

Une telle augmentation peut se faire de deux manières: ou bien par le nombre d'espèces rencontrées par faciès, ou bien par le nombre des faciès. C'est ainsi que les régions de contact entre deux types de formations végétales peuvent sembler particulièrement riches, tout simplement parce que leur flore comprend les espèces de deux communautés juxtaposées, qui n'ont pourtant chacune qu'un nombre d'espèces moyen ou faible. Dans le cas du gradient climatique considéré, l'augmentation globale de la richesse floristique résulte de celle de chacun des différents faciès. La "zone physionomiquement homogène" utilisée pour les relevés d'écologie végétale contient ainsi en moyenne plus d'espèces à Nazinga qu'à Lamto.

Si seules les Graminées pérennes sont prises en compte, il n'apparaît en revanche pas de différence, faciès par faciès, entre les deux extrémités du gradient. Contrairement à ces résultats, SARMIENTO (1983) observe dans les savanes du Venezuela un léger enrichissement floristique en Graminées pérennes à l'échelle du faciès, entre l'extrémité la plus sèche et la plus humide d'un gradient climatique. Cet auteur décrit, il est vrai, entre les diverses espèces une variation temporelle sensible des comportements de croissance, qui permet le partage efficace des ressources du milieu (SARMIENTO, 1983; MONASTERIO et SARMIENTO, 1976; SARMIENTO et MONASTERIO, 1983; voir également SILVA, 1985; SILVA et ATAROFF, 1985). Un tel partage n'existe que dans les savanes les plus humides du gradient ouest-africain considéré, car les cycles des diverses Graminées, en particulier leurs périodes de floraison, sont très proches dans les savanes du nord (voir chapitre IV).

DISCUSSION

L'enrichissement floristique du sud au nord se fait ainsi par l'ajout d'espèces non graminéennes, annuelles pour la plupart. D'après mes observations, le sol des savanes du nord offre un milieu plus hétérogène que celui des savanes du sud: plaques de gravillons et surfaces de sol à glaçage superficiel y sont fréquentes, créant une gamme de micromilieux peu favorables aux Graminées pérennes. L'enrichissement de la flore pourrait ainsi correspondre à l'utilisation de ces microhabitats, et donc à la diversité des "organisations superficielles" du sol (POSS et VALENTIN, 1983; VALENTIN, 1983).

Il faut cependant ajouter qu'une richesse floristique globale moindre dans des communautés situées, comme celles de Lamto, à la limite d'extension du type de formations végétales auxquelles elles appartiennent, ne paraît pas surprenante.

Structure spécifique

Une différence dans la structure spécifique des communautés d'herbes a été décelée par l'étude du cycle saisonnier des phytomasses par espèce: la hiérarchie entre taxons semble plus marquée à Nazinga qu'à Lamto (voir chapitre II, § 3.3.5). Les deux espèces dominantes représentent en effet un pourcentage plus élevé de la biomasse totale sous ce climat plus sec. A richesse égale en Graminées pérennes, le partage entre espèces paraît ainsi moins équitable au nord: quelques-unes, sans doute particulièrement bien adaptées aux rigueurs du climat, accaparent la majeure partie des ressources.

SARMIENTO (1983) observe que les quelques espèces de Graminées pérennes qui coexistent dans les divers faciès des savanes "saisonnières" du Venezuela ne se rencontrent jamais en proportions égales, sans qu'une ou deux d'entre elles ne domine non plus le tapis herbacé de façon très marquée. Par ailleurs la mesure de la diversité spécifique dans les savanes du Venezuela montre entre les espèces une hiérarchie plus forte dans les sites les plus secs comparés aux autres. Ces résultats rejoignent donc tout à fait ceux qui ont été obtenus en Afrique de l'Ouest. Il est donc possible que ce fait ait une portée générale pour tous les milieux de savane.

S'appuyant sur ses propres observations, sur les expériences de MAHMOUD (1973) en milieu tempéré et sur celles de SINGH et MISRA (1969) en milieu tropical, GRIME (1979) estime que la coexistence d'un relativement grand nombre d'espèces sans dominance marquée correspond à des situations où les espèces potentiellement dominantes sont entravées par des contraintes et des perturbations. Parmi ces contraintes et perturbations, il cite par exemple la limitation en azote et

la défoliation répétée. Les Graminées des savanes, qui montrent un tel type de coexistence, sont soumises à des perturbations comme les feux annuels et la défoliation par les herbivores et à diverses contraintes hydriques et édaphiques. Dans cette mesure l'idée de GRIME paraît correcte dans le cas des savanes tropicales. Si l'on suit cette idée jusqu'au bout, on est conduit à l'hypothèse que les savanes méridionales -où la dominance entre espèces est moins marquée- sont soumises à des contraintes et perturbations plus fortes que les savanes du nord. De fait, si la pression de pâturage par les herbivores est moins intense dans le sud que dans le nord, les feux y sont bien plus violents à cause de la masse plus élevée de combustible, liée à la densité plus élevée de la végétation herbacée. Cette idée de milieux moins naturels dans le sud que dans le nord de la zone des savanes à herbes pérennes s'admet assez facilement puisque l'effet du feu sur la végétation est évidemment d'autant moins important que le climat est plus sec.

Structure spatiale

La modification de la richesse floristique le long du gradient climatique ouest-africain s'accompagne en outre d'un changement dans la structure spatiale de la strate herbacée.

L'"aire minimale", définie à l'aide des courbes aire-espèces, est en effet plus grande au nord qu'au sud (voir chapitre II, § 3.3.4). Le recouvrement basal des Graminées diminue au contraire du sud au nord: la surface individuelle moyenne et la densité par unité de surface des "individus-touffes" de Graminées -c'est à dire des clones ou parties de clones- deviennent plus faibles, tout comme d'ailleurs leur hauteur moyenne. Cette modification peut être interprétée comme une adaptation aux conditions climatiques plus rigoureuses des savanes du nord, où l'un des facteurs les plus sévèrement limitants est certainement l'eau, le total des précipitations y étant moindre tandis que la température moyenne s'élève. A cause de la sécheresse de l'air, à masse ou à surface égale, une plante a besoin de davantage d'eau pour assurer ses fonctions métaboliques au nord qu'au sud. Comme l'alimentation hydrique se fait grâce à la portion de sol que peut exploiter la plante, il paraît logique que le "territoire" permettant la satisfaction des besoins soit relativement plus vaste au nord qu'au sud et que les plantes soient donc plus espacées. La diminution de la taille moyenne des plantes décrite dans le § 6.2.5 du chapitre V est une autre manière de résoudre ce problème. La diminution de l'indice foliaire, qui passe de près de 10 à Lamto (environ 6° de latitude nord) à moins de 5 à Nazinga (environ 11° de latitude nord), est aussi une conséquence de la diminution de

taille des plantes (voir chapitre II, § 3.3.4). On peut noter que les indices foliaires mentionnés par GODSTEIN et SARMIENTO (1985) pour les savanes saisonnières du Venezuela sous 1000 à 1800 mm annuels de pluie sont un peu plus faibles (4 à 5).

L'augmentation de l'aire minimale, accompagnée d'une diminution de la taille des plantes, semble ainsi correspondre à une sorte d'extension spatiale de la communauté pour faire face à l'appauvrissement du milieu pour une ressource essentielle, l'eau.

Le long du gradient climatique ouest-africain l'image se dégage ainsi de communautés végétales floristiquement plus riches, à composante herbacée plus fortement dominée par quelques espèces mais occupant l'espace disponible au sol de façon moins dense au nord qu'au sud de la zone des savanes à herbes pérennes. Il reste à vérifier et à préciser ce schéma dans l'ensemble de la zone considérée et à l'étendre à d'autres régions de savane.

LA CROISSANCE DES GRAMINEES PERENNES

Les Graminées pérennes sont, comme on l'a vu, le principal constituant de la strate herbacée des savanes. Elles assurent l'essentiel de la production primaire de ces milieux et leur donnent leur physionomie propre.

De toute évidence elles représentent le type de plantes le plus performant dans ces écosystèmes. Les raisons de leur succès tiennent probablement à une morphologie bien adaptée au feu et à la défoliation par les herbivores ainsi qu'à un type de croissance permettant une utilisation optimale d'un milieu où la végétation est potentiellement dense mais où l'espace est régulièrement libéré.

L'aspect adaptatif de quelques traits de leur biologie, mis en évidence dans le chapitre IV par l'étude de la phénologie et dans les chapitres VII et VIII par celle de leur renouvellement foliaire, mérite d'être discuté: ce sont la mise en place précoce des axes destinés à assurer la pérennité, la capacité à contrôler la natalité et la mortalité des feuilles au sein des clones et l'absence de réserve de semences dans le sol.

Le succès des Graminées sur une vaste zone géographique, qui présente d'une extrémité à l'autre une différence sensible des conditions climatiques, pose par ailleurs le problème de l'adaptation de leur comportement de

croissance à ces changements. Le fait que plusieurs espèces codominent dans la strate herbacée amène par ailleurs à s'interroger sur la manière dont elles se partagent les ressources.

La variabilité de la croissance des Graminées pérennes le long du gradient climatique sud-nord

La variabilité de la dynamique foliaire des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord a été décrite en détail dans le chapitre VIII. Les études menées en trois points répartis entre les latitudes 6°N et 11°N ont montré qu'il existe un lien étroit entre le calendrier de la croissance végétative des Graminées pérennes et les caractéristiques climatiques du lieu et de l'année. La variabilité de la dynamique foliaire apparaît ainsi principalement comme une conséquence du raccourcissement du cycle de la végétation sous l'effet de la sécheresse climatique croissante du sud vers le nord. Elle est étroitement liée à la disponibilité de l'eau dans le sol comme l'ont montré les données du chapitre VII (§ 1.1).

La rigueur des conditions de milieu au nord pendant la première partie de l'année ne permet qu'une faible croissance chez les Graminées; aussi les effectifs des populations de feuilles y restent-ils alors réduits. Parfois même une absence totale de croissance persiste pendant de longs mois. En fin d'année, la sécheresse provoque par ailleurs une sénescence accélérée des feuilles. Les périodes de croissance s'étalent au contraire plus largement sur l'année dans les savanes du sud.

Comme on l'a vu, cette différence de répartition des périodes de forte natalité sur le gradient (précoces au sud, tardives au nord) se traduit dans la composition des populations de feuilles par un pourcentage d'individus morts en place plus élevé au sud qu'au nord pendant une bonne partie de l'année. Une autre caractéristique mise en évidence est que la proportion de jeunes individus dans la population de feuilles vivantes est maximale dès la reprise de croissance après le feu au sud, mais seulement en début de saison des pluies au nord. Cette évolution saisonnière de la composition des populations de feuilles, tout à fait parallèle à celle de la pluviosité, différencie clairement le fonctionnement de la strate herbacée aux deux extrémités du gradient.

La durée de vie des feuilles, bien qu'assez peu variable sur le gradient, présente toutefois une légère tendance au raccourcissement vers le nord.

Les Graminées pérennes se montrent ainsi capables de modifier sensiblement leur comportement de croissance pour s'adapter aux variations climatiques existant à l'intérieur de l'aire des savanes. Elles font preuve d'une remarquable souplesse qui est certainement l'une des raisons de leur succès.

Variabilité interspécifique de la dynamique foliaire et types de stratégie chez les Graminées pérennes de savane

La croissance de cinq espèces de Graminées en conditions naturelles a été étudiée au cours d'un cycle annuel dans trois localités et sept faciès de savane d'Afrique de l'Ouest (chapitre VII). Dans la variabilité de leur comportement, une part revient, comme on vient de le voir, au climat et aux caractéristiques édaphiques, une autre correspond à la diversité intrinsèque des taxons.

Certaines modalités de la croissance, comme la précocité de l'apparition des nouvelles feuilles après le passage du feu à conditions hydriques égales, ou certaines caractéristiques morphologiques, comme le nombre moyen de feuilles par axe, semblent dépendre étroitement de l'espèce.

La durée de vie des feuilles comme la précocité et la vigueur de la croissance des innovations varient, elles aussi, quelque peu entre espèces.

La comparaison plus précise de la croissance des deux espèces les plus abondantes (souvent d'ailleurs codominantes), *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*, a pu être faite grâce à l'observation de leur comportement dans plusieurs faciès et plusieurs localités le long du gradient (§ 3.4, chapitre VIII). Cette étude révèle une série de traits conférant aux deux espèces des capacités différentes dans l'utilisation de l'eau et dans la résistance à la sécheresse. Il est évident que l'étude d'un nombre plus élevé de faciès et de localités aurait permis de parvenir à des précisions du même ordre chez les autres espèces. Comme la réunion de divers caractères phénologiques (voir plus haut), celle de divers comportements de croissance constitue chez une espèce une "stratégie" globale qui lui permet la survie dans le milieu où elle se trouve.

Cette idée de stratégie globale de vie chez les plantes a été conceptualisée par GRIME (1979) à partir de nombreuses données concernant pour l'essentiel des plantes de régions tempérées et il a proposé une classification des végétaux en trois grands types et sept sous types. Si l'on applique cette classification aux Graminées pérennes des savanes, il apparaît qu'elles se rangent toutes dans la catégorie des "compétitrices" (FOURNIER, 1987 b). Ce type de stratégie se

reconnaît à une série de caractéristiques génétiquement fixées, qui permettent un taux élevé de captation des ressources dans une végétation dense et productive. Les plantes compétitrices peuvent ainsi produire un feuillage dense et une grande surface de racines pendant la saison favorable à la croissance et elles sont capables de réajuster constamment la distribution des surfaces absorbantes, feuilles et racines, par le biais du renouvellement rapide de ces organes. Cette souplesse permet de répondre rapidement aux variations de la distribution des ressources du milieu. On peut remarquer que de telles capacités paraissent particulièrement adaptées aux conditions très changeantes des milieux de savane. Parmi les traits propres à ces plantes, GRIME cite encore une durée de vie relativement longue, une floraison annuelle régulière avec faible production de graines et la présence fréquente de bourgeons dormants.

Si l'on reprend la comparaison d'*Andropogon ascinodis* et de *Schizachyrium sanguineum*, qui sont ainsi toutes deux des compétitrices, il apparaît qu'*Andropogon ascinodis* a cependant une stratégie plus purement compétitrice que *Schizachyrium sanguineum*.

La diversification des niches écologiques entre les diverses Graminées pérennes repose certainement en grande partie sur ce type de différenciation des caractéristiques de croissance.

Signification adaptative de certaines caractéristiques de la croissance des Graminées pérennes

La mise en place (et parfois la croissance) de nouveaux axes destinés à assurer la pérennité des Graminées de savane, les innovations, se fait à peu près en même temps que la reproduction sexuée, c'est à dire bien avant le passage du feu (§ 2.2, chapitre IV). Les premières feuilles des innovations sont donc très fréquemment détruites par le feu, ce qui pourrait, *a priori*, paraître désavantageux pour la plante. On peut supposer que l'acquisition d'un mécanisme qui bloquerait le développement des innovations jusqu'au feu (ou jusqu'au déssèchement complet des tiges du cycle précédent) constituerait dans ces milieux régulièrement brûlés un progrès permettant d'éviter cet apparent gaspillage.

L'hypothèse de GRANIER et CABANIS (1976) sur le rôle du feu dans la reprise d'activité des Graminées pérennes en zone soudanienne suppose l'existence d'un tel mécanisme. Pour ces auteurs, la reprise d'activité des touffes est indépendante des conditions climatiques: c'est le passage du feu qui la détermine. Ils pensent que le choc thermique engendre une mobilisation des substances de réserves (nitrates

notamment), accumulées dans les tissus de la plante, et par ailleurs que la destruction des tiges a un effet libérateur, par la levée de l'inhibition qui pèse sur les bourgeons basilaires. Ils interprètent donc la repousse consécutive au feu comme un "réveil systématique" de plantes adaptées, conduisant à une croissance limitée dans l'espace et dans le temps, selon les ressources disponibles de l'individu et selon les conditions du milieu. Cette séduisante hypothèse ne cadre cependant pas avec les données d'observation, qui montrent que les nouvelles talles apparaissent parfois longtemps avant le passage du feu. Un argument plus théorique peut également être opposé à cette hypothèse: le rythme annuel régulier des feux est un fait récent, lié à la forte densité humaine actuelle; des conditions bien plus variables régnaient certainement dans les milieux au sein desquels se sont différenciées et ont évolué depuis le Tertiaire toutes les espèces de Graminées que nous rencontrons dans les savanes. Dans ces conditions, le feu ne pouvait jouer un rôle constant de déclencheur de la reprise de croissance. Dans certaines zones d'Afrique à faible densité de population, on estime que de nos jours encore le feu ne passe pas chaque année.

L'apparent gaspillage d'énergie, qui consiste à fabriquer des tissus destinés à être aussitôt détruits, pourrait au contraire être interprété comme un mécanisme adaptatif, augmentant les chances de survie de la plante et lui conférant certains avantages après le passage du feu et même en son absence. Le développement des jeunes innovations comprend la formation d'un certain nombre d'entre-noeuds courts, portant chacun une feuille et son bourgeon axillaire. Lors du passage du feu, ce sont les feuilles qui sont détruites, les nouveaux bourgeons, entourés de tissus jeunes et gorgés d'eau, ne sont habituellement pas atteints: ils ont même des chances de survie supérieures à celles des bourgeons formés lors du cycle précédent. Le résultat de la croissance précoce de l'innovation est donc de remplacer un unique bourgeon par plusieurs bourgeons à probabilité de survie élevée, dont la présence sur le plateau de tallage augmente d'autant la chance globale de survie de la plante. Ces nombreux bourgeons permettent en outre une croissance très active et une occupation efficace de l'espace, dès que les conditions extérieures deviennent favorables. L'avantage sélectif de posséder de nombreuses petites tiges, plutôt que quelques grandes, lors d'une période climatique difficile, a été discuté par COUGHENOUR *et al.* (1985).

Le développement précoce des innovations représente donc un moyen de multiplier le nombre des bourgeons qui vont assurer le déroulement du cycle saisonnier suivant.

DISCUSSION

Comme on l'a vu dans le chapitre VII, il existe une relation entre les phénomènes de natalité et de mortalité au sein des clones de Graminées pérennes. Curieusement c'est lorsque les conditions extérieures sont le plus favorables à la croissance végétale et que la natalité est la plus forte que la mortalité l'est aussi dans les populations de feuilles.

Une telle concomitance des fortes valeurs de natalité et de mortalité a fréquemment été signalée dans de précédentes études de démographie d'organes végétaux chez les plantes herbacées des régions tempérées (SARUKHAN et HARPER, 1973; GRIME et HUNT, 1975; NOBLE, 1976; HUISKES et HARPER, 1979; D'HERBES, 1979;...). Seules quelques rares études ne semblent pas la mettre en évidence (SYDES, 1984, sur 12 espèces herbacées tempérées).

Les arguments généralement invoqués pour interpréter ces observations font état de phénomènes d'interférence entre les organes de la plante (WILLIAMS, 1964; RYLE, 1970, 1972; SILSBURY, 1970). Des régulations internes interviendraient: il a par exemple été maintes fois observé que le nombre de feuilles vivantes portées par une même tige chez les Graminées était limité et dépendait de l'espèce (RYLE, 1964; ROBSON, 1973 sur *Lolium perenne;* HUISKES et HARPER, 1979 sur *Ammophila arenaria* au Pays de Galles; FRANCOIS et RENARD, 1979 sur *Festuca arundinacea*; AL-SBEI, 1982 sur *Dactylis glomerata;* etc.). Le maintien d'un nombre constant de feuilles par tige, modulé par les conditions de milieu, semble d'ailleurs être un comportement très universellement répandu chez les végétaux supérieurs, puisqu'il est attesté aussi chez les arbres tropicaux (GILL et TOMLINSON, 1971).

Un certain nombre de contraintes internes semblent donc régler les relations réciproques de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles. Ce sont ces contraintes qui peuvent expliquer la coïncidence des fortes valeurs de natalité et de mortalité ou celle de la phase de reproduction avec les fortes valeurs de mortalité.

L'influence de conditions extérieures difficiles sur la mortalité des organes chez les plantes est toutefois également évidente: le phénomène de "survie par mort partielle", selon l'expression de VARTANIAN et LEMEE (1984), est d'observation courante. La diminution de taille de la plante, réalisée par la mortalité d'une partie de ses organes, permet une réduction de ses dépenses métaboliques, en particulier de ses pertes en eau lorsque les conditions sont défavorables (voir par exemple FERERES, 1984). Ce type de réaction paraît particulièrement répandu chez les organismes à croissance clonale. La mortalité bien supérieure à la natalité qui s'observe en février chez *Andropogon ascinodis* dans la savane arbustive de Nazinga correspond de toute évidence à une telle survie par mort partielle.

DISCUSSION

Comme l'ont montré les données présentées dans le § 2.2.5 du chapitre IV, il n'existe pas dans les savanes de Ouango-Fitini et de Lamto de réserve permanente de semences dans le sol: toutes les semences produites germent ou sont consommées dans l'année.

SILVA et ATAROFF (1985) parviennent aux mêmes conclusions pour les Graminées pérennes des savanes de Barinas au Venezuela. Bien que les données sur ce sujet soient encore peu nombreuses, leur parfaite concordance donne à penser qu'il s'agit d'un caractère général commun à toutes les savanes.

Il est clair que l'essentiel de la régénération s'opère de manière végétative dans ces milieux, l'architecture et le mode de croissance des Graminées sont d'ailleurs parfaitement adaptées à ce type de reproduction. Faute de données, on n'a aucune estimation même approximative de la consommation des semences à Ouango-Fitini et à Lamto, si bien que les mesures faites dans ces deux localités ne fournissent que des estimations par défaut de la production réelle de semences. Il est cependant évident que la part de la production dévolue chaque année aux semences est très faible par rapport à celle qui revient aux organes végétatifs. Ce caractère, comme on l'a vu plus haut, est typique des espèces à stratégie de "compétitrices" au sens de GRIME (1979).

Pour GRIME (1979), la reproduction végétative fait partie intégrante des mécanismes par lesquels les plantes à stratégie de compétitrices accaparent les ressources de l'environnement et entravent la croissance de leurs voisines. Ce type de reproduction serait fréquemment attaché à des milieux relativement peu perturbés où les conditions restent identiques d'une année à l'autre.

La reproduction sexuée, même si elle est limitée, existe cependant aussi chez les Graminées pérennes des savanes: les semences produites germent en grand nombre au début de la saison des pluies et l'on observe de nombreuses plantules entre et dans les touffes. Ces plantules ne peuvent s'établir avec succès et parvenir à l'âge adulte que lorsqu'il existe un "territoire" laissé libre par la mort d'un clone. C'est ce que GRIME appelle " la régénération dans des brèches de la végétation". La vie des clones étant relativement longue -de l'ordre de la dizaine d'années sans doute- il suffit de quelques installations réussies de plantules pour que le remplacement des clones soit assuré et que les populations se maintiennent.

La reproduction végétative représente ainsi une stratégie performante à cours terme pour assurer la survie immédiate des populations. Elle est parfaitement adaptée aux milieux productifs et denses à certaines périodes de l'année mais régulièrement dégagés par le passage du feu que sont les

savanes. Malgré la perturbation répétée qu'introduit le feu, on peut considérer ces milieux comme relativement stables: le feu agit à date presque fixe, comme n'importe quel autre facteur saisonnier. La régularité de l'incendie est cependant un fait probablement récent qui coïncide avec le développement des sociétés humaines. Les feux devaient être auparavant moins fréquents et moins réguliers dans les savanes et les Graminées étaient alors confrontées à des conditions plus fluctuantes d'une année à l'autre.

La reproduction sexuée permet en revanche le maintien d'une certaine diversité génétique dans les populations et donc leur survie à plus long terme. Son rôle devient essentiel quand le milieu subit des modifications importantes, comme il arrive inévitablement sur de longues périodes.

Au total la biologie reproductive des Graminées de savane paraît donc adaptée à des milieux relativement stables à l'échelle interannuelle, ne subissant pas de changement brutal et rapide.

LA PHENOLOGIE DES ESPECES ET DES COMMUNAUTES

Diversité et structure des phénologies à l'échelle de l'individu et de la communauté

La phénologie des plantes ligneuses et herbacées des savanes ouest-africaines entre les latitudes 6 N et 12 N s'est révélée d'une grande variété que résume la classification synthétique générale en 11 catégories proposée dans le tableau V.10 (chapitre V). Le milieu des savanes tropicales, malgré les contraintes du passage du feu et de la sécheresse saisonnière, permet ainsi le développement de cycles biologiques variés chez les végétaux, diversité qui va de pair avec une certaine complexité dans l'organisation des communautés.

Les différentes espèces de plantes ligneuses, de plantes herbacées pérennes et annuelles ont leurs propres phénologies qui représentent autant de stratégies de survie particulières. Dans cette profusion certaines lois peuvent cependant être dégagées. Par la recherche de l'association de quatre critères phénologiques chez les espèces de Nazinga, on a ainsi pu vérifier que certaines combinaisons sont plus fréquentes que d'autres et qu'elles sont en outre attachées aux grands types biologiques végétaux (voir chapitre V). S'il existe des stratégies propres à chaque espèce, la nature ligneuse ou herbacée ainsi que le caractère annuel ou pérenne

des plantes imposent donc un cadre à la variabilité. Les règles mises en évidence correspondent à des contraintes internes du fonctionnement des plantes.

La phénologie de la phytocénose dans son ensemble s'organise elle aussi selon une certaine structure qui a été étudiée avec l'exemple de la répartition temporelle saisonnière des floraisons dans les savanes de Nazinga (chapitre V, § 5). La succession des floraisons s'ordonne tout d'abord en fonction des deux grands types biologiques: les arbres sont précoces et les herbes tardives. Parmi les herbes, la structuration semble ensuite se faire sur des bases taxonomiques: les familles ou groupes de familles se succèdent au cours du cycle saisonnier.

Variation phénologique le long du gradient climatique de sécheresse sud-nord

Le long du gradient climatique, une modification de la phénologie des espèces se manifeste à l'échelle de l'espèce ainsi qu'à celle de la communauté chapitre V, § 6).

A l'échelle de l'espèce, le comportement phénologique paraît plus indépendant du climat chez les plantes ligneuses que chez les herbacées. Chez les premières, la phénologie varie peu du sud au nord, tandis que les secondes font preuve de plus de souplesse, surtout lorsqu'elles sont annuelles. Les herbacées pérennes débutent leur repousse plus tardivement vers le nord, mais conservent la même période de reproduction, tandis que les annuelles germent plus tard et fleurissent plus tôt, raccourcissant leur cycle lorsque la saison des pluies devient plus brève.

A l'échelle de l'ensemble de la communauté végétale, la modification phénologique individuelle des espèces s'accompagne en outre d'un ajustement de la composition floristique qui diminue la diversité phénologique du sud vers le nord, raccourcit la période de floraison de l'ensemble de la communauté et centre de plus en plus nettement cette période de reproduction sur la saison des pluies. Ce centrage se réalise par un retard, comme chez les Cypéracées, ou par une avance comme chez les Graminées annuelles. Une tendance à l'uniformisation des phénologies se dessine donc lorsque le milieu se fait plus contraignant.

L'influence des conditions locales de milieu peut également jouer un rôle non négligeable dans la variation phénologique. L'existence de telles variations interannuelles et interfaciès de la phénologie de l'espèce a été montrée à partir de plusieurs exemples pris chez les Graminées pérennes (voir chapitre V, § 7).

L'abondance des plantes annuelles dans les savanes peut par exemple varier très sensiblement, certaines années étant marquées par une absence totale de développement. Ce type de stratégie très opportuniste, déjà bien décrit dans des milieux sahéliens (BILLE, 1976; GROUZIS; 1987), est typique des herbes annuelles, sa prédominance correspond à des conditions climatiques encore plus fluctuantes que celles qui règnent dans les savanes. Les Graminées pérennes peuvent avoir elles aussi des croissances assez variables d'une année à l'autre mais dans un type de fonctionnement normal, il n'y a pas d'année où une espèce ne se développe pas du tout.

Des différences de croissance entre faciès chez la même espèce ont également été décrites dans les chapitres V et VI. Chez les Graminées pérennes la précocité de la repousse après le feu ainsi que la taille maximale atteinte paraissent très liées à la disponibilité hydrique du sol, et donc à sa profondeur et à ses caractéristiques physiques.

Signification adaptative de la diversité des phénologies

La variation de la phénologie des espèces ou des communautés végétales le long d'un gradient climatique, entre les divers faciès d'un même site ou encore entre plusieurs années consécutives, pose la question générale de la signification adaptative des modifications observées.

La variation interannuelle dans un même site correspond à une certaine souplesse individuelle des plantes. Elle exprime la gamme de réponses que les génômes des individus ou des clones leur permettent de donner à des conditions extérieures variables. C'est ce type de souplesse qui s'exerce chez une plante herbacée pérenne, soumise à des années climatiquement différentes et qui ajuste la date d'émergence de ses feuilles, sa taille ou son effort reproductif à chaque situation. Le suivi pluriannuel du biovolume des Graminées pérennes de Nazinga a fourni plusieurs exemples qui illustrent ce type de souplesse des individus (chapitre IV).

La variabilité entre divers sites répartis le long d'un gradient environnemental (climatique par exemple) peut en partie s'expliquer par cette souplesse phénologique individuelle. Elle correspond généralement aussi à un phénomène d'une autre nature, qui joue sur la population entière et non plus sur l'individu: la variation de la composition génétique des populations d'une espèce. LAMOTTE et BLANDIN (1985) décrivent ainsi cet ajustement spatial: "D'un point à un autre de l'aire de répartition d'une espèce, des variations de fréquence de certaines structures génotypiques apparaissent, lorsqu'une étude précise en est faite, et ces

variations sont manifestement liées aux facteurs du milieu. On peut utiliser pour décrire une telle situation, le terme d'*écogénotypes*." Certaines variations phénotypiques laissent penser que les populations de Graminées pérennes réparties le long du gradient climatique ouest-africain ont ainsi une composition génétique différente (voir chapitre II, § 3.3.3). De telles modifications de leur composition génétique peut permettre aux populations, et donc aux communautés végétales, de s'ajuster aux conditions locales en dehors de tout changement de composition floristique.

Ces mécanismes ont toutefois des limites au delà desquelles l'ajustement se fait par le remplacement des espèces les moins bien adaptées par d'autres, plus performantes. Par le biais d'une telle modification taxonomique se réalise alors un changement génétique plus radical de la phytocénose, qui permet son adéquation aux conditions du milieu. Cette transformation de la composition floristique a, elle aussi, déjà été évoquée.

Toutes les variations qui viennent d'être énumérées peuvent s'interpréter en termes d'adaptation aux conditions extérieures physiques du milieu. Ce dernier comporte toutefois aussi une composante biologique dont l'un des principaux aspects pour une espèce végétale est la présence de l'ensemble des autres plantes. Les espèces doivent en effet faire face à des problèmes de coexistence -souvent posés par les biologistes en termes de compétition, de coadaptation ou, de manière plus neutre, d'interaction- auxquels il est nécessaire qu'elles soient adaptées.

La succession des floraisons des espèces dans les communautés végétales a retenu depuis longtemps l'attention des écologistes dans les milieux les plus divers (voir la bibliographie donnée par KOCHMER et HANDEL, 1986), mais les données sur les écosystèmes tropicaux restent rares. Cette succession a généralement été interprétée comme un trait adaptatif acquis sous l'effet de diverses pressions de sélection, parmi lesquelles la compétition et la coadaptation entre espèces se sont vu attribuer des rôles majeurs. Les travaux récents de KOCHMER et HANDEL (*op. cit.*) tendent cependant à montrer que l'importance de la compétition a sans doute été exagérée. Comparant les espèces à pollinisation zoogame des flores de deux milieux tempérés aux climats analogues mais géographiquement très éloignés (Caroline et Japon), ces auteurs constatent une grande similarité dans la date de floraison des familles communes. Comme les flores n'ont pas été en contact depuis le Miocène ou l'Eocène, les auteurs suggèrent que les différences entre familles d'un même site résultent essentiellement de "contraintes phylogénétiques" s'exerçant au niveau des bases génétiques et physiologiques de la formation de la fleur et de sa

maturation. L'influence de la compétition ne s'exercerait qu'à l'intérieur de ce cadre pour aboutir à des variations de faible importance: "modifications of flowering time under natural conditions must be slow and/or limited by phylogenetic constraints". KOCHMER et HANDEL montrent par ailleurs qu'il existe un lien entre la date de floraison et l'appartenance à un type biologique, mais ils l'estiment moins fort que la contrainte phylogénétique: "although life form very strongly influences flowering time, any given species' flowering time is more a consequence of its family membership than its life form, with the exception of trees, which seem to flower in the spring regardless of family membership". La réserve faite sur la phénologie des arbres rejoint les observations effectuées dans les savanes de l'Ouest Africain, elle remet partiellement en cause la prédominace des contraintes phylogénétiques sur les autres. La structuration de la phénologie de la floraison présente ainsi, chez les arbres, des points communs en zone tempérée et en zone tropicale sèche.

A Nazinga les dates de floraison des espèces dominantes de Graminées diffèrent très peu dans un même milieu, ce qui semble en accord avec l'hypothèse de KOCHMER et HANDEL d'une faible influence de la compétition sur le déterminisme de ce caractère phénologique. Un étalement très important, couvrant la totalité de l'année, a cependant été montré par CESAR (1971 b) chez les espèces de Lamto. Les données de SARMIENTO (1983) puis de SILVA et ATAROFF (1985) dans les savanes du Venezuela confirment la portée générale de ce résultat dans les savanes humides; la succession des floraisons sur l'ensemble de l'année chez les Graminées pérennes permet d'ailleurs de distinguer quatre groupes phénologiques distincts dans les savanes néotropicales (SARMIENTO, *op. cit*). Ces travaux montrent qu'il existe en outre un lien entre la présence de chacun des quatre groupes et certaines conditions de sols et de pluviosité annuelle (SARMIENTO, 1983). Chacun des quatre groupes définis par SARMIENTO peuvent être reconnus dans les savanes de Lamto mais un seul subsiste à Nazinga, où les conditions sont plus rigoureuses. Bien que l'hypothèse d'un rôle de la compétition dans la diversification des dates de floraison ne puisse être rejetée, au moins dans les sites climatiquement les plus humides, il semble bien que l'adaptation aux conditions physiques soit prépondérante dans le cas de Nazinga.

S'il existe entre les Graminées codominantes de Nazinga une diversification des niches, elle ne porte visiblement pas sur la date de reproduction qui semble imposée par la courte durée de la saison des pluies. Les données détaillées sur la croissance des Graminées pérennes (chapitres VI et VII) montrent cependant que les "stratégies" de renou-

vellement de la matière végétale diffèrent entre les deux espèces les plus fréquemment codominantes de Nazinga, Andropogon ascinodis et Schizachyrium sanguineum. Ceci peut constituer un autre mode de diversification des niches.

Il n'en reste pas moins qu'une partie de la diversité observée dans les communautés de plantes n'a probablement pas de signification adaptative. La forte liaison observée par KOCHMER et HANDEL (1986) entre date de floraison et appartenance taxonomique suggère l'existence de puissantes "contraintes phylogénétiques" à l'origine de certaines différences entre plantes. Dans la variation floristique d'un point à l'autre d'une vaste aire géographique il ne faut par ailleurs pas négliger l'influence de facteurs historiques, liés à l'existence de centres de diversification et de dispersion des espèces.

La structuration de la phénologie de la floraison des communautés végétales semble donc répondre à des lois complexes faisant intervenir le type biologique des espèces, leur appartenance taxonomique et probablement des interactions entre plantes. L'origine et la signification de cette structuration, qui restent mal comprises, constituent des problèmes clé pour élucider le fonctionnement et l'évolution des écosystèmes.

VARIATIONS DE LA PHYTOMASSE ET DE LA PRODUCTION DE LA STRATE HERBACEE

Les variations interfaciès de la phytomasse et de la production

La diversité des phytomasses et des productions dans une même localité et lors d'une même année est très élevée. Même si elles ne représentent pas un inventaire systématique de tous les faciès de chacune de ces localités, les études réalisées depuis Gampéla au Burkina Faso jusqu'à Lamto en Côte d'Ivoire en donnent une idée (voir chapitre X).

Dans les quelques faciès étudiés à Gampéla, des variations de la phytomasse maximale aérienne allant du simple au double ont été observés la même année. Entre les deux faciès étudiés à Tiogo au Burkina Faso, le rapport des phytomasses maximales était presque de 1,5 pour l'unique année d'étude. A Nazinga, la phytomasse herbacée la plus forte a atteint 6 fois celle des faciès les plus pauvres. Des variations du simple au double ou même au quadruple semblent

également communes à Ouango-Fitini, Badikaha et Lamto. La phytomasse moyenne des racines, pour laquelle les données sont moins nombreuses, paraît elle aussi varier dans de larges proportions entre les divers faciès: de 1 à 1,4 à Nazinga et de 1 à 1,8 à Lamto.

En ce qui concerne la production, celle des parties aériennes, varie selon les faciès du simple au triple à Nazinga, d'un à un et demi à Ouango-Fitini et à Lamto, tandis que celle des racines change du simple au double à Nazinga, de 1 à 1,2 à Ouango-Fitini et du simple au triple à Lamto.

Ces estimations de la variation des phytomasses et des productions ne sont bien évidemment que des valeurs par défaut; l'extension systématique des relevés à des faciès plus nombreux et plus contrastés permettrait sans aucun doute d'en élargir la gamme de valeurs. La variation interfaciès lors d'un même cycle de croissance apparaît ainsi en Afrique de l'Ouest plus élevée que la variation interannuelle d'un même faciès sous l'effet des aléas climatiques, au moins pour les parties aériennes.

Les résultats de nombreux auteurs ont démontré l'ampleur de ce type de variation dans les régions les plus diverses. Dans une synthèse pour l'ensemble de l'Afrique, LE HOUEROU (1982) évalue ainsi du simple au décuple la variation interfaciès de la phytomasse au sein d'une région donnée selon les conditions locales de sol, de végétation et d'utilisation par l'homme. Même si de petites différences climatiques peuvent exister sur de très courtes distances, comme il a été indiqué dans la présentation du climat et dans le commentaire des données de Nazinga, elles ne sauraient expliquer toute cette variabilité. Ce sont d'autres caractéristiques des différents faciès qui jouent un rôle déterminant, comme on l'a déjà souligné à plusieurs reprises. L'influence des divers facteurs du milieu sur la variation de la phytomasse aérienne maximale, déjà discutée précédemment (FOURNIER, 1987 b), va être reprise ici en détail.

Influence des facteurs édaphiques et topographiques sur les phytomasses maximales aériennes

L'influence du sol dans le déroulement du cycle de la phytomasse et sur les valeurs maximales atteintes provient du fait que ses caractéristiques physiques et chimiques conditionnent l'alimentation hydrique et minérale des plantes.

A humidité pondérale égale, l'eau disponible pour les plantes varie en fonction de la texture: le pourcentage pondéral minimal pour que l'eau soit accessible ("point de flétrissement" des agronomes) augmente depuis les sables jusqu'aux argiles. La limite supérieure d'humidité au delà de

laquelle l'eau n'est plus retenue par la tension superficielle ou "capacité au champ" des agronomes augmente elle aussi depuis les sables jusqu'aux argiles et limons. La gamme dans laquelle l'eau reste disponible ou "réserve utile" correspond à la différence entre la capacité au champ et le point de flétrissement. Généralement évaluée par la mesure des deux valeurs de pF (4,2 et 2,5), elle augmente depuis les sables jusqu'aux limons sableux, puis reste constante ou décroît légèrement dans les secteurs très argileux (BUCKMAN et BRADY, 1965).

L'effet des caractéristiques texturales des sols différe cependant selon le climat de la zone considérée. Les sols sableux sont ceux qui portent les phytomasses les plus fortes en région sahélienne (voir par exemple GROUZIS, 1987), alors qu'ils sont associés à des valeurs relativement faibles dans les régions de savane humide. La liaison entre le caractère sableux des sols et la relative faiblesse des phytomasses à Badikaha apparaît bien par exemple dans les données de BRUZON (1986 a) commentées plus haut (voir p. 343). CESAR (1982), travaillant sur plusieurs savanes ivoiriennes, a déjà noté que les phytomasses sont plus élevées sur sols à forte teneur en éléments fins que sur sols à fractions grossières importantes. Dans les climats très secs, c'est la rapide disponibilité en eau dans les sables qui est décisive, tandis que dans les climats plus humides la faiblesse de la réserve utile des sables devient désavantageuse. Les divers cas de décalage phénologique des cycles (en particulier à Gampéla), s'expliquent en grande partie par ces différences texturales. L'influence de la texture des sols sur le déroulement des cycles de phytomasses et sur les valeurs maximales atteintes, a été analysée avec la comparaison des pF dans le cas de Nazinga.

La réserve utile varie évidemment aussi selon l'épaisseur du sol. Les sols minces, par ailleurs souvent chimiquement pauvres, sont nettement défavorables car leur réserve hydrique est très limitée (voir les commentaires des données de Nazinga et de Ouango-Fitini p.332 et 339). Ils sont ainsi presque toujours associés à de faibles phytomasses et les sols profonds à des phytomasses plus importantes.

La structure du sol, sur laquelle peu de données ont été réunies dans le cadre d'études écologiques de phytomasses en Afrique de l'Ouest, est elle aussi bien connue par les agronomes comme influençant les rendements en régions tropicale et tempérée: elle est d'autant plus favorable qu'elle est plus grumeleuse et stable (CALLOT *et al.*, 1984). Le piétinement des troupeaux en zone soudanienne sèche (Gampéla) et en zone sahélienne, en compactant le sol, a pour effet plus ou moins direct de détruire cette organisation tout en facilitant la création de croûtes imperméables très

défavorables aux plantes. Ne faisant que limiter la phytomasse en zone soudanienne où il n'est pas trop intense et où le climat est moins propice au glaçage du sol, le piétinement peut aboutir en région sahélienne à une véritable élimination de la végétation, comme dans le cas du Parc National de la Kalamaloué au Tchad, cité par GASTON (1981) ou comme dans celui de certaines zones de la région d'Oursi au Burkina Faso (GROUZIS, 1987). D'autres facteurs, qui sortent de notre propos, comme l'activité de toute la faune du sol (Vers de Terre, Termites, etc.) interviennent également sur cette structuration; ils sont susceptibles de se modifier sous l'effet du climat et de l'anthropisation des milieux.

Les phytomasses sont évidemment plus élevées sur sols chimiquement riches que sur sols pauvres (CESAR, 1982). On sait d'ailleurs que la teneur en matière organique des sols est elle-même liée au climat (JONES, 1973; KADEBA, 1978, 1982) et au type de végétation. L'influence de cette richesse chimique a été invoquée à plusieurs reprises pour expliquer les fortes phytomasses rencontrées sur des sols minces sur cuirasse à hydromorphie temporaire (voir les données chimiques des sols de Nazinga dans le tableau III.13 et dans FOURNIER, 1987 b). A Nazinga la phytomasse maximale de la savane boisée à *Isoberlinia doka*, bien supérieure à celle de la savane arborée à *Crossopteryx febrifuga*, pourtant assez semblable, a aussi été expliquée par la différence de teneur en matière organique du sol.

Diverses études ont par ailleurs montré que le régime hydrique des sols et leur nature dépendent pour une large part de la topographie (voir par exemple MILLIGAN et SULE, 1982 et POSS et VALENTIN, 1983). En règle générale les fortes phytomasses sont associées aux bas-fonds humides et les plus faibles aux plateaux cuirassés à sols minces. Les sols des bas-fonds, souvent argileux et donc chimiquement riches, sont bien alimentés en eau dès le début des pluies grâce à l'apport du ruissellement, ce qui peut être décisif dans les zones les plus sèches (voir les données de Gampéla). Les positions hautes, souvent associées à des sols minces, sont liées à des phytomasses faibles dans l'ensemble de la zone considérée, sauf dans les quelques cas où une hydromorphie temporaire permet leur enrichissement en matière organique. La liaison des valeurs de phytomasse maximale à la topographie a été montrée tant à Gampéla qu'à Nazinga, Ouango-Fitini et Lamto.

Influence des facteurs biotiques sur les phytomasses maximales aériennes

Les caractéristiques biotiques du milieu jouent, elles aussi, un rôle important.

DISCUSSION

La liaison entre les valeurs de phytomasse maximale aérienne et les compositions floristiques de la strate ligneuse et de la strate herbacée a été démontrée très précisément par l'étude de M. OUEDRAOGO (1985) à Nazinga. Dans de nombreuses études agrostologiques, qui donnent des fourchettes de phytomasse par types de milieux préalablement définis sur une base physionomique et floristique, cette liaison est implicitement admise. Une telle façon de faire traduit la connaissance empirique bien établie de ce type de relations. Le travail de TOUTAIN (1973) à Nazinga, présenté plus haut, illustre bien cette approche, qui est également celle de BRUZON (1986 a, 1987) dans le nord de la Côte d'Ivoire.

L'effet dépressif du couvert ligneux a été, lui aussi, maintes fois cité: dans les exemples présentés au début de ce chapitre, il apparaît à Tiogo, Nazinga, Ouango-Fitini, Kawaha et Lamto. Les phytomasses les plus fortes sont généralement liées à un couvert faible. Certains auteurs comme SANFORD (1982 b) pensent cependant que la situation la plus favorable serait un ombrage léger qui, sans limiter trop la lumière, protègerait la strate herbacée d'un échauffement excessif préjudiciable à la photosynthèse. Outre de limiter la lumière, la présence d'arbres a également pour effet de diminuer la quantité d'eau disponible pour les herbes. Un modèle théorique pour expliquer la coexistence des arbres et des herbes en savane par une compétition pour l'eau a ainsi été conçu par WALTER (1971), puis formulé de manière mathématique par WALKER et NOY-MEIR (1982). La confrontation à des données de terrain en a récemment confirmé la validité (KNOOP et WALKER, 1985). L'équilibre entre les deux composantes, ligneuse et herbacée, de la savane est certainement lui aussi un facteur clé pour expliquer les valeurs de la phytomasse herbacée en un lieu donné.

Le cas des racines

Du fait de la difficulté de leur étude et du petit nombre de données disponibles, il est plus difficile de dégager des règles générales au sujet des racines qu'au sujet des parties aériennes.

Un certain nombre de points sont cependant acquis pour les savanes d'Afrique de l'Ouest. Le premier est que la masse des racines est généralement très supérieure à celle des organes aériens et en outre qu'elle décroît rapidement avec la profondeur. Une autre caractéristique bien connue du système racinaire est sa très grande plasticité, qui est une des causes de la difficulté de son étude. La phytomasse souterraine est en effet capable de variations très rapides et

de très grande amplitude (CESAR, 1971 b, 1984; FOURNIER, 1982 b, 1987 b et ABBADIE, 1983). Une telle variabilité ne peut pas être attribuée principalement à un artefact dû aux fortes variances, comme le font certains auteurs (SINGH *et al.*, 1984), car elle apparaît nettement reliée aux conditions climatiques dans les savanes les plus sèches comme celles de Nazinga. Elle rend impossible de décrire l'évolution annuelle de la masse végétale souterraine par un schéma simple et de se référer à un point de repère unique comme on le fait pour les parties aériennes avec la phytomasse maximale. Dès lors, les comparaisons entre sites sont presque impossibles si l'on ne dispose pas de mesures régulières sur un cycle annuel complet.

Ceci étant, les facteurs climatiques, topographiques, pédologiques, chimiques et floristiques énumérés au sujet des parties aériennes influent vraisemblablement tout autant sur les racines, bien que de manière probablement différente. Les caractéristiques des sols ont une forte influence sur les racines, auxquelles tout un ouvrage d'agronomie a d'ailleurs été récemment consacré (CALLOT *et al.*). On sait par exemple que la teneur en ions minéraux du sol, outre son action sur l'ensemble de la croissance, a de plus une action spécifique locale sur les racines (DREW, 1975). En règle générale un micromilieu riche correspond chez les plantes cultivées à des racines plus nombreuses et plus longues. Cet effet est cependant variable selon les éléments: le phosphore aurait une action particulièrement stimulante (HAWKINS, 1954; DIEHL, 1957), tandis que les nitrates auraient un effet plutôt dépressif (GILL et MULLER, 1956). Chez les plantes sauvages une augmentation globale de la surface des racines interviendrait cependant dans les sols pauvres (CHAPIN, 1980).

L'influence des variations climatiques saisonnières et interannuelles sur la phytomasse et sur la production

Les autres conditions restant constantes, la variabilité interannuelle des phytomasses et des productions dans un même endroit traduit uniquement les réactions de la végétation aux aléas climatiques. Le total et la répartition des pluies en sont les facteurs essentiels.

La variation interannuelle de la phytomasse aérienne porte sur la forme de la courbe de croissance et sur le maximum atteint. Elle est très liée à la pluviosité (total et répartition saisonnière) et aux caractéristiques édaphiques du faciès (voir par exemple CESAR, 1982).

Le début de la croissance dépend étroitement de la précocité de la saison des pluies: la variabilité de cette partie de la courbe reflète celle des précipitations. Cette

liaison est d'autant plus étroite que le climat est plus sec (pas de réserve hydrique dans le sol) et que la communauté végétale est plus riche en espèces annuelles. Ces dernières sont en effet totalement tributaires des pluies pour commencer leur croissance et pour se maintenir après avoir germé (sur ce problème voir les travaux et la synthèse bibliographique de GROUZIS, 1987). Les herbes pérennes, bien qu'un peu plus indépendantes des pluies grâce aux réserves de leurs organes souterrains et à celles qui existent parfois dans le sol, cessent cependant aussi leur croissance dès que ces réserves sont épuisées si la saison des pluies n'est pas encore engagée.

Dans toute la zone des savanes, le maximum de la phytomasse aérienne peut couramment varier d'une fois à une fois et demie d'une année à l'autre: c'est l'ordre de grandeur des résultats présentés dans le chapitre X, qui ne portent pourtant que sur un nombre restreint d'années. A titre de comparaison, l'ordre de grandeur de la variation du total pluviométrique annuel (calculé sur des périodes de plus de 20 ans) n'est que d'environ 1,2 dans ces régions.

Le maximum de la phytomasse est plus dispersé encore en régions sahéliennes, où il peut varier du simple au décuple (BILLE, 1974, 1976; GROUZIS, 1987; etc.). Lors d'années particulièrement sèches certains faciès restent même totalement dépourvus de végétation. Une étude de LE HOUEROU (1982) conclut d'ailleurs que la variabilité de la phytomasse maximale dépasse de 50 à 150% celle des précipitations pour l'ensemble de l'Afrique depuis les zones méditerranéennes jusqu'aux guinéennes.

Les résultats réunis entre 6° et 12° de latitude nord montrent tous que les conditions édaphiques locales et la composition floristique de la végétation modulent l'influence des pluies. Bien que le nombre d'années de mesure ne soit pas très grand pour chacun des sites d'étude, il semble évident que l'amplitude de la variabilité interannuelle diffère selon les faciès considérés. Les sols minces à faible capacité de rétention hydrique sont évidemment ceux qui offrent à la végétation les conditions les plus variables, tandis qu'il existe un effet tampon dans les sols plus profonds et plus riches en argile. La variabilité interannuelle est évidemment plus forte pour les communautés où la proportion d'annuelles est plus grande.

Les données permettant d'évaluer la variabilité interannuelle de la phytomasse des racines sont peu nombreuses et seules les mesures faites à Nazinga concernent exactement les mêmes sites. Dans les trois sites d'étude la phytomasse moyenne change dans un rapport de 1,4 à 1,6 d'une année à l'autre, ce qui est du même ordre de grandeur que pour les

organes aériens. Des rapports identiques se rencontrent également à Lamto.

Sur la production primaire les valeurs de relatives à plusieurs années dans le même endroit sont rares. Celles qui ont été obtenues à Nazinga (tab. XII.1) varient de 1,2 à 1,5 fois entre 1985 et 1986 (méthode de la somme des accroissements corrigés) pour les parties aériennes, de 1,1 à 1,6 pour les parties souterraines et de 1,2 à 1,7 pour le total. A Lamto les valeurs pourraient couramment varier entre les années de 1,4 fois pour les organes aériens et de 1,6 fois pour les racines. Toutes ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles obtenues pour les phytomasses.

RECHERCHE DE RELATIONS SIMPLES ENTRE MILIEU, CLIMAT ET PRODUCTION OU PHYTOMASSE MAXIMALE

Depuis le début du siècle pour les zones tempérées, et plus récemment pour les régions tropicales (surtout les plus arides), des relations simples entre les facteurs du milieu -tout particulièrement le climat- et la production, souvent assimilée à la phytomasse maximale, ont été recherchées (voir BREMAN, 1975; DIARRA et BREMAN; 1975; DIARRA, 1976; BILLE, 1977; STRUGNELL et PIGOTT; 1978; CORNET, 1981 b; LE HOUEROU, 1982; DESHMUKH, 1984; HIERNAUX, 1984). Le but poursuivi dans ces études est de parvenir à une cartographie puis à une gestion rationnelle des pâturages en s'affranchissant des lourds relevés de terrain qui permettent d'établir les valeurs de la phytomasse.

Lien entre production et pluviosité mensuelles

Pour comprendre la relation entre la production et le climat d'une année, il semble d'abord nécessaire de préciser période par période le lien qui peut exister entre eux. Les variables considérées ici sont la pluviosité mensuelle, la différence entre pluie et évapo-transpiration potentielle (P-ETP) et l'humidité dans les 30 premiers centimètres du sol.

Pour les trois sites de savane de Nazinga, où la production aérienne mensuelle a été évaluée pendant deux années, le lien avec les pluies, avec la valeur P-ETP et avec l'humidité de chacune des trois premières couches de 10 cm du sol a été recherché.

DISCUSSION

Il existe une liaison positive (r = 0,68 significative au seuil 99,9%), entre la production aérienne et la pluviosité mensuelle, tous faciès confondus:

$$Pr = 0,005.Pl + 0,136$$

où Pr est la production mensuelle en t/ha, calculée par la somme des accroissements corrigés et Pl le total mensuel des précipitations en mm.

Ce lien apparaît également au sein de chaque faciès pris séparément:

Pr = 0,005.Pl + 0,071 (r = 0,75, liaison significative au seuil 99,9%) dans la savane herbeuse,
Pr = 0,004.Pl + 0,210 (r = 0,64, liaison significative au seuil 99,8%) dans la savane arbustive,
Pr = 0,006.Pl + 0,152 (r = 0,68, liaison significative au seuil 99,9%) dans la savane arborée.

Pour les parties souterraines il n'existe avec la pluviosité du mois qu'une faible corrélation (r = 0,41 significative au seuil 95%) et seulement dans le faciès herbeux.

La corrélation apparaît plus élevée entre la production aérienne et la valeur D, différence entre la pluviosité et l'évapotranspiration potentielle. Pour l'ensemble des trois savanes, r atteint 0,75 (P = 0,003.D + 0,83). Une corrélation existe aussi pour chacun des sites pris séparément, avec r = 0,80 pour la savane herbeuse (P = 0,003.D + 0,74), r = 0,79 pour la savane arbustive (P = 0,003.D +0,76) et r = 0,74 pour la savane arborée (P = 0,004.D +0,96). Toutes ces corrélations sont significatives au seuil de sécurité 99%.

Une corrélation plus faible (r = 0,44, seulement significative au seuil de sécurité de 90%) s'observe dans la savane herbeuse entre D et la production souterraine (P = 0,03.D + 1,05). Aucune corrélation significative ne peut en revanche être décelée dans les deux autres faciès.

Une étude du lien de la production herbacée aérienne avec l'eau du sol a été réalisée en 1985 et 1986 dans trois faciès (savane herbeuse, savane arbustive et savane arborée) et durant l'année 1986 dans la savane boisée à *Isoberlinia doka*. Une liaison significative (seuil de sécurité supérieur ou égal à 90%) existe entre l'humidité de chacune des trois couches de sol et la production aérienne mensuelle des quatre sites considérés. Les valeurs de la corrélation varient entre 0,38 et 0,70, celles des pentes entre 0,015 et 0,102 et celles des termes constants entre -0,125 et 0,014. Les équations

diffèrent entre faciès, ce qui se comprend aisément, et même entre couches de sol, ce qui s'explique par une différence de texture parfois importante entre les divers horizons. Il existe d'ailleurs une corrélation positive très significative (r = 0,68) entre le terme constant de la droite de régression et la teneur en argile de la couche de sol considérée.

La production souterraine n'est en revanche pas liée à ces valeurs.

Aucune corrélation significative ne peut être mise en évidence entre la pluviosité ou la différence mensuelle entre P et ETP et la production aérienne ou souterraine pour les deux localités de Ouango-Fitini et de Lamto.

De telles corrélations entre la production et certaines caractéristiques climatiques mensuelles ont déjà été montrées dans d'autres régions tropicales. SINCLAIR (1975), s'appuyant sur des travaux de BRAUN (1973), donne pour deux types de savanes sèches (environ 600 mm annuels de pluie) de Serengeti en Tanzanie des équations assez proches de celles qui ont été établies à Nazinga:

$$P = 0,008\ Pl - 0,202$$
$$P = 0,013\ Pl - 2,495$$

Dans cette même région de Tanzanie, MAC NAUGHTON (1985) constate que la production des savanes pendant le premier mois de saison des pluies est liée à la pluviosité pendant la même période par la relation:

$$P = 0,021\ Pl - 0,054$$
$$P = 0,011.Pl - 0,023$$

La relation obtenue par STRUGNELL et PIGOTT (1978) pour les savanes sèches (600 mm annuels de précipitations) de la localité de Mweya (0°11'S, 29°53'E) dans le Parc National du Ruwenzori en Ouganda, est également proche de celle de Nazinga et de Serengeti:

$$P = 0,007.Pl - 0,026$$

FRESON (1973) trouve également une liaison significative entre pluie et production aérienne mensuelle dans les savanes plus humides (1273 mm annuels de pluie, mais une unique saison sèche) du miombo de la Luiswishi (11°29'S, 27°36'E) au Zaïre. L'équation obtenue est plus proche de celle de MAC NAUGHTON au Serengeti que de toutes les autres:

$$P = 0,023.Pl + 0,108$$
$$(r = 0,73)$$

Une relation linéaire entre la production et la pluviosité mensuelles existe donc indiscutablement dans les savanes africaines les plus sèches. Compte tenu des différences dans les méthodes de calcul de la production, les pentes des droites sont assez semblables. Seules les données de MAC NAUGHTON (1985) diffèrent sensiblement, mais elles ne concernent que le premier mois de la saison des pluies.

Il semble en revanche bien plus rare qu'une relation nette existe dans les savanes plus humides et les résultats de FRESON (1973) ne se retrouvent pas en Afrique de l'Ouest. Les milieux étudiés par cet auteur ont, il est vrai, un climat à saison des pluies unique comme celui de Nazinga en région plus sèche.

L'ordonnée à l'origine -c'est à dire la valeur de production correspondant à une pluie nulle- est négative dans les sites où la pluviosité annuelle est la plus faible (600 mm), mais positive à Nazinga et dans la Luiswishi. Cela signifie qu'une production peut exister même en l'absence de pluie à Nazinga et dans la Luiswishi, tandis qu'aucune production ne peut se faire au dessous d'une certaine quantité de pluie (environ 2 à 4 mm) dans les autres sites.

Du nord vers le sud une certaine indépendance de la production vis à vis de la pluie commence donc à se manifester dans les sites plus humides de Nazinga et de la Luiswishi, en rapport certainement avec l'utilisation d'une réserve hydrique du sol, inexistante ou trop faible pour avoir une influence dans les savanes plus sèches. Dans les savanes encore plus humides de Ouango-Fitini et de Lamto, aucune liaison significative n'existe plus au contraire entre pluviosité et production mensuelles. On peut donc penser que la réserve hydrique du sol devient alors suffisante pour que la végétation soit, au moins temporairement, en partie indépendante de la pluviosité.

La limite méridionale de validité des lois reliant, dans les savanes les plus sèches, production et pluie ou évapotranspiration mensuelles correspond ainsi, en Afrique de l'Ouest, aux conditions climatiques de Nazinga.

Lien entre phytomasse maximale et facteurs du milieu

Dans de très nombreux cas, qui ne seront pas énumérés ici, mais qui sont exposés dans les travaux de LE HOUEROU (1977 a et b, 1982), il a été possible de relier les phytomasses maximales aux caractéristiques climatiques moyennes de la région ou à celles de l'année considérée.

DISCUSSION

La liaison avec la pluviosité annuelle totale est souvent nette dans les régions les plus arides (Sahel, voir par exemple RIDDER *et al.*, 1982 et GROUZIS, 1987) mais inexistante ou faible dans les régions à climat humide (CESAR et HAVET, 1986). La corrélation est presque toujours plus forte quand le nombre de jours de pluie ou la "pluviosité utile" sont pris en compte.

L'utilisation de l'évapotranspiration réelle ou potentielle fait ressortir des corrélations intéressantes, même dans les régions les plus humides; les différentes périodes climatiques de l'année sont alors généralement considérées séparément.

Les travaux de CESAR (1982) et de CESAR et HAVET (1982, 1986) dans dix localités des régions phytogéographiques soudaniennes et guinéennes de Côte d'Ivoire conduisent à des résultats très concluants, malgré le nombre relativement faible des années utilisées pour les calculs.

Dans un premier temps seules les moyennes climatiques et les moyennes des phytomasses maximales sont considérées. Une seule période de l'année, celle qui s'étend de février à mai, suffit pour obtenir une bonne régression entre déficit hydrique cumulé et phytomasse maximale. A partir des données annuelles, CESAR et HAVET (1982, 1986) montrent également qu'une unique équation permet de prévoir la phytomasse maximale de l'ensemble des régions à partir des déficits hydrique cumulés sur trois périodes de l'année (voir également les résultats de BRUZON, 1986 c, dans le nord de la Côte d'Ivoire). La séparation des deux régions géographiques guinéenne et soudanienne améliore encore la corrélation, les trois périodes à considérer étant alors différentes.

L'influence du sol sur la phytomasse maximale a également été étudiée par ces auteurs. Ils constatent que les caractéristiques chimiques (N ,P ,K , matière organique), texturales et physico-chimiques (pH) des sols sont liées entre elles. Ils choisissent donc de n'introduire qu'un seul facteur édaphique -le plus pertinent- dans les équations précédentes. Ce facteur est différent selon que sont considérées les moyennes ou les valeurs annuelles d'une part, l'ensemble des zones guinéenne et soudanienne ou chacune séparément d'autre part. La teneur en sable grossier est la variable la plus pertinente pour les moyennes et pour les données annuelles de l'ensemble des deux zones. C'est en revanche la teneur en phosphore qui convient le mieux pour les données annuelles de la région guinéenne et la teneur en azote pour celles de la région soudanienne. Ce résultat est encore un exemple du remplacement des facteurs limitants selon les régions.

Comme le font toutefois remarquer CESAR et HAVET (1982, 1986), d'autres facteurs comme la densité des ligneux

et la présence éventuelle d'hydromorphie (liée à la position topographique), qui n'ont pas été considérés dans ces études, jouent également un rôle important.

Au total les équations qui n'utilisent que quelques caractéristiques climatiques peuvent avoir une excellente valeur prédictive pour les phytomasses maximales à l'échelle des moyennes générales d'une région entière, à condition que les autres facteurs édaphiques, topographiques et biotiques soient suffisamment proches. Il paraît en revanche impossible d'obtenir des prédictions précises à l'échelle d'une année, pour les divers faciès d'une petite zone, par exemple un ranch, sans introduire des facteurs plus nombreux, incluant des données édaphiques et même biotiques. Il semble évidemment plus facile d'obtenir pour un faciès donné de bonnes équations prédictives simples. Cependant, même dans ce cas, l'obtention d'une bonne précision peut nécessiter l'introduction de facteurs assez nombreux et le recours à une simulation par modélisation mathématique, comme celle réalisée par GONZALEZ (1983) et PRADO (1984) pour un faciès des savanes de Lamto en Côte d'Ivoire.

Si de tels travaux ont un intérêt théorique évident, dans la pratique le but poursuivi, celui d'une gestion plus facile à partir de mesures climatiques simples, est donc encore loin d'être atteint car l'échelle qui intéresse l'utilisateur est la plus complexe et la moins bien maîtrisée.

LE RAPPORT ENTRE ORGANES AERIENS ET SOUTERRAINS

Toutes les données qui ont été présentées dans les chapitres X et XI montrent que la partie souterraine des herbes des savanes est bien plus importante en masse et en production que leur partie aérienne. La question de la variabilité de l'importance relative des racines mérite maintenant d'être posée.

Plus la phytomasse aérienne est élevée, plus la phytomasse souterraine l'est aussi, mais la recherche d'une loi simple liant les deux valeurs n'a pas abouti (fig. XII.1.1).

Le rapport R de la phytomasse aérienne maximale à la phytomasse souterraine moyenne se révèle en revanche linéairement lié à la phytomasse maximale aérienne Ph (fig. XII.1.2) selon l'équation:

$$R = 0.06.Ph + 0.17$$
$$(r = 0,74).$$

DISCUSSION

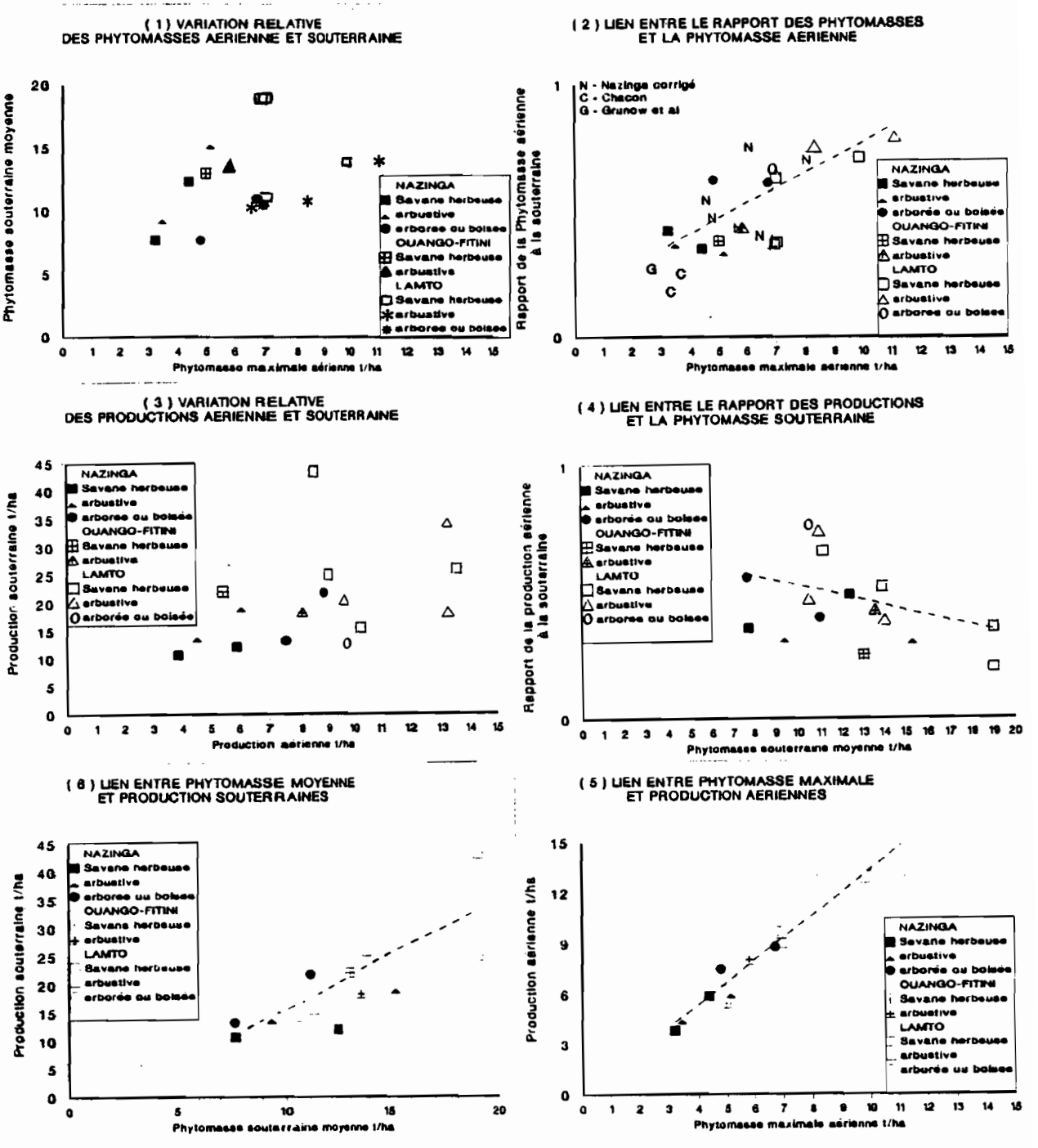


FIGURE XII.1. Relations des phytomasses et productions entre les parties aériennes et souterraines chez les plantes herbacées des savanes

DISCUSSION

L'équation a été établie à partir des valeurs calculées pour les trois faciès étudiés à Nazinga en 1985 et 1986, pour les deux faciès étudiés à Ouango-Fitini en 1980 et pour les neuf faciès étudiés à Lamto en 1969 par CESAR (1971 b) et en 1982 par ABBADIE (1983). La phytomasse aérienne maximale a été choisie comme point de référence plutôt que la phytomasse totale parce que sa mesure est plus précise. Cette loi traduit le fait que plus la phytomasse aérienne est grande, plus l'importance relative des racines diminue.

Une correction a été introduite pour vérifier que cette variation n'est pas simplement due à une consommation plus importante des parties aériennes à Nazinga à cause d'une densité supérieure de grands herbivores sauvages. En adoptant l'estimation maximale très grossière de 1 t/ha pour la consommation des herbivores à Nazinga (voir chapitre XI), le lien entre les deux valeurs persiste. Les points correspondant à ce calcul ont été portés sur le graphique de la figure XII.1.2. L'estimation de la consommation étant cependant trop imprécise, l'équation de la droite de régression correspondante n'a pas été calculée.

Les différents types de savanes de l'échantillon considéré dans les trois localités suivent toutes la même loi, quelle que soit la densité du couvert ligneux.

La loi semble d'ailleurs valable aussi pour d'autres savanes géographiquement très éloignées. Les valeurs calculées d'après les données réunies à Nylsvley (24°36' à 24°42'S, 28°40' à 28°44' E, Afrique du Sud) par GRUNOW et BOSCH (1978) pour les parties aériennes et par VAN WYK (non publié, cité par GRUNOW et al., 1980) pour les parties souterraines sont cohérentes avec ce schéma. Dans ces savanes sèches (environ 600 mm de pluie annuels) à herbes pérennes, le rapport R serait ainsi de 0,27 pour une phytomasse aérienne maximale de 2,35 t/ha.

Deux autres valeurs ont été calculées d'après les mesures de CHACON (1988) dans un faciès arbustif des savanes de La Iguana (8°25'N, 65°24'W) au Venezuela. Le total annuel des pluies de cette localité est voisin de celui de Lamto mais leur répartition est plus proche de celle de Ouango-Fitini. Les valeurs concernant ces milieux cadrent bien, elles aussi, avec celles d'Afrique de l'Ouest (R = 0,18 pour une phytomasse maximale de 2,99 t/ha et R = 0,25 pour une phytomasse de 3,33 t/ha). Toutes ces données ont été reportées sur le graphique de la figure XII.1.2).

Certaines autres valeurs sont en revanche très différentes, comme celles calculées d'après les données de SAN JOSE *et al.* (1982,) pour les savanes de Calobozo (8°56'N, 67°25'W) au Venezuela, où le rapport R obtenu est supérieur à 1. Ces auteurs soulignent d'ailleurs que les phytomasses souterraines obtenues dans cette localité sont

exceptionnellement basses par rapport aux données de la littérature pour des milieux similaires. La cause en est la présence d'une carapace ferrugineuse subaffleurante.

Le domaine de validité de cette loi, qui paraît bien être une caractéristique intrinsèque des savanes, ne s'étend pas aux formations dominées par des espèces annuelles. Les calculs faits pour les steppes sahéliennes du nord du Burkina Faso, d'après les données de phytomasse de GROUZIS (1987), corrigées pour tenir compte d'importantes pertes dues à la consommation des troupeaux, fournit des valeurs moyennes de 1,46 pour R et de 2,36 t/ha pour la phytomasse aérienne. Ces valeurs sont très éloignées de celles observées dans les savanes.

Deux aspects de la production primaire méritent d'être pris en considération: sa valeur annuelle globale et sa répartition saisonnière.

Aucune loi simple ne lie directement entre elles les productions aérienne et souterraine (fig. XII.1.3). Une faible corrélation négative existe en revanche entre le rapport R de la production aérienne à la production souterraine d'une part et la phytomasse souterraine d'autre part (fig. XII.1.3). L'équation qui lie les deux valeurs est:

$$R = -0,02.Ph + 0,73 \quad (r = 0,45)$$

Lorsque la production totale augmente, la part relative de la production souterraine diminue donc. Nous reviendrons sur ce résultat à propos des lois de proportionalité entre phytomasse et production.

A Nazinga la période de production aérienne maximale correspond soit à une nette diminution de la croissance des racines (savanes arbustive et arborée) soit au maximum de leur activité (savane herbeuse). Les croissances des racines et des organes aériens semblent donc coordonnées. La signification statistique de ce lien a donc été recherchée par le calcul de la corrélation entre les valeurs.

Pendant une période donnée et pour l'ensemble des faciès, la production des racines R est faiblement liée à celle des parties aériennes A par la relation:

$$R = 0,47.A + 0,66 \quad (r = 0,24)$$

Si l'on considère les faciès un à un, la liaison avec la production aérienne du même mois n'est significative que dans la savane herbeuse et dans la savane arbustive, pas dans la savane arborée. Les équations sont alors:

DISCUSSION

$R = 0,95.A + 0,35$ ($r = 0,56$) en savane herbeuse,
$R = 0,75.A + 0,49$ ($r = 0,75$) en savane arbustive.

Les calculs de corrélation entre l'activité des parties aériennes et des parties souterraines ne révèlent en revanche aucune liaison significative à Ouango-Fitini et à Lamto.

Plusieurs raisons rendent délicate l'interprétation des résultats relatifs à la phytomasse et à la production. Certaines ont déjà été évoquées, comme l'imprécision des estimations de production, en particulier souterraines. D'autres phénomènes, non étudiés ici, comme la vitesse de décomposition et la consommation de la matière morte par la faune du sol, interviennent pour modifier la phytomasse des racines: ils diffèrent de toute évidence le long du gradient climatique.

Malgré les réserves que doivent susciter ces imperfections, certains résultats se dégagent cependant. Il apparaît ainsi que l'importance des organes souterrains augmente chez les herbes pérennes avec le niveau de contrainte du milieu. Lorsque les conditions sont défavorables à une forte production, la partie aérienne de la plante paraît davantage réduite que sa partie souterraine. Ce résultat est logique dans la mesure où c'est l'alimentation hydrique qui limite dans bien des cas la croissance des végétaux. Il est d'ailleurs conforme tant aux résultats enregistrés par les agronomes dans le cadre d'essais au champ sur des Graminées cultivées qu'à de précédentes études écologiques en région tempérée (BRAY, 1963; BAZILEVITCH ET RODIN, 1968; COLEMAN, 1975; SIMS ET COUPLAND,1983).

Dans un tapis herbacé pérenne comme celui des savanes, le partage des ressources en eau est certainement l'un des aspects les plus importants de l'interférence entre individus (ou clones) voisins. Une grande masse de racines est un système de captage efficace d'une ressource rare et un moyen d'empêcher les plantes voisines d'occuper l'espace où se trouve cette ressource. Il peut s'agir d'une sorte de comportement territorial, pour employer l'image de MATLACK et HARPER (1986). Plus le milieu est contraignant, plus la phytomasse totale est faible, plus le "territoire" nécessaire pour assurer la survie du clone est grand, et plus grande est donc proportionnellement la masse des racines. Dans l'état actuel des techniques d'étude de la production, cette interprétation du rôle respectif des organes aériens et souterrains doit toutefois être considérée davantage comme une hypothèse de travail que comme un résultat définitif.

DISCUSSION

L'absence ou la faiblesse des liens entre la production des parties aériennes de la plante et celle de ses parties souterraines s'explique facilement. L'imprécision des mesures sur les parties souterraines peut avoir une influence, mais elle n'est certainement pas seule en cause. Il faut garder à l'esprit que les assimilats ne sont produits que dans les parties aériennes et transférés secondairement, et plus ou moins rapidement, dans les racines. Par ailleurs le partage des assimilats entre les deux compartiments n'est certainement pas constant, il dépend du stade phénologique de la plante dont les besoins varient en fonction de son étape de développement. Il ne paraît pas anormal que la croissance de l'un des constituants précède celle de l'autre dont la taille s'ajuste ultérieurement. L'examen qualitatif des cycles de production à Nazinga permet d'ailleurs de dégager une certaine logique dans les variations. Il ressort assez clairement des données que la production est orientée préférentiellement vers les racines en début d'année, avant le retour de la saison des pluies. Lorsque la capacité d'alimentation en eau des plantes est ainsi assurée, la production est répartie plus ou moins équitablement entre parties aériennes et souterraines, avec un accident en septembre, période où les parties aériennes semblent nettement favorisées dans deux sites sur les trois étudiés. A cette époque les tiges s'allongent rapidement avant la floraison et la production aérienne est maximale. Après la reproduction, une réorientation de la production se fait à nouveau à partir de novembre en faveur des racines: elle semble correspondre à la mise en réserve des assimilats pour affronter la période sèche. Une partie de la production souterraine mesurée correspond vraisemblablement à la migration de produits carbonés depuis les organes aériens sénescents. Le cycle de production des racines paraît assez semblable dans les trois sites étudiés à Nazinga et bien rythmé par les saisons, mais les relations entre parties aériennes et souterraines sont variables dans le temps.

VARIATIONS DU RAPPORT DE LA PRODUCTION A LA PHYTOMASSE MAXIMALE CHEZ LES PLANTES HERBACEES

La phytomasse maximale aérienne est souvent utilisée comme mesure de la production primaire. Elle ne peut toutefois en représenter qu'une estimation par défaut car une partie de la matière produite a déjà disparu avant l'obtention du maximum et elle n'est donc pas prise en compte. La sous-estimation est d'autant plus importante que le renouvellement

de la matière végétale est plus rapide et que la saison de croissance est plus longue (voir FOURNIER, 1987b).

Plus la phytomasse Ph est élevée, plus la production correspondante Pr l'est aussi, tant pour les parties aériennes (fig. XII.1.5) que pour les parties souterraines (fig. XII.1.6). Les équations des droites de régression de la production en fonction de la phytomasse ont été calculées, elles sont toutes deux satisfaisantes, mais les équations diffèrent:

$$Pr = 1,33.Ph + 0,04$$
$$(r = 0,96)$$

pour les parties aériennes, Ph représentant la phytomasse aérienne maximale et Pr la production calculée selon la méthode des accroissements corrigés, et:

$$Pr = 1,95.Ph - 3,85$$
$$(r = 0,76)$$

pour les parties souterraines, Ph représentant la phytomasse souterraine moyenne sur l'année et Pr la production calculée selon la somme des accroissements par niveau.

Depuis les savanes les plus sèches jusqu'aux plus humides la production augmente ainsi plus rapidement que la phytomasse, cet effet étant plus marqué pour les organes souterrains. D'après les lois reliant phytomasse et production, à une production nulle des parties aériennes correspond une phytomasse également nulle. A une production nulle de racines correspond en revanche une phytomasse de presque 2 t/ha par le fait qu'une partie de la phytomasse des racines persiste d'un cycle à l'autre. Cette différence des rapports entre production et phytomasse des parties aériennes et des racines explique que pour une augmentation de masse égale, la production des racines augmente davantage que celle des organes aériens. Il n'est cependant pas possible de tirer de ce résultat des conclusions au sujet du fonctionnement des deux compartiments car le rapport est calculé à partir d'une phytomasse maximale pour les parties aériennes mais d'une phytomasse moyenne pour les racines.

Bien qu'un facteur multiplicatif de 1,33 soit acceptable pour évaluer la production aérienne de l'ensemble des sites à partir de leur phytomasse maximale, un examen séparé des localités fait ressortir des différences entre elles. Le rapport de la production aérienne (calculée selon la méthode des accroissements corrigés) à la phytomasse vaut ainsi en moyenne 1,26 à Nazinga (1,10 à 1,60) et 1,36 à Lamto (1,20 à 1,60). Cette différence, mise à l'épreuve par un test

de rang de MANN-WHITNEY-WILCOXON (SNEDECOR et COCHRANE, 1957), est significative au seuil de sécurité 95%. Ces résultats signifient que le rapport entre production et phytomasse maximale se modifie selon les régions: plus les savanes sont humides, plus il est élevé.

Il est évident cependant que la valeur de ce rapport dépend de la méthode de calcul employée pour évaluer la production. La méthode la plus précise, celle de la dynamique foliaire, conduit ainsi à des valeurs de 1,9 en moyenne à Nazinga. Des évaluations faites à Lamto (CESAR et MENAUT, 1974; MENAUT et CESAR, 1979), en tenant compte de la décomposition sur pied et de la consommation, donnent des valeurs variant de 1,3 à 2,5: d'après ces données, l'écart entre localités serait donc encore plus important que celui obtenu dans le précédent calcul.

D'après les données de FRESON (1973) dans le miombo de la Luiswishi au Zaïre, le rapport de la production aérienne -estimée selon la méthode de WIEGERT et EVANS (1964)- à la phytomasse vaut 1,5 pour une pluviosité annuelle de 1300 mm répartie en une unique saison des pluies de 7 mois. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles de Lamto.

Bien que les valeurs précises du rapport entre production et phytomasse soient difficiles à évaluer et puissent donner lieu à discussion, deux résultats importants sont à souligner: la phytomasse maximale est très inférieure à la production dans les savanes à herbes pérennes et le rapport varie en fonction des types de savanes, augmentant depuis les plus sèches, à saison de végétation courte, vers les plus humides, à longue saison de végétation. L'estimation de la production par la mesure de la phytomasse maximale est donc d'autant plus imparfaite que la savane est plus humide. La prudence s'impose donc pour comparer la production de sites écologiquement éloignés lorsque l'évaluation n'en est pas faite par un suivi régulier de l'évolution des phytomasses sur un cycle complet.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ABBADIE, L.; 1983. *Contribution à la biogéochimie des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Thèse de 3° cycle, Université de Paris 6, 135 p.

ABBADIE, L.; 1984. Evolution saisonnière du stock d'azote dans la strate herbacée d'une savane soumise au feu en Côte d'Ivoire. *Acta Oecologica Oecol. plant.* 54 (19), n°4, 321-334

ADE AJAYI, J.F. et CROWDER, M.; 1988. *Atlas historique de l'Afrique*. Editions du Jaguar, Paris, 174 p.

ALIMEN, H.; 1966. *Préhistoire de l'Afrique*. Paris, N. Boubée, 551 p.

AL-SBEI, M. R.; 1982. *Dynamique de la morphogenèse et de la production chez Dactylis glomerata L.* Thèse de 3 cycle, Ecologie Générale et Appliquée, option Ecologie Terrestre, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 105 p. bibliographie et annexes

ANOZIE, F.; 1975. *Contribution à l'étude de la préhistoire de l'Afrique occidentale*. Thèse, Sciences, Université de Bordeaux I, 135 p. + biblio. + 151 pl.

ARBEILLE, J.; 1986. *Recherches biologiques et écologiques sur les Blattes de la région de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Thèse de doctorat de l'Université de Paris 6, Ecologie, 185 p.

ARBER, A.; 1934. *The Gramineae, a study of Cereal, Bamboo and Grass*. Cambridge University Press, Cambrige, England

ARNY, A. C. et SCHMID, A. R.; 1941. A study of the inclined point-quadrat method of botanical analysis of pasture mixtures. *J. Am. Sci. Agron.*, 238-247

ARRIVETS,J.; 1973. Résultats de riziculture sans aménagement en zone soudanienne. L'exemple des bas-fonds du Centre Haute-Volta. *Agron. Trop.*, **28** (7), 34-53

AUBREVILLE, A.; 1936. Les forêts de la colonie du Niger. *Bull. Comité Et. Hist. et Sc. A.O.F.*, **20**, 1-112.

AUBREVILLE, A.; 1950. *Flore forestière soudano-guinéenne*. Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, Paris, 523 p.

AUBREVILLE, A.; 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia* 2(1), 16-84.

AUBREVILLE, A.; 1963. Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia* (N.S.), III, 2, 221-226.

AUBREVILLE, A.; 1964. La théorie astronomique de E. Bernard sur le balancement de l'équateur calorifique et ses conséquences sur les déplacements de la forêt équatoriale africaine. *Adansonia*, série 2, 4(2), 216-

227.

AVENARD, J.M.; 1971. Aspects de la géomorphologie. In: *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Mémoire ORSTOM n°50, 11-72.

BADIARA, L.; 1986. *Contribution à l'étude de l'évolution saisonnière des états de surface des zones pâturées sur le bassin versant de la mare d'Oursi (Burkina Faso)*. Mémoire de fin d'étude, diplôme d'Ingénieur des techniques du développement rural, option élevage. Institut Supérieur Polytechnique, Ouagadougou, Burkina Faso, 146 p.

BADINI, O.; 1985. *Les pâturages naturels de Gampéla: potentialités fourragères et possibilités d'exploitation*. Diplôme d'Ingénieur du Développement Rural, option Elevage. Institut Supérieur Polytechnique, Ouagadougou, Burkina Faso, 97 p.

BARTOS, D. et HUGHES,J.; 1969. Preliminary methodology and results for root biomass sampling on the Pawnee site. *Grassland Biome U.S. I.B.P. Technical report n°2*. Dactylographié, 20 p.

BARTOS, D.L. et SIMS, P.L.; 1974. Root dynamics of a shortgrass ecosystem. *Journ. of Range Management*, 27 (1): 33-36

BAZILEVICH, N.I. et RODIN, L.E.; 1968. Reserves of organic matter in the underground sphere of terrestrial phytocoenoses. In: GRILAROV, M.S. et al. (eds) *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*, Académie des sciences de Léningrad

BEADLE, C.L., LONG, S.P., IMBAMBA, S.K., HALL, D.O., OLEMBO, R.J., 1985. *Photosynthesis in relation to plant production in terrestrial environments*. Natural Resources and the Environment Series, vol. 18, Tycooly Publishing limited, Oxford, England, 156 p.

BEGUE, L.; 1937. *Contribution à l'étude de la végétation forestière de la haute Côte d'Ivoire*. Publ. Comité Et. Hist. Sc. Afr. Occ. Fr., Série B, 4, 127 p. 18 pl. photo. BERNARD, E.A.; 1962. Théorie astronomique des pluviaux et interpluviaux du quaternaire africain. *Mém. Acad. Roy. Sc. Outre Mer*, 2, 232 p.

BERNUS, E.; 1960. *Kong et sa région*. Abidjan, études éburnéennes.

BERTAUX, P.; 1973. *Histoire Universelle 32. L'Afrique de la préhistoire à l'époque contemporaine*. Bordas, Paris-Montréal, 349 p.

B.E.T.P.A., 1978. *Projet de développement rural intégré des savanes du Nord-est*, 7 tomes, 966 p., B.E.T.P.A., Ministère de l'Agriculture, Abidjan, Côte d'Ivoire

BIGALKE, R.C.; 1978. Present-day Mammals of Africa. In: MAGLIO,V.J. et COOKE, H.B.S. (eds), *Evolution of*

African Mammals, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 1-16

BILLE, J.C.; 1974. Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. 1972, année sèche au Sahel. *La Terre et la Vie*, **28** (1), 5-20.

BILLE, J.C.; 1976. *Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien*. Thèse de Doctorat d'état, Université de Paris-sud Orsay, 82p..

BILLE, J.C.; 1977. *Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien*. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n°65, 81 p.

BLANC-PAMARD, 1979. *Un jeu écologique différentiel: les communautés rurales du contact forêt-savane au fond du "V Baoulé" (Côte d'Ivoire)*. Travaux et documents, ORSTOM, n°107, 313 p.

BOALER, S. B.; 1966. Ecology of a Miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. II Plant communities and seasonal variation in the vegetation. *J. Ecol.*, **54**, 465-479.

BOHM, W.; 1979. *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 187 p.

BONVALLOT, J., DUGERDIL, M., DUVIARD, D.; 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto Côte d'Ivoire): répartition de la végétation dans la savane préforestière. *La Terre et la Vie*, XXIV, 2ième série, 3-21

BONVALLOT, J.; 1968. *Etude du régime hydrique de quelques sols de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Rapport O.R.S.T.O.M., 51 p., 12 fig.

BONZON, B.; 1968. Observations préliminaires sur la croissance et le développement racinaires d'Ananas comosus (L.) Merr. variété cayenne lisse. *Sixième conférence biennale de la W.A.S.A.- A.S.O.A.*, Abidjan, 8-13 avril 1968, ronéo, 9p.

BOUDET, 1966. *Etude agrostologique du Ranch de Sipilou (République de Côte d'Ivoire)*. Etudes agrostologiques, I.E.M.V.T., Maisons-Alfort, 14, 150 p.

BOURLIERE, F.; MINNER, E.; VUATTOUX, R.; 1974. Les grands Mammifères de la région de Lamto. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). IV Les Vertébrés. *Bull. liaison chercheurs Lamto*, n° spécial, 94-104.

BOYSEN-JENSEN, P.; 1932. Die Stopfproduktion der Pflanzen, Fischer Verlag, Jena,108 p.

BRAUN, H.M.; 1973. Primary production in the Serengeti; purpose, methods and somme results of research. *Ann. Univ. Abidjan*, E, VI(2), 171-188

BRAY, J.R.; 1963. Root production and estimation of net productivity. *Canadian Journal of Botany*, 41, 65-72

BIBLIOGRAPHIE

BRAY, J. R.; LAWRENCE, D. B.; PEARSON, L.C.; 1959. Primary production in some Minnesota terrestrial communities for 1957. *Oikos*, **10**, 38-49

BREMAN, H.;1975. La capacité de charge maximale des pâturages maliens. In: *Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux africains*. Actes du colloque de Bamako, Mali, 3-8 mars 1975; I.L.C.A., Addis Abeba, 249-256

BROCHIER, J.; 1978. *Relation entre paramètres structuraux et phytomasse dans les communautés végétales sahéliennes, exemple de la Haute Volta*. Mémoire de D.E.A., Ecologie terrestre. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

BRUZON, V.; 1986 a. *Biomasses herbacées des principales formations savanicoles du nord de la Côte d'Ivoire*. SODEPRA-Nord, Korhogo, 16 p.

BRUZON, V.; 1986 b. *Note sur la valeur alimentaire des divers types de savanes du nord de la Côte d'Ivoire*. SODEPRA-Nord, Projet Aménagements pastoraux, Korhogo, 29 p.

BRUZON, V.; 1986 c. *Note sur la phytosociologie et la valeur pastorale des ensembles cartographiés de l'U.A.P. Kiémou-Nord*. SODEPRA-Nord, Korhogo, 20 p.

BRUZON, V.; 1987. *Note sur la phytoécologie et le potentiel pastoral des U.A.P. de Tengréla, Korokara et Kasséré*. SODEPRA-Nord, Korhogo, 16 p.

BUCKLE, L; DIFFANG, R., EBEN, M.M., JAITEH, A., TOURAY, A.; 1983. *Vegetation classification of Nazinga Game Ranch (Upper Volta)*. C.R.T.O., Ouagadougou

BUNTING, A. H.; DRENNAN, D. S. H.; 1966. Some aspects of the morphology and physiology of cereals in the vegetative phase. In: *The Growth of Cereals and Grasses*. 20-38, Londres, Butterworths

CALLOT, G., CHAMAYOU, H., MAERTENS, C.et SALSAC, L.; 1982. *Mieux comprendre les interactions sol-racine. Incidence sur la nutrition minérale*. I.N.R.A., Paris, 325 p.

CAMBEFORT, Y.; 1984. *Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire*. Travaux des Chercheurs de Lamto, n°3, 320 p.

CARPENTER, S. R.; 1980. Estimating net shoot production by a hierarchical cohort method of herbaceous plants subject to high mortality. *Am. Midl. Nat.*, **104**(1), 163-175.

CESAR, J.; 1971 a. Comparaison de quelques méthodes d'étude quantitative du système racinaire de la strate herbacée. *Bulletin de Liaison des Chercheurs de Lamto, novembre*, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, Paris.

CESAR, J.; 1971 b. *Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de 3 cycle, Botanique Tropicale, Faculté des Sciences, Paris, 95 p.+ bibliographie et annexes.

BIBLIOGRAPHIE

CESAR, J.; 1973 a. A quoi sert la biomasse? *Bull. liaison Cherch. Lamto, novembre*, 30-32

CESAR, J.; 1975. Tendances évolutives de quelques formations végétales sous l'influence de pâturage en savane guinéenne de Côte d'Ivoire. *Communication au Colloque sur l'inventaire et la cartographie des pâturages tropicaux*, Bamako, 3-8 mars 1975, 10 p.

CESAR, J.; 1978. *Végétation, flore et valeur pastorale des savanes du Parc National de la Comoé*. Bouaké, C.R.Z., n°13 Pât., 54 p.

CESAR, J.; 1981. Cycles de la biomasse et des repousses après coupe en savane de Basse Côte d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **34**, 73-81

CESAR, J.; 1982. Contribution à l'étude de la composition floristique des savanes exploitées par coupe. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **35** (**4**), 435-442

CESAR, J.; 1982. *Estimation de la biomasse maximum des savanes de Côte d'Ivoire au moyen de facteurs climatiques et édaphiques*. Institut des savanes, Bouaké, CRZ n° 09 PAT, mai 1982, 15p..

CESAR, J.; 1984. *Effet de l'exploitation par coupe sur le système racinaire d'une savane. Institut des savanes, Bouaké (Côte d'Ivoire)*, Note technique n°12/84, PAT/CE, 35 p.

CESAR, J. et MENAUT, J.C.; 1974. Le peuplement végétal. In: *Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Bull. liaison chercheurs Lamto, n° spécial 2, 161 p.

CESAR, J. et HAVET, A.; 1982. *Evaluation de la biomasse herbacée annuelle au moyen des facteurs du milieu*. CRZ, Bouaké, N° 23 Pât., 29 p..

CESAR, J. et HAVET, A.; 1986. Influence du climat et du sol sur la production herbacée des savanes de Côte d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **39**(3-4), 453-461

CESAR, J. et BIGOT, A.; 1984. *Une technique d'extraction des racines dans les échantillons de sol*. Rapport multigraphié. Note technique n 13/84 Pât, CE/IDESSSA, opération 1211. Institut des savanes, Bouaké. République de Côte d'Ivoire, 10 p.

CHACON, P.; 1988. *Dynamique de la matière organique et de l'azote dans une savane à Trachypogon du Venezuela*. Thèse de doctorat de l'Université de Paris VI, 173 p.

CHADEFAUD, M., MANGENOT, G. et BOUREAU, E.; 1980. Evolution du règne végétal. *Encyclopedia Universalis*, vol. 16, 651-660.

CHALINE, J.; 1972. *Le Quaternaire. L'histoire humaine dans son environnement*. Paris, Doin, 341 p.

CHALINE, J.; 1982. *L'évolution biologique humaine*. Que sais-

je.? n°1996, Paris P.U.F., 128 p.

CHAMPIGNY, M.L. et MOYSE, A.; 1983. Les différents types métaboliques végétaux et l'assimilation du CO2, leur diversité botanique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 130, *Actual. bot.*, 1, 71-83

CHAPIN, F.S.;1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233-260

CHEVALIER, A.; 1938. Aperçu sur les zones de végétation du territoire. In: CHEVALIER, A., *Flore vivante de l'Afrique Occidentale Française*, I, p. XV-XXVII

CHEVALIER, A.; 1951. Sur l'existence d'une forêt vierge sèche sur de grandes étendues aux confins des bassins de l'Oubangui, du haut Chari et du Nil (Bahr-el-Ghasal). *Rev. Bot. appl.*,31, 135-136

CHILVERS, G. A.; 1972. Tree root pattern in a mixed eucalypt forest. *Aust. J. Bot.*, 20, 229-234

CHRIST, H.; 1892. La flore dite "ancienne africaine". *Arch. Sc. phys. et nat. Genève*, 3° période, 28, 1-48.

C.I.P.E.A.; 1984. *Etude de systèmes 2. La production animale dans la zone subhumide de l'Afrique de l'Ouest: une étude régionale*. Addis Abeba, Ethiopie, 96 p.

COATON, W.G.H., SHEASBY, J.L,; 1972. Preliminary report on a survey of the termites (Isoptera) of South West Africa. *Cimbebaia State Museum, Windhoek*, 2, 129 p.

COCHEME, J. et FRANQUIN, P.; 1967. *Etude d'agroclimatologie de l'Afrique sèche au sud du Sahara en Afrique occidentale*. F.A.O., Rome.

COLE, M.M., BROWN, R.C.; 1976. The vegetation of the Ghanzi area of Western Bostwana. *Journal of biogeography*, 3, 169-196.

COLEMAN, D.C.;1976. A review of root production processes and their influence on soil biota in terrestrial ecosystems. In: ANDERSON, J.M. et Mac FADYEN, A. eds.. *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition process*, Blackwell Scientific Oxford, 417-437.

COOKE, H.B.S.; 1963. Pleistocen Mammal Faunas of Africa with particular reference to Southern Africa. In HOWELL, F.C. et BOURLIERE, F. (eds). *African Ecology and Human Evolution*, 65-116.

COPPENS, Y.; 1983. *Le singe, l'Afrique et l'homme*. Fayard, 148 p.

CORNET, A.; 1981. Mesure de la biomasse et détermination de la production nette aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux de la zone sahélienne au Sénégal, *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 2(16), n°3, 251-266

COUGHENOUR, M.B.; MAC NAUGHTON, S.J. et WALACE, L.L.; 1984. Modelling primary production of perennial graminoids

uniting physiological processes and morphometric traits. *Ecological modelling*, **23**, 101-134.

COUGHENOUR, M.B.; MAC NAUGHTON, S.J. et WALACE, L.L.; 1985. Shoot growth and morphometric analyses of Serengeti Graminoid. *Afr. J. Ecol.* **23** (3), 179-194.

COUPLAND, R.T.; 1974. *Producers. V Dynamics of shoot development in grasses and sedges*. Matador Project, Technical Report 55, 110 p.

CRESSWELL, C.F.; MENAUT, J.C.; MEDINA, E.; HARRISON, T.D.; RUTHERFORD, M.; BARNES, D.L.; BATE, G.C.; GROSSMAN, D.; 1979. Primary production in tropical savannas. In: HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H., (eds), *Dynamic changes in savanna ecosystems*. C.S.I.R.O., Pretoria, 53-69

CRESSWELL, C.F.; FERRAR, P.; GRUNOW, J.O.; GROSSMAN, D.; RUTHERFORD, R.C. et VAN WYK, J.J.P.; 1982. Phytomass, Seasonal Phenology and Photosynthetic Studies. In: HUNTLEY, B.J. et WALKER, D.H. (eds): *Ecology of Tropical Savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 476-497

DAHLMAN, R.C. et KUCERA, C.L.; 1968. Tagging native grassland vegetation with carbon 14. *Ecology*, **49**, 1199-12003

DANAIS, M.; 1981. *Contribution à l'étude écologique d'une population de Carex vesicaria: dynamique, phénologie, productivité*. Thèse de 3° cycle, Ecologie, Université de Rennes, 165 p.

DANAIS, M.; 1983. Démographie des organes épigés d'une population d'un végétal pérenne Carex vesicaria (L.) *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **5** (2), 135-150

DANAIS, M.; 1985. Démographie d'organes épigés et production d'une population de Phalaris arundinacea (L.). *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **6** (2), 161-177

DARGA, A.; 1986. *Evolution saisonnière de la disponibilité fourragère des pâturages naturels de Gampéla*. Mémoire de fin d'étude, Diplôme d'Ingénieur du Développement Rural, option Elevage, Ougadougou, Burkina Faso, 113 p. + annexes.

DE JONG, K; 1983. *Research on the water-balance in a savannah ecosystem. A study for two soil types at Lamto, Ivory Coast*. Rapport d'étude de l'Université de Wageningen, 73 p.

DEKKER, A.J.F.M.; 1984. *Edition provisoire de la carte de la végétation de Nazinga*. Ministère de l'Environnement et du Tourisme. Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture. Ouagadougou. 5 p. et 1 carte

DEKKER, A.J.F.M.; 1985. *Edition de la carte de végétation de Nazinga*. F.A.O., Ouagadougou, F.A.O.:DP/UPV:82/008

DE LA SOUCHERE, P. et BADARELLO, L.; 1969. *Carte physionomique des faciès savaniens de Lamto (Côte*

d'Ivoire) à l'échelle 1/5000. Document ORSTOM, non publié

DE RIDDER, N., STROOSNIDJER, L. et CISSE, A.M.; 1982. *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Textes du cours Production Primaire au Sahel. Tome I. Théorie; Université agronomique, wageningen, Pays-Bas, 237 p.

DESCHAMPS, H.; 1980. Afrique. Histoire: des origines à 1945. *Encyclopedia Universalis*, Paris, vol. 1: 345-354

DESHMUKH, I.K.; 1984. A common relationship between precipitation and grassland peak biomass for East and Southern Africa. *Afr. J. Ecol.*, **22**, 185-186

DESHMUKH, I.K.; 1986. *Ecology and tropical biology*. Blackwell Scientific Publication, 387 p.

DEVEAU, P.; 1975. *Contribution à l'étude écologique et phytosociologique de la végétation de la République Centrafricaine*. Thèse de 3° cycle, Université de Paris-Sud Orsay

DEVEZ, A.; 1985. *La cendre et la vie*. Film 16 mm couleur durée 1h 40 mn, C.N.R.S. audiovisuel

DEVINEAU, J.L.; 1973. Etude quantitative des forêts galeries de Lamto (généralités). *Bull. liaison chercheurs Lamto*, mars, Ecole Normale Supérieure, Paris, 19-22

DEVINEAU, J.L.; 1975. *Etude quantitative des forêts galeries de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse de 3° cycle, Paris VI, 190 p.

DEVINEAU, J.L.; 1976 a. Principales caractéristiques physionomiques et floristiques des formations forestières de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, E, **9**, 274-303

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

DEVINEAU, J.L.; 1982. Etude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropophiles en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, E, **15**, 27-62

DEVINEAU, J.L.; 1984. *Structure et dynamique de quelques forêts tropophiles de l'Ouest Africain (Côte d'Ivoire)*. Thèse de doctorat d'état, Sciences Naturelles, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 294 p.

DEVINEAU, J.L.; 1986. *Rapport final. Impact écologique de la recolonisation des zones libérées de l'onchocercose dans les vallées burkinabé (Nazinon, Nakambé, Mouhoun, Bougouriba)*. ORSTOM/OMS/OCP. Projet de lutte contre l'Onchocercose. Rapport multigraphié, 2 vol., 109 p. + 42 cartes.

DEVINEAU, J.L. et MENAUT, J.C.; 1981. II. Côte d'Ivoire. In:

BIBLIOGRAPHIE

LEGRIS, P. et al., eds. *Etude comparative de formations ligneuses en zone tropicale sèche d'Afrique occidentale*. D.G.R.S.T., n° 7970023, 6-62 (ronéoté)

DEVINEAU, J.L., LECORDIER, C., VUATTOUX, R.; 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, 103-104

DE WIT, H. A.; 1978. *Soils and grassland types of the Serengeti Plains (Tanzania)*. Dissertation, University of Wageningen, Wageningen, The Netherlands.

D'HERBES, J. M.; 1979. *Quelques bases physiologiques simples pour tenter d'interpréter la place occupée par quatre Graminées dans deux communautés herbacées spontanées des garrigues du Montpelliérais*. Thèse de 3° cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 154 p. + annexes.

DIARRA, L.; 1976. *Composition floristique et productivité des pâturages soudano-sahéliens sous une pluviosité moyenne de 1.100 à 400 mm*. Thèse, Centre pédagogique supérieur, Bamako, Mali

DIARRA, L. et BREMAN, H.; 1975. Influence de la pluviosité sur la production des pâturages. In: *Actes du colloque de Bamako (Mali). Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux africains*, 3-8 mars 1975, 171-174

DIEHL, R.; 1957. *Agriculture générale. Tome premier. Les bases scientifiques de la production végétale*. J.B. Baillère et Fils eds, Paris

DOS SANTOS, A. 1981. *Etude phytoécologique sur la végétation du Sahel de la Haute-Volta (Bassin versant de la Mare d'Oursi)*. Thèse de 3° cycle, Ecologie Générale et Appliquée, option Ecologie Terrestre, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 355 p.

DRESCH, J.; 1952. Dépôts de couverture et relief en Afrique Occidentale Française. *Proc. 8th Assembly, 17th Congress int. Geogr. Union*, Washington, 323-326.

DRESCH, J.; 1961. Quelques problèmes du Quaternaire africain. *Rep. VIth Intern. Congr. on Quaternary; Varsovie*, 1961, Lodz, 1965, 91-112.

DREW, W. B.; 1944. Studies on the use of the point-quadrat method of botanical analysis of mixed pasture vegetation. *J. Agr. Res.*, 69 (7), 289-297

DUGERDIL, M.; 1970 a. Recherches sur le contact forêt savane en Côte d'Ivoire. I. Quelques aspects de la végétation et de son évolution en savane préforestière. *Candollea*, 25, 11-19

DUGERDIL, M.; 1970 b. Recherches sur le contact forêt savane en Côte d'Ivoire. II. Note floristique sur des îlots de

forêt semi-décidue. *Candollea*, 25, 235-243.

DUVIARD, D.; 1969. *Place de Vernonia guineensis Benth. (COMP.) dans la biocoenose d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire*. Rapport O.R.S.T.O.M., 190 p.

DUVIGNEAUD, P.; 1967. La productivité primaire des écosystèmes terrestres, In: LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F. *Problèmes de productivité biologique*, Masson, Paris, 37-92

DUVIGNEAUD, P.; 1974. *La synthèse écologique*. 1ière édition, Doin, Paris, 296 p.

DUVIGNEAUD, P.; 1980. *La synthèse écologique*. 2ième édition, Doin, Paris.

ECKARDT, F.E.; 1968. Techniques de mesure de la photosynthèse sur le terrain basées sur l'emploi d'enceintes climatisées. In: U.N.E.S.C.O. (ed): Functionning of terrestrial ecosystems at the primary production level. *Actes du colloque de Copenhague "Natural Resources Research"*

EDWARDS, G.E. et HUBER, S.C.; 1981. The C4 pathway. In: HATCH, M.D. et BOARDMAN, N.K. (eds), *The Biochemistry of Plants*, vol. 8, Academic Press, New York, London, Toronto, Sydney, San Francisco, 237-281

ELDIN, M.; 1971. Le climat. In: *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. Mémoire O.R.S.T.O.M., n°50, 75-108.

ELLIS, D. P.; VOGEL, J. C. et FULS, A.; 1980. Photosynthetic pathways and the geographical distribution of grasses in South West Africa/ Namibia. *South African Journal of Science*, 76, 307-314

FATUBARIN, A.; 1985. Observations on the phenology of the woody plants and grasses in a savanna ecosystem in Nigeria. *Trop. Ecol.* 26,(1),32-42.

FEHR, S.; 1983. *La pluviométrie du nord de la Côte d'Ivoire. Essai d'analyse des pluies tropicales en savane Ouest-Africaine*. Thèse de 3° cycle, Géographie, Paris IV, 471 p.

FERERES, E.; 1984. Variability in adaptive mechanisms to water deficits in annual and perennial crop plants. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 131, *Actual. bot.* (1), 17-32

F.G.U.-KRONBERG, 1979. *Etat actuel des Parcs Nationaux de la Comoé et de Tai ainsi que de la réserve d'Azagny et propositions visant à leur conservation et à leur développement aux fins de promotion du tourisme. Tome II Parc National de la Comoé. Partie 2: Etat actuel de l'aménagement et de l'utilisation ainsi que propositions de planning pour l'aménagement futur et pour les mesures de construction*. Office allemand de Coopération Technique (G.T.Z.) Eschborn, 101 p. + annexes.

FLECHTER, J.E. et ROBINSON, M.E.; 1956. A capacitance meter

for estimating forage weight. *J. Range Management*, **9**, 96

FORGE, P.; 1982. Nouvelle approche de la définition des saisons climatiques de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, Série E, Ecologie, tome XV, 7-25.

FOURNIER, A.; 1982 a. *Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire)*.Thèse de 3° cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 168 p.

FOURNIER, A.; 1982 b. Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E (Ecologie), **15**, 63-94.

FOURNIER, A.; 1983 a. Analyse démographique appliquée au feuilles de quatre Graminées de savane (Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, (2), 183-203.

FOURNIER, A.; 1983 b. Contribution à l'étude de la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire), les grands traits de la phénologie et de la structure. *Candollea*, 38(1), 237-265.

FOURNIER, A.; 1984. Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). *Vegetatio*, **57**, 177-188.

FOURNIER, A.; 1987 a. Quelques données quantitatives sur les formations herbacées d'altitude des Monts Nimba (Ouest africain). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 4° série, 9, section B, *Adansonia*, (2), 153-160.

FOURNIER, A.; 1987 b. Cycle saisonnier de la phytomasse et de la production herbacée dans les savanes soudaniennes de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes ouest africaines, *Bull. Ecol.*, **18** (4): 409-430

FOURNIER, A.; HOFFMANN, O.; DEVINEAU,J.L.; 1982. Variations de la phytomasse herbacée le long d'une toposéquence en zone soudano-guinéenne, Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). *Bulletin de l'I.F.A.N., 44, sér. A*, 1-2, 73-77.

FOURNIER, A.; LAMOTTE, M.; 1983. Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, **17**, 8-38.

FRANCOIS, J. et RENARD, C.; 1979. Etude en milieu contrôlé du comportement d'un tapis de *Festuca rubra* Schreb en régime d'assèchement. *Oecol. Plant.*, **14** (4), 417-433

FRESON, R.; 1973. Aperçu de la biomasse et de la productivité de la strate herbacée du Miombo de la Luiswishi. *Ann. Univ. Abidjan*, E, 6, 2565-277

FROST, P.; MEDINA, E., MENAUT, J.C., SOLBRIG, O.; SWIFT, M. et WALKER, B.; 1986. *Responses of savannas to stress and disturbance*. I.U.B.S., UNESCO MAB, Biology International, n° spécial n°10, 82 p.

BIBLIOGRAPHIE

FURON, R.; 1980. Afrique. Géologie. *Encyclopedia Universalis*, vol. 1, 385-395

GANDAR, M.V.; 1980. Short term effects of the exclusion of large mammals and insects in broad leaf savanna. *Afr.J. Sci.*, **76**(1), 29-31

GARNIER, E.; 1982. *Approche démographique de la constitution de l'appareil photosynthétique: étude comparative du Dactyle Dactylis glomerata L. et du Brome Bromus erectus Huds. en pelouse et en sous-bois*. Rapport de stage de D.E.A. de Physiologie de la Nutrition, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 40 p.

GARRET, W.E.; 1988. The peopling of the earth. *National Geographic*, **174** (4): 434-437

GASTON, A.; 1981. *La végétation du Tchad (nord-est et sud-est du lac Tchad) évolutions récentes sous des influences climatiques et humaines*. Thèse d'Etat, Sciences naturelles, Université de Paris XII, 333 p.

GENERMONT, J. et LAMOTTE, M.; 1986. Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution des organismes. *Boll. Zool.*, **53**, 215-237

GENET-VARCIN, E.; 1980. Hominidés. *Encyclopedia Universalis*, Paris, vol. 8, 496-500

GILL, A. M. et TOMLINSON, P. B.; 1971. Studies on the growth of red mangrove (Rhizophora mangle L.). 3. Phenology of the shoot. *Biotropica*, **3**, 109-124

GILL, W.R. et MULLER, D.; 1956. A method for study of the influence of mechanical impedance and aeration on the growth of seedling root. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **20**, 154

GILLET, M. et TINCHANT, D.; 1964. Note on an aspect of the morphology of some grasses. *Annales de l'amélioration des plantes*, **14**, 309-15.

GILLET, M.; GACHET, J.P. et GALLAIS, A.; 1969. Sur quelques aspects de la croissance et du développement de la plante entière de Graminées en conditions naturelles, *Festuca pratensis* Huds.. II La crise du tallage. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (2),151-167.

GILLON, Y.; 1973. *Etude écologique quantitative d'un peuplement Acridien en milieu herbacé tropical*. Thèse de doctorat d'état, Sciences Naturelles, Université de Paris VI, p.

GODRON, M.; 1971. *Un essai d'approche probabibliste de l'écologie des végétaux*. Thèse de doctorat d'état, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier

GOLDSTEIN, G. et SARMIENTO, G.; 1985. Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. In: WALKER, B.H. (ed) *Determinant*

of tropical savannas. I.U.B.S., Monograph series 3, I.R.L. Press, Oxford, 13-38

GOLLEY, F. B.; 1965. Structure and function of an old field broomsedge community. *Ecol. Monogr.*, **35**, 113-137.

GONZALEZ, C.; 1983. *Modèle de production de la strate herbacée d'une savane à Lamto,(Côte d'Ivoire)*. Mémoire de D.E.A., Université de Paris VI, 14 p.

GOUNOT, M., 1969. *Méthode d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris, 314 p.

GOUNOT, M. et YU, O.; 1980. Recherches sur l'évaluation de la production primaire épigée des Graminées prairiales. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 1(15), 1, 81-102.

GOUNOT, M. YU, O. et N'KANDZA, J.; 1982. Insertion de la morphogenèse dans les modèles de productivité primaire. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 1, 53-74.

GRANDIN, G. et DELVIGNE, J.; 1969. Les cuirasses de la région birrimienne volcano-sédimentaire de Toumodi, jalons de l'histoire morphologique de la Côte d'Ivoire. *C.R. Acad. Sci., Paris*, t. 269, série D n°16, 1474-1477.

GRANIER, P., CABANIS, Y., ELLENBERGER, F. et RAZAFINDRATSIVA, R.; 1977. Evolution des pâturages. Etude de la biologie de deux Graminées *Imperata cylindrica* (Linn) et *Aristida rufescens* Steud. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, **30** (2),199-228.

GRANIER, P., CABANIS, Y.; 1976. Les feux courants et l'élevage en savane soudanienne. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, **29**(3), 267-275

GREIGH-SMITH, P.; 1964. *Quantitative Plant Ecology*. London, 256 p.

GRIME, J.P.; 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 222 p.

GRIME, J.P. et HUNT, R.; 1975. Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.*, **63**(2), 393-44

GROUZIS, M.; 1979. *Structure, composition floristique et dynamique de la production de matière sèche de formations végétales sahéliennes (Mare d'Oursi, Haute Volta)*, Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, Action Complémentaire coordonnée, D.G.R.S.T.-O.R.S.T.O.M., 59 p., 15 tabl., 17 fig. h.t.

GROUZIS, M.; 1987. *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso)*. Thèse de Doctorat d'état, Sciences Naturelles, Université de Paris-Sud, 336 p.

GRUNOW, J.O.; GROENEVELD, H.T. et DU TOIT, S.H.C.; 1980. Above-ground dry matter dynamics of the grass layer of a South African tree savanna. *J. Ecol.*, **68**, 877-889

GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E.; 1969. Carte de la

végétation de la Côte d'Ivoire. In: GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E.; 1971. *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Mémoire ORSTOM n°50, 157-263. Services cartographiques de l'ORSTOM, Bondy.

GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E.; 1971. La végétation. In: *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Mémoire ORSTOM n°50, 157-263.

GUINKO, S.; 1984. *Végétation de la Haute-Volta*. Thèse d'état, Sciences Naturelles, Université de Bordeaux.

GUINKO, S.; à paraître. Contribution à l'étude de la végétation et de la flore du Burkina Faso. I Les territoires phytogéographiques. *Bull. I.F.F.A.N.*, série A, Sci. Nat., 1-16.

GUY, R.; 1981. Changes in the biomass and productivity of woodlands in the Serengeti wildlife research area, Zimbabwe. *J. of Applied Ecology*, **44**, 507-519.

HADLEY, E. B. et KIECKHEFFER, B. J.; 1963. Productivity of two prairie grasses in relation to fire frequency. *Ecology*, **44**, 389-395.

HADLEY, E.B. et BUCCOS, R.P.; 1967. Plant community composition and net primary production within a native eastern North Dakota prairie. *Am. Midland Naturalist*, **77**, 116-127

HALLE, F., OLDEMAN, R. A. A. et TOMLINSON, P. B.; 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York,441 p.

HAMILTON, A.C.; 1974. The history of the vegetation. In: LIND, E.M. et MORRISON, M.E.S.. *East african vegetation*. London, Longmann, 275 p.

HAMILTON, A.C.; 1976. The significance of pattern of distribution schown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of Upper Pleistocene paleoenvironments: a review. *Palaeoecol. of Africa*, **9**, 63-97.

HANSON, H. C.; 1934. A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in western north Dakota. *J.Agr. Res.*, **49**(9), 815-842

HARPER, J. L.; 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, New-York, San Francisco, 892 p.

HARPER, J. L.; 1978. The demography of plants with clonal growth. In: *Structure and functionning of plant populations*. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks

HARPER, J. L. et BELL, A. D.; 1979. The population dynamics of growth forms in organism with modular construction. In: ANDERSON, R. M. ; TURNER, B.D. et TAYLOR,L. R.. *Population Dynamics*, 20° Symp. Brit. Ecol. Soc., Oxford Blackwell Sci. Bull.

BIBLIOGRAPHIE

HARPER, J. L. et WHITE, J.; 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **5**, 419-463.

HATCH, M.D. et OSMOND, C.B.; 1976. Compartmentation and transport in C4 photosynthesis. In: STOCKING, C.R. et HEBER, W. (eds):Encycl. Plant Physiology N.S., vol. 3, Springer-Verlag, 144-184

HATTERSLEY, P.W.; 1983. Characterization of C4 type leaf anatomy in grasses (Poaceae). Mesophyll: bundle sheath area ratios. *Annals of Botany*, **53**, 163-179

HAWKINS, A.; 1954. Time method of application and placement of fertilizer for efficient production of potatoes in New England. *Am. Potatoe J.*, **31**, 106-113

HEDIN, A.; 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): la valeur fourragère de la savane. *La Terre et la Vie*, **21** (3), 249-261

HERVOUET, J.P.; 1977. *Peuplement et mouvements de population dans les vallées des Volta Blanche et Rouge*. ORSTOM, Ouagadougou, rapport dactylographié, 79 p. + planches.

HIERNAUX, P.; 1974. *Carte et légende de la carte des formations végétales d'un secteur méridional du pays baoulé (Côte d'Ivoire Centrale)*. Inédit, 15 p.

HIERNAUX, P.; 1975. *Etude phytoécologique du pays baoulé méridional (Côte d'Ivoire centrale)*, Thèse Doct. Ingénieur, C.N.R.S., A 0011957, Montpellier, 206 p.+ 70 p. et annexes.

HOFFMANN, O.; 1983. *Recherche sur les transformations du milieu végétal dans le nord-est ivoirien les pâturages en pays Lobi*. Thèse de 3° cycle, Géographie, Université de Bordeaux III, 299 p.+ annexes.

HOFFMANN, O.; 1985. *Pratiques pastorales et dynamique du couvert végétal en pays Lobi (Nord-Est de la Côte d'Ivoire)*. Bondy, O.R.S.T.O.M., 354 p.

HOPKINS, B.; 1962. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. I General features and the research sites, *J. Ecol.*, **50**, 559-98

HOPKINS, B.; 1965. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III The climate with special reference to its seasonal changes. *J. Ecol.*, **53**, 109-124

HOPKINS, B.; 1965. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III The microclimate with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, **53**, 125-138

HOPKINS, B.; 1965. Ecological observations on savanna burning in the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 367-381

HOPKINS, B.; 1966. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve,Nigeria. IV The litter and soil with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, **54**, 687-703.

HOPKINS, B.; 1968. Vegetation of the Olokemeji Forest

Reserve, Nigeria. V The vegetation on the savanna site with special reference to its seasonal changes., 97

HOPKINSON, J. M.; 1966. Studies on the expansion of the leaf surface. VI Senescence and the usefulness of old leaves. *J. Exp. Bot.*, **17**, 762-770.

HOWELL, F.C. et BOURLIERE, F.; 1963. *African Ecology and Human Evolution*. Aldine Publishing Company, Chicago 666 p.

HOWELL, F.C.; 1978. Hominidae. In: MAGLIO, V.J. et COOKE, H.B.S. *Evolution of African Mammals* , Harvard University Press Cambridge, Massachusetts, London, England, p. 154-248

HUGOT, H.J.; 1970. *L'Afrique préhistorique*. Paris, Hatier Université Afrique, 128 + XVI p.

HUISKES, A.H.L.; 1980. The effect of habitat perturbation on leaf populations of *Ammophila arenaria* (L.) Link. *Acta Bot. Neerl.*, **29**(5-6), 443-450

HUISKES, A.H.L. et HARPER, J.L.; 1979. The demography of leaves and tiller of Ammophila arenaria in a dune sere. *Oecol. Plant.*, **14** (4), 435-446.

HUNTLEY, B.J.; 1982. Southern African Savannas, in: HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H. (eds) *Ecology of tropical savannas*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 101-119

HYDER, D.N.; 1972. Defoliation in relation to vegetative growth. In YOUNGNER, C.M. et MAC KELL, C.M. (eds): *The Biology and Utilization of Grasses*, Academic Press, New York, 306-317

INSTITUT GEOGRAPHIQUE NATIONAL; 1968. Carte de Pô. Carte de l'Afrique occidentale au 1/20.000. Paris

JACKSON, J.B.C.; BUSS, L.W.; COOK, R.E. (eds); 1985. *Population Biology and Evolution of clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven and London, 530 p.

JACQUARD, P.; 1970. Comparaison du rythme saisonnier de croissance de deux Graminées pérennes. *Ann. Amél. Plantes*, **20**(1), 45-77

JACQUES-FELIX, H; 1962. *Les Graminées d'Afrique tropicale I Généralités, classification, description des genres*. I.R.A.T., Paris, 345 p.

JACQUES-FELIX, H; 1970. Contribution à l'étude des Umbelliflorae du Cameroun. *Adansonia*, sér. 2, **10**(1), p. 35-94

JAIN, S. K.; 1976. An estimation of total litter production and its disappearance in tropical grasslands. *Geobios*, **3**, 60-62

JEFFERS, J. N. R. et BOALER, S. B.; 1966 a. Ecology of a Miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. I Weather and plant growth 1962-64. *J. Ecol.*, **54**, 447-63.

JEWISS, O.R.; 1972. Tillering in grasses its significance and

control. *J. of the British Grassland Society*, **27**, 65-82

JOHNSON, E.; 1981. *Preliminary vegetation map of the Nazinga Research Padock*. Upper Volta, Pilot Nazinga Wildlife Utilization Project, Ouagadougou, 36 p.

JOHNSON, E.; 1982. *Annual life cycles of woody vegetation at Nazinga, Upper Volta*. Annual report n 1, Plant Biology Study, Nazinga Project, Republic of Upper Volta, 89 p.

JONES, M.J.; 1973. The organic matter content of the savanna soils of West Africa. *J. Soil Sci.*, **24**, 42-53

JOSENS, G.; 1972. Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). thèse de Sciences, Université Libre de Bruxelles, 262 p.

JOSENS, G.; 1974. Les Termites de la savane de Lamto. In: "Les organismes endogés". *Bulletin des chercheurs de Lamto*, n° spécial V, 91-131

KADEBA, O; 1978. Organic matter status of some savanna siols of northern Nigeria. *Soil Sci.*, **125**, 122-127

KADEBA, O; 1982. Studies on soil organic matter and nitrogen under savanna forest reserves. In: SANFORD, W.W.; YEFUSU, H.M. et AYENI, J.S.O. (eds) *Nigerian savannas*. New Bussea, Kainji Lake Research Institute, 24-33

KAGONE, H.; 1986. *Les pâturages naturels de Gampéla: analyse floristique, dynamisme et évolution de la biomasse des formations à Graminées vivaces*. Diplôme d'Ingénieur des Techniques du Développement Rural, option Elevage, Université de Ouagadougou, 90 p.

KALOGA, B.; 1968. *Etude pédologique de la Haute-Volta. Région Centre-sud*. Dakar-Hann, ORSTOM, 1 vol., 251 p. + carte.

KALOGA, B.; 1973. *Carte pédologique de reconnaissance de la République de Haute-Volta, Centre Sud, au 1/500 000*, Dakar, O.R.S.T.O.M.

KAUFFMAN, M.D. et GARDNER, E.E.; 1978. A method for taking small monolith for plant root studies. *Agronomy Journal*, **70** (3), 514-516

KAYS, S. et HARPER, J. L.; 1974. The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.*, **62**, 96-105.

KEAY, R.N.J.; 1952. *Isoberlinia* woodlands in Nigeria and their flora. Symp. A.E.T.F.A.T., Bruxelles, 1951, *Lejeunia*, **16**, p. 17-26

KELLY, J. M.; VAN DYNE, G. M. et HARRIS, W. F.; 1974. Analysis of three methods to assess grassland productivity and biomass dynamics. *Amer. Midl. Natur.*, **92**(2), 357-369

KNAPP, R.; 1973. *Die Vegetation von Afrika*. Vegetations-monographien der einzelnen Grossraüme, III, Fischer, Stuttgart, XLIII + 626 p., 823 fig.

KOCHMER, J. P. et HANDEL, S. N.; 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology.

Ecol. Monogr., **56**,(4),303-325.

KORTLANDT, A.; 1972. *New perspectives on ape and human evolution*. Amsterdam, 100 p.

KNOOP, W.T. et WALKER, B.H.; 1985. Interaction of woody and herbaceous vegetation in a Southern African savanna. *J. Ecol.*, **73**(1), 235-353

KUCERA, C. L.; DAHLMAN, R. C.; KOELLING, M. R.; 1967. Total net productivity and turn-over on an energy basis for tall grass prairie. *Ecology*, **48**, 536-541.

LAETSCH, W.M.; 1974. The C4 syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **25**, 27-52

LAMOTTE, M.; 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): présentation du milieu et du programme de travail. *La Terre et la Vie*, **3**, 197-215.

LAMOTTE, M.; 1970. La participation au P.B.I. de la station d'écologie tropicale de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. Soc. Ecologie*, **2**, 58-65.

LAMOTTE, M.; 1975. The structure and function of a tropical savannah ecosystem. In GOLLEY, F. B. et MEDINA, E. (eds) *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research*, 179-222

LAMOTTE, M.; 1977 a. Première approche du bilan énergétique d'un écosystème herbacé tropical (Lamto, Côte d'Ivoire): production primaire et consommation animale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 284, (18 avril), série D, 1449-1452

LAMOTTE, M.; 1977 b. Observations préliminaires sur les flux d'énergie dans un écosystème herbacé tropical, la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), *Géo. Eco. Trop.*, **1**, 45-64

LAMOTTE, M.; 1982. Consumption and decomposition in tropical grassland ecosystems at Lamto, Ivory Coast. In: HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H. (eds), *Ecology of tropical savannas*, Ecological studies 42, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 415-430

LAMOTTE, M.; 1985. Some aspects of studies of savanna ecosystems, *Trop. Ecol.*, **26**, 89-98

LAMOTTE, M.; 1987 a. El destino de la materia vegetal en los ecosistemos herbaceos tropicales. In: SAN JOSE, J.J., MONTES, R. (eds). *La capacidad bioproductiva de sabanes*. Centro International de ecologia tropical, Caracas, 1-77

LAMOTTE, M; 1987 b. Originalité et diversité des écosystèmes tropicaux. In: HALL, D.O.; LAMOTTE, M. et MAROIS, M., eds. *Sciences de la Vie: questions ouvertes de recherche dans les conditions tropicales de milieu*. Bakelma, Rotterdam, 87-105

LAMOTTE, M.; 1989. Place des animaux détritivores et des microorganismes décomposeurs dans les flux d'énergie

des savanes africaines. *Pedobiologia*, **33**, 17-35

LAMOTTE, M. et ROUGERIE, G.; 1962. Les apports allochtones dans la genèse des cuirasses ferrugineuses. *Revue de Géomorphologie Dynamique*, 10-11-12, 145-160.

LAMOTTE, M. et BOURLIERE, F.; 1967. *Problèmes d'Ecologie, Ecosystèmes terrestres*. Masson et Cie, 1-16

LAMOTTE *et al.*; 1980. *Le fonctionnement du sous-système sol des écosystèmes herbacés ouest-africains le long d'un gradient pluviométrique nord-sud*. Rapport A.T.P., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, Paris

LAMOTTE, M. et BLANDIN, P.; 1985. La transformation des écosystèmes cadre et moteur de l'évolution des espèces. La Vita e la sua storia, *Scientia*, 161-190

LAMOTTE, M. et TIREFORD, J.L.; 1988. Le climat de savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest africain. *Travaux des chercheurs de Lamto (R.C.I.)*, **8**, 146 p.

LAUENROTH, W. K.; 1970. *Dynamics of dry matter production in a mixed grass prairie in Western North Dakota*. M. S. Thesis, North Dakota State University, Fargo, 102 p.

LAUENROTH, W. K.; 1973. *Effects of water and nitrogen stress on a short grass prairie ecosystem*. Ph. D. Thesis, Colorado State University, Fort Collins, 115 p.

LAUENROTH, W.K. et WHITMAN, W.C. 1977. Dynamics of dry matter production in a mixed grass prairie in Western North Dakota, *Oecologia*, **27**, 339-351

LAVELLE, P.; 1971. *Etude démographique et dynamique des populations de Millsonia anomala (Acanthodrilidae. Oligochètes)*. Thèse de 3° cycle, Paris, 88 p.

LAVENU, F.; 1984. *Télédétection et végétation tropicale exemple du nord-est de la Côte d'Ivoire et des mangroves du Bangladesh*. Thèse de 3° cycle, Toulouse, 190 p.+ annexes.

LAWS, R.M.; 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa, *Oikos*, **21**, 1-15

LE BOURDIEC, P.; 1958. Aspect de la morphologie plio-quaternaire en basse Côte d'Ivoire. *Revue de Géomorphologie dynamique*, **9**, (3-4), 33-42.

LEBRUN, J.; 1947. *La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard.(Exploration du Parc National Albert, Mission J. Lebrun, 1937-1938)*, Publ. Inst. Parcs Nat. Congo belge, Bruxelles, 2 vol. 880 p.

LECORDIER, C.; 1974. Le climat de la région de Lamto. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). I Les facteurs physiques du milieu. *Bull. liaison chercheurs Lamto, n° spécial*, 45-61.

LE GALL, P.; 1986. *Spécificité trophique des Orthoptères*

Acridomorphes d'une savane préforestière tropicale (Lamto, République de Côte d'Ivoire). Contribution à l'étude de la niche écologique. Thèse de l'Université de Paris-Sud Orsay, 300 p.

LEGRAND, P.; 1979. *Biomasse racinaire de la strate herbacée de formations sahéliennes (étude préliminaire)*. A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, D.G.R.S.T.-O.R.S.T.O.M., Ouagadougou, rapp. multigr., 28 p.

LE HOUEROU, H.N.; 1977. The grasslands of Africa: classification, production evolution and development outlook. Proceed. XIIIth Grassland Congress, Leipzig, vol. 1, 99-116, Akademie Verlag, Berlin

LE HOUEROU, H.N.; 1982. Prediction of range production from weather records in Africa. Proceed. Technical Conf. on Climate in Africa, Arusha, Geneva, WMO, 286-298

LE HOUEROU, H.N. et HOSTE, C.H.; 1977. Rangeland production and annual rainfall relations in the Mediterranean Basin and in the African Sahelo-Sudanian Zone. *J. Range Mngt*, **30**, 181-189

LEMEE, G.; 1977. *L'environnement naturel et ses relations avec la végétation*. Cours d'Ecologie végétale, Université de Paris-Sud Orsay, polycopié.

LENEUF, N.; 1964. Les éléments hérités dans la pédogenèse des régions tropicales. *VIII Congrès de la Science du sol*, Bucarest, sec. VII, 6 p.

LEPAGE, M.; 1980 a. Données préliminaires sur les populations de termites du sous-système sol en zones guinéenne et soudanienne (Côte d'Ivoire). *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, t.VII, n°3, 185-186.

LEPAGE, M.; 1980 b. Foraging of *Macrotermes* spp. (*Isoptera: Macrotermitinae*) in the tropics. In: JAISSON, P. (ed) *Social insects in the tropics*. Actes du Colloque de l'I.U.S.S.I. et de la Sociedad Mexicana de Entomologia, Mexico, novembre 1980. Université de Paris Nord, 205-217

LEPAGE, M.; 1983. Structure et dynamique des peuplements de Termites tropicaux. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **4**(1), 65-87

LEPAGE, M.; 1984. Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (*Isoptera: Macrotermitinae*) in the north-east of Ivory Coast. *J. An. Ecology*, **53**, 107-117.

LEROI-GOURHAN, A.; 1983. *Les chasseurs de la préhistoire*. Paris, A. M. Métaillé, 148 p. + tables et index.

LEROUX, H.; 1967. *Contribution à l'étude du passage des sols ferrallitiques aux sols ferrugineux dans la région de Nassian-Bouna*. ORSTOM, Adiopodoumé, rapport multigraphié, 47 p.

LESTER, J.; 1969. *Net shoot production and biomass transfer*

rates in a mature grassland ecosystem. M. S. Thesis, Hays Kansas State College, Hays.

LEVANG, P.; 1978. *Biomasse herbacée de formations sahéliennes: étude méthodologique et application au bassin versant de la Mare d'Oursi*. A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, D.G.R.S.T.-O.R.S.T.O.M., 53 p. + carte h.t.

LEVANG, P. et GROUZIS, M.; 1980. Méthode d'étude de la biomasse herbacée de formations sahéliennes: application à la Mare d'Oursi, Haute-Volta. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, **1**(15), n 3, 231-244

LEVY, E. A. et MADDEN, E. A.; 1933. The point quadrat method of pasture analysis. *New Zealand Journ. Agric.*, **46**, 267-269

LIETH, H.; 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke*. Stuttgart, Fischer Verlag, 156 p.

LIETH, H.; 1965. Indirect methods of measurement of dry matter production. In: *Méthodologie de l'écophysiologie végétale*, Actes du colloque de Montpellier, U.N.E.S.C.O., Paris, 513-518

LIETH, H.; 1968. The determination of plant dry matter production with special emphasis on the underground parts. In: *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*, Actes du colloque de Copenhague, U.N.E.S.C.O., 179-184

LIETH, H. et WHITTAKER, R.; 1975. *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 339 p.

LOISEAU, P.; 1977. Morphologie de la touffe et croissance de *Nardus stricta* L.. Influence de la pâture et de la fauche. *Ann. Agron.*, **28**, (2), 185-213.

LOMNICKI, A.; BANDOLA, E. et JANKOWSKA, K.; 1968. Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production, *Ecology*, **49**(1), 147-149

LOUCOU, J.N.; 1983. Histoire. In: VENNETIER, P. et LACLAVERE, G. (eds), *Atlas de la Côte d'Ivoire*, Les Atlas Jeune Afrique, Editions Jeune Afrique, Paris, 24-25

LOUVET, P.; 1971. *Sur l'évolution des flores tertiaires de l'Afrique nord*-équatoriale. Thèse de doctorat d'état, Université de Paris, 497 p.

LOUVET, P.; 1973. Sur les affinités des flores tropicales ligneuses africaines teriaire et actuelle. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **120**, 385-396.

LOVETT DOUST, L.; 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perrennial (Ranunculus repens). II The transplant-replant experiment. *J. Ecol.*, **69**, 757-768

LUNGREN, C.; 1975. *Propositions pour le Projet de Ranch de Gibier de Nazinga pour la Haute-Volta*. Association de

Développement de l'Elevage de la Faune Africaine (A.D.E.F.A.), Vancouver, C.B. Canada, Projet de Ranch de Gibier de Nazinga, Burkina Faso

LUNGREN, C. et TOUTAIN, B.; sans date. *Carte de la végétation. Projet de Ranch de Gibier de Nazinga*. Association de développement de l'Elevage de la Faune Africaine, Vancouver, Canada.

MAC NAUGHTON, S. J.; 1968. Structure and function in California grasslands. *Ecology*, **49**, 962-972

MAC NAUGHTON, S. J.; 1979. Grazing as an optimization process Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.*, **113**, 691-703

MAC NAUGHTON, S. J.; 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecol. Monogr.*, **53**, 291-320.

MAC NAUGHTON, S. J.; 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form and coevolution. *Am. Nat.*, **124**, 863-886

MAC NAUGHTON, S. J.; 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti, *Ecological Monographs*, 259-294

MAGLIO, V.J.; 1978. Patterns of Faunal Evolution. In: MAGLIO, V.J. et COOKE, H.B.S. (eds) *Evolution of African Mammals*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England, 603-619

MAHMOUD, A.; 1973. A laboratory approach to ecological studies of the grasses *Arrhenaterum elatius* (L.) Beauv. ex J. and C. Presl., *Agrostis tenuis* Sibth. and *Festuca ovina* L.. PH. D. Thesis, University of Sheffield

MALEY, J.; 1981. *Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30 000 ans à l'époque actuelle*. ORSTOM, Travaux et documents n°129, 586 p.

MALEY, J. et LIVINGSTONE, P.A.; 1983. Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pleistocène supérieur et à l'Holocène inférieur: premières données polliniques. *C.R. Acad. Sci.* Paris, t. 296, série II, 1287-1292

MALEY, J.; 1986. Modifications des environnements climatiques d'un domaine de mousson (Afrique de l'Ouest) au cours des 30 derniers millénaires. In O.R.S.T.O.M. (ed) , Paris, *Climat et Développement*, 21-29

MALEY, J.; 1987. Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa*, **18**, 307-332.

MALONE, C. R.. 1968 Determination of peak standing crop biomass of herbaceous shoots by the harvest methods. *Amer. Midl. Natur.*, **79**, 429-435

MARSHALL, C. et SAGAR, G.R.; 1968. The interdependance of

tillers of *Lolium multiflorum* Lam. A quantitative assessment. *J. Exp. Bot.*, 19, 785-794.

MATLACK, G.R. et HARPER, J.L.; 1986. Spatial distribution and performance of individual plants in a natural population of *Silene dioica*. *Oecologia*, 70, 121-127

MAYMART, J.; 1954. *Etude pédologique dans la région de Korhogo*. ORSTOM, Bondy, dactylographié, 83 p.

MEDINA, E.; 1985. Nutrients. Requirements, conservation and cycles of nutrients in the herbaceous layer. in: WALKER, B. H. (eds.); 1985. *Determinant of tropical savannas*. I.U.B.S. Monographs series n°3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, U.S.A., 39-65

MENAUT, J.C.; 1971. *Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte d'Ivoire*. Thèse de 3 cycle, Botanique Tropicale, Paris, 140 p. + bibliographie et annexes.

MENAUT, J.C.; 1973 a. Aperçu quantitatif sur les formations ligneuses des savanes de Lamto, C. R. Colloque P. B. I., *Ann. Univ. Abidjan*, E, 6, 19-23

MENAUT, J.C.; 1973 b. Recherches sur les peuplements ligneux des savanes de Lamto. *Bull. liaison cherch. Lamto*, juillet, Ecole Normale Supérieure, Paris, 8-11

MENAUT, J.C.; 1974. Chute de feuilles et apport au sol de litière par les ligneux dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. Ecol.*,27-37.

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, 545-557

MENAUT, J.C. et CESAR, J.; 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. *Ecology*, 60(6), 1197-1210

MENAUT, J.C. et CESAR, J.; 1982. The structure and dynamics of a West African savanna. In HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H. (eds): *Ecology of Tropical savannas*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 80-100

MENAUT, J.C., BARBAULT, R., LAVELLE, P. et LEPAGE, M.; 1985. African savannas: biological systems of humification and mineralization, In: TOTHILL, J.C. et MOTT, J.J. (eds) *Ecology and Management of the World's savannas*, Australian Acad. Science, Canberra, 14-33

MESTRE, J; 1981. *Reproduction et alimentation d'une espèce univoltine d'Acrididae Machaeridia bilineata (Stal, 1873) dans une savane de Côte d'Ivoire*. Thèse de 3° cycle, Paris-Sud Orsay, 125 p.

MICHEL, P.; 1973. *Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique*. Mém. ORSTOM n° 63, 2 vol.

MIEGE, J.; 1955. Les savanes et forêts claires de Côte d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes* (Abidjan), 4, 62-81

MILLIGAN, K. et SULE, B.; 1982. Natural forage resource and their dietary value. In SANFORD, W.W. et al. (eds): *Nigerian savannas*, New Bussea, Kaînji Lake Research Institute, Nigeria

MILNER, C. et HUGHES, E.; 1968. *Methods for the measurement of primary production of grasslands*. London, Blackwell Scientific publications. I.P.B. Handbook n 6, 70 p.

MITJA, D.; en préparation. *Reconstitution de la végétation d'un petit bassin versant de savane préforestière après culture itinérante sur brûlis. Relation eau-sol-plantes, Booro-Borotou (Côte d'Ivoire)*. Thèse de l'Université de Paris VI

MITJA, D. et PUIG, H.; à paraître. Phytomasse de la strate herbacée de cinq jachères en zone de savane humide (Booro-Borotou, Côte d'Ivoire). *Bulletin d'Ecologie*

MONASTERIO, M. et SARMIENTO, G.; 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semideciduous forest of the Venezuelian Llanos. *Journal of Biogeography* (3), 325-366.

MONFORT, B.; 1985. *Dynamique du renouvellement des populations de deux Papilionacées herbacées d'une savane brûlée de Basse Côte d'Ivoire (Lamto)*. Thèse, U.S.T.L., Montpellier, 112 p. + bibliographie et annexes.

MONNIER, Y.; 1968. Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte d'Ivoire, *Etudes éburnéennes*, n°9, Abidjan

MONNIER, Y.; 1973. La problématique des savanes en Afrique de l'Ouest. *Annales de l'Université d'Abidjan*, **6**, 35-77

MONNIER, Y.; 1979. *Contribution à l'étude des rapports entre l'Homme et les formations végétales tropicales. L'exemple de l'Ouest Africain, du golfe de Guinée au Fleuve Niger*. Thèse d'état (Lettres et Sciences humaines), Paris VII, Jussieu, 548 p.

MONNIER, Y.; 1981. *La poussière et la cendre*. Publ. de l'Agence de Coopération culturelle et technique, Paris, 250 p.

MONOD, T.; 1957. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. *Cons. Sc. Afr. au Sud du Sahara*, publ. n°24, 147 p, 3 pl.

MONOD, T.; 1980. Afrique. Biogéographie. *Encyclopedia Universalis*, vol.1, 380-385.

MONTEITH, J.L.; 1976. *Vegetation and the Atmosphere*, vol. 1 & 2. Academic Press, 706 p.

MONTGOMERY, R.F. et ASKEW, G.P.; 1983. Soils of tropical savannas. In: BOURLIERE, F. (ed.) Ecosystems of the World 13. *Tropical Savannas*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 63-78

MOYSE, A.; 1976. Les types métaboliques des plantes: C4 et CAM. Comparaison avec les plantes C3. *Physiol. Vég.*,

14, 533-550

MOYSE, A.; 1977. *Les processus de la production végétale primaire*. Gauthier-Villars, Collection "Géobiologie, Ecologie, Aménagement", 266 p.

NANDNABA, E.; 1986. *Dynamique comparée de populations de karité, Vitellaria paradoxa, dans une zone protégée et sur jachères dans la région de Nazinga, Burkina Faso*. Rapport de stage de D.E.A., Paris-sud Orsay, 44 p. + annexes.

N'GARSARI, M. N.; 1983. *Les pâturages naturels de Gampéla: nature, composition floristique et productivité des pâturages de la station expérimentale*. Mémoire de diplôme d'Ingénieur du Développement Rural, Institut Supérieur Polytechnique, Université de Ouagadougou, Burkina Faso, 65 p.

NOBLE, J.C., 1976. *The population biology of rhizomatous plants*. Ph. D., Thesis Univ. Wales Bangor.

O'DONOGHE, M.; 1985. *Ground census of large mammals at the Nazinga Game Ranch Project*. Nazinga special reports, series C n° 9

ODUM, E.P.; 1959. *Fundamentals in ecology*. Philadelphia, London, Saunders Co, 546 p.

ODUM, E.P.. 1960. Organic production and turnover in old field succession, *Ecology*, **41**, 34-49

OHIAGU, C.E.; 1982. Grass and dead wood-feading termites in Nigerian Savanna: a review. In SANFORD, W.W.; YEFUSU, H.M. et AYENI, J.S.O. (eds), *Nigerian Savannas*, New Bussea, Kaïnji Lake Research Institute, 100-110

OKALI, D.D.U.; HALL, J.B., LAWSON, G.W.; 1973. Root distribution under a thicket clump on the Accra Plains, Ghana: its relevance to clump localization and water relation, *J. Ecol.*, **61**, 439

OUEDRAOGO, I. T.; 1984. *Contribution à l'étude de la composition de la végétation ligneuse du Ranch Pilote de Gibier de Nazinga*. Mémoire de fin d'études, Diplôme d'Ingénieur du Développement Rural, Eaux et Forêts, Université de Ouagadougou, Burkina Faso.

OUEDRAOGO, P. M.; 1985. *Etude de la relation herbe-arbre dans une savane naturelle soudanienne. Phytosociologie et phytomasse maximale dans divers faciès de savane plus ou moins denses de la réserve de Nazinga (Burkina Faso)*. Mémoire de Diplôme d'Ingénieur des Techniques du Développement Rural, option Elevage, université de Ouagadougou, Burkina Faso, 91 p.

OUEDRAOGO, S.; 1984. *Possibilités techniques et socio-économiques de parcours animal dans les plantations du Projet Forestier A.V.V. de Wayen*. Mémoire de diplôme d'Ingénieur du Développement Rural, Institut Supérieur Polytechnique, Université de Ouagadougou, Burkina Faso,

65 p.

OVINGTON, J. D.; HEITKAMP, D. et LAWRENCE, D. B.; 1963. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in Central Minnesota. *Ecology*, **44**, 52-65

OWEN-SMITH, N.; 1982. Factors influencing the Comsumption of Plant Products by Large Herbivores. In HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H. (eds) *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological Studies 42, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 359-404

PAGNEY, P.; 1988. Le climat de Lamto. In LAMOTTE, M. et TIREFORD, J.L. (eds). Le climat de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest africain. *Travaux des chercheurs de Lamto* n°8, 31-79

PALLIER, G.; 1973. *Géographie générale de la Haute Volta*. Université de Limoges, C.N.R.S., 241 p.

PASCUAL, J.F.; 1984. *Rapport préliminaire de la mission menée en Guinée aux Monts Nimba et en Côte d'Ivoire du 26 nov.au 28 éc. 1983*. C.E.G.E.T., Rapport actylographié, 117 p, 15 photographies

PELTRE, P; 1977. *Le "V Baoulé" (Côte d'Ivoire centrale). Héritage géomorphologique et paléoclimatique dans le tracé du contact forêt savane*. ORSTOM, Paris, Travaux et Documents n°80, 180 p.

PERLES, C.; 1977. *Préhistoire du feu*. Masson, Paris, New York, Barcelone, 180 p.

PERON, Y. et ZALACAIN, V.; 1975. *Atlas de la Haute Volta*. Jeune Afrique, Paris, 48 p.

PERRAUD, A; 1971. Les sols. In: *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. ORSTOM, Paris, 267-391.

PERRAUD, A. et DE LA SOUCHERE, P.; 1969. Esquisse pédologique de la Côte d'Ivoire 1/50.000, feuille nord-est. In *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*, Mémoire ORSTOM n°50

PERSSON, H.; 1978. Root dynamics in a young Scots Pine stand in central Sweden. *Oikos*, **30**, 508-519

PIAS, J.; 1970. *La végétation du Tchad. Ses rapports avec les sols. Variations paléobotaniques au Quaternaire*. Trav. et Doc. O.R.S.T.O.M., Paris, 6, 47 p., 10 fig., 1 gr. carte

PICART, 1977. Comparaison de deux techniques de prélèvement d'échantillons de racines. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, Série Biol., **2**, 19-31

PINERO, D. et SARUKHAN, J.; 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.*, **70**, 461-472

POISSONET J. et CESAR, J.; 1972. Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier Rônier de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, série E, Ecologie, tome V, 1, 15-18

BIBLIOGRAPHIE

POISSONET, P. et POISSONET J.; 1969. *Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes*. Document C.N.R.S./C.E.P.E. n° 50, 120 p.

POMEROL, C.; 1980. Ere Tertiaire. *Encyclopedia Universalis*, vol. 15, 983-988

PORTERES, R.; 1964. Le palmier rônier (*Borassus aethiopum*)dns la province Baoulé (Côte d'Ivoire). *J. Agr. trp. Bot. appl.*, 11, 499-514

PORTERES, R.; 1966. *Florule du Centre d'études écologiques de Lamto-Pakobo (Baoulé, Côte d'Ivoire)*, ronéoté

POSS, R. et VALENTIN, C.; 1983. Structure et fonctionnement d'un système eau-sol-végétation. Une toposéquence ferrallitique de savane (Katiola, Côte d'Ivoire). *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Pédologie, vol XX, 341-360

PRADO, C.; 1984. *Modèle de la production primaire herbacée d'une savane à Lamto (Côte d'Ivoire)*. D.E.A., E.N.S., Université de Paris VI, 79 p.

PRAT, H.; 1980. Graminales. *Encyclopedia Universalis*, vol. 7, 855-859

PRENDERGAST, H.D.V. et HATTERSLEY, P.W.; 1985. Distribution and cytology of Australian Neurachne and its allies (Poaceae) a group containing C3, C4 and C3-C4 intermediate species. *Aust. J. Bot.*, 33, 317-336

PRENDERGAST, H.D.V.; 1985. Distribution and cytology of Australian *Neurachne* and its allies (Poaceae) a group containing C3, C4 and C3-C4 intermediate species. *Aust. J. Bot.*, 33, 317-336

PRESSAT, R.; 1969. *L'analyse démographique*. Presses Universitaires de France

PROFIZI, J.P.; 1982. Essai de quantification du dynamisme d'une mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin par photo-interprétation. *Ann. Univ. Abidjan*, E, 15, 95-101

PUTMAN, J.J.; BRIMBER, S.; BLOCK, I.; 1988. In search of modern Humans. *National Geographic*, 174 (4), 438-477

PUYRAVAUD, J.P.; 1989. *Processus de la production primaire en savanes de Côte d'Ivoire: mesures de terrain et approche satellitaire*. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VI, 212 p.

RAGHAVENDRA, A.S.; 1980. Characteristics of plant species intermediate between C3 and C4 pathways of photosynthesis: their focus of mechanism and evolution of C4 syndrome. *Photosynthetica*, 14, 271-283

RAUNKIAER, C.; 1934. *The life form of plants and statistical plant geography*. Oxford, Clarendon Press, 632 p.

REARDON, P.O.; LEINWEBER, C.L. et MERRILL, L.B.; 1972. The effect of bovine saliva on grasses. *J. Anim. Sci.*, 34, 897-898

REEKMANS, M.; 1982. Les rythmes phénologiques dans les

principales associations végétales de la plaine de la basse Rusizi (Burundi). *Bull. Jard. Nat. Belg./ Bull. Nat. Plantentuin Belg.*, **52** (1-2), 3-94.

RIOU, G.; 1965. Notes sur les sols complexes des savanes préforestières en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan*, série Lettres, n°1, 17-36

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. *Bull. liaison chercheurs Lamto*, n° spécial, Ecole Normale Supérieure, Paris, 1-44

RIOU, G.; 1988. Propositions pour une géographie des climats en Côte d'Ivoire et au Burkina Faso; in: LAMOTTE, M. et TIREFORD, J.L. (eds) *Le climat de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) et sa place dans les climats de l'Ouest Africain*. Trav. cherch. Lamto (R.C.I.), 8, 81-115

RIQUET, R.; 1980 a. Mésolithique. *Encyclopedia Universalis*, vol. 10, 831-836

RIQUET, R.; 1980 b. Néolithique. *Encyclopedia Universalis*, vol. 11, 670-678

RIVIERE, R.;1977. *Manuel d'alimentation des ruminants domestiques en milieu tropical*. I.E.M.V.T., Maisons-Alfort, 521 p.

ROBSON, M.J.; 1973. The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. 1- Leaf growth and dry weight change as related to the ceiling yield of a seedling sward. *Ann. Bot.*, **37**, 487-600

ROLAND, J.C.; 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. *Terre Vie*, **21** (3), 228-248

ROLAND, J.C. et HEYDECKER, F.; 1963. Aspects de la végétation dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Gen. Bot.*, **70**, 605-620

ROOSE, E. J.; 1978. *Pédogénèse actuelle d'un sol ferrugineux issu de granite sous une savane arborée du plateau Mossi Haute-Volta), Gonsé: campagnes 1968 à 1974.* Rapport O.R.S.T.O.M., Abidjan-Adiopodoumé, Côte d'Ivoire, 121 p.

ROOSE, E.; 1980. *Dynamique actuelle de sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique occidentale. Etude expérimentale des transferts hydrologiques et biologiques de matières sous végétations naturelles ou cultivées*. Thèse de doctorat d'état, Université d'Orléans, 587 p.

ROUGERIE, G.; 1950. Le pays du Sanwi. Esquisse morphologique dans le sud-est de la Côte d'Ivoire. *Bull. A. G. F.*, 138-145

ROY, J.; 1977. *Relations entre deux paramètres phytologiques*

(phytomasse, indice foliaire) et les informations recueillies par points-quadrats dans deux formations herbacées méditerranéennes. D.E.A. Ecologie générale et apliquée, option Ecologie terrestre, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

RUESS, R. W.; 1985. Herbivory. The role of large herbivores in nutrient cycling of tropical savannas. In: WALKER, B. H. (éd.); 1985. *Determinant of tropical savannas*. I.U.B.S. Monographs series n°3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, U.S.A., 67-91.

RUTHERFORD, M.C.; 1980. Field identification of roots of woody plants of the savanna ecosystem study area, Nylsvley. *Bothalia*, **13**, 171-184

RUTHERFORD, M.C.; 1982. Woody Plant Biomass Distribution in Burkea africana savannas. In: HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H. *Ecology of Tropical Savannas*. Ecological studies 42. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 120-141

RYLE, G.J.A.; 1970. Partition of assimilates in an annual and perennial grass. *J. Applied Ecol.*, **7** (2), 217-227.

RYLE, G.J.A.; 1972. A quantitative analysis of the uptake of carbon and of the supply of C *14* labelled assimilates to areas of meristematic growth in *Lolium temulentum*. *Ann. Bot.*, **36** (146), 497-512.

SAGATZKY, J.; 1947. *Notice explicative de la feuille Tenkodogo-est*. S.G.P.M., Dakar

SANFORD, W.W.; 1982 a. Savanna: a general review. In: SANFORD, W.W.; YEFUSU, H. et AYENI, J. (eds): *Nigerian Savannas*, New Bussea, Kaînji Lake Research Institute, 3-23

SANFORD, W.W.; YEFUSU, H. et AYENI, J. (eds); 1982 b.: *Nigerian Savannas*, New Bussea, Kaînji Lake Research Institute.

SAN JOSE, J.J., BERRADE, F. et RAMIREZ, J.; 1982. Seasonal changes of growth, mortality and disappearance of belowground root biomass in the Trachypogon savanna grass. *Oecologia Plantarum*, **3**, 347-358

SARMIENTO, G.; 1983. Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of the Venezuelian tropical savannas. Journal of Biogeography, 10, 373-391

SARMIENTO, G. et MONASTERIO, M.; 1983. Life forms and phenology. In: BOURLIERE, F. (ed.). Ecosystems of the world 13. *Tropical savanna*, Elsevier, Amsterdam, 79-108

SARUKHAN, J. et HARPER, J.L.; 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L.. 1. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, **61**, 675-716

SARUKHAN, J., MARTINEZ-RAMOS, M.S. et PINERO, P.; 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its populational consequences. In: DIRZO, R.

et SARUKHAN, J. (eds). *Perspectives on plant population ecology*, 83-106

SAVONNET, G.; 1962. La colonisation du pays koulango (haute Côte d'Ivoire) par les Lobi de Haute-Volta. *Cahiers d'O. M.*,XV, 25-46

SCHMIDT, W.; 1975. Plant communities on permanent plots of the Serengeti Plains. *Vegetatio*, 30, 133-145.

SCHMIDT, W.; 1978. Vegetationskundlichen Untersuchungen in Savannen-Reservat Lamto (Elfenbeinküste). *Vegetatio*, 28

SCHNELL, R.; 1948. A propos de l'hypothèse d'un peuplement négrille ancien de l'Afrique occidentale. *L'Anthropologie*, 52 (3-4), 229-242

SCHNELL, R.; 1970. *Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Volume I. Les Flores. Les Structures.* Gauthier-Villars, Paris, 499 p.

SCHNELL, R.; 1971. *Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Volume II. Les Milieux. Les Groupements Végétaux.* Gauthier-Villars, Paris, 452 p.

SCHNELL, R.; 1976 a. *Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Volume III. La flore et la Végétation de l'Afrique tropicale (première partie).* Gauthier-Villars, Paris, 470 p.

SCHNELL, R.; 1976 b. *Introduction à la Phytogéographie des Pays Tropicaux. Volume IV. La flore et la Végétation de l'Afrique tropicale (deuxième partie).* Gauthier-Villars, Paris, 378 p.

SCHOLES, à paraître. Root biomass and turnover in tropical ecosystems

SCHOWALTER, T.; 1981. Insect herbivore relationship to the state of the host plant: biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos*, 37(1), 126-130

SCHUETTE, K.; 1951. Eine interessante Feststellung über Spannungen in den Wurzelsystemen einer Buschwaldgesellschaft in Afrika. *Natuurwissenschaften*, 38(14), 334

SCHUURMAN, J.J. et GOEDEWAAGEN, M.A.J.; 1964. *Methods for the examination of root systems and roots.* Centre for agricultural publications and documentation, Wageningen, 86p.

SENUT, B.; 1980. Hominidés. *Encyclopedia Universalis*, vol. 17, 901-904

SICOT, M.; 1976. *Evaluation de la production fourragère herbacée.* ACC Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, D.G.R.S.T.-O.R.S.T.O.M., Ouagadougou, 45 p. multigr. + annexes

SIDNEY, J.; 1965. The past and present distribution of somme African Ungulates. *Transl. zool. Soc. Lond.*, 30, 1-397

SILSBURY, J.H.; 1970. Leaf growth in pasture grasses.

Tropical grassands, **4**(1), 17-36.

SILVA, J.; 1985. Dynamics. Responses of savannas to stress and disturbance: species dynamics. In: WALKER, B. H. (éd.); 1985. *Determinant of tropical savannas*. I.U.B.S. Monographs series n°3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, U.S.A., 141-156.

SILVA, J. et ATAROFF, M.; 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta OEcologica, Ecol. Plant.*, **6**(20), 1, 41-51.

SIMS, P. et SINGH, J.S.; 1978. The structure and function of ten western north american grasslands. III Net primary production, turn over and efficiencies of energy capture and water use. *J. Ecol.*, **66**, 573-597

SINCLAIR, A.R.E.; 1975. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, **44**, 499-522

SINGH, J. S.; 1968. Net aboveground community productivity in the grasslands of Varasani. In: MISRA, R. et GOPAL, B. (eds) *Proceedings of the Symposium on recent advances in Tropical Ecology*. I.S.T.E., Varasani, India, 631-654.

SINGH, J.S. et MISRA, R.; 1969. Diversity, dominance, stability and net production in the grasslands at Varanasi, India. *Can. J. Bot.*, **47**, 425-427

SINGH, J. S. et YADAVA, P. S.; 1974. Seasonal variation in composition plant biomass and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecol. Monogr.*, **44**, 351-376

SINGH, J.S.; et COLEMAN, D.C.; 1974. Distribution of photoassimilated 14 carbon in the the root system of a shortgrass prairie. *J. Ecol.*, **62**, 359-365

SINGH, J. S.; LAUENROTH, W. K. et STEINHORST, P. K.; 1975. Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grassland from harvest data. *Bot. Rev.*, **41**(2), 181-232

SINGH, J. S.; LAUENROTH, W.K.; HUNT, H.W. et SWIFT, D.M.; 1984. Bias and random errors in estimators of net root production: a simulation approach. *Ecology*, **65**(6), 1760-1764

SNEDECOR, G.W. et COCHRAN, W.G.; 1984. *Méthodes statistiques*. sixième édition (traduction française par H. BOELLE et E. CAMHATI), Association de Coopération technique agricole, Paris, 649 p.

SPICHIGER, 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 cherch. Lamto*, n° spécial, 261 p.

BIBLIOGRAPHIE

SPICHIGER, R. et PAMARD, C.; 1973. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: étude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un ilôt forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea*, **28**, 21-37

SPICHIGER, R. et LASAILLY, V.; 1981. Recherche sur le contact forêt savane en Côte d'Ivoire: note sur l'évolution de la végétation ddans la région de Béoumi (Côte d'Ivoire Centrale). *Candollea*, **36**, 145-153

SPINAGE, C.; 1984. *Analyse des données de climat de Po et Léo en référence à Nazinga*. F.A.O. F.O. D.P./U.P.V./82/008. Document de travail n°4, Ouagadougou, 36 p.

STRANG, R.M.; 1969. Some man-made changes in successional trends on the Rhodesian highveld. *Journal of Applied Ecology*, **11**, 246-263

SYDES, C. L.; 1984. A comparative study of leaf demography in limestone grassland. *Journal of Ecology*, **72**, 331-345.

TERRIBLE, P. B. M.; 1975. *Atlas de Haute Volta. Essai d'évaluation de la végétation ligneuse*. Centre Voltaïque de la Recherche Scientifique, Services Forestiers de l'Environnement et de la Protection de la Nature, Imprimerie de la savane, Bobo-Dioulasso, 69 p;

THOMPSON, B.W.; 1965. *The Climate of Africa*. Oxford University Press, Nairobi, London, New York, 132 cartes

TIESZEN, L.L.; SENYIMBA, M.M.; IMBAMBA, S.K. et TROUGHTON, J.H.; 1979. The distribution of C3 and C4 grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. *Oecologia*, **37**, 337-350

TIESZEN, L.L. et IMBAMBA, S.K.; 1980. Photosynthetic sytems, carbon isotope discrimination and herbivore selectivity in Kenya. Afr. *J. Ecol.*, **18**(4), 237-242

TINNEY, F.; AAMODT, O. S. et AHLGREN, L. A.; 1937. Preliminary report of a study on methods used in botanical analysis of pasture swards. *J. of the Amer. Soc. of Agron.*, 835-840

TORQUEBIAU, E.; 1979. *The reiteration of the architectural model: a demographic approach to the tree*. Mémoire de D.E. A., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

TOTHILL, J.C. et MOTT, J.C. (eds); 1985. *Ecology and Management of the World's savannas*. International Savanna Symposium 1984, Brisbane, Australie, Australian Academy of Science. Canberra, 384 p.

TOUTAIN, B.; 1974. *Implantation d'un Ranch d'embouche en Haute-Volta. Région de Léo. Etude agrostologique préalable*. Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, Maisons-Alfort, Etude agrostologique n°40, 195 p.+ cartes.

TOUTAIN, B.; 1979. *Premier Ranch collectif de Samarogouan,*

Haute Volta. Etude agrostologique. Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, Maisons-Alfort, Etude agropastorale n°53, 121 p. + cartes.

TRICART, J.; 1956. Tentative de corrélation des périodes pluviales africaines et des périodes glaciaires. *C.R. Somm. Soc. Géol.*, 164-167

TRICART, J.; 1962 a. Quelques éléments de l'évolution géomorphologique de l'Ouest de la Côte d'Ivoire. *Recherches africaines*, Conakry, n°1, 31-39

TRICART, J.; 1962 b. Aspects et problèmes géomorphologiques du littoral occidental de la Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, XIX, série A, n°1, Dakar, 1-20

TROCHAIN, J.L.; 1957. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Et. Centrafric.*, n° 13-14, 55-93

TROLLOPE, W.S.W.; 1984. Fire in savanna. In: BOOYSEN, P. de V. et TAINTON, N.M. (eds). *Ecological Effects of Fire in South African Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo, 149-175

TROUPIN, G.; 1966. *Etude phytosociologique du parc national de l'Akagera et du Rwanda oriental. Recherche d'une méthode d'analyse appropriée à la végétation de l'Afrique intertropicale*. Liège, 293 p.

TUCKER,C. J.; 1980. A critical review of remote sensing and other methods for non-destructive estimation of standing crop biomass. *Grass and Forage Science*, 35, 177-182

TURKINGTON, R. et AARSEN, L.W.; 1984. Local scale differentiation as a result of competitive interactions. In: DIRZO, R. et SARUKHAN, J. (eds) *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 107-127

VALENTIN, C.; 1983. Organisations superficielles de Kazanga. Centre-sud de la Haute Volta. Esquisse à 1/50.000 d'un bassin versant de 56 km^2. O.R.S.T.O.M., Abidjan, 13 p.

VAN-CHI BONNARDEL, R.; 1973. *Grand atlas du continent africain*. Jeune Afrique, Paris, 335 p.

VARTANIAN, N. et LEMEE, G.; 1984. La notion d'adaptation à la sécheresse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 131, *Actual. Bot.*, 1, 7-15

VENNETIER, P. et LACLAVERE, G.; 1983. *Atlas de la Côte d'Ivoire*. Jeune Afrique, Paris, 72 p.

VERCHOT, L.; 1987. *Etudes de la végétation et du sol sur les sites d'expérimentation dans la forêt classée de Tiogo*. Rapport de consultation, Projet UNSO/ DES/BKF/81-004/Koudougou, Ministère de l'environnement et du tourisme, 59 p.

VOGT, J.; 1959. Aspects de l'évolution morphologique récente de l'Ouest Africain. *Annales de Géographie*, 68(367),

193-206

VUATTOUX, R.; 1968. Le peuplement de rôniers (*Borassus aethiopum*) d'une savane de Côte d'Ivoire. *Annales de l'Université d'Abidjan*, sér. E, Ecologie, tome 1,(1), 1-138

VUATTOUX, R.; 1973. Croissance et production du palmier rônier (*Borassus aethiopum*) à Lamto. *Bull. de liaison des cherch. de Lamto*, 18-19

VUATTOUX, R.; 1970. Observations sur l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, E, 285-315

VUATTOUX, R.; 1972. Quelques observations en savane non brûlée. *Bull. Liaison cherch. Lamto*, juillet, 23-25

VUATTOUX, R.; 1976. Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note. *Ann. Univ. Abidjan*, C, 7, 35-63

WALKER, B. H. (éd.); 1985. *Determinant of tropical savannas*. I.U.B.S. Monographs series n°3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, U.S.A., 157 p.

WALKER, B.H. et NOY-MEIR, I; 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In: HUNTLEY, B.J. et WALKER, B.H. (eds) *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 556-590

WALKER, B. H. et MENAUT, J.C. (éds); 1988. Research Procedure and experimental Design for Savanna Ecology and Management. I.U.B.S., U.N.E.S.C.O.-M.A.B., CSIRO, Melbourne, Australie, 119 p.

WALTER, H.; 1939. Grassland, Savanne und Busch der ariederen Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrbuch der Wissenschaftten Botänik*, 87, 750-860

WALTER, H.; 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver et Boyd, Edinburgh

WAREMBOURG, F. R.; 1977. *Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées avec du C14*. Thése de doctorat d'état (sciences). Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 163 p.

WARREN-WILSON, J.; 1960. Inclined point quadrat. *New Phytol.*, 59 (1),1-7

WEAVER, J.E. et VOIGT, J.W.; 1950. Monolith method of root sampling in studies on succession and degeneration. *Bot.Gaz.*, 3, 286-299

WHITE, F.; 1970. The taxonomic and ecological basis of chorology. Proc. 7th plen. meet. A.E.T.F.A.T., Münich, Mitt. Bot. Staatssamml., München, 10, 91-112, 5 fig.

WHITE, F.; 1986. La végétation de l'Afrique. Recherches sur les Ressources Naturelles XX, ORSTOM-UNESCO, Carte + mémoire, 344 p.

BIBLIOGRAPHIE

WHITE, J.; 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **10**, 10-45.

WILLIAMS, R.F.; 1964. The quantitative description of growth. In BARNARD, C. (ed) *Grasses and Grasslands*, Mac Millan, London, 89-101

WILLIAMSON, P.; 1976. Above-ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.*, **64** (3), 1059-1075.

WORKMAN, S. W.; 1986. *Browse production by four woody species on the Nazinga game ranch, Burkina Faso*. Plant Biology Study, Nazinga Project, Republic of Upper Volta, 21 p.

ZHUKOVA, L. A.; 1961. The pecularities of age changes in tussock hairgrass. *Morphogenesis of Plants*, 635-38 (en russe).

TABLE DES MATIERES

LES GRANDS TRAITS DU MILIEU

CHAPITRE I: LA GENESE DU CADRE NATUREL

1. HISTOIRE GEOLOGIQUE ET FLORISTIQUE DE LA REGION

1.1. GEOLOGIE. p. 9

1.2. PALEOCLIMATS ET PALEOECOSYSTEMES TERTIAIRES. p. 10

2. PALEOCLIMATS QUATERNAIRES ET MISE EN PLACE DES PEUPLEMENTS VEGETAUX ACTUELS. p. 12

3. MISE EN PLACE DES PEUPLEMENTS ANIMAUX ET HUMAINS

3.1. LE PEUPLEMENT ANIMAL p. 15

3.2. L'APPARITION DE L'HOMME p. 17

3.3. LA PREHISTOIRE EN AFRIQUE DE L'OUEST p. 18

3.4. LA MAÎTRISE DU FEU PAR L'HOMME p. 20

4. CONCLUSION p. 21

CHAPITRE II: LE CADRE NATUREL ACTUEL

1. GEOMORPHOLOGIE ET SOLS

1.1. LA GEOMORPHOLOGIE DE LA CÔTE D'IVOIRE ET DU BURKINA FASO p. 23

TABLE DES MATIERES

1.2. LES SOLS DE LA CÔTE D'IVOIRE ET DU BURKINA FASO

1.2.1. Les sols ferrallitiques p. 24

1.2.2. Les sols ferrugineux tropicaux

1.2.3. Les sols bruns eutrophes tropicaux p. 25

1.2.4. les sols sur roches basiques et les lithosols

1.2.5. Les sols peu évolués d'érosion sur matériau gravillonnaire

1.2.6. Les sols hydromorphes p. 26

1.2.7. Les vertisols

1.2.8. Les autres sols

2. CLIMAT

2.1. QUELQUES ELEMENTS CARACTERISTIQUES DES CLIMATS DE LA ZONE DES SAVANES A HERBES PERENNES

2.1.1. La pluviosité p. 27

2.1.2. Les saisons

2.1.3. L'humidité de l'air p. 28

2.1.4. Les températures

2.1.5. L'évapotranspiration potentielle

2.1.6. La période théorique de végétation p. 29

2.1.7. Conclusion

2.2. LES DIVERS CLIMATS DE LA CÔTE D'IVOIRE ET DU BURKINA FASO

2.2.1. Le climat éburnéen p. 30

2.2.2. Le climat soudanien p. 32

2.2.3. Le climat guinéen

2.2.4. Le climat sahélien p. 33

TABLE DES MATIERES

3. VEGETATION ET FLORE

3.1. GENERALITES

p. 34

3.2. LA CLASSIFICATION DE LA VEGETATION AFRICAINE DE WHITE

p. 35

3.2.1. Les forêts p. 37

3.2.2. La mosaïque forêt dense/savane guinéo-congolaise

p. 38

3.2.3. La forêt claire soudanienne à *Isoberlinia doka*

p. 40

3.2.4. La forêt claire indifférenciée

3.2.5. La steppe sahélienne p. 41

3.3. LA STRUCTURE DE LA VEGETATION

3.3.1. Lien avec la topographie

3.3.2. Densité ligneuse et gradient climatique p. 42

3.3.3. Richesse floristique régionale et locale p. 44

3.3.4. Structure spatiale des communautés p. 45

3.3.5. Structure spécifique de la strate herbacée

4. PEUPLEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX

p. 48

CHAPITRE III: LES CARACTERISTIQUES DES TROIS POINTS D'ETUDE PRINCIPAUX

1. LAMTO, SOUS CLIMAT EBURNEEN (AU SENS DE RIOU, 1988)

1.1. HISTORIQUE

p. 53

1.2. GEOLOGIE, GEOMORPHOLOGIE ET SOLS DANS LA REGION DE LAMTO

1.2.1. La géologie et la géomorphologie à Lamto

TABLE DES MATIERES

1.2.2. Les sols de Lamto p. 55

1.2.3. La disponibilité de l'eau dans le sol à Lamto

1.3. CLIMAT DE LAMTO

p. 57

1.3.1. La valeur moyenne des paramètres climatiques dans la région de Lamto

1.3.2. Les variations interannuelles des paramètres climatiques dans la région de Lamto p. 65

1.4. LES PEUPLEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX DANS LA REGION DE LAMTO

p. 67

1.5. LA VEGETATION DE LAMTO

1.5.1. Les formations végétales de Lamto p. 69

1.5.2. Présentation des principaux sites d'étude

p. 70

2. OUANGO-FITINI, SOUS CLIMAT EBURNEEN (AU SENS DE RIOU, 1988)

2.1. HISTORIQUE

p. 72

2.2. GEOLOGIE, GEOMORPHOLOGIE ET SOLS DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

2.2.1. Géologie et géomorphologie a Ouango-Fitini

p. 73

2.2.2. Les sols de Ouango-Fitini p. 75

2.2.3. Disponibilité de l'eau dans le sol à Ouango-Fitini

p. 79

2.3. LE CLIMAT DANS LA REGION DE OUANGO-FITINI

2.3.1. La valeur moyenne des paramètres climatiques dans la région de Ouango-Fitini

p. 81

TABLE DES MATIERES

2.3.2. Variations interannuelles et spatiales des paramètres climatiques dans la région de Ouango-Fitini

p. 82

2.4. Peuplements humains et animaux dans la région de Ouango-Fitini

p. 84

2.5. VEGETATION DE OUANGO-FITINI

2.5.1. Les formations végétales de Ouango-Fitini

* Les données de la carte générale de Côte d'Ivoire p. 85
* Les études du Parc de la Comoé p. 87
* Un exemple de végétation à Ouango-Fitini p. 90

2.5.2. Présentation des sites d'étude

p. 94

3. NAZINGA, SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE (AU SENS DE RIOU, 1988)

3.1. HISTORIQUE

p. 97

3.2. GEOLOGIE, GEOMORPHOLOGIE ET SOLS A NAZINGA

3.2.1. Géologie et géomorphologie a Nazinga

3.2.2. Les sols de Nazinga p. 98

3.2.3. Disponibilité de l'eau dans les sols

3.3. LE CLIMAT DANS LA REGION DE NAZINGA

p. 99

3.3.1. Valeurs moyennes des paramètres climatiques dans la région de Nazinga p. 101

3.3.2. Variations interannuelles et spatiales des paramètres climatiques p. 103

3.4. PEUPLEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX DANS LA REGION DE NAZINGA

p. 107

3.5. VEGETATION DE NAZINGA

3.5.1. Les formations végétales de Nazinga

TABLE DES MATIERES

* Les classifications générales p. 117
* Les études de la végétation de Nazinga p. 118
* Présentation des sites d'étude p. 119

CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES DE SAVANE

p. 131

CHAPITRE IV: DEROULEMENT DU CYCLE PHENOLOGIQUE CHEZ LES PLANTES DE SAVANE

1. LE CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES LIGNEUSES

p. 133

1.1. METHODOLOGIE

1.2. CYCLE PHENOLOGIQUE DES ARBRES ET ARBUSTES DE SAVANE

p. 134

1.3. CYCLE PHENOLOGIQUE DES BUISSONS ET ESPECES SUFFRUTESCENTES DE SAVANE

p. 137

2. LE CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES HERBACEES

p. 140

2.1. METHODOLOGIE

2.2. CYCLE PHENOLOGIQUE DES GRAMINEES PERENNES

2.2.1. Le passage du feu, l'élimination des cendres et la repousse p. 141

2.2.2. La croissance végétative et la reproduction

p. 143

2.2.3. La sénescence p. 149

2.2.4. Le cycle saisonnier de la phytomasse p. 150

2.2.5. Le cycle saisonnier des semences dans le sol

p. 156

TABLE DES MATIERES

2.2.6. La variabilité de croissance entre les divers axes d'une même touffe chez les Graminées pérennes

* Le déroulement du cycle p. 158
* La variabilité entre les axes d'une touffe p. 160

2.3. CYCLE PHENOLOGIQUE DES GRAMINEES ANNUELLES

2.3.1. Les étapes du cycle saisonnier p. 162

2.3.2. Le cycle saisonnier de la phytomasse p. 166

2.4. CYCLE PHENOLOGIQUE DES LEGUMINEUSES HERBACEES

2.4.1. Les étapes du cycle saisonnier p. 169

2.4.2. Le cycle saisonnier de la phytomasse p. 171

2.5. CYCLE PHENOLOGIQUE DE DIVERS GROUPES DE DICOTYLEDONES HERBACEES

p. 173

2.6. CYCLE PHENOLOGIQUE DE DIVERS GROUPES DE MONOCOTYLEDONES HERBACEES NON GRAMINEENNES

p. 176

CHAPITRE V: TYPES PHENOLOGIQUES DES ESPECES ET STRUCTURE PHENOLOGIQUE DES PHYTOCENOSES EN SAVANE

p. 181

1. LA VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE LA PHENOLOGIE

p. 182

2. LA LIAISON ENTRE LES CARACTERES PHENOLOGIQUES CHEZ LES ESPECES DE SAVANE

p. 183

3. CARACTERISATION DE LA PHENOLOGIE DES TYPES BIOLOGIQUES FONDAMENTAUX

p. 186

4. CLASSIFICATION DES PHENOLOGIES

p. 194

TABLE DES MATIERES

5. STRUCTURE PHENOLOGIQUE DES COMMUNAUTES VEGETALES DE SAVANE: EXEMPLE DE LA REPARTITION TEMPORELLE DES FLORAISONS A NAZINGA

p. 203

6. LES VARIATIONS DU CYCLE PHENOLOGIQUE DES PLANTES DE SAVANE SOUS L'EFFET DU GRADIENT CLIMATIQUE SUD-NORD

p. 205

6.1. LES ESPECES LIGNEUSES

6.2. LES ESPECES HERBACEES

p. 206

6.2.1. Les Cypéracées

6.2.2. Les Légumineuses herbacées

6.2.3. Les Graminées annuelles p. 207

6.2.4. Les Graminées pérennes p. 208

6.2.5. La croissance des plantes herbacées pérennes

p. 209

7. LES VARIATIONS INTERANNUELLE ET INTERFACIES DE LA PHENOLOGIE DES ESPECES

p. 213

LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINEES PERENNES

p. 217

CHAPITRE VI: ASPECTS THEORIQUES ET METHODOLOGIQUES DE LA DEMOGRAPHIE DES POPULATIONS D'ORGANES VEGETAUX

p. 219

1. RAPPELS THEORIQUES

1.1. L'APPROCHE DEMOGRAPHIQUE

p. 220

1.2. LA CROISSANCE CLONALE CHEZ LES GRAMINEES CESPITEUSES

2. MATERIEL D'ETUDE

TABLE DES MATIERES

2.1. LE CHOIX DU NIVEAU D'ETUDE

p. 221

2.2. LE CHOIX DES ESPECES

p. 223

3. METHODOLOGIE

p. 224

4. RAPPEL DE QUELQUES DEFINITIONS

p. 227

5. CALCULS ET PRESENTATION DES RESULTATS

p. 228

5.1. EFFECTIFS DE LA POPULATION ET DES DIVERSES COHORTES

p. 230

5.2. NATALITE ET MORTALITE

5.3. ESPERANCE DE VIE ET T_{50}

p. 231

CHAPITRE VII: VARIATIONS SAISONNIERES DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

1. CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

1.1. LA DUREE DU CYCLE

p. 233

1.2. LE CYCLE DES EFFECTIFS DE FEUILLES VIVANTES

p. 235

1.3. LE CYCLE DES EFFECTIFS DE FEUILLES MORTES ET SON RAPPORT AVEC CELUI DES FEUILLES VIVANTES

p. 240

2. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGES ET DU NOMBRE MOYEN DE FEUILLES PAR TIGE

2.1. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGE

p. 241

TABLE DES MATIERES

2.2. LE CYCLE SAISONNIER DU NOMBRE DE FEUILLES PAR TIGE

p. 243

3. LE CYCLE SAISONNIER DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

p. 245

3.1. LA NATALITE

3.2. LA MORTALITE ET SES RELATIONS AVEC LA NATALITE

p. 246

4. LA DUREE DE VIE DES FEUILLES

4.1. LE POURCENTAGE DE SURVIE DES COHORTES

p. 247

4.2. LE TEMPS DE DISPARITION DE 50% DES EFFECTIFS VIVANTS DES COHORTES OU T_{50}

p. 254

4.3. L'ESPERANCE DE VIE DES COHORTES

p. 258

5. LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES VIVANTES

p. 263

CHAPITRE VIII: PRINCIPAUX ASPECTS DE LA VARIABILITE DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINEES PERENNES

1. LA VARIABILITE SUR LE GRADIENT CLIMATIQUE SUD-NORD

p. 271

1.1. VARIABILITE DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE

1.1.1. La natalité p. 272

1.1.2. La mortalité et ses rapports avec la natalité

p. 273

1.2. LA VARIABILITE DE LA DUREE DE VIE DES FEUILLES ET DE LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES

1.2.1. La durée de vie des feuilles

TABLE DES MATIERES

* Les courbes de survie
* Le temps de disparition de 50% des effectifs ou T_{50} p. 274
* L'espérance de vie et de survie des cohortes
* Conclusion

1.2.2. La variabilité de la composition en classes d'âge de la population de feuilles p. 275

1.3. LA VARIABILITE DES EFFECTIFS

1.3.1. Les effectifs de feuilles vivantes

1.3.2. Le rapport entre les effectifs vivants et les effectifs morts p. 276

* Le rôle des paramètres démographiques p. 277
* Le rôle possible des consommateurs p. 278
* Conclusion

2. LA VARIABILITE INTERFACIES DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

2.1. LA DUREE TOTALE DU CYCLE DE CROISSANCE, L'EVOLUTION DES EFFECTIFS DE FEUILLES VIVANTES ET MORTES DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE

2.1.1. La Durée du cycle de croissance p. 279

2.1.2. Evolution des effectifs de feuilles, de la natalité et de la mortalité

2.2. LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DES TIGES ET DU NOMBRE DE FEUILLES PAR TIGE

2.2.1. Les effectifs de tiges p. 280

2.2.2. Le nombre de feuilles par tige p. 281

2.3. LA DUREE DE VIE DES FEUILLES

2.3.1. Les courbes de survie des cohortes

2.3.2. Le temps de disparition de la moitié des effectifs (T_{50}) et les espérances de vie

* Les paramètres t_{50} et e_0 (espérance de vie à la naissance) p. 282
* L'espérance de vie maximale

TABLE DES MATIERES

2.4. LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES

p. 283

3. LA VARIABILITE INTERSPECIFIQUE DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

3.1. LA DUREE DU CYCLE

p. 284

3.2. L'EVOLUTION SAISONNIERE DES EFFECTIFS DE FEUILLES, DE TIGES ET DE FEUILLES PAR TIGE

p. 285

3.3. L'EVOLUTION SAISONNIERE DE LA NATALITE, DE LA DUREE DE VIE DES COHORTES ET DE LA COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION

p. 286

3.4. ESSAI DE CARACTERISATION DES TRAITS DEMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS DE FEUILLES DE DEUX ESPECES DE GRAMINEES PERENNES

p. 287

LES CYCLES SAISONNIERS DES PHYTOMASSES ET DE LA PRODUCTION

p. 289

CHAPITRE IX: RAPPELS PHYSIOLOGIQUES ET METHODOLOGIQUES

1. LES DIFFERENTS TYPES DE FONCTIONNEMENT PHOTOSYNTHETIQUE

p. 291

1.1. LE TYPE C3

1.2. LE TYPE C4

p. 292

1.3. LE TYPE CAM

1.4. LES AVANTAGES ATTACHES RESPECTIVEMENT AUX TYPES C3 ET C4

1.4.1. Caractéristiques physiologiques des plantes C3 et C4

TABLE DES MATIERES

1.4.2. Distribution géographique et signification évolutive des deux types métaboliques p. 293

2. QUELQUES DEFINITIONS ET PRECISIONS DE LANGAGE AU SUJET DE LA PHYTOMASSE HERBACEE

2.1. PHYTOMASSE ET BIOMASSE p. 294

2.2. PRODUCTION PRIMAIRE p. 295

2.3. SIGNIFICATION DE LA PHYTOMASSE HERBACEE GLOBALE

3. METHODES D'ETUDE DE LA PHYTOMASSE

3.1. LA MESURE DE LA PHYTOMASSE PAR LA METHODE DE LA RECOLTE p. 296

3.1.1. Parties aériennes

* Homogénéité de l'aire d'étude
* Disposition des échantillons p. 298
* Taille des placettes échantillon p. 299
* Forme des placettes
* Nombre d'échantillons p. 300

3.1.2. Parties souterraines p. 301

* Prélèvement des échantillons de terre
* Profondeur de prélèvement p. 302
* Séparation des racines et de la terre p. 303
* Séparation des diverses espèces, de la biomasse et de la nécromasse
* Conclusion

3.2. LES METHODES INDIRECTES DE MESURE DE LA PHYTOMASSE p. 304

4. ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

4.1. METHODES DE LA PHYTOMASSE MAXIMALE ET DE LA DIFFERENCE MAXIMALE DE PHYTOMASSE p. 306

4.2. METHODE DE LA SOMME DES ACCROISSEMENTS p. 307

p. 310

TABLE DES MATIERES

4.3. INTRODUCTION DES VARIATIONS DE LA MATIERE MORTE DANS LES CALCULS

p. 311

4.4. LE PROBLEME DE LA DECOMPOSITION DE LA MATIERE MORTE ET DE LA CONSOMMATION PAR LES ANIMAUX

4.4.1. Consommation

4.4.2. Décomposition p. 313

4.5. METHODES "MORPHOLOGIQUES" POUR L'EVALUATION DU RENOUVELLEMENT DE LA MATIERE

4.5.1. La méthode de WILLIAMSON

4.5.2. La méthode utilisée dans le présent travail

p. 315

4.6. Calcul de la production des parties souterraines et des plateaux de tallage

p. 317

CHAPITRE X: LES CYCLES SAISONNIERS DES PHYTOMASSES

1 LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE AERIENNE

1.1. GAMPELA ET TIOGO, LOCALITES SOUS CLIMAT SOUDANIEN SEC

1.1.1. Le cycle saisonnier de la phytomasse à Gampéla

p. 319

* Variation interfaciès de la phytomasse p. 320
* Variation interannuelle de la phytomasse p. 324

1.1.2. La phytomasse maximale à Tiogo

1.2. NAZINGA ET SA REGION, SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE

p. 326

1.2.1. Variation interannuelle du cycle de la phytomasse

p. 327

1.2.2. Variation interfaciès du cycle de la phytomasse

p. 332

1.3. OUANGO-FITINI, SOUS CLIMAT EBURNEEN CONTINENTAL

TABLE DES MATIERES

1.3.1. Variation interannuelle des phytomasses maximales p. 336

1.3.2. Variation interfaciès du cycle et du maximum de la phytomasse p. 337

1.4. BADIKAHA ET KAWAHA, LOCALITES SOUS CLIMAT GUINEEN DE TRANSITION p. 341

1.5. LAMTO, LOCALITE SOUS CLIMAT EBURNEEN

1.5.1. Variation interannuelle du cycle de la phytomasse p 343

1.5.2. Variation interfaciès du cycle de la phytomasse

* Présentation des sites d'étude de CESAR p. 349
* Présentation des sites d'étude de FOURNIER
* La variation interfaciès des cycles (d'après les données de CESAR) p. 350
* La variation interfaciès de la phytomasse maximale
* Conclusion p. 353

2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE

2.1. RACINES D'HERBES OU D'ARBRES ET PLATEAUX DE TALLAGE

2.1.1. Racines d'herbes et racines d'arbres p. 354

2.1.2. Plateaux de tallage p. 355

2.2. NAZINGA, LOCALITE SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE

2.2.1. La répartition de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur a Nazinga

2.2.2. Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à Nazinga p. 356

2.2.3. Les valeurs de phytomasse souterraine atteintes a Nazinga p. 359

2.2.4. Le cycle des plateaux de tallage à Nazinga

TABLE DES MATIERES

2.2.5. La variation interannuelle de la phytomasse souterraine et des plateaux de tallage à Nazinga

2.3. OUANGO-FITINI, LOCALITE SOUS CLIMAT EBURNEEN CONTINENTAL p. 360

2.3.1. La répartition de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur à Ouango-Fitini

2.3.2. Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à Ouango-Fitini p. 361

2.3.3. Les valeurs de phytomasse souterraine atteintes dans la région de Ouango-Fitini p. 364

2.3.4. Le cycle saisonnier des plateaux de tallage à Ouango-Fitini p. 365

2.4. LAMTO, SOUS CLIMAT EBURNEEN

2.4.1. La répartition de la phytomasse en fonction de la profondeur à Lamto

2.4.2. Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à Lamto p. 367

2.4.3. Variation interannuelle de la phytomasse souterraine à Lamto p. 372

2.4.4. La phytomasse des plateaux de tallage à Lamto p. 373

CHAPITRE XI: LE CYCLE SAISONNIER DE LA PRODUCTION

1. LA CONSOMMATION PAR LES HERBIVORES

1.1. GENERALITES p. 375

1.2. EVALUATION DE LA CONSOMMATION DES GRANDS HERBIVORES A NAZINGA p. 378

1.2.1. Protocole d'étude

TABLE DES MATIERES

1.2.2. Résultats p. 379

2. LA PRODUCTION PRIMAIRE

2.1. COMPARAISON DES METHODES D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION AERIENNE p. 381

2.2. LES VALEURS DE PRODUCTION TOTALE (PARTIES AERIENNES ET PARTIES SOUTERRAINES) p. 387

2.3. LA REPARTITION MENSUELLE DE LA PRODUCTION p. 389

2.3.1. La production des parties aériennes p. 391

2.3.2. La production des racines

* Nazinga
* Ouango-Fitini et Lamto p. 393

2.3.3. La production des plateaux de tallage

2.4. CONCLUSION p. 399

DISCUSSION ET CONCLUSION GENERALES

PRINCIPALES CARACTERISTIQUES ET VARIATIONS DES SAVANES D'AFRIQUE DE L'OUEST p. 403

LA STRUCTURE SPECIFIQUE ET SPATIALE DES COMMUNAUTES VEGETALES ET SES VARIATIONS p. 408

LA CROISSANCE DES GRAMINEES PERENNES p. 411

LA PHENOLOGIE DES ESPECES ET DES COMMUNAUTES p. 418

VARIATION DE LA PHYTOMASSE ET DE LA PRODUCTION DE LA STRATE HERBACEE p. 423

TABLE DES MATIERES

RECHERCHE DE VARIATIONS SIMPLES ENTRE MILIEU, CLIMAT ET PRODUCTION OU PHYTOMASSE MAXIMALE p. 430

LE RAPPORT ENTRE ORGANES AERIENS ET SOUTERRAINS p. 435

VARIATIONS DU RAPPORT DE LA PRODUCTION A LA PHYTOMASSE MAXIMALE CHEZ LES PLANTES HERBACEES p. 440

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES p. 443