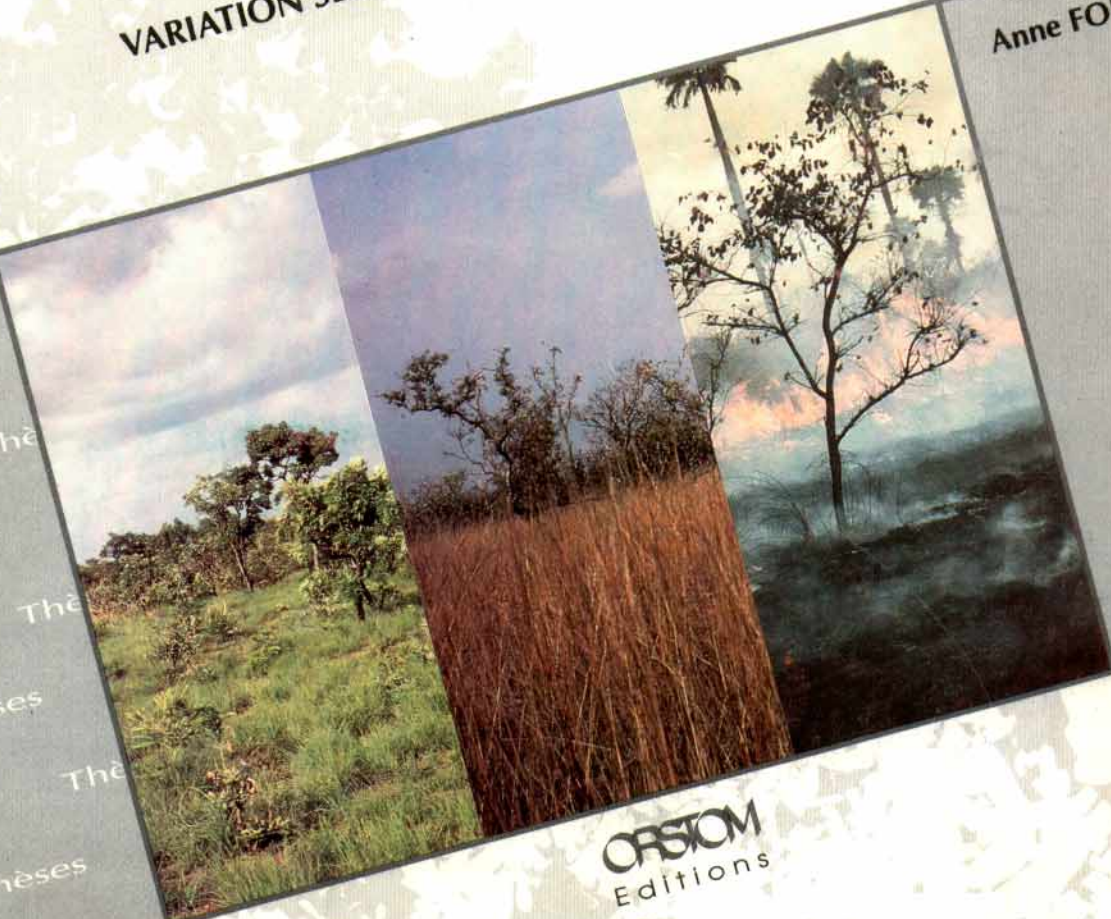




**PHÉNOLOGIE,
CROISSANCE ET PRODUCTION VÉGÉTALES
DANS QUELQUES SAVANES
D'AFRIQUE DE L'OUEST**

VARIATION SELON UN GRADIENT CLIMATIQUE

Anne FOURNIER



ORSTOM
Editions

Anne FOURNIER

**PHÉNOLOGIE,
CROISSANCE ET PRODUCTION VÉGÉTALES
DANS QUELQUES SAVANES D'AFRIQUE DE L'OUEST**

VARIATION SELON UN GRADIENT CLIMATIQUE

Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection ÉTUDES et THÈSES

PARIS 1991

Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'État
soutenue à l'université Pierre et Marie Curie (Paris VI) le 6 janvier 1990
pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences naturelles

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

RÉSUMÉ

Le travail se fonde sur des données réunies en Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso de 1980 à 1986 et sur une synthèse bibliographique portant sur les mêmes régions.

L'Afrique de l'Ouest, ainsi que la Côte-d'Ivoire et le Burkina Faso, sont tout d'abord présentés dans leur ensemble puis une description plus détaillée de chacun des trois points d'étude principaux (Lamto 6° 13' N - 5° 2' W, Ouango-Fitini 9° 35' N - 4° 1' W, et Nazinga 11° 9' N - 1° 36' W) est faite en première partie.

La deuxième partie est consacrée au cycle phénologique des plantes de savane entre les latitudes 6° N et 12° N, les données concernant plus d'une centaine d'espèces. Qualitative pour l'ensemble des végétaux, l'étude est en outre quantitative pour les principaux végétaux herbacés (Graminées) avec un suivi saisonnier des phytomasses ainsi que de la réserve en semences du sol. Parmi les phénologies variées ainsi mises en évidence (dont une classification synthétique est d'ailleurs proposée), des règles d'organisation apparaissent : certains traits phénologiques s'associent entre eux de manière préférentielle et certaines phénologies sont liées aux types biologiques des espèces. A l'échelle de la phytocénose, la succession temporelle des floraisons est liée aux types biologiques des espèces et à leur appartenance taxonomique. Une influence des variations climatiques sur la phénologie est également manifeste le long du gradient latitudinal.

Dans la troisième partie, la dynamique du renouvellement foliaire dans les clones des Graminées pérennes en conditions naturelles est étudiée chez cinq espèces. Le cycle saisonnier des effectifs vivants et morts, celui de la natalité et de la mortalité ainsi que la durée de vie des feuilles au cours de l'année sont analysés. La variabilité le long du gradient climatique sud-nord est également examinée ainsi que la variabilité interspécifique grâce à la comparaison du comportement des deux espèces les plus communes.

Les cycles saisonniers des phytomasses des parties aériennes et souterraines des plantes herbacées entre les latitudes 6° et 12° N ainsi que leurs variations entre faciès et entre années sont étudiés dans la quatrième partie. Une évaluation de la consommation animale est tentée dans le site de Nazinga. La production primaire est ensuite calculée selon plusieurs méthodes dont les avantages respectifs sont discutés. L'influence de divers facteurs (sols, topographie, composition de la phytocénose, climat) sur les variations de la production est ensuite recherchée.

La discussion finale porte sur l'aspect adaptatif des variations mises en évidence le long du gradient climatique. Elle aborde : les structures spécifique et spatiale des phytocénoses, la phénologie des espèces (principalement la croissance des Graminées pérennes) et des communautés, les valeurs des phytomasses et de la production herbacées. Elle comporte également un essai de synthèse sur les lois reliant phytomasse, production et divers facteurs du milieu, en particulier climatiques.

THESIS ABSTRACT

"The Phenology, Growth and Production of Plants in Some Savannahs of West Africa. Variation in terms of a Climate Gradient"

This study is based on data collected in Ivory Coast and Burkina Faso from 1980 to 1986 and a bibliographical synthesis compiled on these same regions.

The first part of this study contains a general presentation of West Africa, Ivory Coast and Burkina Faso, followed by a more detailed description of each of three main sites examined in depth : (Lamto 6° 13' N - 5° 2' W, Ouango-Fitini 9° 33' N - 4° 7' W and Nazinga 11° 9' N - 1° 36' W).

The second part is focused on the phenological cycle of plants in the savannah between the 6° N and 12° N latitudes involving over a hundred species. Qualitative for all the plants, this study is also quantitative for the principal herbaceous plants (Graminae) which also includes a seasonal follow-up of phytomasses and seed reserves in the ground. Among the various phenologies thus analyzed (regrouped moreover into a synthesized classification scheme) it appears to be certain rules of organization : certain phenological characteristics can be seen to associate themselves one with the other in a preferential pattern while certain phenologies are linked to biological species types. From the point of view of phytocenosis, consecutive temporal flowerings appear to be linked to biological species types and their taxonomical category. The influence of climatic variations on phenology is also evident throughout the latitudinal gradient.

The third part deals with the dynamics of foliation renewal in five species of perennial gramineae clones grown under natural conditions. The seasonal cycle in the numbers of living and dead, of birth and death rates and life expectancy for leaves in the course of the year have been analyzed. Variability along a north-south climatic gradient has also been examined as well as the interspecific variability based on a comparison between the behavioral patterns of two of the most common species.

The fourth part is concerned with seasonal cycles of the phytomasses of herbaceous plant parts above and below the ground between the 6° and 12° N latitudes as well as their variations in facies and years. An assessment of animal consumption is attempted for the Nazinga site. Primary production is then calculated according to several methods whose respective advantages are discussed. The influence of various factors (soils, topography, phytocenosis composition, climate) on variations in production are then studied.

The final discussion bears on the adaptative aspect of variations detected along a climatic gradient. It involves : the specific and spatial structures of the phytocenoses, the phenology of species (primarily, the growth of perennial Graminae) and communities, the volumes of herbaceous phytomass and production. It also includes an attempted synthesis of the laws relating phytomass, production an various environmental factors such as climate.

à la mémoire de mon père

AVANT-PROPOS

Le présent travail a débuté en octobre 1979 pendant un séjour de seize 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 recrutement 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'écologie 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 écologie 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 MM. GROUZIS et GAUTUN, successivement directeurs du centre pendant mes séjours.

Je remercie également très sincèrement MM. 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 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'élevage 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. M. 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. M. DOSSAHOUA de l'université d'Abidjan et Mme CHUAH du Centre national de floristique de Côte-d'Ivoire ont identifié des Cypéracées et des Graminées de Côte-d'Ivoire et M. Ouattara de l'Institut de biologie et d'écologie tropicales a déterminé des ligneux du Burkina Faso.

De nombreux collègues m'ont aidée de diverses manières : monsieur le docteur SPINAGE m'a mis en contact avec l'équipe de Nazinga, monsieur le professeur GUINKO ainsi que MM. 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. M. ZOMBRE du Bureau des sols de Ouagadougou a décrit pour moi les sols des sites d'étude de Nazinga, M. BORTOLI, qui est un naturaliste dans l'âme, m'a fait bénéficier de sa solide connaissance de l'Afrique en général et du Burkina Faso en particulier, les sorties communes sur le terrain ont toujours été aussi fructueuses que sympathiques. MM. TOURNIER et TREFORD ont mis à ma disposition les données climatologiques recueillies à la station de Géophysique de Lamto;

M. 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 leur courage et leur sérieux 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.

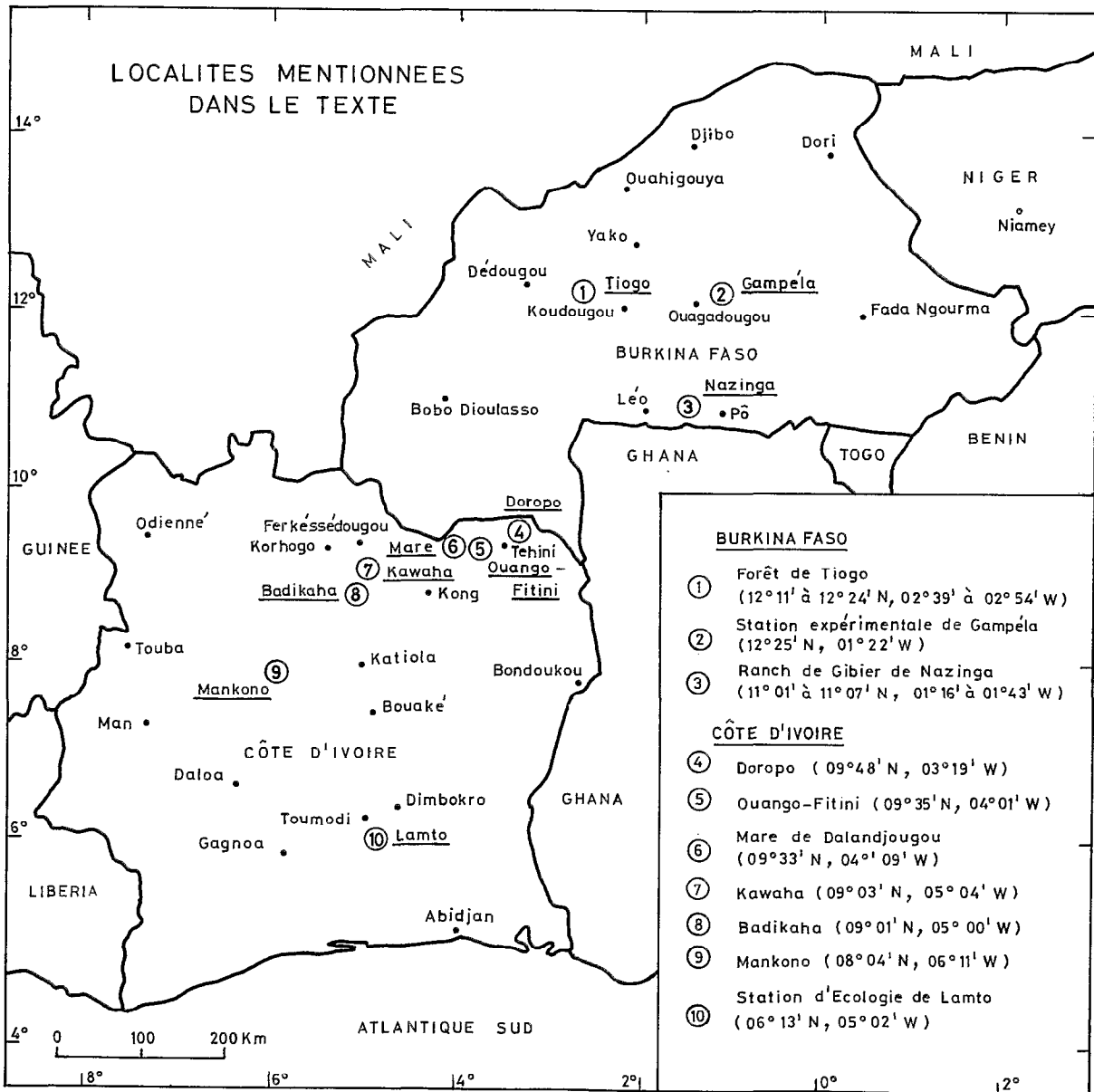
Les savanes prennent par ailleurs une importance économique croissante car leur aménagement se dessine comme une voie d'avenir pour de nombreux pays tropicaux, en particulier africains, où elles tiennent une place souvent prédominante. Seulement cependant la connaissance approfondie des mécanismes de 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 climat 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 événements 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.



Cadre géographique de l'étude

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 km²). 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 dû 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.

LES GRANDS TRAITS

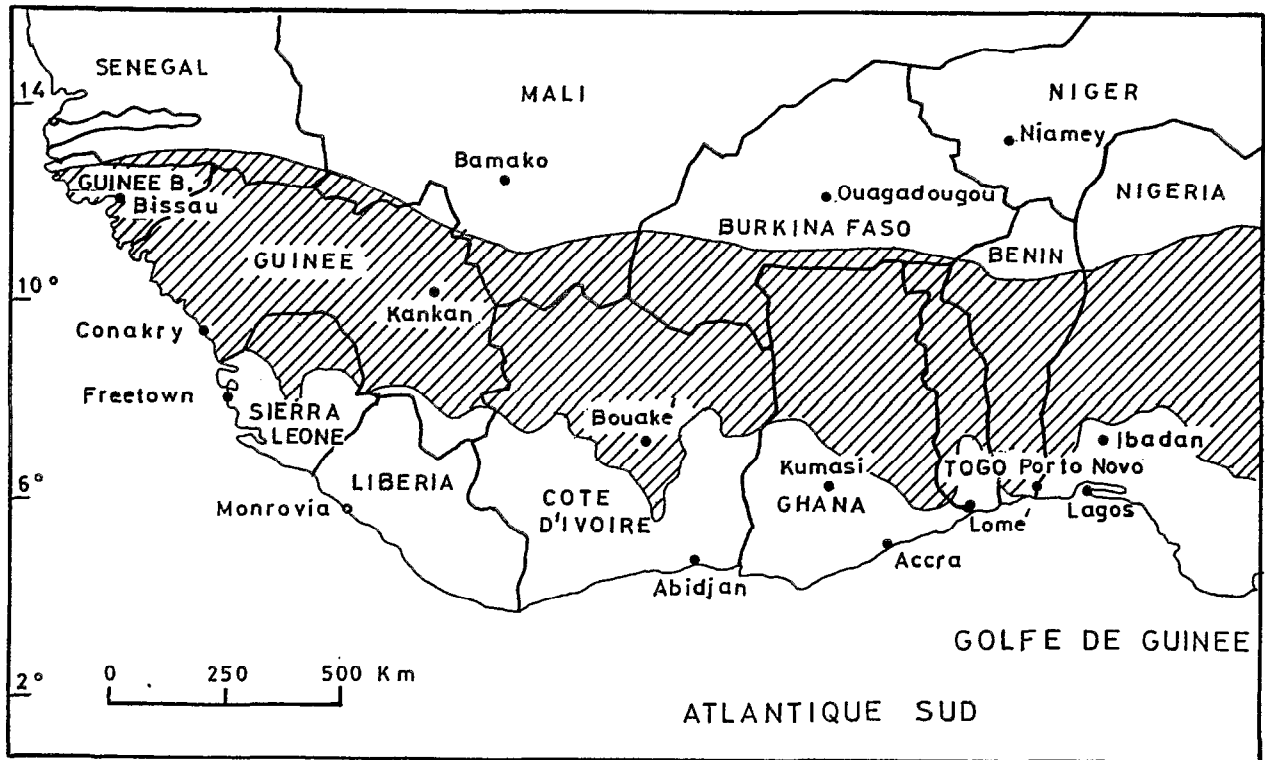
DU MILIEU

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.



 Zone subhumide

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

LA GENÈSE DU CADRE NATUREL

HISTOIRE GÉOLOGIQUE ET FLORISTIQUE DE LA RÉGION

Géologie

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.

Paléoclimats et paléoécosystèmes tertiaires

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

D'après les travaux de CHRIST (1892), de PIAS (1970), et de LOUVET (1971, 1973), SCHNELL (1976a) 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'Égypte.

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, 1976a 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 (1976a), 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 dû 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).

PALÉOCLIMATS QUATERNAIRES ET MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS VÉGÉTAUX 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 (1962a 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 soudanienne. SCHNELL (1976a) passe en revue les travaux qui étayent ces diverses hypothèses.

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

ÉPOQUE	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 M : millions d'années	1 M à 3 M	Donau	Kaguerien 1

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 8 500 ans, ce qui est en bon accord avec le schéma proposé par GRANDIN et DELVIGNE.

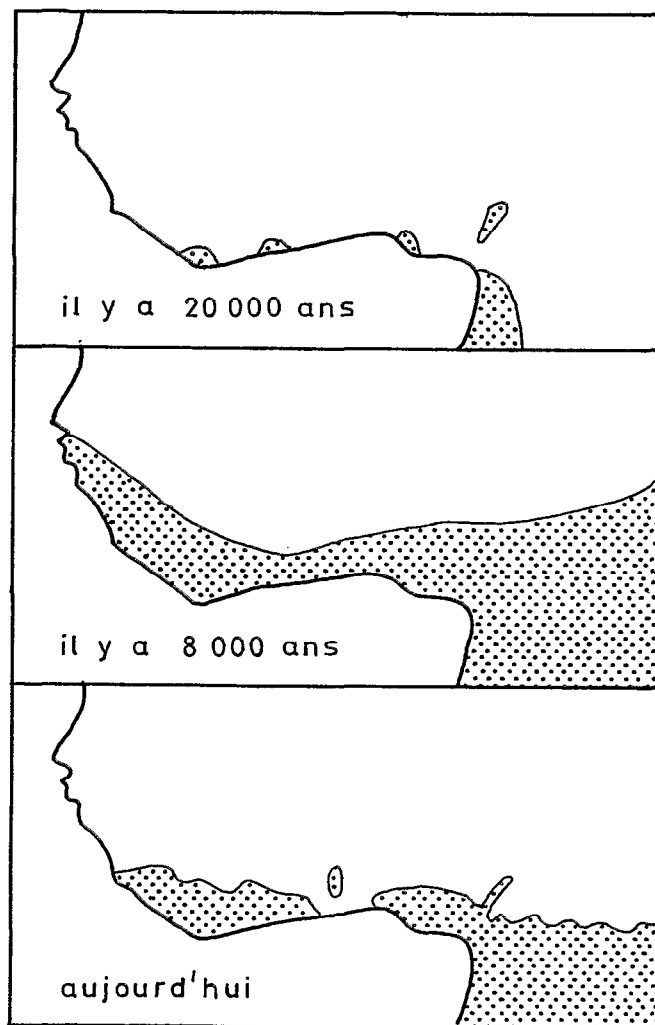


Figure I.2. Distribution de la forêt en Afrique depuis 20 000 ans d'après HAMILTON (1976) modifié

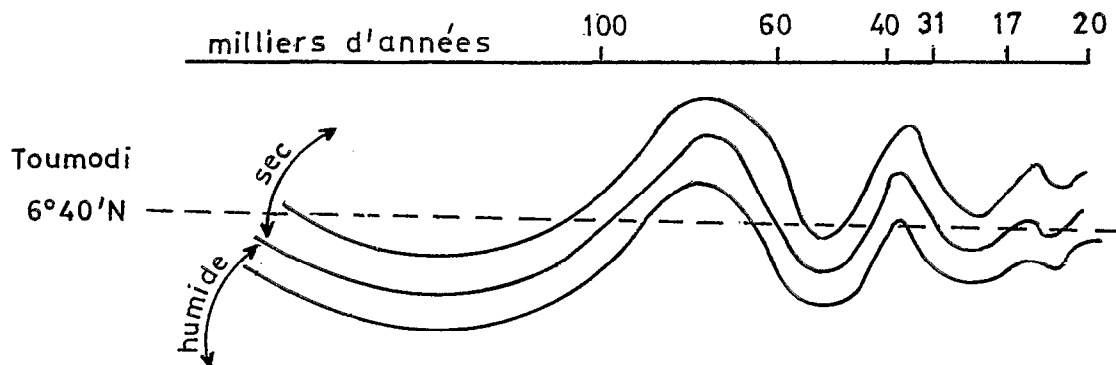


Figure I.3 Variations climatiques au Quaternaire dans la région de Toumodi, Côte-d'Ivoire (d'après GRANDIN et DELVIGNE, 1969, simplifié)

MISE EN PLACE DES PEUPEMENTS ANIMAUX ET HUMAINS

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).

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, 1980a 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.

La préhistoire 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, 1970 ; 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, 1970 ; 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, 1970 ; ANOZIE, 1975.). 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, 1966). 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 7 000 ans (ALIMEN, 1966). Il aurait gagné les plateaux éthiopiens, le Tchad et le Niger il y a 4 000 ou 5 000 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, 1976a). 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, 1966). En Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso, des haches polies ainsi que des céramiques sont couramment retrouvées (ALIMEN, 1966 ; 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 à 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 3 000 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 Leone, Ghana, Nigeria) 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.

La maîtrise 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 (1977) 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, 1977. ; 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.

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 5 000 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 3 000 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.

LE CADRE NATUREL ACTUEL

GÉOMORPHOLOGIE ET SOLS

La géomorphologie de la Côte-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).

Les sols de la Côte-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.

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 goéthite 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 physico-chimique) 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.

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 Ferkessedougou 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.

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 volcano-sédimentaire, 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.

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 volcano-sédimentaire 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.

Les sols peu évolués d'érosion sur matériau 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.

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 moitié 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.

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.

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.

CLIMAT

Quelques éléments caractéristiques des climats de la zone des savanes à herbes pérennes

La pluviosité

Depuis le sud jusqu'au nord de la zone des savanes, la pluviosité annuelle moyenne passe d'environ 1 300 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.

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.

L'humidité 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).

Les températures

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.

L'évapotranspiration potentielle

L'évapotranspiration potentielle annuelle, calculée selon la formule de TURC, varie de moins de 1 500 mm au sud à plus de 2 000 mm au nord de la zone des savanes à herbes pérennes.

La période théorique de végétation

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'ETP. Elle varie très sensiblement dans la zone des savanes, avec près de 300 jours au sud mais moins de 150 jours au nord.

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, évapotranspiration potentielle).

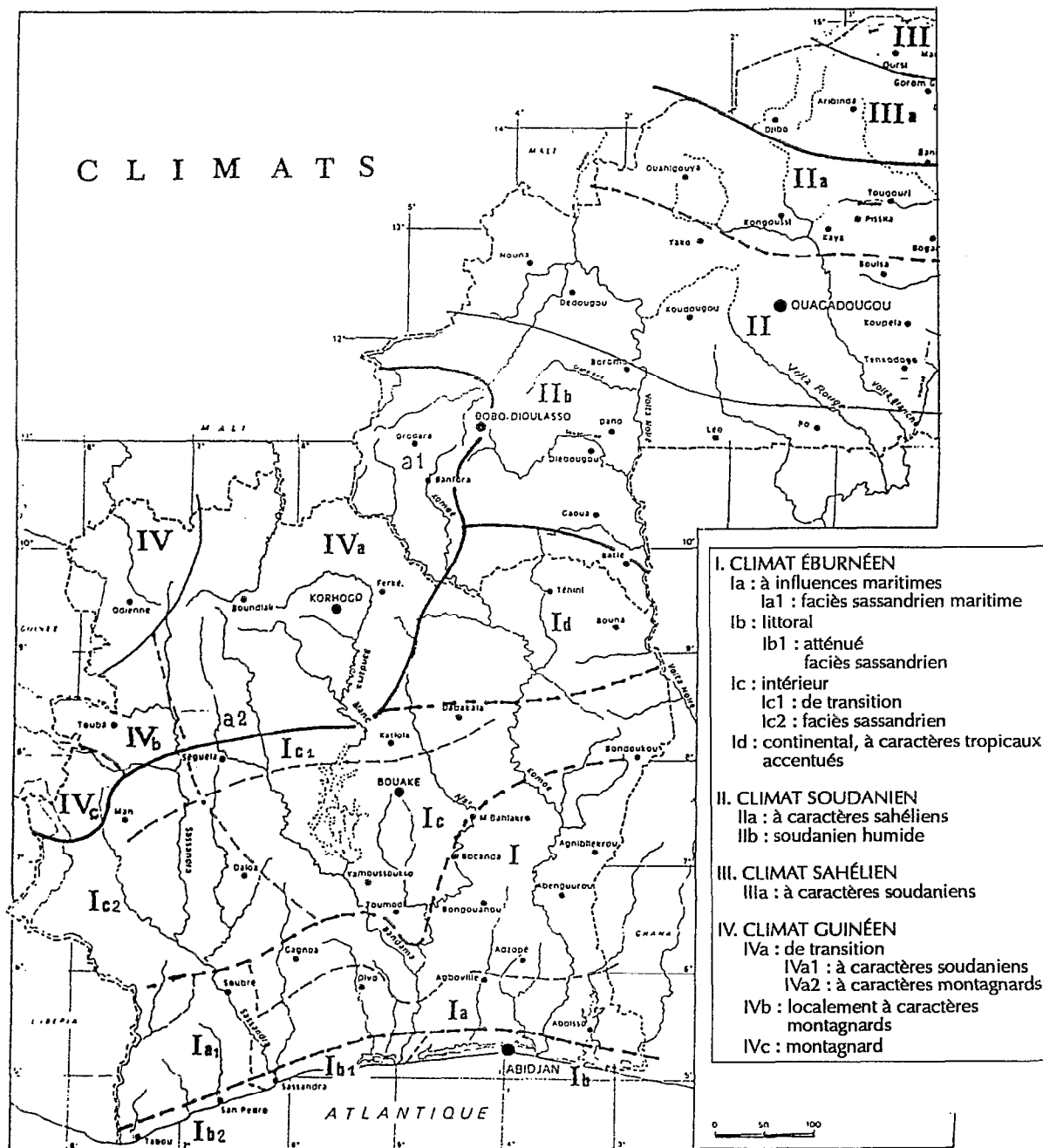


Figure II.1 Classification des climats de la Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso d'après RIOU (1988)

Les divers climats de la Côte-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.

Le climat éburnéen

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 1 100 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 (1 700 à 2 300 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 2 000 à 2 900 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 1 200 à 1 600 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 1 100 à 1 600 mm environ, saison sèche sévère de cinq mois, amplitude thermique annuelle plus forte (5 °C).

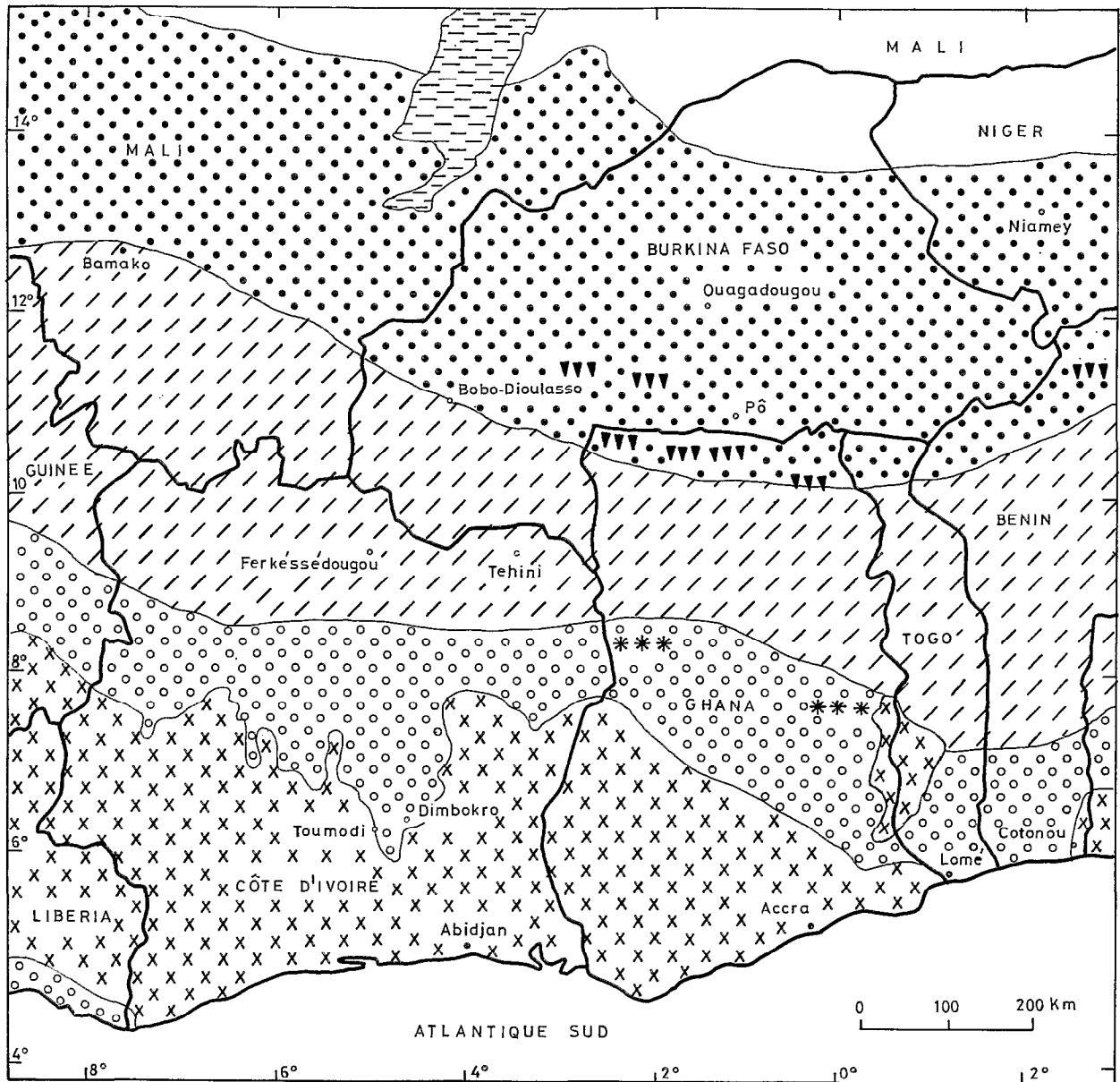
Seules les deux dernières de ces cinq sous-régions climatiques recouvrent la zone des savanes à herbes pérennes.

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 durée de 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 1 000 à 1 100 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.











- | | | | |
|---|--|---|--|
|  | Divers types de forêts guinéo-congolaises et de formations ligneuses côtières |  | Forêt claire indifférenciée soudanienne |
|  | Mosaïque de forêt ombrophile planitiaire et de formation herbeuse secondaire guinéo-congolaise |  | Forêt claire indifférenciée soudanienne, avec flots d' <i>Isberlinia doka</i> |
|  | Mosaïque de forêt ombrophile planitiaire, de formation herbeuse secondaire guinéo-congolaise et de forêt claire à <i>Isberlinia doka</i> |  | Formation herbeuse boisée à <i>Acacia</i> et formation buissonnante décidue du Sahel |
|  | Forêt claire soudanienne avec abondance d' <i>Isberlinia doka</i> |  | Formation herbeuse édaphique avec végétation semi-aquatique |

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

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

Le climat guinéen

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 1 200 à plus de 2 000 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 toutes concernent les savanes subhumides.

Le climat sahélien

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 ° 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).

VÉGÉTATION ET FLORE

Généralités

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 (1976a) 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 (1976a), sont venues compléter ces premières recherches : par exemple celles de JACQUES-FELIX (1970), de GUILLAUMET et ADJANOHOON (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 (1976a) présente les diverses régions phytogéographiques de l'Afrique occidentale, dans son remarquable ouvrage de synthèse.

La classification de la végétation 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 ⁽¹⁾, 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 physionomique sont ensuite caractérisées par les phytochories (ou entités phytogéographiques) régionales auxquelles elles appartiennent. Le décou-

1 - Association pour l'étude taxonomique de la flore d'Afrique tropicale

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

1. FORMATIONS D'EXTENSION RÉGIONALE	
- forêt dense	- formation herbeuse
- forêt claire	- formation herbeuse boisée
- formation buissonnante et fourré	- désert
- formation arbustive	- végétation afroalpine
2. FORMATIONS INTERMÉDIAIRES ENTRE LES PRÉCÉDENTES (À DISTRIBUTION GÉNÉRALEMENT RESTREINTE)	
- forêt broussailleuse	
- forêt claire de transition	
- forêt claire broussailleuse	
3. FORMATIONS ÉDAPHIQUES, DE DISTRIBUTION RESTREINTE OU NON NATURELLES	
- mangrove	
- végétation herbacée aquatique et des marais d'eau douce	
- végétation halophyte	
- bambousaie	
- paysages anthropiques	

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

CENTRES RÉGIONAUX D'ENDÉMISME	
- Guinéo-congolais	- du Cap
- Zambézien	- du Karoo-Namib
- Soudanien	- Méditerranéen
- de la Somalie et du pays Masai	
CENTRES MORCELÉS D'ENDÉMISME	
- Afro-montagnard	
- Afroalpin (d'appauvrissement floristique extrême)	
ZONES DE TRANSITION ET MOSAÏQUES RÉGIONALES	
- Guinéo-congolaise/Zambézienne	- du Tongaland-Pondoland
- Guinéo-congolaise/Soudanienne	- du Sahel
- du lac Victoria	- du Sahara
- de Zanzibar-Inhambane	- Méditerranéenne/Sahara
- du Kalahari-Highveld	

page 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 phisionomique, est dictée par le souci d'éviter la sélection arbitraire de caractères phisionomiques 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 phisionomie 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 phisionomiques 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 (1976a, 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 justifié 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).

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

Les forêts

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

La mosaïque forêt dense/savane guinéo-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.

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 %

WHITE, comme SCHNELL (1971, 1976a) 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 *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 ; SPICHTER *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 (**Paléoclimats paléocosystèmes tertiaires** p 16 et **Paléoclimats quaternaires** p 16), 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 tropicales de Côte-d'Ivoire.

La forêt claire soudanaise à *Isobertinia 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 soudanaise à *Isobertinia 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 *Isobertinia 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 (1976a) 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 Nigeria 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.

La forêt claire indifférenciée

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'*Isobertinia 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 embroussaillage 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.

La steppe sahélienne

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 forêts et des steppes, recouvrent le domaine des savanes à herbes pérennes.

La structure de la végétation

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 drainés. La répartition des divers types physiologiques 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.

Densité 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 %.

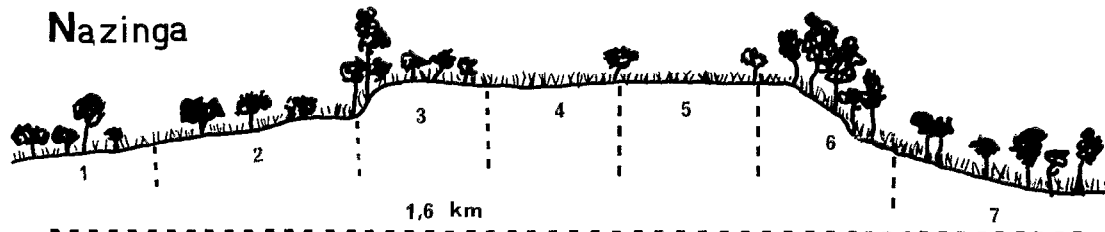
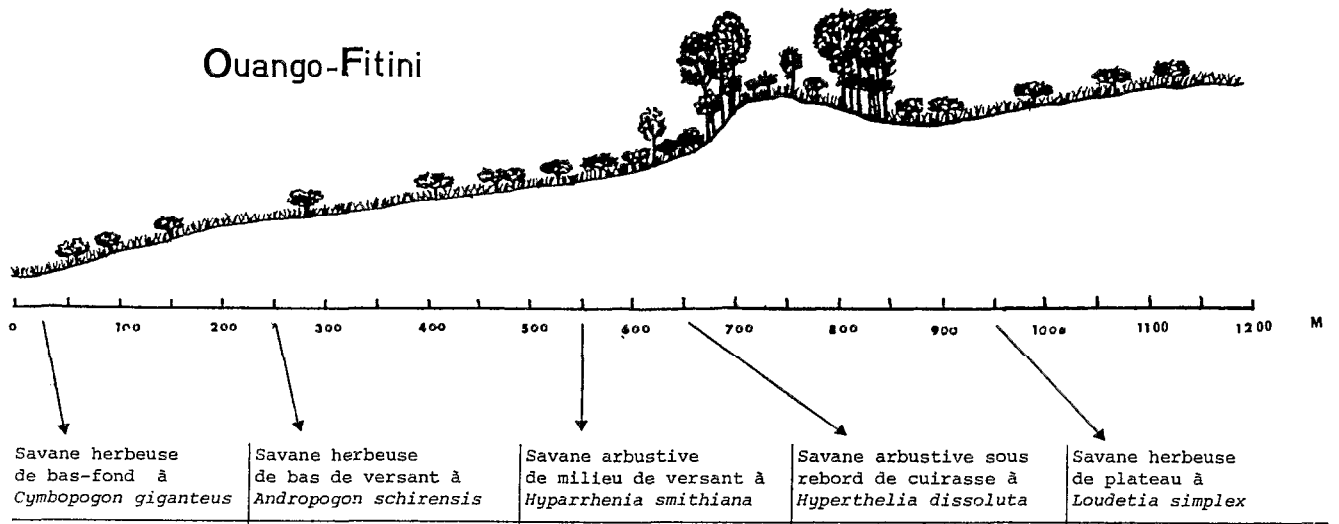
Richesse floristique régionale et locale

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, 1971b), 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 physiologiquement 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.



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 involucreta*
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 *Isberlinia 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)

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 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 de la voie métabolique C4 décrites dans le neuvième chapitre (FREAN, com. pers., 1988).

Structure spatiale des communautés

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 POISSONNET et CESAR (1972) pour trois sites de Lamto plafonnent plus rapidement (à moins de 20 m² avec 20 à 35 espèces) que celles obtenues dans cinq sites de Nazinga (vers 500 m² avec 30 à 55 espèces). Une surface de 1 m² 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 m² environ (avec une cinquantaine d'espèces) l'aire minimale des communautés herbacées et à 500 m² 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.

La structure verticale de la strate herbacée diffère elle aussi du sud au nord du gradient : l'indice foliaire maximal passe ainsi de près de 10 à Lamto à seulement 4,5 à 8 à Nazinga (tab. II.4). Cette modification va de pair avec une diminution de la hauteur comme de la masse moyennes de la strate herbacée (voir chapitres IV et X).

Structure spécifique de la strate herbacée

Une autre différence dans l'organisation des communautés d'herbes peut être décelée par un suivi saisonnier des phytomasses par espèce. Lorsque la somme des biomasses moyennes annuelles des deux espèces dominantes, qui sont dans tous les cas des Graminées, est comparée à la biomasse moyenne de l'ensemble des espèces, il apparaît que la hiérarchie est bien plus marquée à Nazinga qu'à Lamto. Elle représente 80 à 90 % du total dans les trois faciès suivis en 1985 à Nazinga (voir chapitre IV), 66 % et 59 % du total dans les deux faciès suivis à Ouango-Fitini (FOURNIER et LAMOTTE, 1983), tandis que dans 7 faciès étudiés à Lamto par CESAR (1971b), elle n'atteint que 49 à 80 % du total (66 % en moyenne).

PEUPELEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX

La densité moyenne de la population, 25,5 habitants/km² en Côte-d'Ivoire et 20 habitants/km² au Burkina Faso (PERON et ZALACAIN, 1975 ; VENNETIER et LACLAVERE, 1978), est supérieure à la moyenne de l'ensemble de l'Afrique qui n'atteint que 10 habitants/km². Cette population reste rurale à 62 % en Côte-d'Ivoire (recensement de 1980) et à 90 % au Burkina Faso (recensement de 1975). Bien que l'on ignore presque tout des grandes tendances démographiques de l'Afrique noire avant le XVI^e siècle, on peut supposer avec MONNIER (1979) que c'est l'introduction des plantes comestibles américaines, en particulier maïs et manioc, qui a suscité aux XVI^e et XVII^e siècles une forte explosion démographique dans ces régions.

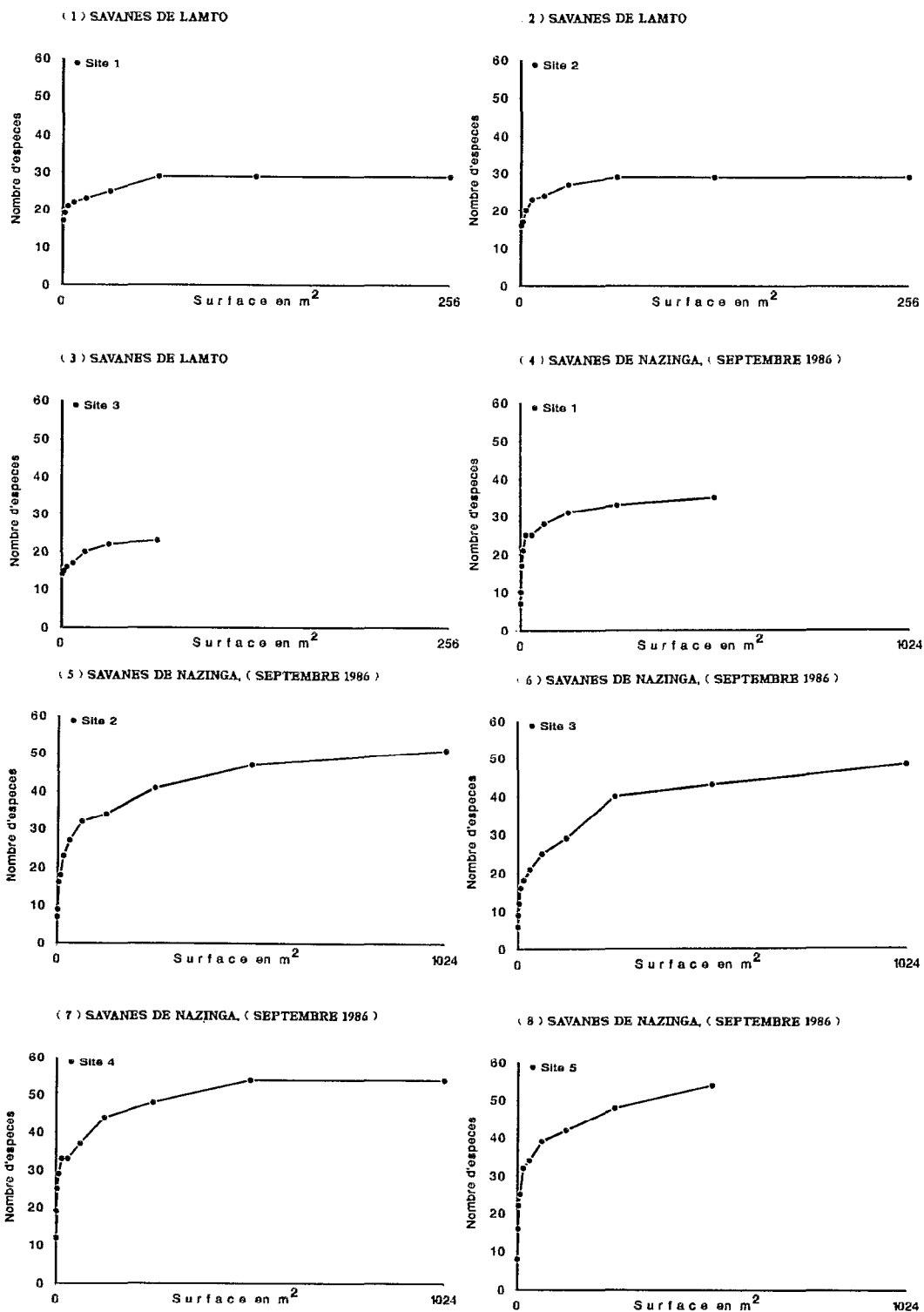
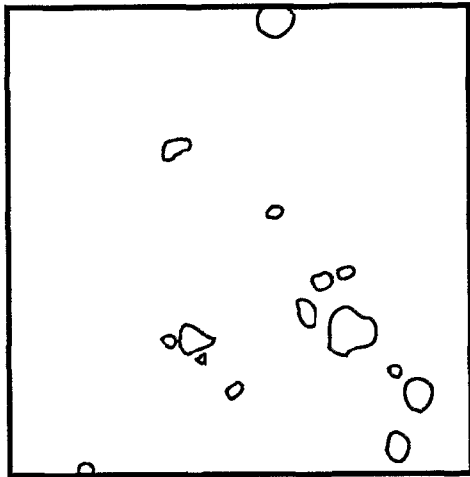
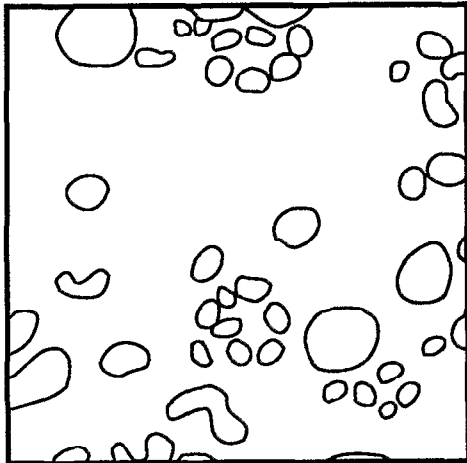


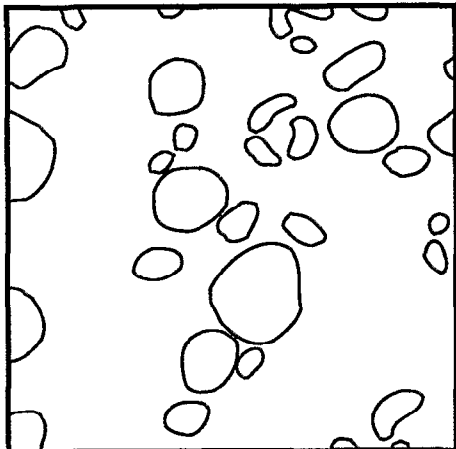
Figure II.4 Courbes aire-espèces de huit faciès des savanes de Lamto en Côte-d'Ivoire (d'après POISSONNET et CESAR, 1972) et de Nazinga au Burkina Faso



Savane arbustive Nazinga (11° 09' N)



Savane arbustive Ouango-Fitini (9° 35' N)



Savane arbustive Lamto (6° 13' N)

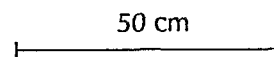


Figure II.5 Schéma d'implantation des touffes de Graminées pérennes dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest

Tableau II.4 Estimations de l'indice foliaire annuel maximal (IF) dans quelques savanes de Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso (mesures effectuées par points-contacts)

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

L'agriculture traditionnelle prédomine toujours au Burkina Faso, sauf dans le sud-ouest ; l'espace cultivable est pratiquement saturé dans tout le centre du pays où les sols 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/km² 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 km². La moyenne nationale est largement supérieure à celle de la Côte-d'Ivoire avec 10 bovins, 7 ovins et près de 10 caprins par km² (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.

LES TROIS POINTS D'ÉTUDE PRINCIPAUX

LAMTO, SOUS-CLIMAT ÉBURNÉEN (AU SENS DE RIOU, 1988)

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 2 500 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 CNRS, de l'Institut d'écologie 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, 1977a 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 (1971b). Le cycle de la biomasse et de la production des principales espèces herbacées des savanes a été suivi surtout par CESAR (1971a 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 sont dues à HEDIN (1967). MENAUT (1971, 1973a 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 (1970a 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).

Géologie, géomorphologie et sols dans la région de Lamto

La géologie et la géomorphologie à 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).

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 (PERAUD, 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.

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 3 m (blocs granitiques à proximité).

Sur les interfluves, on rencontre sous forêt des sols ferrallitiques moyennement désaturés, du groupe remanié et du 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 (1971b) sont données en annexe.

La disponibilité de l'eau dans le sol à Lamto

L'importance de la fraction sableuse dans les sols de Lamto leur confère une grande variabilité saisonnière de la disponibilité 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).

Climat de Lamto

Lamto appartient au climat éburnéen intérieur typique défini par RIOU (1988) et décrit au chapitre II, *Le climat éburnéen* p 27 (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).

La valeur moyenne des paramètres climatiques dans la région de Lamto

La pluviosité annuelle moyenne, calculée sur 25 ans (1962-1986), atteint 1 198 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 1 294 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 suggérer 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).

Les variations interannuelles des paramètres climatiques dans la région de Lamto

La pluviosité annuelle est très variable : elle se situe entre les valeurs extrêmes de 797 et 1 689 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.

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 ; presque 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 Bcn : 70-110 cm	Rouge (2,5 YR 4/2) ; couche graveleuse avec concrétions ferrugineuses arrondies et graviers fluviaux 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.

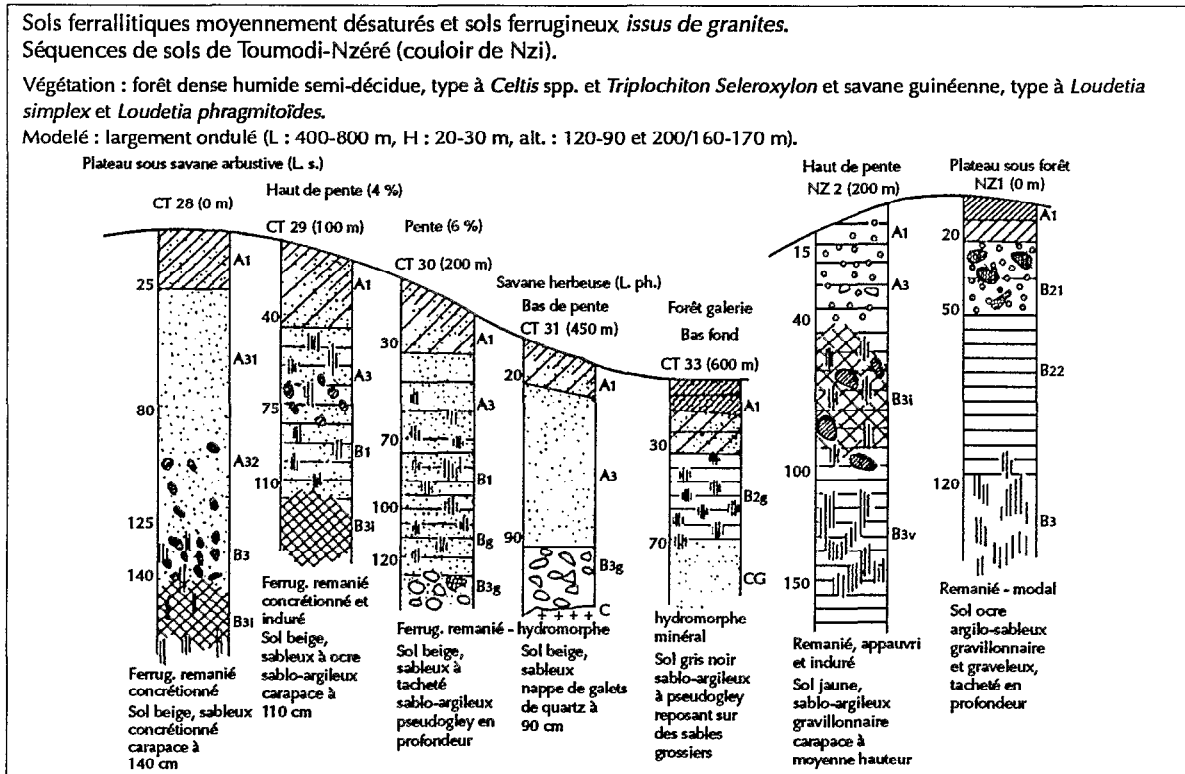


Figure III.1 Profils d'une séquence de sols de la région de Toumodi-Nzéré (près de Lamto) d'après PERRAUD (1971)

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
A3i 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
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 ‰ : carbone total A ‰ : pourcentage d'argile pH : réaction physico-chimique S : somme des bases échangeables V : taux de saturation					

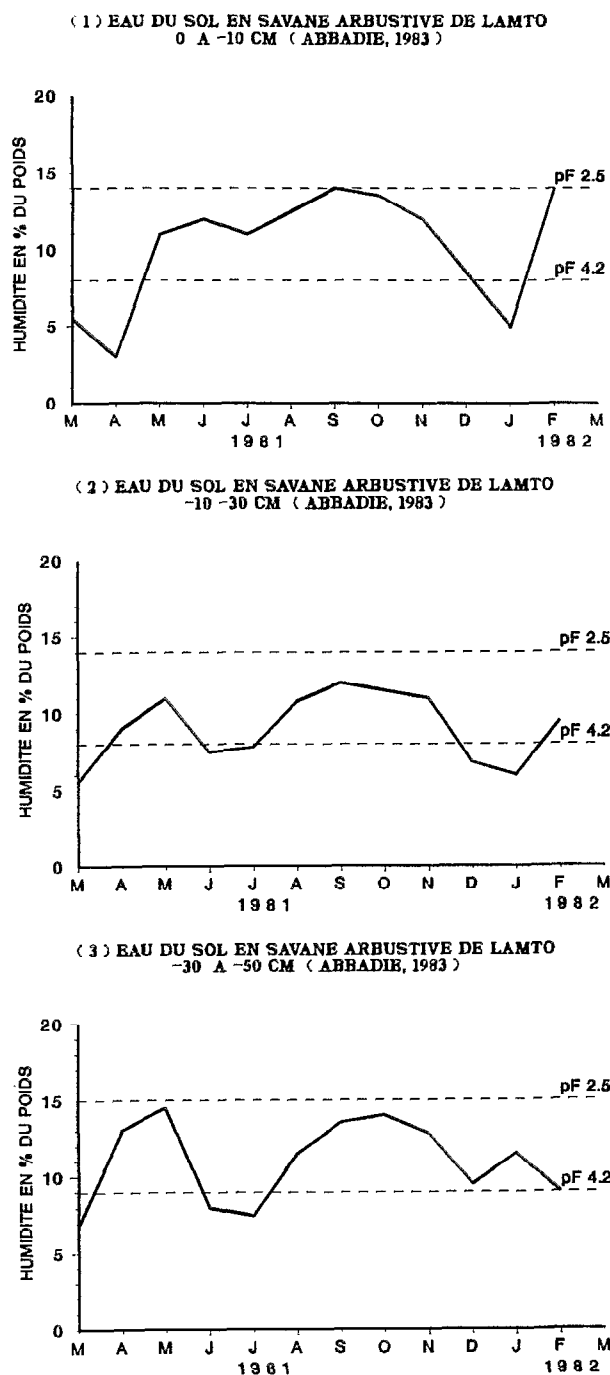


Figure III.2 Variations saisonnières de la disponibilité de l'eau du sol dans une savane arbustive de Lamto (Côte-d'Ivoire) d'après ABBADIE (1983)

MILIEU

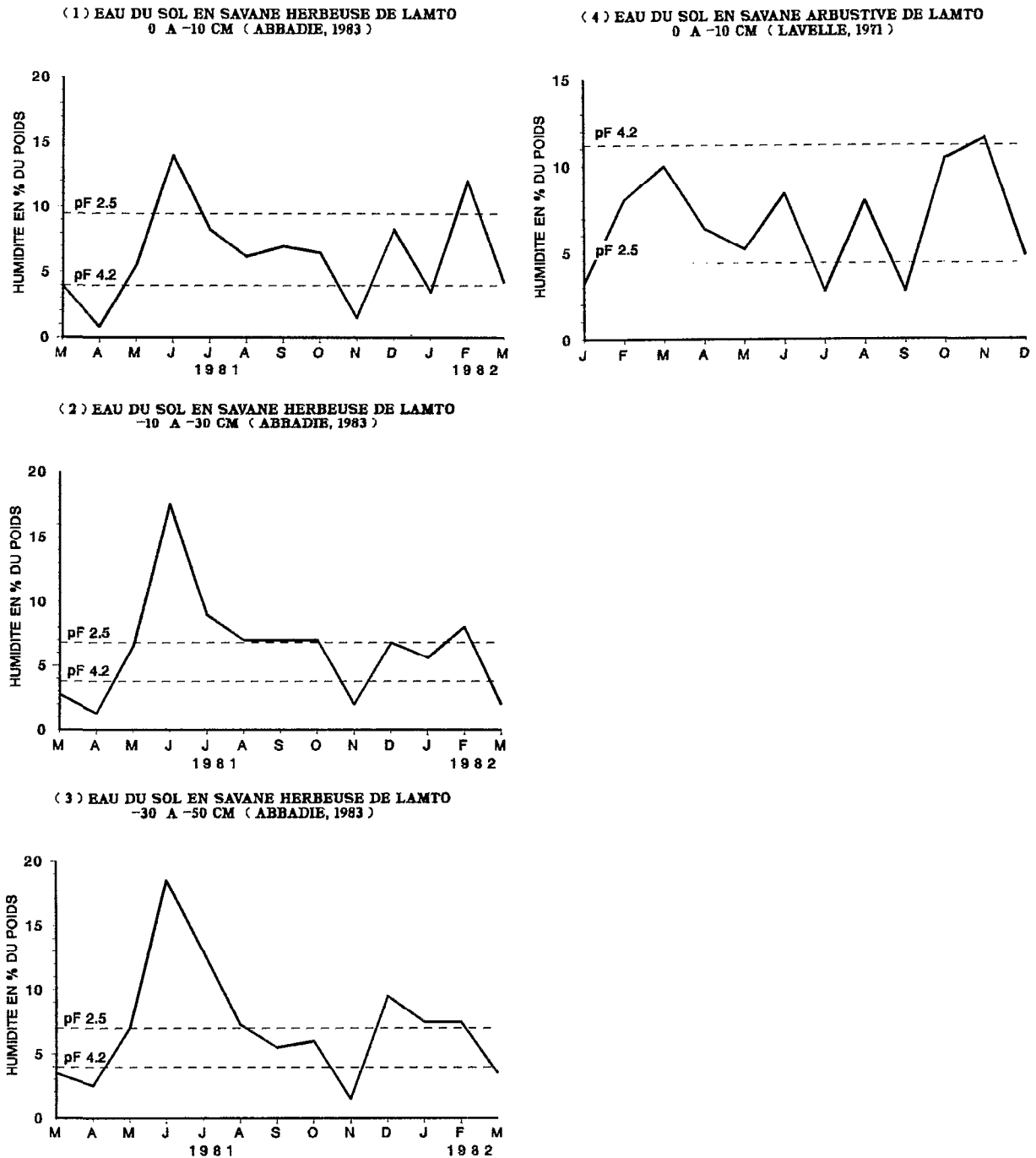


Figure III.3 Variations saisonnières de la disponibilité de l'eau du sol dans une savane herbeuse et une savane arbustive de Lamto (Côte-d'Ivoire) d'après LAVELLE (1971) et ABBADIE (1983)

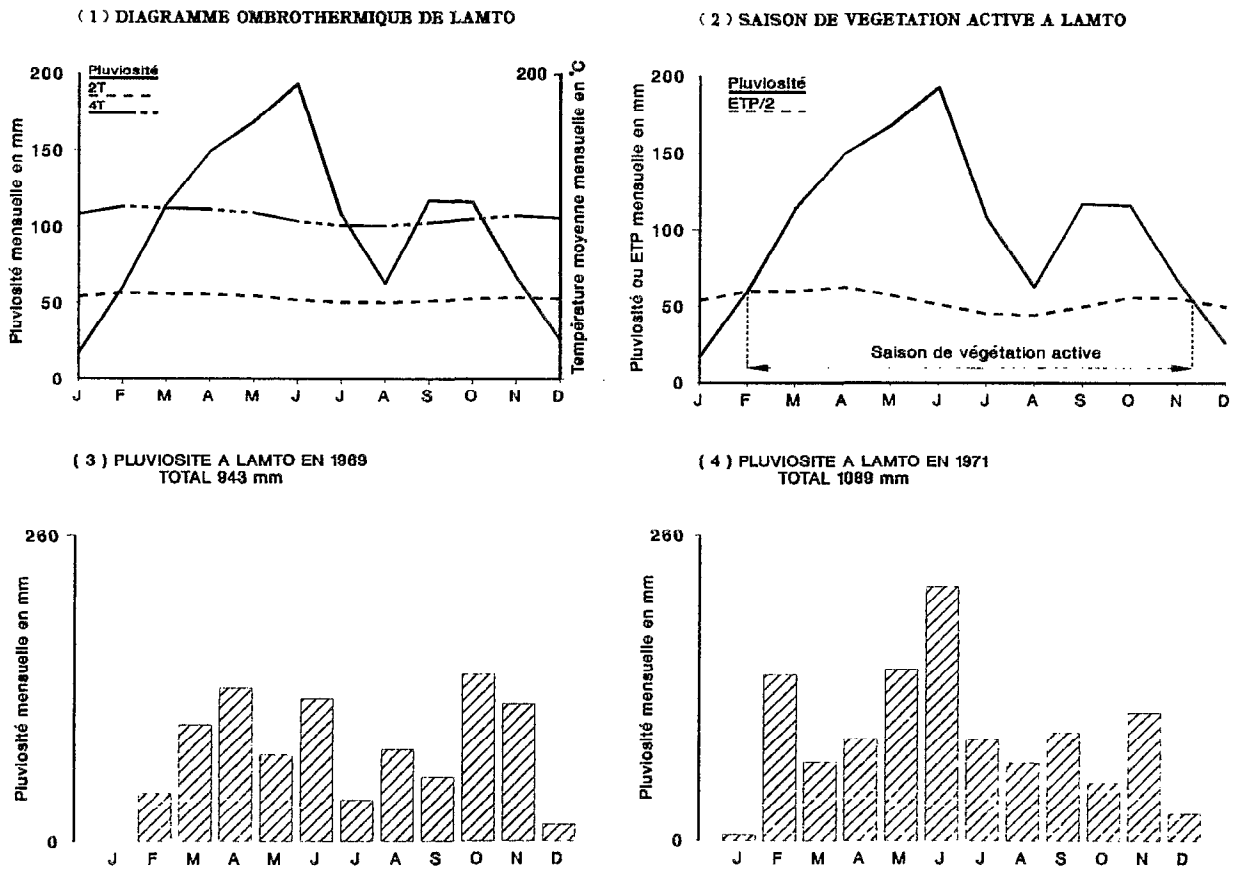


Figure III.4 Quelques éléments du climat de Lamto : diagramme ombrothermique, période de végétation et répartition saisonnière des pluies pendant les années 1969 et 1970

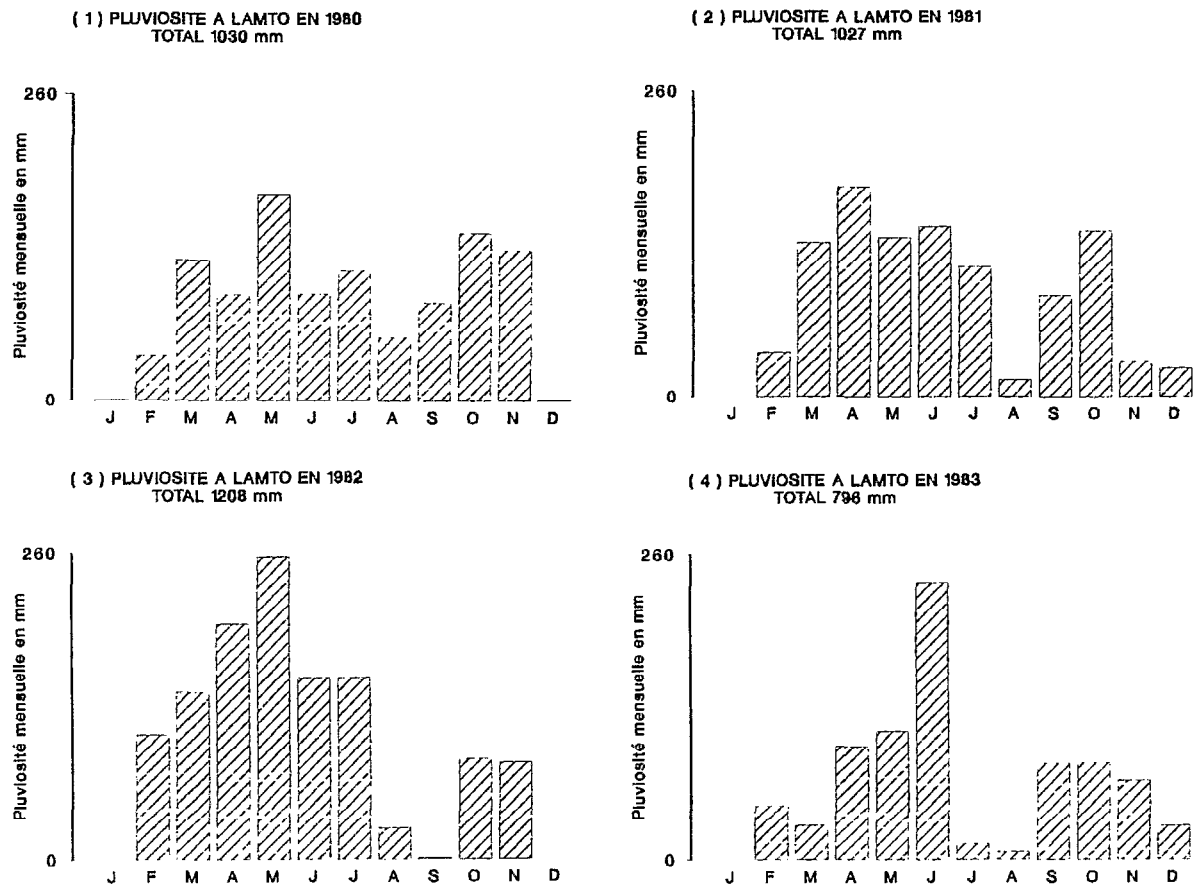


Figure III.5 Répartition saisonnière des pluies à Lamto pendant les années d'étude

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.

Les peuplements humains et animaux dans la région 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 négroïde 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 XIX^e 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 XIII^e 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 km², 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. BOURLIÈRE *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/km².

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

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

La végétation 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.

Les formations végétales 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).

Présentation des principaux sites d'étude

La localisation des principaux sites d'étude de CESAR (1971b) ainsi que des deux sites d'étude de FOURNIER (1982a, 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 (1971b).

◆ 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. 40).

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

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

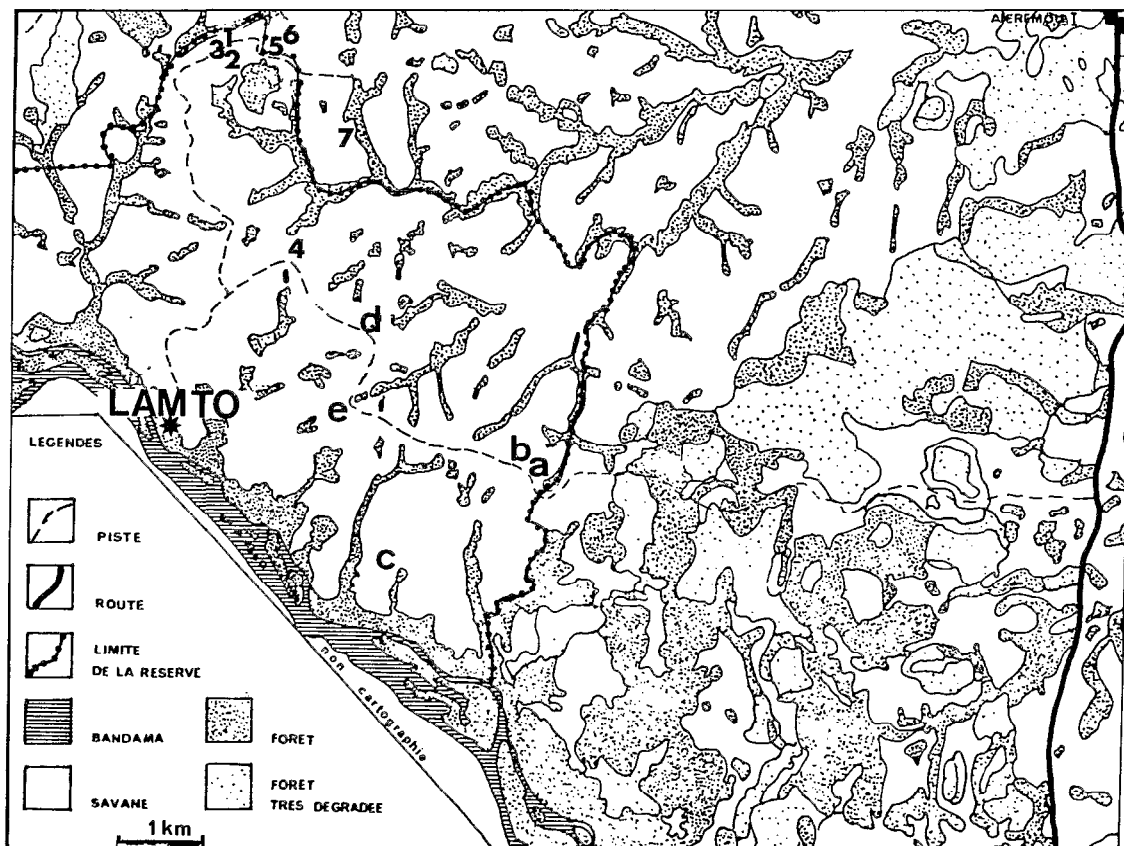
Les Cypéracées comprennent : *Bulbostylis pilosa*, *Cyperus tenuiculmis* var. *schweinfurthianus*, *C. ledermannii*, *Fimbristylis hispidula* et *Scleria lagoensis*.

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. 42).



SITES D'ÉTUDE DE CESAR (1971b) :

- 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'ÉTUDE 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 d'étude communs avec ABBADIE (1983) et DE JONG (1983)
 (*) Sites d'étude communs 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 planchonii* 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 nigrifolia*, *V. guineensis* (COMPOSITAE), *Lippia multiflora* (VERBENACEAE), *Haumaniastrum lilacinum* (LABIATAE), *Aframomum latifolium* (ZINGIBERACEAE), *Curculigo pilosa* (OXALIDACEAE), *Aloe barteri* (LILIACEAE) et *Polygala arenaria* (POLYGALACEAE).

OUANGO-FITINI, SOUS CLIMAT ÉBURNÉEN (AU SENS DE RIOU, 1988)

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 (FGU-KRONBERG, 1979). Ce grand domaine de 11 500 km² possède un réseau de plus de 1 000 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 FGU-KRONBERG (1979) sur mission confiée par l'Office allemand de la coopération technique (GTZ).

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'École normale supérieure, les travaux concernent la végétation ligneuse (DEVINEAU et MENAUT, 1981 ; DEVINEAU, 1982, 1984) et herbacée (FOURNIER, 1981, 1982a et b, 1983a 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, 1990).

Géologie, géomorphologie et sols dans la région de Ouango-Fitini

Géologie et géomorphologie à 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 ; BETPA, 1978). La région de Ouango-Fitini se trouve dans une zone de contact entre schistes, roches vertes et granites (fig. III.7).

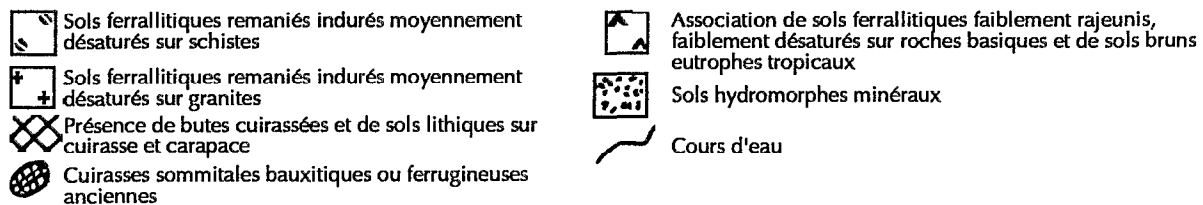
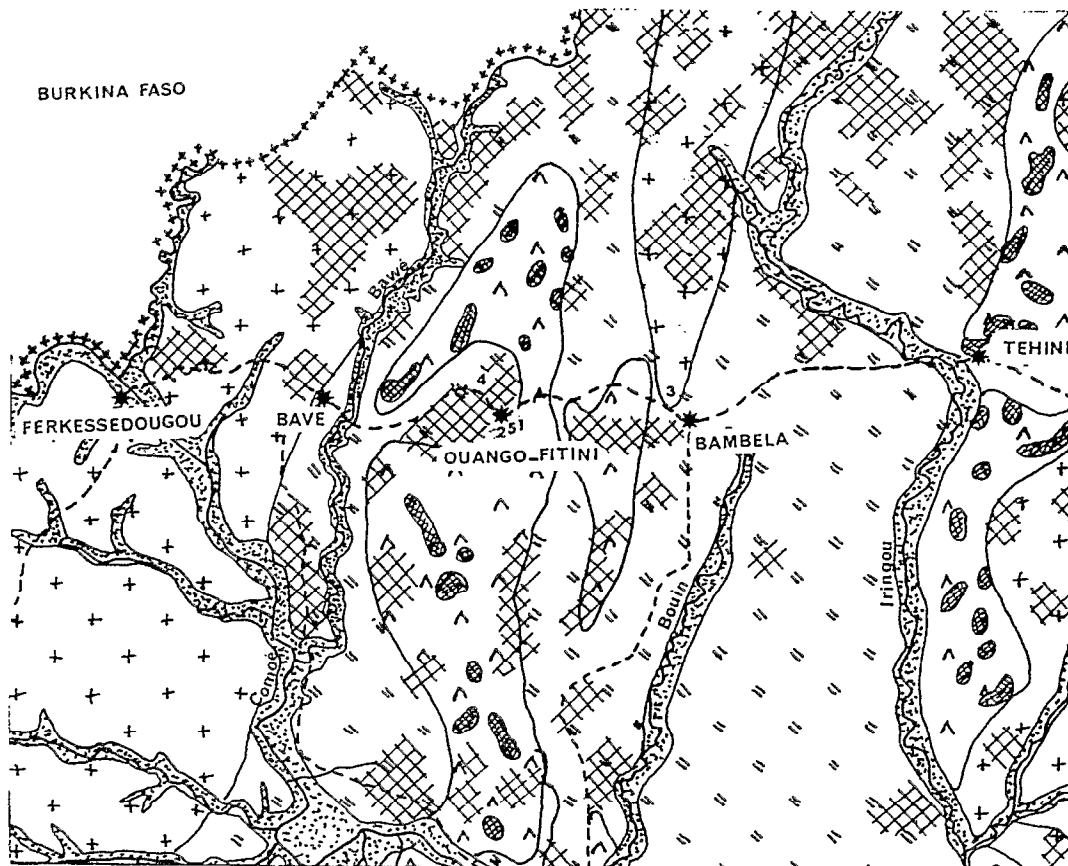


Figure III.7 Répartition des différents types de sols dans la région de Ouango-Fitini (d'après PERRAUD et DE LA SOUCHERE 1969) et localisation des sites d'étude de la végétation

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.

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 GROSSIÈRE		FRACTION FINE	
	T	G	T	S
SAVANE HERBEUSE à <i>Loudetia simplex</i> : 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 4/6sec, 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 <i>Detarium microcarpum</i> : 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			
Fraction grossière : > 2 mm de diamètre S : sables grossiers (diamètre de 1 à 2 mm)		G : gravillons (diamètre de 2 à 5 mm) T : total		Fraction fine : < 2 mm

Tableau III.5 Sols des sites d'étude à Ouango-Fitini (suite)

SITE	FRACTION GROSSIÈRE		FRACTION FINE	
	T	G	T	S
FORÊT CLAIRE à <i>Isoberlinia doka</i>				
0 à 10 cm	30 %			
au-delà de 30 cm	cuirasse qui affleure par endroits			
SAVANE ARBORÉE à <i>Daniellia oliveri</i> (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 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)				
T : total				

Tableau III.6 Caractéristiques physico-chimiques 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 %	SiO ₂ / Al ₂ O ₃	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
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 % : carbone total								
A % : pourcentage d'argile								
pH : réaction physico-chimique								
S : somme des bases échangeables								
V : taux de saturation								

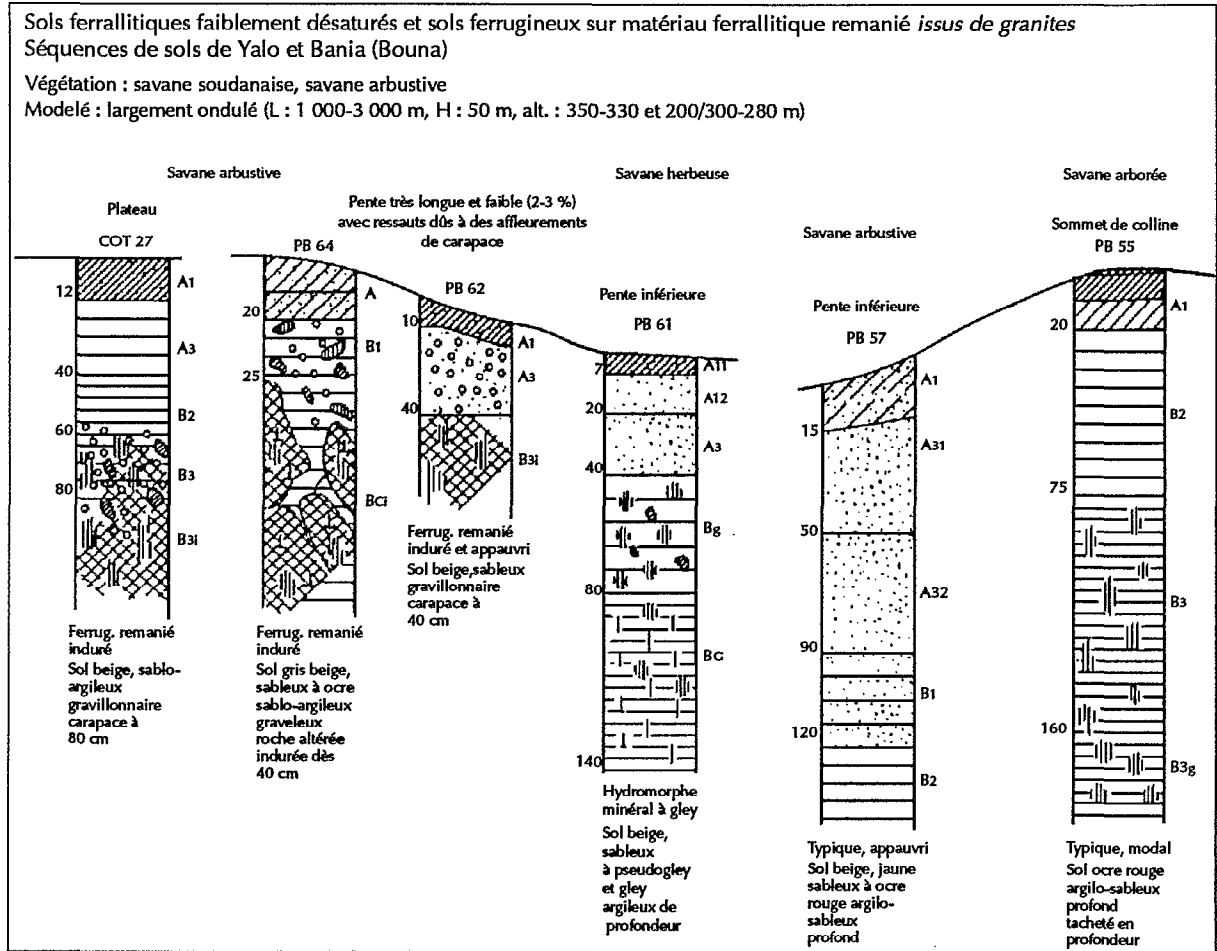


Figure III.8 Profils d'une séquence de sols sur granite de la région de Yalo et Bania près de Bouna d'après PERRAUD (1971)

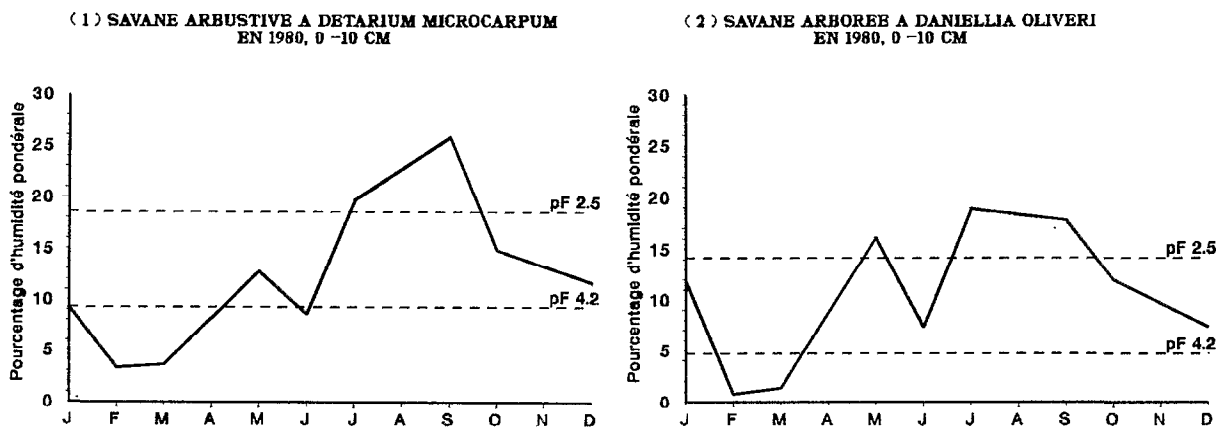
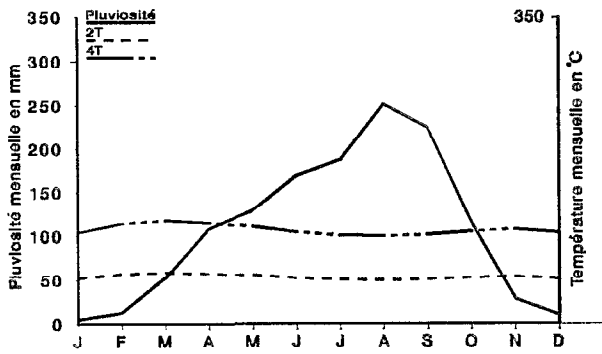
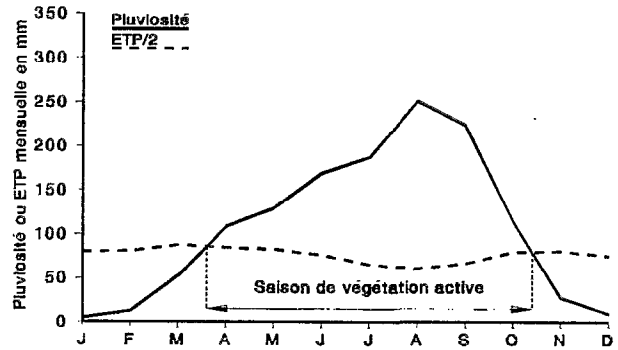


Figure III.9 Variations saisonnières de l'eau du sol à Ouango-Fitini d'après LAMOTTE et al. (1981)

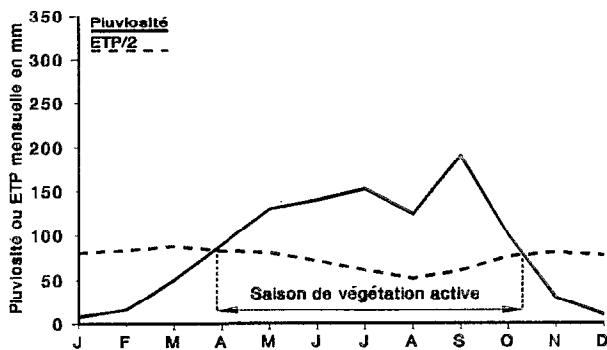
(1) DIAGRAMME OMBROTHERMIQUE DE FERKESSEDOUGOU



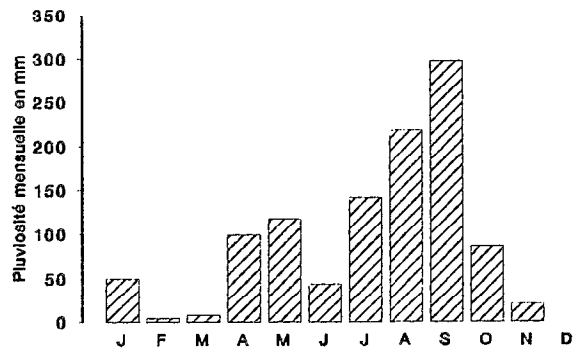
(2) SAISON DE VEGETATION ACTIVE A FERKESSEDOUGOU



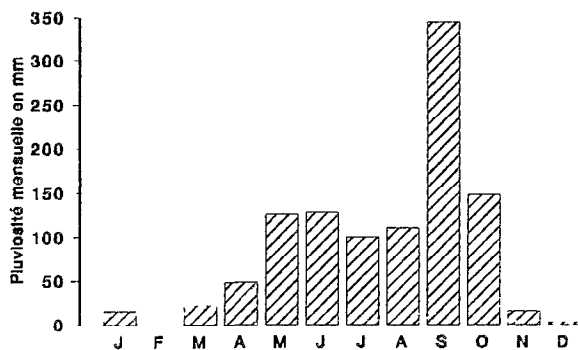
(3) SAISON DE VEGETATION ACTIVE A BOUNA



(4) PLUVIOSITE MENSUELLE A OUANGO-FITINI EN 1980
TOTAL 1088 mm



(5) PLUVIOSITE MENSUELLE A OUANGO-FITINI EN 1977
TOTAL 964 mm



(6) PLUVIOSITE MENSUELLE A TEHINI EN 1977
TOTAL 1175 mm

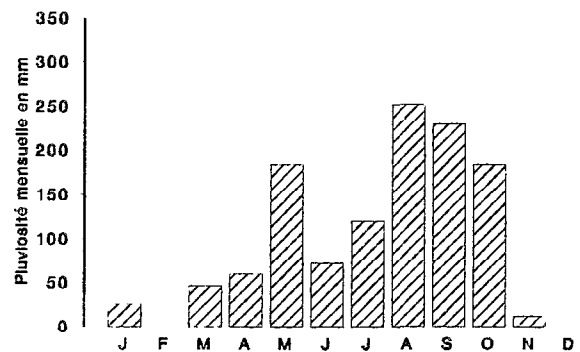


Figure III.10 Quelques éléments du climat dans la région de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire)

Disponibilité de l'eau dans le sol à 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 fig. III.9 (voir p. 55). 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.

Le climat dans la région 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'ASECNA 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).

La valeur moyenne des paramètres climatiques dans la région 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 chapitre II (*Le climat éburnéen*) et dans la fig. II.1 (d'après RIOU, 1988).

La pluviosité annuelle moyenne de cette région est de 1 103 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 (1 360 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 1 524 mm annuels à Bouna et 1 561 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'ETP, dure en moyenne plus de 210 jours à Ferkéssédougou et à Bouna (fig. III.10.2 et III.10.3).

Variations interannuelles et spatiales des paramètres climatiques dans la région 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 1 630 mm, c'est à dire du simple au double. A Bouna, entre 1923 et 1985, le maximum absolu a été de 1 935 mm et le minimum absolu de 669 mm annuels, soit près de trois fois moins.

Les fig. 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 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.

Peuplements humains et animaux dans la région de Ouango-Fitini

La région a dû être utilisée par l'Homme dès le stade néolithique, puisqu'on y retrouve divers types d'objets polis, mais il n'est pas possible d'avancer de date (voir chapitre I, *La Préhistoire en Afrique de l'Ouest*, p. 20). 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 (FGU-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 XIII^e 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 15 514 têtes pour 16 167 habitants (BETPA, 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 exercent ces talents issus d'une longue tradition jusque dans le Parc de la Comoé, où ces activités provoquent de nombreuses tensions avec les autorités (FGU-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 km² 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/km² 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 prélevant que pour leur consommation propre, s'ajoutent des groupes très efficacement armés, qui sont bien plus destructeurs et vendent le produit de leur chasse (FGU-KRONBERG, 1979). Le tableau III.7 donne quelques informations sur l'état de la faune aux alentours de Ouango-Fitini.

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

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

Végétation de Ouango-Fitini

Les formations végétales de Ouango-Fitini

◆ Les données de la carte générale 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 *Isobertinia doka* et *Uapaca somon* du secteur soudanais (domaine soudanais). Les savanes herbues à *Vetiveria nigriflora* des bords de cours d'eau sont cependant 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 *Isobertinia doka* du secteur subsoudanais (domaine soudanais). Les mêmes formations à *Vetiveria nigriflora* 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 savaniques et forestières du secteur mésophile du domaine guinéen.

◆ Les études du Parc de la Comoé

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 physiologiques (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 végétations 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 sont distinguées.

● Forêts claires, savanes boisées et savanes arborées à *Isobertinia doka*

Le couvert d'*Isobertinia 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 Karié, *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, *Isobertinia dalzielii* est souvent associé à *I. doka*.

● Savanes boisées à *Burkea africana*

De structure plus irrégulière que dans la savane à *Isobertinia doka*, le peuplement ligneux présente un couvert généralement compris entre 10 et 50 %. Ce type de savane 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.

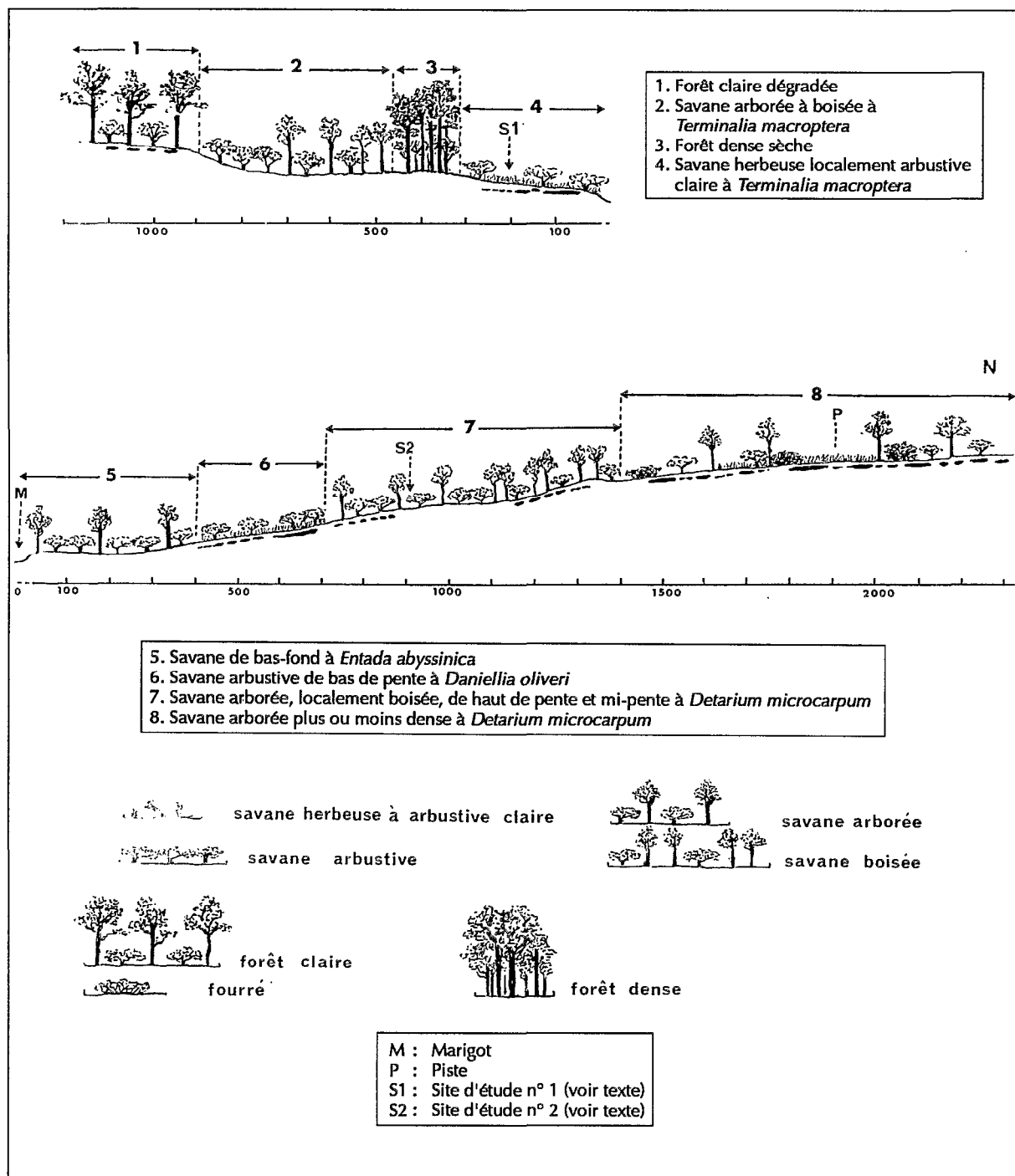


Figure III.11 Exemple de la répartition de la végétation suivant la topographie à Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire) d'après FOURNIER (1982a)

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 *Isobertinia 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 substitue 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 planchonii* 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 ADJANOHOON (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 végétation à 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, 1982a). 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.

- *Faciès n° 1 : Forêt claire dégradée à Isobertinia doka*

Outre celles qui ont déjà été citées, les espèces ligneuses les plus abondantes de ce groupement sont *Ximenea 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 *Isobertinia* 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 *Pseudoceadrella kotschyi*. Une condominance 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 de haut de pente et mi-pente à *Detarium microcarpum*

La strate ligneuse se compose d'*Azelia africana*, de *Pericopsis laxiflora* et de *Parinari curatellifolia*, tandis que *Monocymbium cerasiiforme*, *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 planchonii* 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*.

Présentation des sites d'étude

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 planchonii*, *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 cerasiiforme*, *Ctenium newtonii* et *Hyparrhenia smithiana* sont bien moins abondantes.

Parmi les CYPERACEAE, *Fimbristylis hispida*, *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 senegalensis*, *Combretum collinum*, *Crossopteryx febrifuga*, *Diospyros mespiliformis*, *Entada africana*, *Gardenia erubescens*, *Maytenus senegalensis*, *Piliostigma thonningii*, *Pseudocedrella kotschyi*, *Syzygium guineense* 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 planchonii*, *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 hispida*, *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 бага* 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).

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

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 km² 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'élevage et de la faune africaine (ADEFA.). 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 FAO organise et supervise les programmes de recherche auxquels ont à ce jour participé des chercheurs de l'Institut de recherche en biologie et écologie tropicale de Ouagadougou et de l'Institut français de recherche en coopération (ORSTOM) ainsi que des volontaires du Corps de la paix américain, des étudiants stagiaires des universités de Ouagadougou 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).

Géologie, géomorphologie et sols à Nazinga

Géologie et géomorphologie à Nazinga

Le ranch de Nazinga repose sur des granites du Précambrien moyen (IGN, 1968) correspondant aux granito-neiss 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 glaciais et du moyen glaciais 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.

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 physico-chimiques des sols des cinq sites d'étude.

Disponibilité de l'eau dans le sol à Nazinga

A cause des 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.

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.
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.

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

<p>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</p>	
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.
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 ; racines rares et fines ; pores peu nombreux, fins, moyens et grossiers.

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

<p>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</p>	
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.
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.

Le climat dans la région 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, *Le climat soudanien* et fig. II.1 p. 26 et 27).

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 :

- 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, à 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).

Valeurs moyennes des paramètres climatiques dans la région 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 $2\,554$ mm à Léo sur 13 années de mesures.

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).

Variations interannuelles et spatiales des paramètres climatiques dans la région 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 $1\,232$ 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 variabilité entre les divers postes pour une même année peut en effet atteindre près de 350 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.

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	

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

SITE n°	Couche de sol en cm	POURCENTAGES						
		Argile		Sables		Matière organique	C total	N total
		(2 μ)	Limon grossier (20-50 μ)	fin (50-250 μ)	grossier (250-2 000 μ)			
1	0-10	11,5	21,9	17,1	49,5	3,79	2,20	0,17
	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
2	0-10	8,0	21,6	25,3	45,1	1,63	0,95	0,05
	10-20	10,5	9,7	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
3	0-10	20,8	27,6	35,0	16,6	1,10	0,64	0,05
	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
4	0-10	9,3	27,1	27,5	36,1	1,53	0,90	0,05
	10-20	11,0	25,9	26,2	36,9	0,79	0,46	0,03
5	0-10	13,0	30,3	25,0	31,7	2,07	1,20	0,06
	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

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

POSTE DE MESURE	ANNÉE					
	1981	1982	1983	1984	1985	1986
NAZINGA (*)	> 723	1 100	754	797	753	1 034
PO (+)	546	914	716	794	796	1 087
LEO (+)	887	> 768	-	607	889	1 232
SAPOUY (+)	> 623	799	784	743	680	-

* Poste météorologique principal du ranch de gibier de Nazinga
+ Données de l'ASECNA

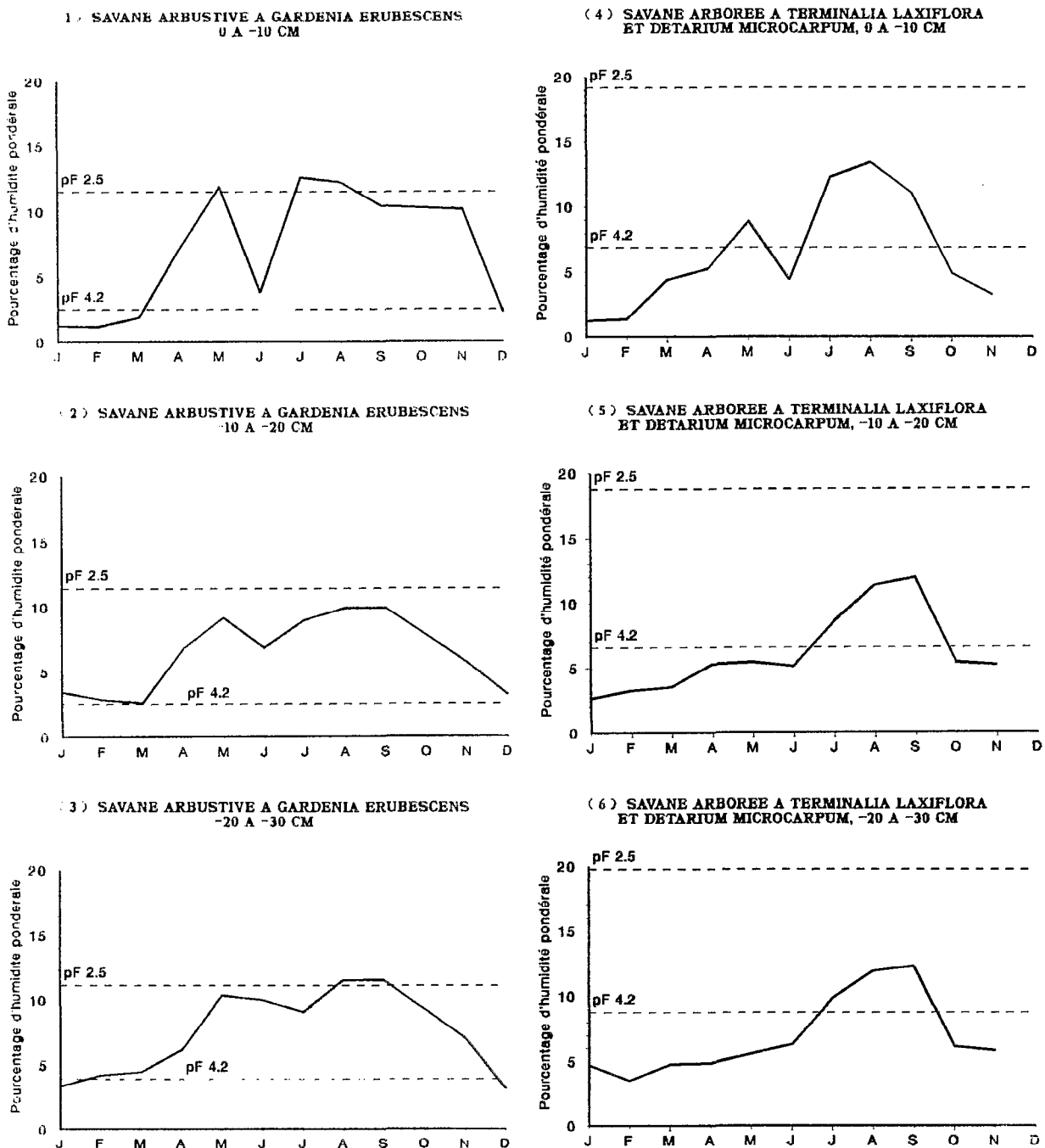


Figure III.12 Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane arbustive et une savane arborée de Nazinga (Burkina Faso) au cours de l'année 1986

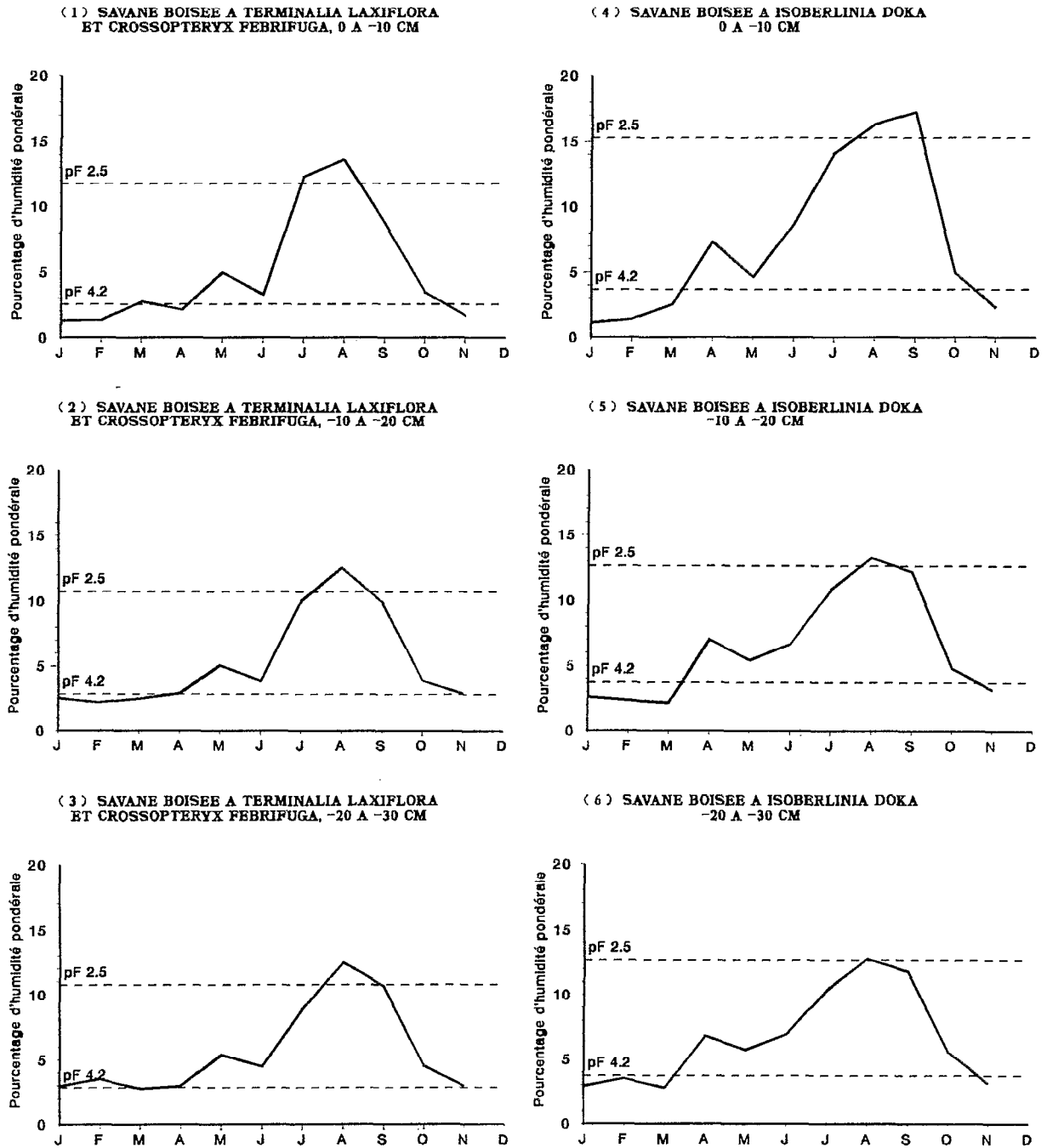


Figure III.13 Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane arborée et une savane boisée de Nazinga (Burkina Faso) au cours de l'année 1986

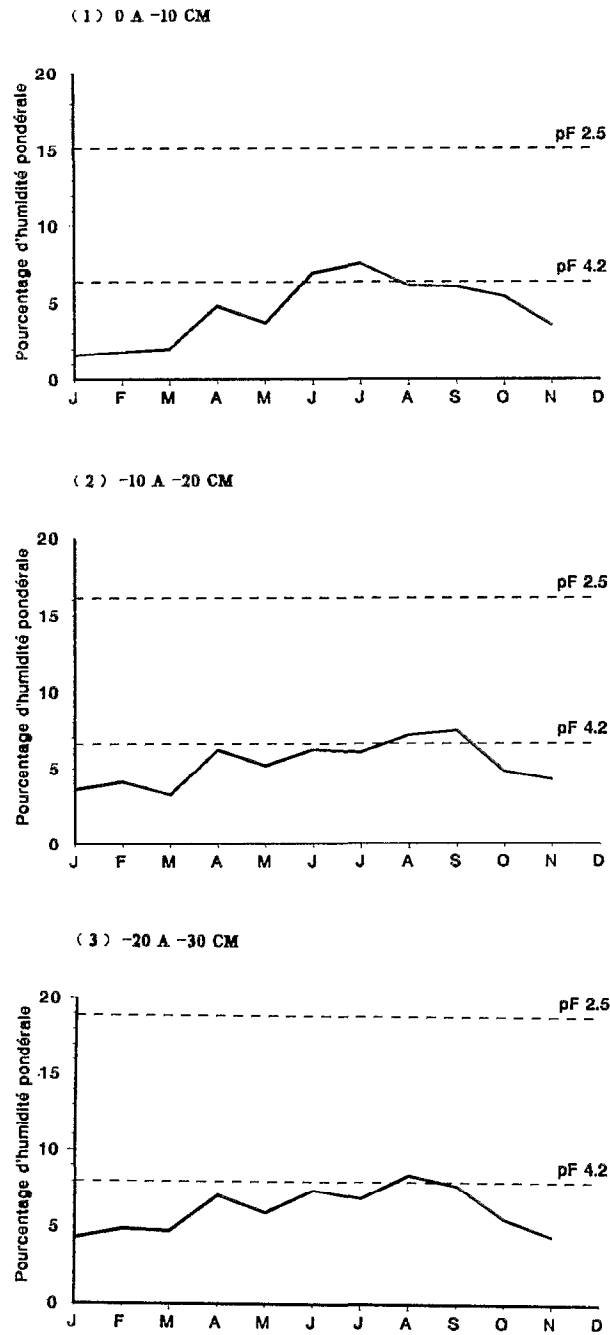
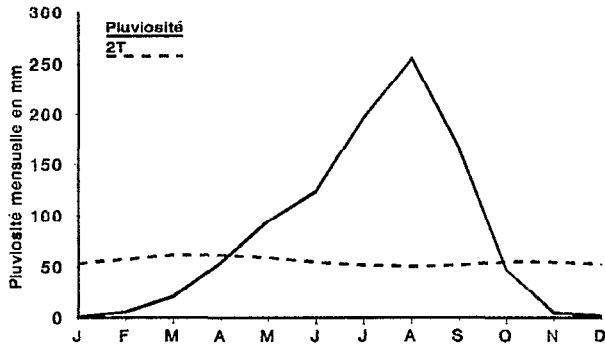
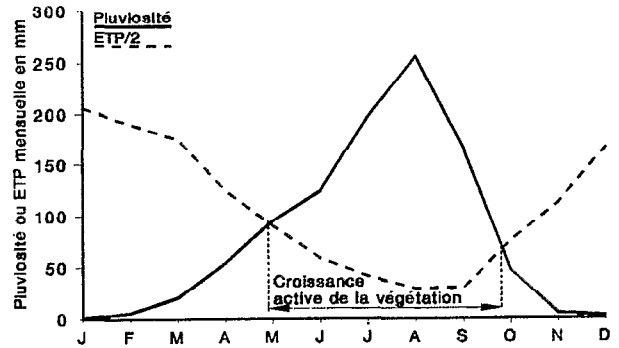


Figure III.14 Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane herbeuse de Nazinga (Burkina Faso) au cours de l'année 1986

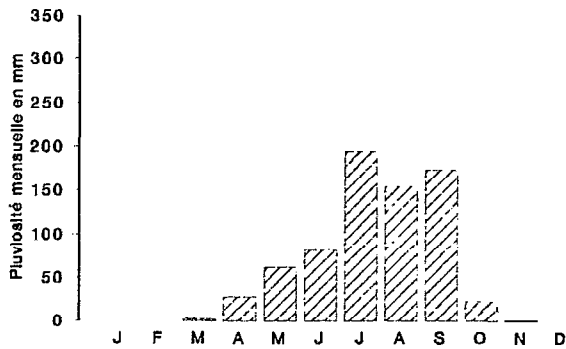
(1) DIAGRAMME OMBROTHERMIQUE DE LEO



(2) PERIODE DE VEGETATION ACTIVE A LEO



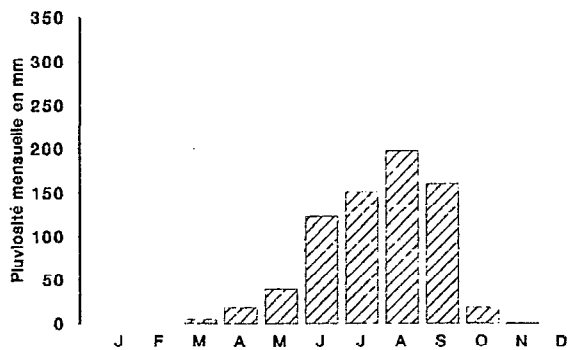
(3) NAZINGA, SAVANE HERBEUSE
PLUVIOSITE EN 1985



(4) NAZINGA, SAVANE HERBEUSE
PLUVIOSITE EN 1986



(5) NAZINGA, SAVANE ARBUSTIVE A GARDENIA ERUBESCENS
ET TERMINALIA LAXIFLORA, PLUVIOSITE EN 1985



(6) NAZINGA, SAVANE ARBUSTIVE A GARDENIA ERUBESCENS
ET TERMINALIA LAXIFLORA, PLUVIOSITE EN 1986

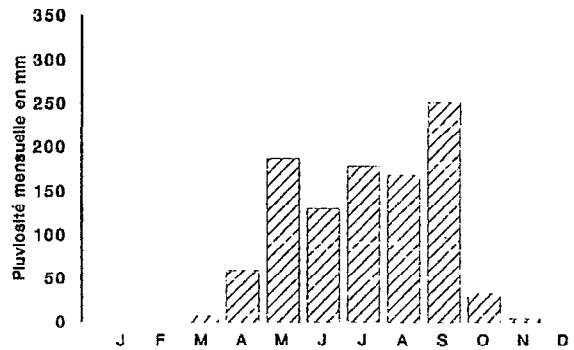


Figure III.15 Quelques données du climat dans la région de Nazinga (Burkina Faso)

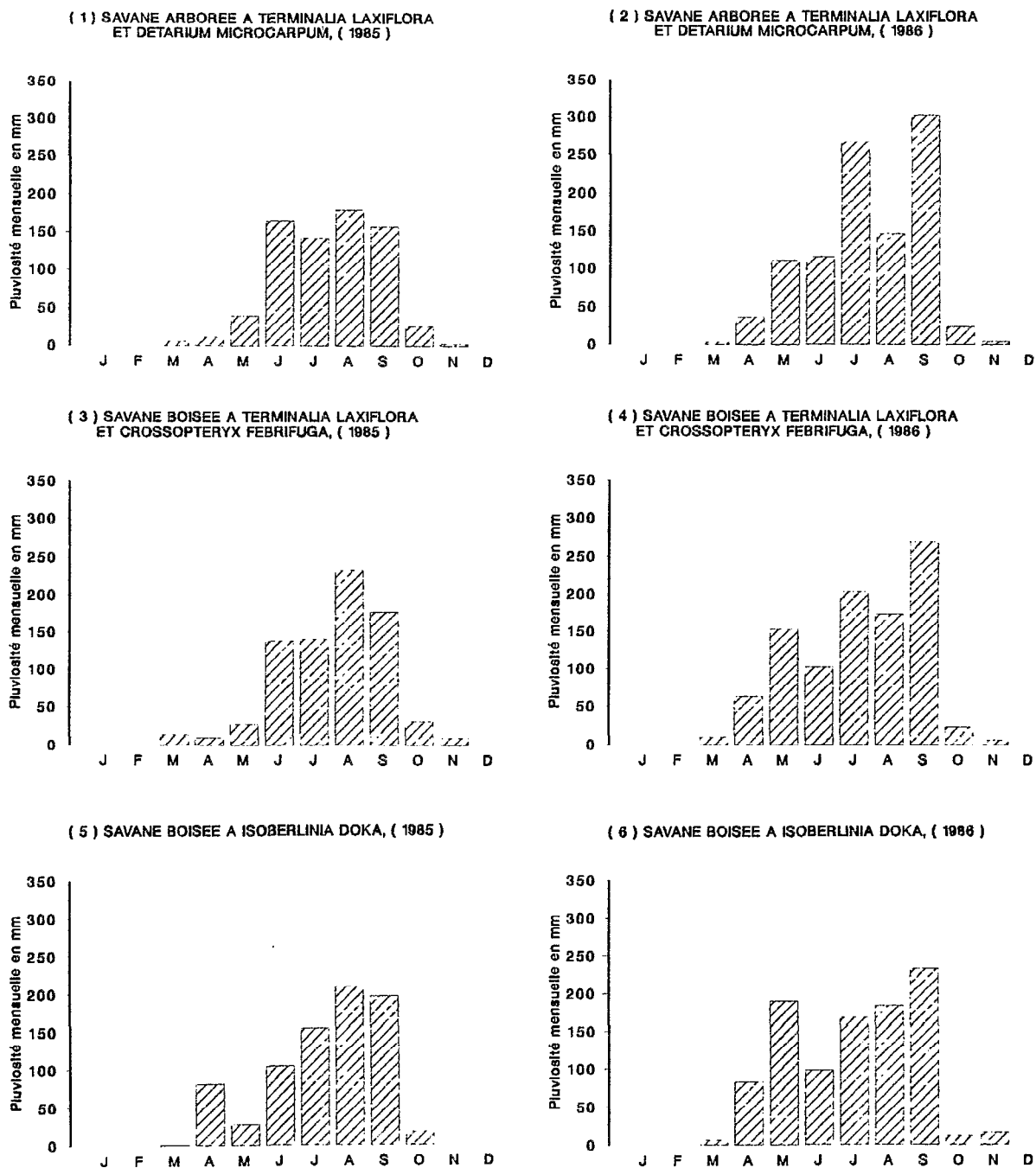


Figure III.16 Répartition saisonnière des pluies dans une savane arborée et deux savanes boisées de Nazinga (Burkina Faso) en 1985 et 1986

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

SITE	DISTANCE ENTRE SITES (km)						
	1	2	3	4	5	6	
1	1 018	5,8	5,7	10,2	4,8	4,2	
2	DIFFÉRENCE	7,0	1 011	6,6	10,6	10,2	6,4
3	DE	26,0	19,0	992	15,4	7,4	9,8
4	PLUVIOSITÉ	9,0	2,0	17,0	1 009	13,6	6,0
5	ENTRE	30,5	23,5	4,5	21,5	987,5	8,0
6	SITES	16,5	9,5	9,5	7,5	14,0	1 001,5

NOTE : description des sites voir **Présentation des sites d'étude** p. 77
 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

Peuplements humains et animaux dans la région de Nazinga

La région comprise entre Po et Léo est l'une des moins peuplées du Burkina Faso, avec environ 10 habitants/km² (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 XII^e siècle.

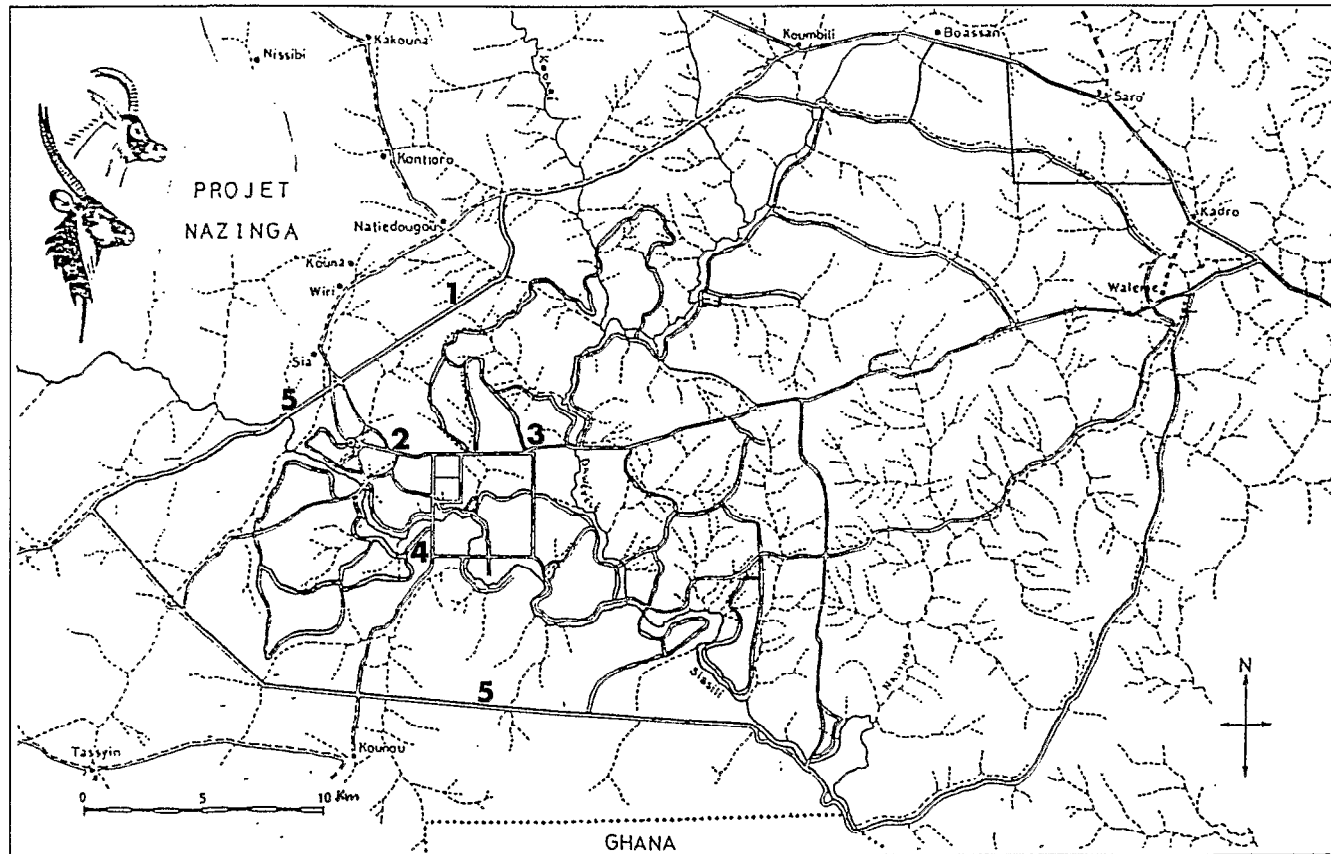
Les Gourounsi représentent actuellement à peine plus de 5 % de la population du Burkina Faso (PALLIER, 1973). Ils ont été pillés et décimés au XIX^e siècle par les invasions des Mossi et par les razzias des Djerma qui venaient chercher des esclaves. Plus récemment (1920 à 1950 environ), la situation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

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.16 Estimation des populations de grands Mammifères herbivores du ranch de gibier de Nazinga en 1985 (d'après O'DONOGHE, 1985)

ESPÈCE	NOMBRE D'INDIVIDUS	DENSITÉ AU KM ²
Ourébi (<i>Ourebia ourebi</i>)	1 989	2,49
Phacochère (<i>Phacochoerus aethiopicus</i>)	4 229	5,29
Céphalophe de Grimm (<i>Sylvicapra grimmia</i>)	1 604	2,00
Guib harnaché (<i>Tragelaphus scriptus</i>)	1 069	1,34
Hippotrague (<i>Hippotragus equinus</i>)	1 986	2,48
Bubale (<i>Alcephalus buselaphus</i>)	1 101	1,38
Cobe defassa (<i>Kobus defassa</i>)	258	0,32
Eléphant (<i>Loxodonta africana</i>)	630	0,79



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 *Isobertinia doka*
6. Formation herbeuse à annuelles sur cuirasse

Carte d'après R. LUNGREN (non publiée)

Figure III.17 Localisation des sites étudiés dans le ranch de gibier de Nazinga de 1984 à 1986

Végétation de Nazinga

Les formations végétales de Nazinga

♦ Les classifications générales

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 (**La classification de la végétation africaine de White** p. 29 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 études de la végétation 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 physiologiques 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 physiologique (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 km² 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 *Isobertia 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.

Présentation des sites d'étude

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 newtonii*, *Monocymbium cerasiforme*, *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)

<p>FORMATIONS SUR SOLS EXONDÉS à <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Vitellaria paradoxa</i> sur sol ferrugineux tropical à hydromorphie de profondeur</p>	
1	Type à <i>Loudetia togoensis</i> et <i>Burkea africana</i> sur cuirasse latéritique
2	Types à <i>Schizachyrium sanguineum</i> et <i>Burkea africana</i>
	A - avec <i>Andropogon pseudapricus</i> et <i>Detarium microcarpum</i> : savanes arbustives (jusqu'à 80 % de recouvrement ligneux), cuirasses subaffleurantes, lisières de cuirasse ou dômes gravillonnaires, lithosols
	B - avec <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Detarium microcarpum</i> , savanes arbustives ou arborées (30 % de recouvrement ligneux), épandages gravillonnaires, sol ferrugineux tropical peu épais
	C - avec <i>Monocymbium ceresiiforme</i> et <i>Daniellia oliveri</i> , savanes arbustives ou boisées (30 % à 60 % de recouvrement ligneux), cuirasses démantelées fossiles, sol ferrugineux tropical
	D - avec <i>Monocymbium ceresiiforme</i> et <i>Azelia africana</i> , savanes arborées (30 % de recouvrement ligneux), plateaux à cuirasse subaffleurante, sol ferrugineux tropical moyen ou mince
	E - avec <i>Ctenium newtonii</i> et <i>Vitellaria paradoxa</i> , savanes arborées claires (recouvrement ligneux souvent inférieur à 20 %), jachères anciennes
3	Types à <i>Hyparrhenia smithiana</i>
	A - avec <i>Hyparrhenia smithiana</i> et <i>Daniellia oliveri</i> , 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 <i>Hyparrhenia smithiana</i> et <i>Lanea acida</i> , savanes arborées (parfois plus de 40 % de recouvrement ligneux), terrasses colluviales, zones érodées, sol sableux
	C - avec <i>Sporobolus pyramidalis</i> et <i>Parkia biglobosa</i> , savanes arborées (20 à 60 % de recouvrement ligneux), bas de pente, sol moyennement profond hydromorphe à pseudogley
	D - avec <i>Andropogon gayanus</i> et <i>Parkia biglobosa</i> , savanes boisées ou arborées (souvent jachères) inondables, bas de pente dans les vallées évasées, sol ferrugineux tropical à hydromorphie en profondeur
<p>FORMATIONS INONDABLES</p>	
4	Type à <i>Andropogon gayanus</i> var. <i>gayanus</i> et <i>Khaya senegalensis</i> , végétation généralement herbeuse sur terrasses des lits majeurs de rivières encaissées
5	Type à <i>Hyparrhenia rufa</i> 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 <i>Oryza longistaminata</i> , dans les zones inondées en eau peu profonde : fond de lit majeur de rivières, pourtour des mares, cuvettes

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* (POLYGALACEAE) et *Polycarpha linearifolia* (CARYOPHYLLACEAE).

• Site n° 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*, *Azelia africana*, *Cadaba farinosa*, *Feretia apodanthera*, *Saba senegalensis* et *Allophylus cobbe*. Les espèces suffrutescentes *Grewia cissoidea*, *Triumfetta lepidota*, *Cienfuegosia heteroclada*, et *Cochlospermum tinctorium* sont communes dans ce milieu.

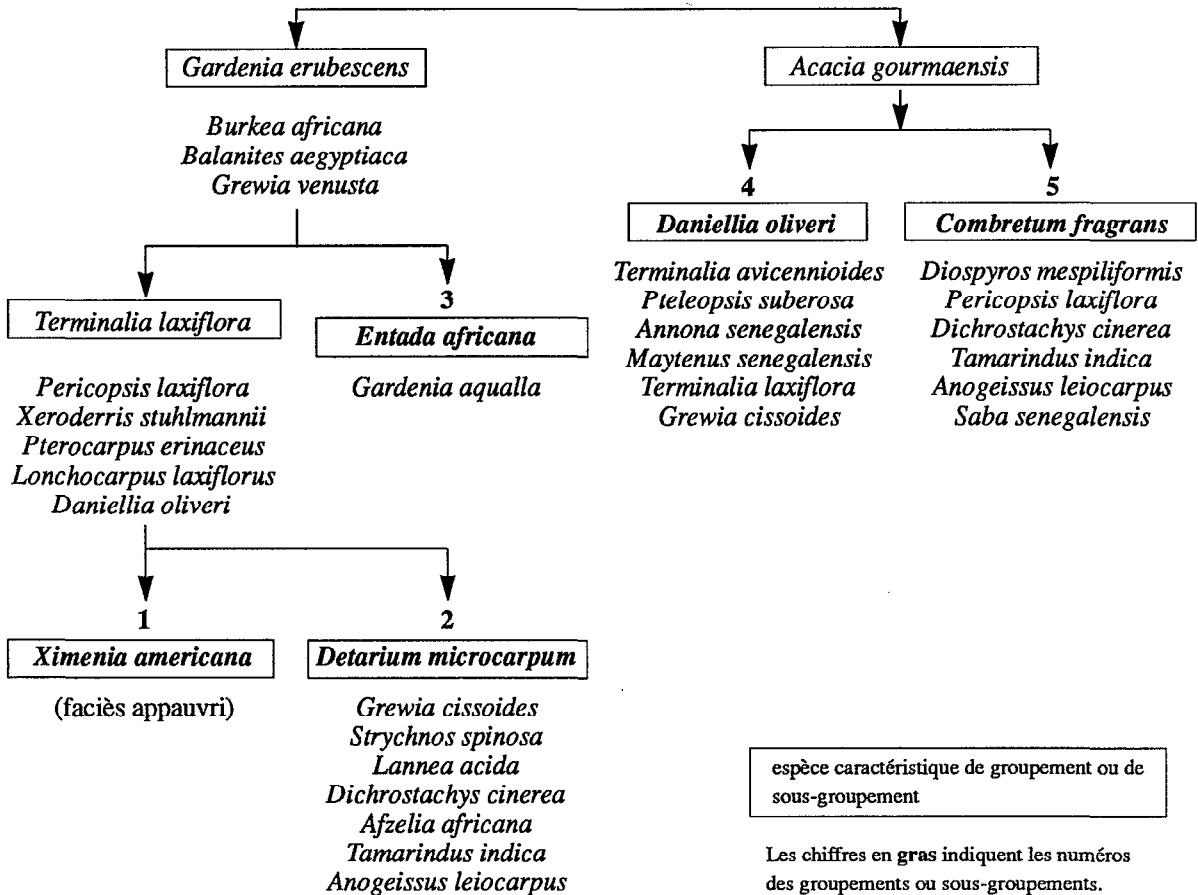


Figure III.18 Groupements phytosociologiques ligneux des savanes de Nazinga d'après P.M. OUEDRAOGO (1985)

Les herbacées les plus abondantes sont les Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* mais *Monocymbium cerasiiforme*, *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), *Ipomoea argentaurata* (CONVOLVULACEAE) et quelques autres.

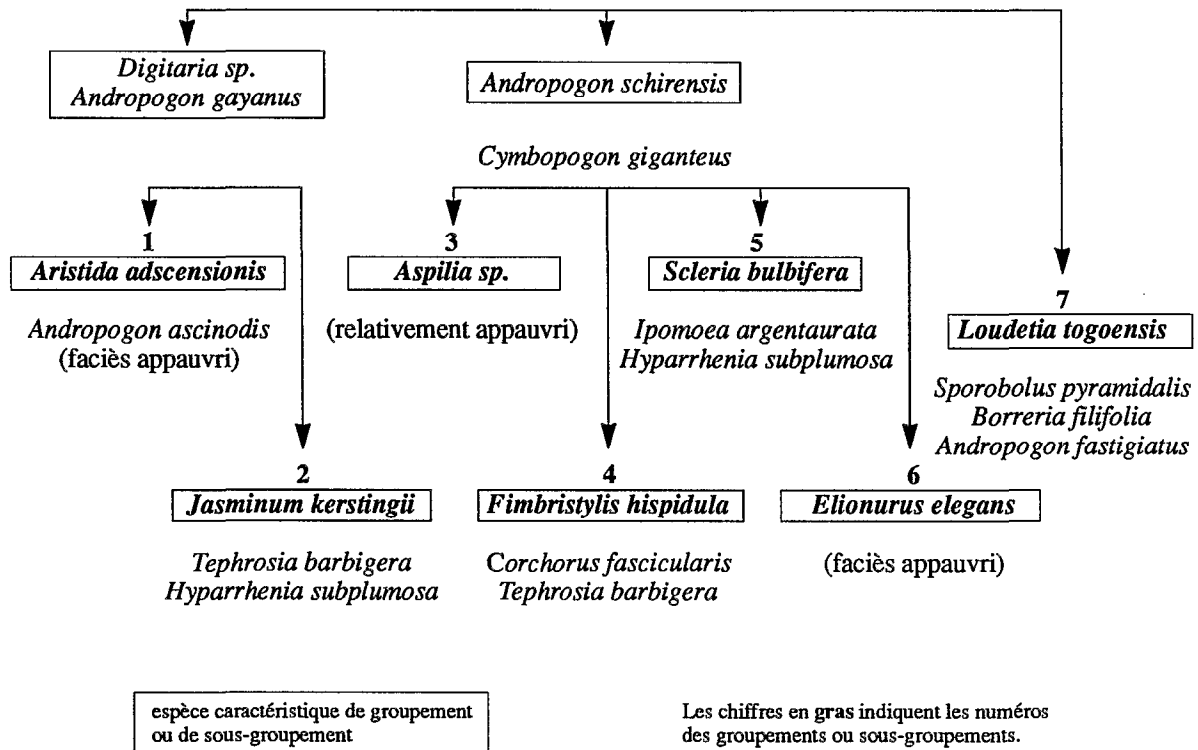


Figure III.19 Groupements phytosociologiques herbacés des savanes de Nazinga d'après P.M. OUEDRAOGO (1985)

• 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*, *Ximania americana*, *Combretum glutinosum*, *Lonchocarpus cyanescens*, *Combretum collinum*, *Pericopsis laxiflora*, *Strychnos spinosa*, *Daniellia oliveri*, *Annona senegalensis*, *Xeroderris stuhlmannii*, *Lanea 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 planchonii*, *Grewia cis-soides*, *Cienfuegosia heteroclada* et *Gongronema obscurum*. Il faut cependant leur ajouter : *Sapium grahamii*, *Ectadiopsis longifolia* et *Jasminum 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 unisetata*, *Ctenium newtonii* et *Monocymbium ceresiforme*.

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

Parmi les autres familles, on rencontre les espèces : *Ipomoea blepharophylla*, *Ipomoea* 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), *Polycarpha 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 senegalensis*, *Annona senegalensis*, *Terminalia avicennioides*, *Azelia 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 cissoïdes*, *Cochlospermum planchoni*, *Triumfetta lepidota*, *Tinnea barteri*, *Jasminum 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 pobeguini*, auxquelles se joignent *Monocymbium ceresiiforme*, *Cienium 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. dendroïdes*, *I. spicata*, *I. bracteolata*, *Alysicarpus glumaceus*, *Eriosema pelegrii* 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), *Ipomoea blepharophylla* (CONVOLVULACEAE), *Amorphophallus* sp (ARACEAE) et *Chlorophytum* cf *macrophyllum* (LILIACEAE).

• Site n° 5 : Savane boisée à *Isberlinia doka*

Avec un recouvrement ligneux de 40 %, assuré surtout par *Isberlinia 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 unisetata*.

Les espèces suffrutescentes les plus abondantes sont *Grewia cissoides*, *Cochlospermum planchonii*, *Triumfetta lepidota*, *Sapium grahamii*, *Jasminum 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 cereisiiforme*, *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 *Ipomoea 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 schimperii* (ACANTHACEAE), *Polygala arenaria* (POLYGALACEAE) et *Biophytum umbraculum* (OXALIDACEAE).

• Site n° 6 : 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*.

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 PHÉNOLOGIQUE 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.

DÉROULEMENT DU CYCLE PHÉNOLOGIQUE CHEZ LES PLANTES DE SAVANE

LE CYCLE PHÉNOLOGIQUE 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 km², est de presque 3 000 individus par hectare (I.T. OUEDRAOGO, *op. cit.*). Dans une autre étude, limitée à 16 km² 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 9 000 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.

Méthodologie

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.

Cycle phénologique 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 (1966a) en Tanzanie montrent que cette croissance se fait grâce à l'utilisation des ressources en eau des couches profondes du sol.

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

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
<i>Acacia dudgeoni</i>	+0	fsf	f*f	f*A	***	*F	F	F	F	F	FsS	DSD	
<i>Acacia gourmaensis</i>	+0	sff	AA*	A*A	A*A	*	*F	*FF			S	DDD	
<i>Azelia africana</i>		D	Dff	fAA	sAA	A*F	AFs	Fs	Fs	s	s	S	DsD
<i>Annona senegalensis</i>		f*F	f*F	f*F	f*F	A*F	A*F	F	F	F	O	SDD	
<i>Anogeissus leiocarpus</i>					fff	AAA	***	***	FFF	FFF	FSF	sDD	
<i>Combretum collinum</i>		ff*	fA*	*Fs	Fs							DDD	
<i>Combretum glutinosum</i>		***	f*F	fA*	A*F	AFs	s			S	SDD	DDD	
<i>Combretum molle</i>	+	SSS	DDD		fff	fA*	fAf	fA			F	s	
<i>Combretum nigricans</i>	+	SDD		ff*	ff*	***	*ff	Aff	AAF	FFF	FFF	FFF	FF
<i>Crossopteryx febrifuga</i>	+	fff	fff	fff	ff*	A*F	*AF	A*F	*F	F F	F	F F	DDD
<i>Daniellia oliveri</i>		SDD	fff	fAf	Aff	A	A						D
<i>Detarium microcarpum</i>	+		fff	ffA	AAA		***	***	***	FFF	FFF	FsS	sSD
<i>Diospyros mespiliformis</i>			ffF	AfF	AAF	AAF	A						SSD
<i>Entada africana</i>			fff	fff	fff	fff	AAA		*	**F	FFF	FFs	SDD
<i>Gardenia erubescens</i>	o	ff*	ff*	fA*	fA*	A**	***	**F	FF	S	S	S	DDD
<i>Grewia venusta</i>				ff*	ff*	f*F	fA*	FF	F F			SSS	DDD
<i>Isoblerlinia doka</i>		ff*	ff*	fA*	FAF								DDf
<i>Lannea acida</i>	+		fff	fA*	fAf	fAf						SSS	DDD
<i>Lannea velutina</i>				f*F	ffF	AFF	AFF					SSS	DDD
<i>Lonchocarpus laxiflorus</i>		DDD	*fs	fAf	As	A A							SSS
<i>Maytenus senegalensis</i>		Df*	ff*	fA*	fFA	A	A A					s	SS
<i>Ozoroa insignis</i>				ff*	***	A*F	FFF	FFF				SSS	DDD
<i>Pericopsis laxiflora</i>				fA*	fA*	***	FFF	FFF				SSS	DDD
<i>Piliostigma thonningii</i>	+		fff	ffA	AAA		***	***	*Fs	*Fs	FFs	FDD	
<i>Pteleopsis suberosa</i>	+		fff	fff	fff	Aff	AA						
<i>Pterocarpus erinaceus</i>				ffA								**F	
<i>Sterculia setigera</i>				ff*	fA*	f*A	fAA						
<i>Strychnos spinosa</i>	+	DDD		fA*	fA*	fA*	A**	**F	*FF				SSD
<i>Tamarindus indica</i>		DDD		fff	AA*	***	***	***	FFF	FFF	FFF	FFF	FFF
<i>Terminalia avicennioides</i>		s	ffA	fA*	A*F	AFF	FFF	FFF	FFF			sSS	sDD
<i>Terminalia laxiflora</i>			ff*	f*A	A*F	AfA	AfA	FFF	FF	F F	FS	SSD	DDD
<i>Vitellaria paradoxa</i>	+	fff	f**		AAF	FFF	F				SS	DD	
<i>Xeroderris stühlmannii</i>				ff*	A*F	*FF	FFF	sss	s	s			DDD
<i>Ximenia americana</i>	+	Df*	ff*	A*F	A*F	A*F	F	F	F				SSD

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)

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

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Cordia myxa</i>				FFF								
<i>Daniellia oliveri</i>	***											
<i>Hexalobus monopetalus</i>										***		
<i>Isoberlinia doka</i>	***											
<i>Lonchocarpus laxiflorus</i>				***								
<i>Monotes kerstingii</i>												FFF
<i>Parinari curatellifolia</i>				FFF								
<i>Pterocarpus erinaceus</i>											***	
<i>Strychnos innocua</i>	FFF											
<i>Swartzia madagascariensis</i>	FFF											
<i>Syzygium guineense</i>	***											
* : floraison												
F : fructification												

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 Nigeria.

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*).

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 barkeri*. 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 Nigeria confirment la similitude de comportement phénologique des espèces ligneuses dans une bonne partie de leur aire de répartition en Afrique de l'Ouest.

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)

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Bridelia ferruginea</i>		fff	ff*	f**	FFF	F	F	F	F			
<i>Crossopteryx febrifuga</i>	sSD	fff	ff*	**F	FFF	F	F	Fs	Fs	s	s	s
<i>Cussonia barteri</i> (1)		fff	f	**f	f	fF	fF	fF	fF	fF	fF	F
<i>Ficus capensis</i>		fff			FFF							SSS
<i>Lankea kerstingii</i>		fff										SSS
<i>Nauclea latifolia</i>		fff			***		FFF					SSS
<i>Piliostigma thonningii</i>		fff		SSS		***	***	FFF				*Fs
<i>Pterocarpus erinaceus</i>		sss	fff							***	*FF	
<i>Terminalia glaucescens</i>	SSS	SSS					***		FFF	FFF	FFF	FFS
<i>Vitex doniana</i>		fff					***					SSS

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

(1) Pour cette espèce à phénologie particulière voir compléments dans le texte.

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

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Cienfuegosia heteroclada</i>	***						AAA				SSS	***
<i>Cochlospermum planchonii</i>				fff	fAA	AAA	***	***	**F	*FF	SSD	DDD
<i>Cochlospermum tinctorium</i>	***	***	***	fff	fff	AAA						
<i>Ectadiopsis oblongifolia</i>							***					
<i>Fadogia spp</i>						***	***	*FF				
<i>Feretia apodanthera</i>				ff*	fA*	FFF	F	F	F		DDD	DDD
<i>Gongronema obscurum</i>							***	*FF				
<i>Grewia cissoïdes</i>				fff	ff*	A*F	*FF	*FF	F	F	FSD	DDD
<i>Jasminum kerstingii</i>				ff*	***	***	A*F	AAA			SSD	DDD
<i>Saba senegalensis</i>	fFf	f*f	*AF	SA*	A*F	**F	F	F	F	F	DDF	DDF
<i>Sapium grahamii</i>	***	***	***	***	AAF	FFF	*F	*F			SSD	
<i>Tinnea spp</i>					fff	fAA	***	**F	F	F	F	FSS
<i>Triumfetta lepidota</i>					AAA		***	***	*FF	FFF	SSD	DDD

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

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

Cycle phénologique des buissons et espèces 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 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*.

LE CYCLE PHÉNOLOGIQUE DES PLANTES HERBACÉES

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 (1971b) 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 dix espèces réparties dans sept types de savanes à Nazinga, Ouango-Fitini et Lamto ; quelques Légumineuses suffisamment abondantes sont également présentées.

Méthodologie

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, 1982a 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 (1971b) pour la savane de Lamto ne sont pas reprises en détail mais seront utilisées dans la discussion finale.

Cycle phénologique des Graminées pérennes

Le passage du feu, l'élimination 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.

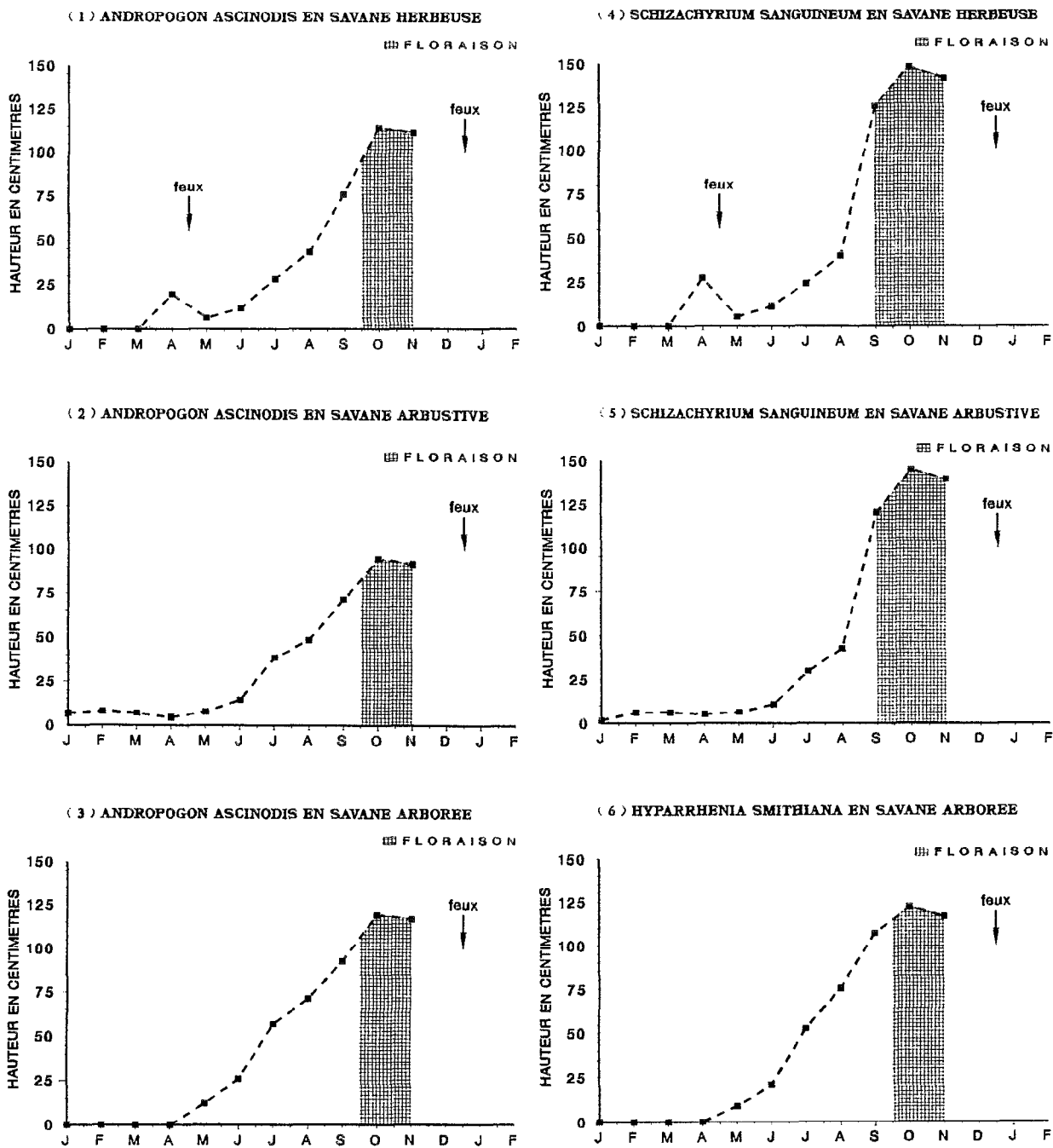


Figure IV.1 Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Nazinga (11° 09' 36" N, 01° 36' 00" W) en 1985

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 débiter 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 cerasiiforme* 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 *Azelia 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.

La croissance végétative 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 entrenœuds 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.

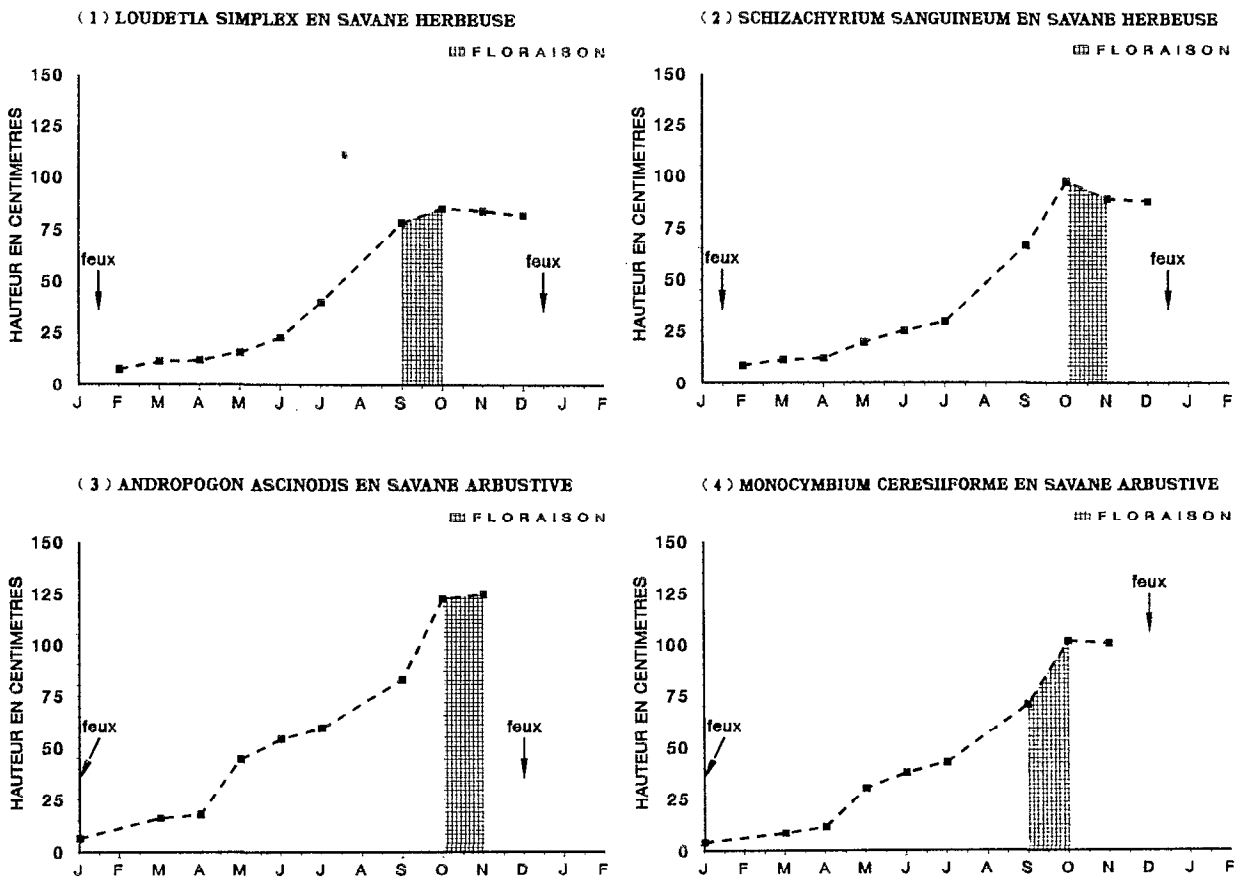


Figure IV.2 Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Ouango-Fitini (09 ° 35' N, 04 ° 01' W), en 1980 (d'après FOURNIER, 1982a et 1983b)

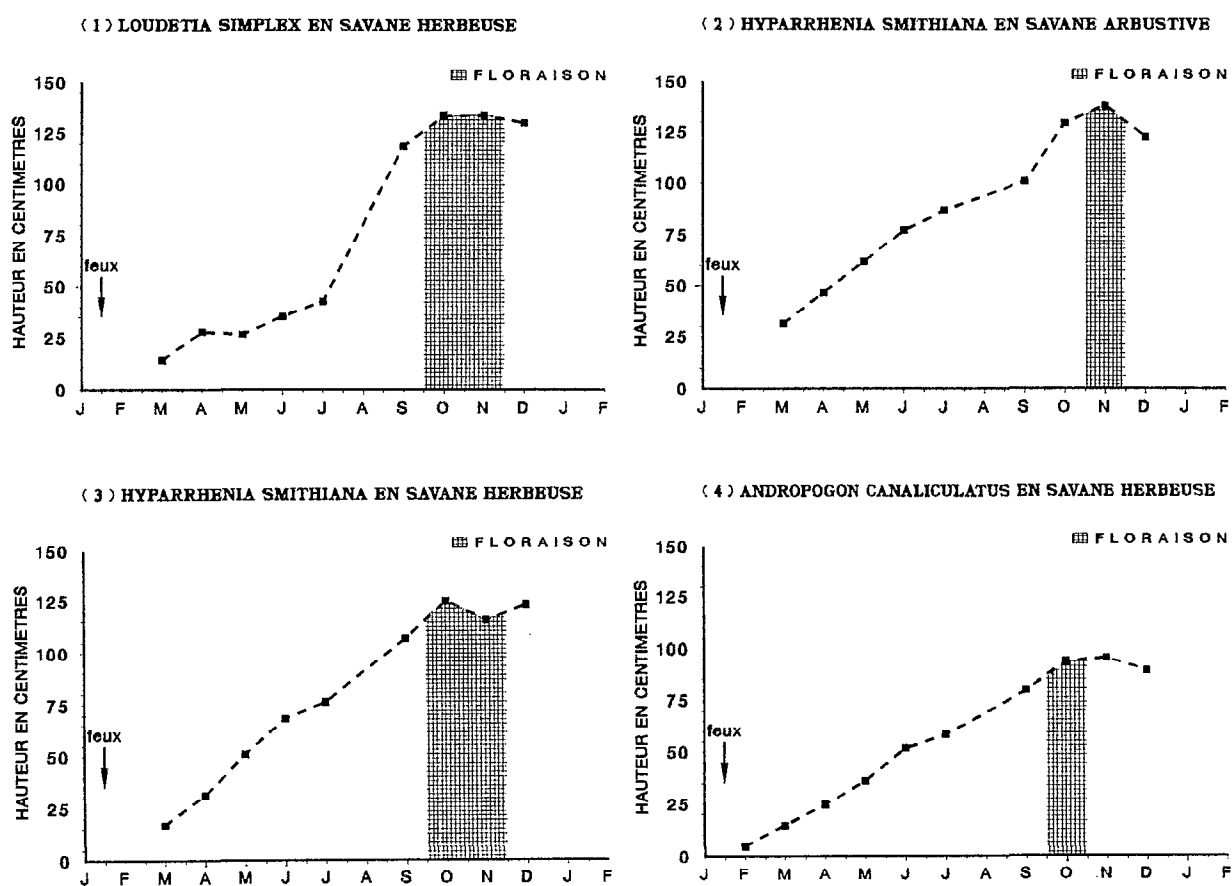


Figure IV.3 Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Lamto (06 ° N, 05 ° 02' W) en 1980

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

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Andropogon ascinodis</i>								MMM	MMM	**F		
<i>Andropogon gayanus</i>										***		
<i>Andropogon schirensis</i>								MMM	MM*	***		
<i>Andropogon tectorum</i>									M**	*		
<i>Beckeropsis unisetata</i>												***
<i>Brachiaria jubata</i>					***	**F	*F*	F*F				
<i>Ctenium newtonii</i>								***	**F	*F*		
<i>Cymbopogon giganteus</i>								MMM		***		
<i>Elionurus ciliaris</i>										***		
<i>Hyparrhenia smithiana</i>									MM*	***		
<i>Hyparrhenia subplumosa</i>										***		
<i>Hyperthelia dissoluta</i>										***		
<i>Loudetia simplex</i>								***				
<i>Monocymbium ceresiiforme</i>									MM*	**F		
<i>Schizachyrium sanguineum</i>								MMM	M**	*FF		
M : stade de la montaison												
F : fructification												
* : floraison												
REMARQUE : Toutes les espèces ont entièrement perdu leurs semences en novembre.												

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

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

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* 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 gyanus*, 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 Nigeria, 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.

La sénescence

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.

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

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

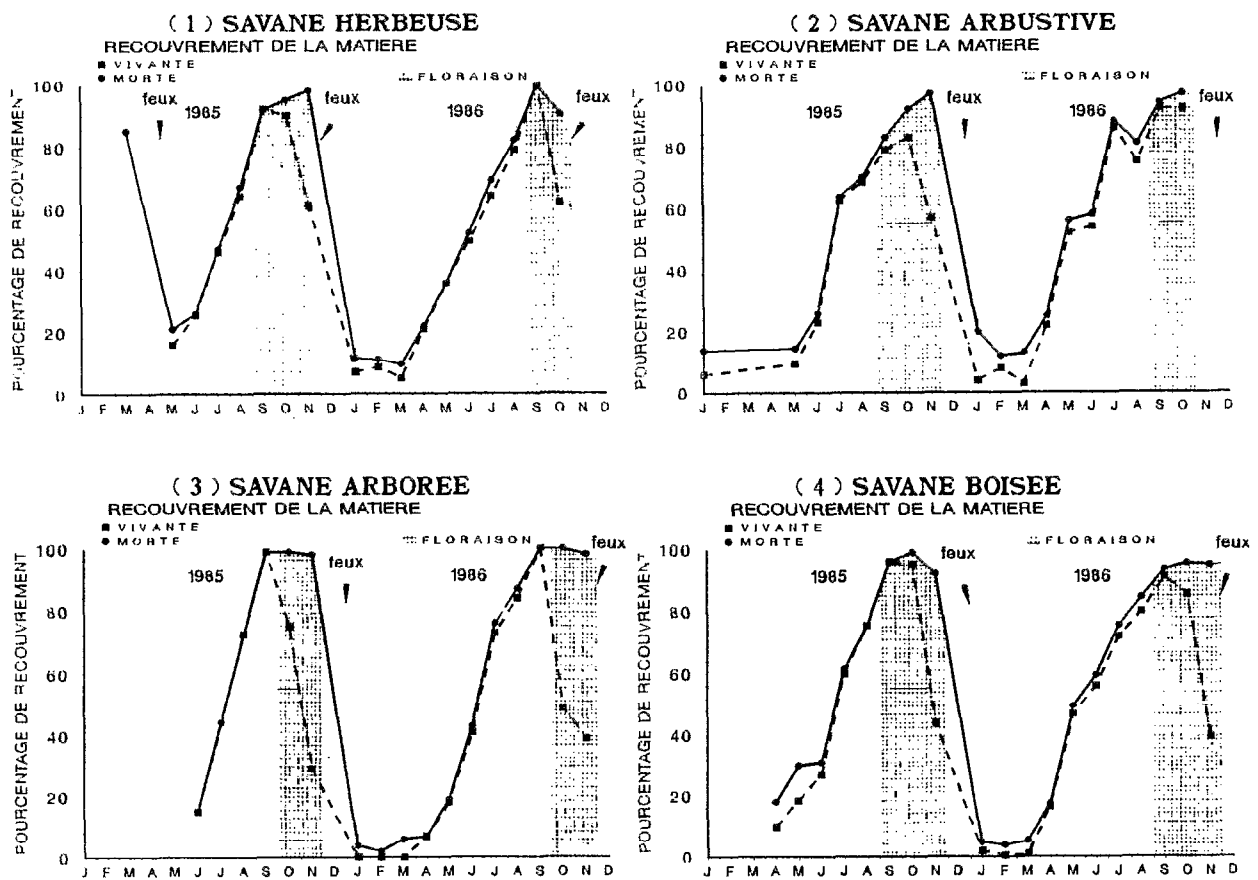


Figure IV.4 Évolution saisonnière du recouvrement de la strate herbacée dans les savanes de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W) en 1985 et 1986

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.

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.

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.

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'atteignent 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

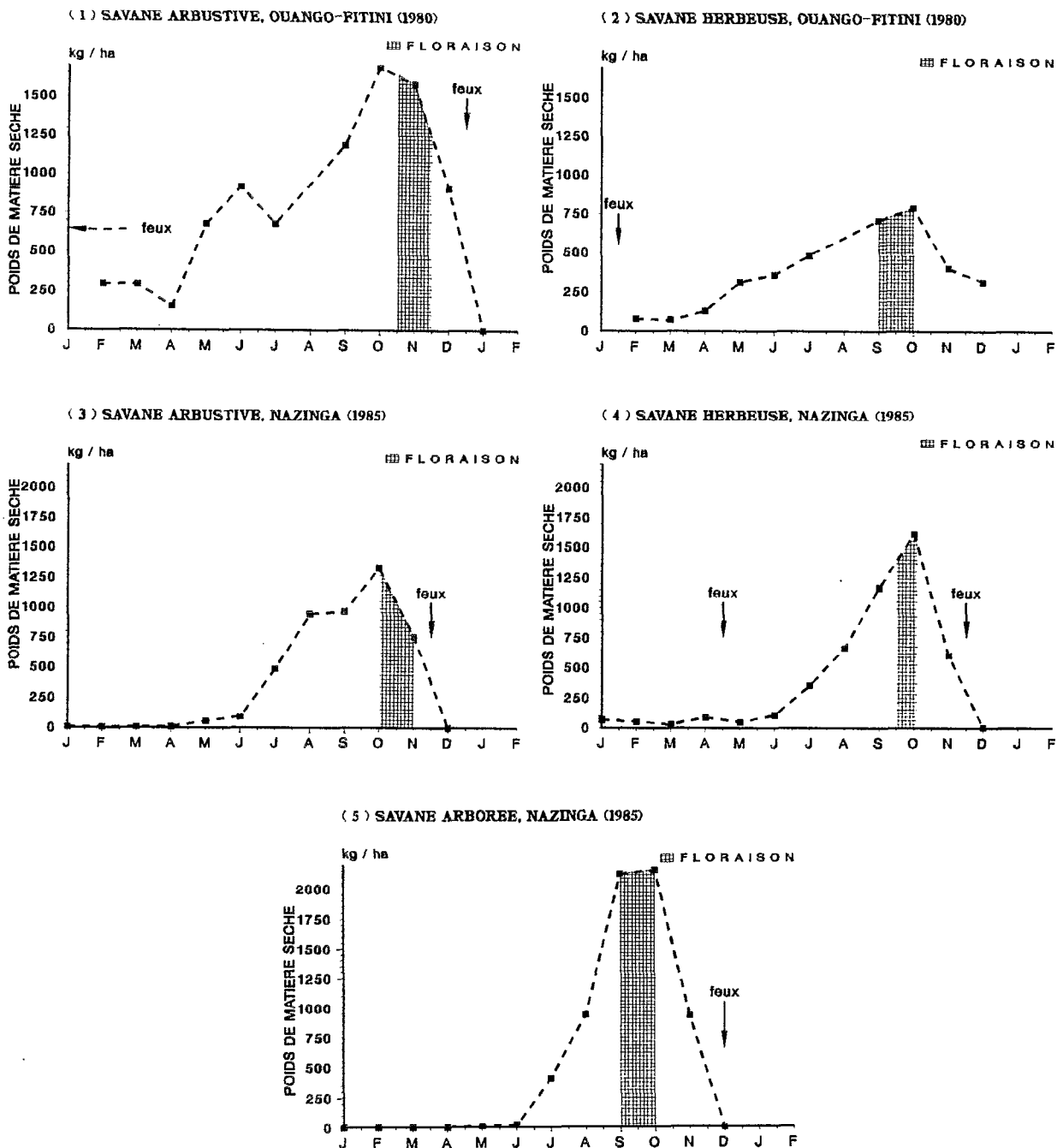


Figure IV.5 Cycle de la biomasse d'*Andropogon ascinodis* dans les savanes de Ouango-Fitini (09° 35' N, 04° 01' W) et de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W)

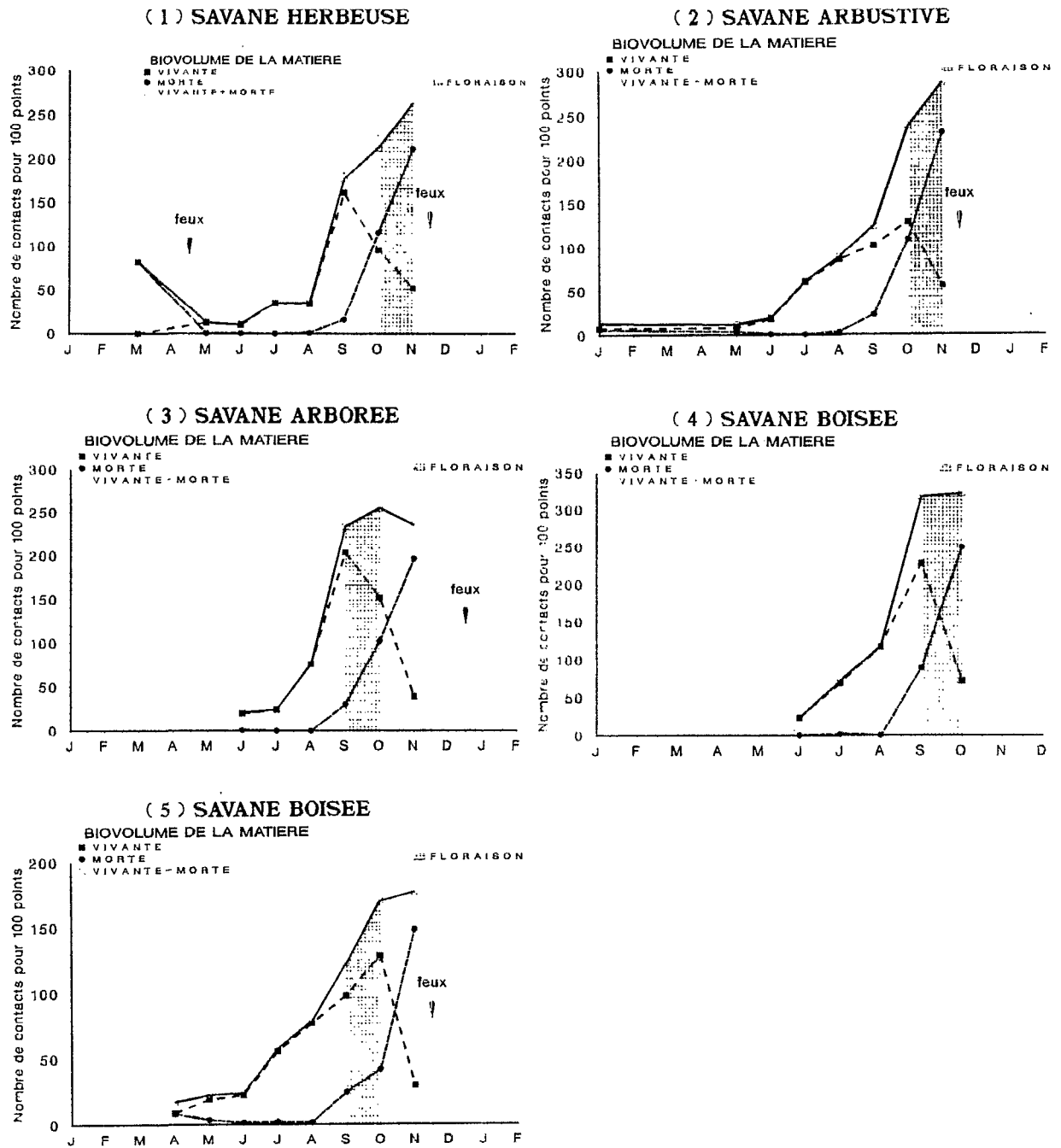


Figure IV.6 Cycle des biovolumes d'*Andropogon ascinodis* dans les savanes de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W) en 1985

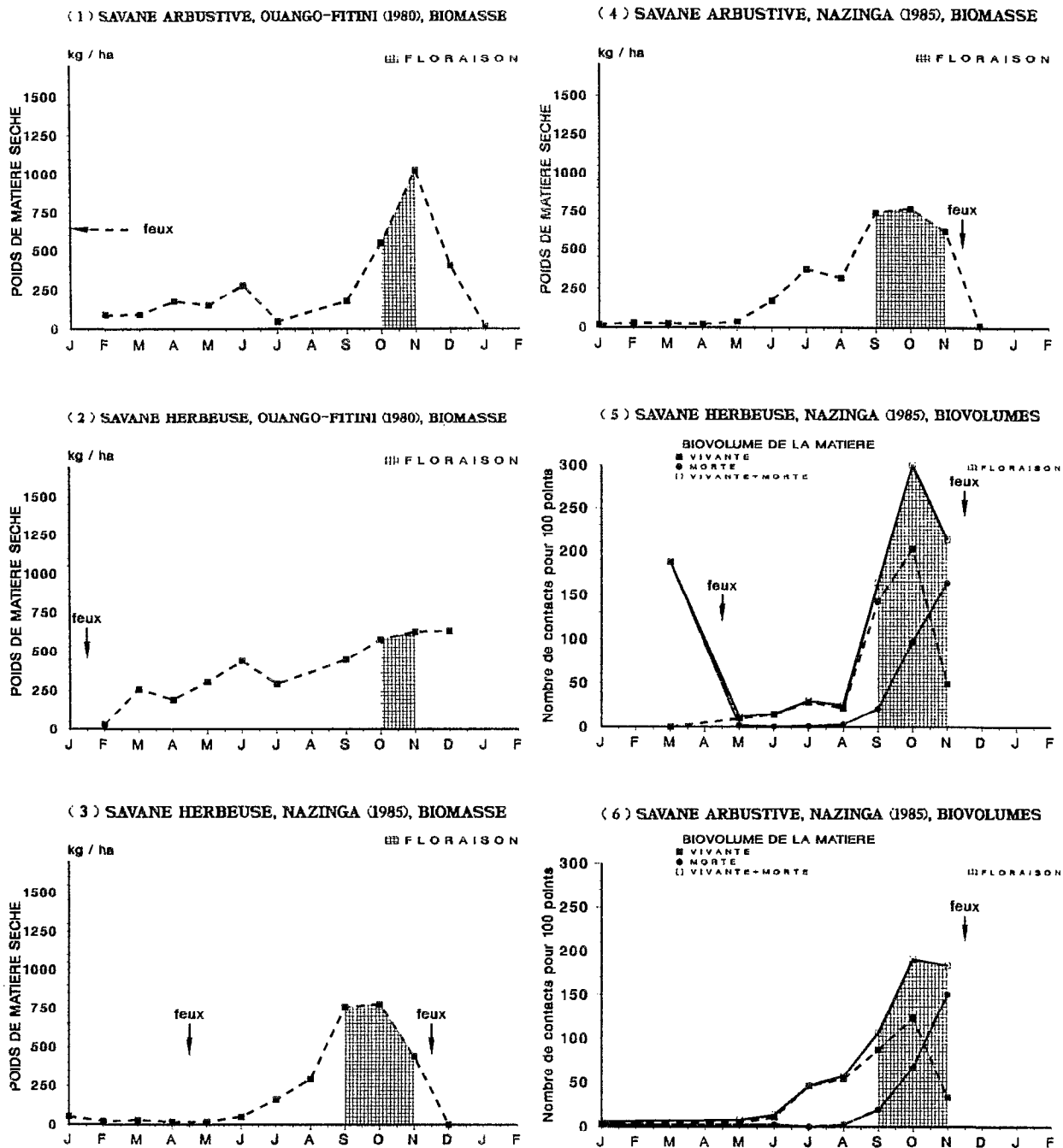


Figure IV.7 Cycle de la biomasse ou des biovolumes de *Schizachyrium sanguineum* à Ouango-Fitini (09° 35' N, 04° 01' W) et à Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W)

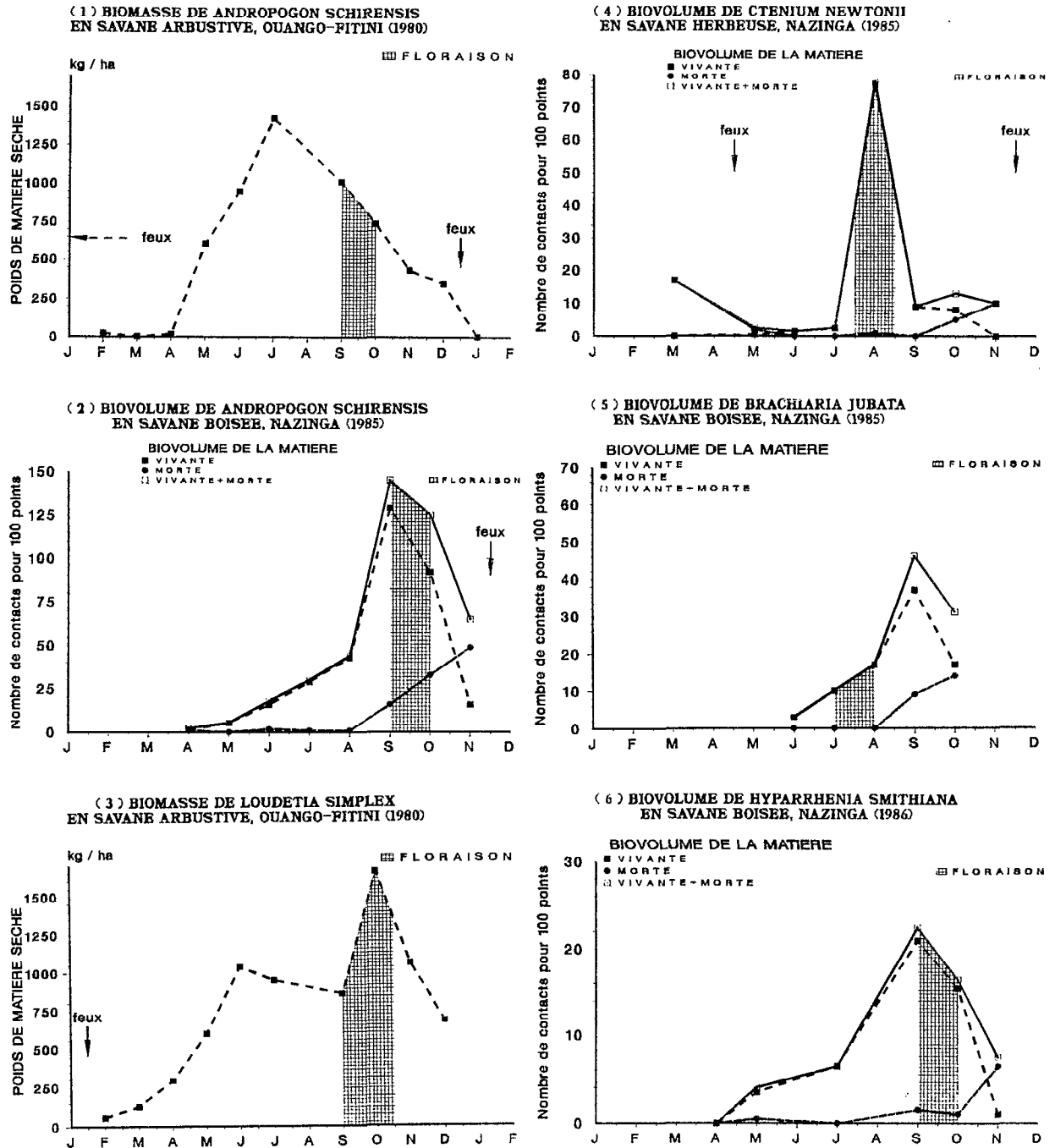


Figure IV.8 Cycle de la biomasse ou des biovolumes de diverses Graminées pérennes à Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W) et à Ouango-Fitini (09° 35' N, 04° 01' W)

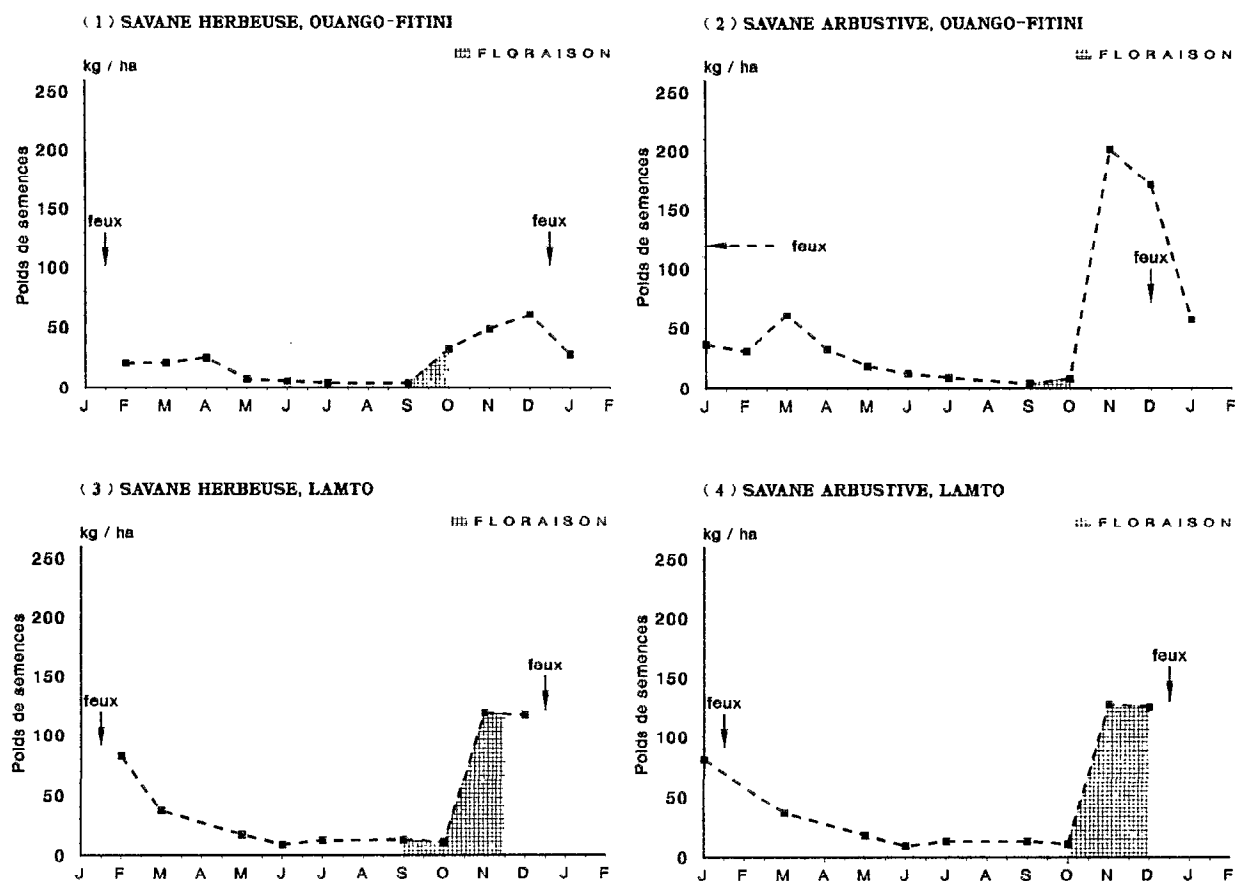


Figure IV.9 Évolution de la réserve du sol en semences de Graminées pérennes dans les savanes de Côte-d'Ivoire (1980)

Vers août-septembre, survient une deuxième phase, dénommée "montaison", pendant laquelle apparaissent des entre-nœuds 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-nœuds 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.

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

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

♦ La variabilité 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).

COUGHENOUR *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 COUGHENOUR *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.

Cycle phénologique des Graminées annuelles

Les étapes 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 minus*, 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).

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

ESPÈCES	HABITAT	PÉRIODE DE FLORAISON											
		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Andropogon fastigiatus</i>	C											***	
<i>Andropogon pseudapricus</i>	C, B											***	
<i>Aristida kerstingii</i>	C									***			
<i>Brachiaria stigmatiasata</i>	R										***		
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	C									***	***		
<i>Loudetia hordeiformis</i>	R										***		
<i>Loudetia togoensis</i>	C									***	***		
<i>Loudetiopsis kerstingii</i>	C									***			
<i>Panicum pansum</i>	C									***			
<i>Paspalum scrobiculatum</i>	H									***			
<i>Pennisetum subangustum</i>	C											***	
<i>Rhynchane triaristata</i>	C, R											***	
<i>Rottboellia exaltata</i>	S(B)									***	***		
<i>Schizachyrium delicatum</i>	C									***			
<i>Schizachyrium rudérale</i>	R									***			
<i>Sorghastrum bipennatum</i>	S(B)									***	***		
<i>Sporobolus pectinellus</i>	C								***	***	***		
<i>Tripogon minimus</i>	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 (1971b)

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

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

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

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

Dans le site plus septentrional et dégradé de Gampéla, où dominent les annuelles, l'évolution est encore plus rapide (tab. IV.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 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.

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.

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.

Cycle phénologique des Légumineuses herbacées

Les étapes du cycle saisonnier

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

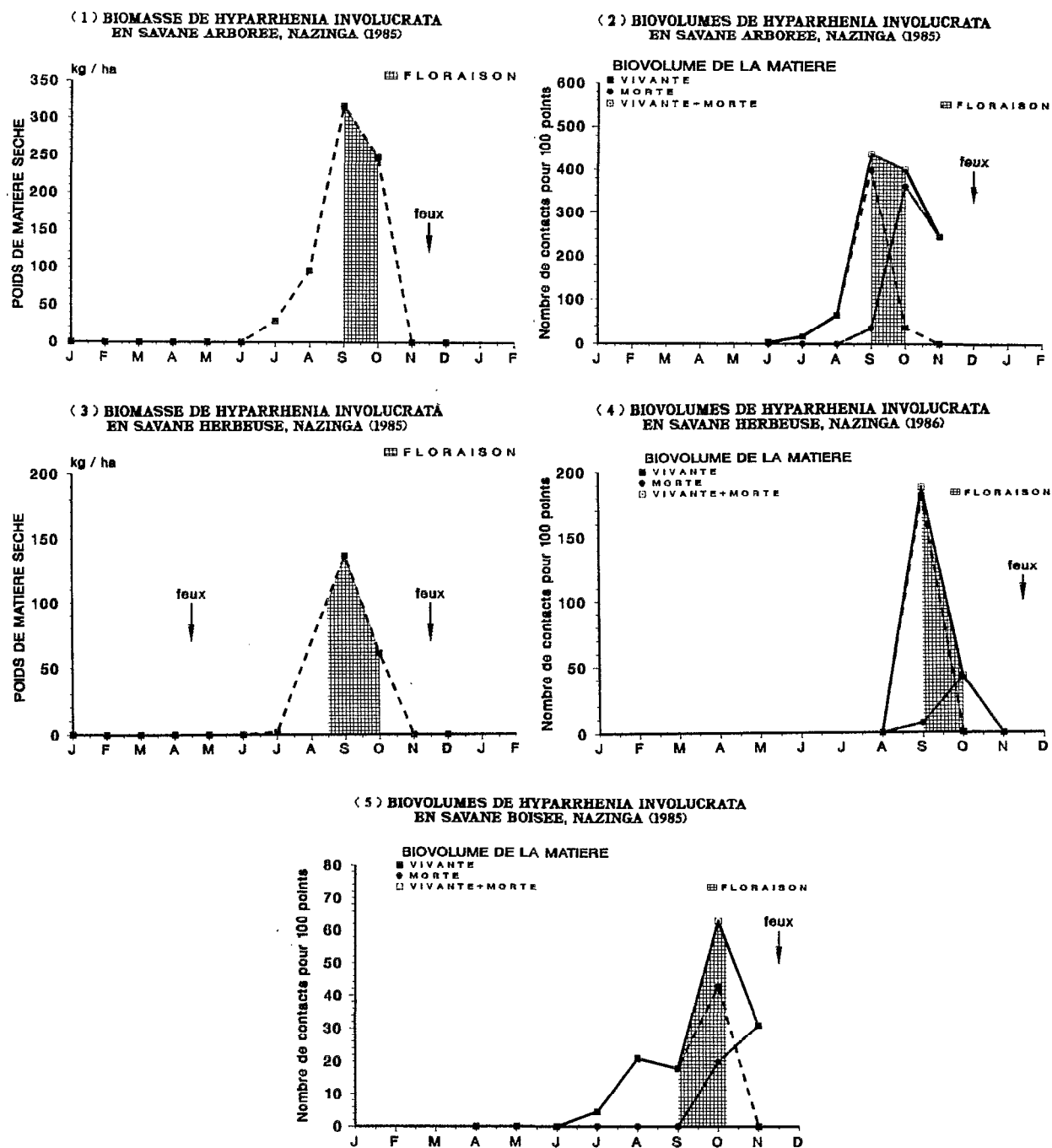


Figure IV.10 (1) Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Graminées annuelles des savanes de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W) : *Hyparrhenia involucreta*

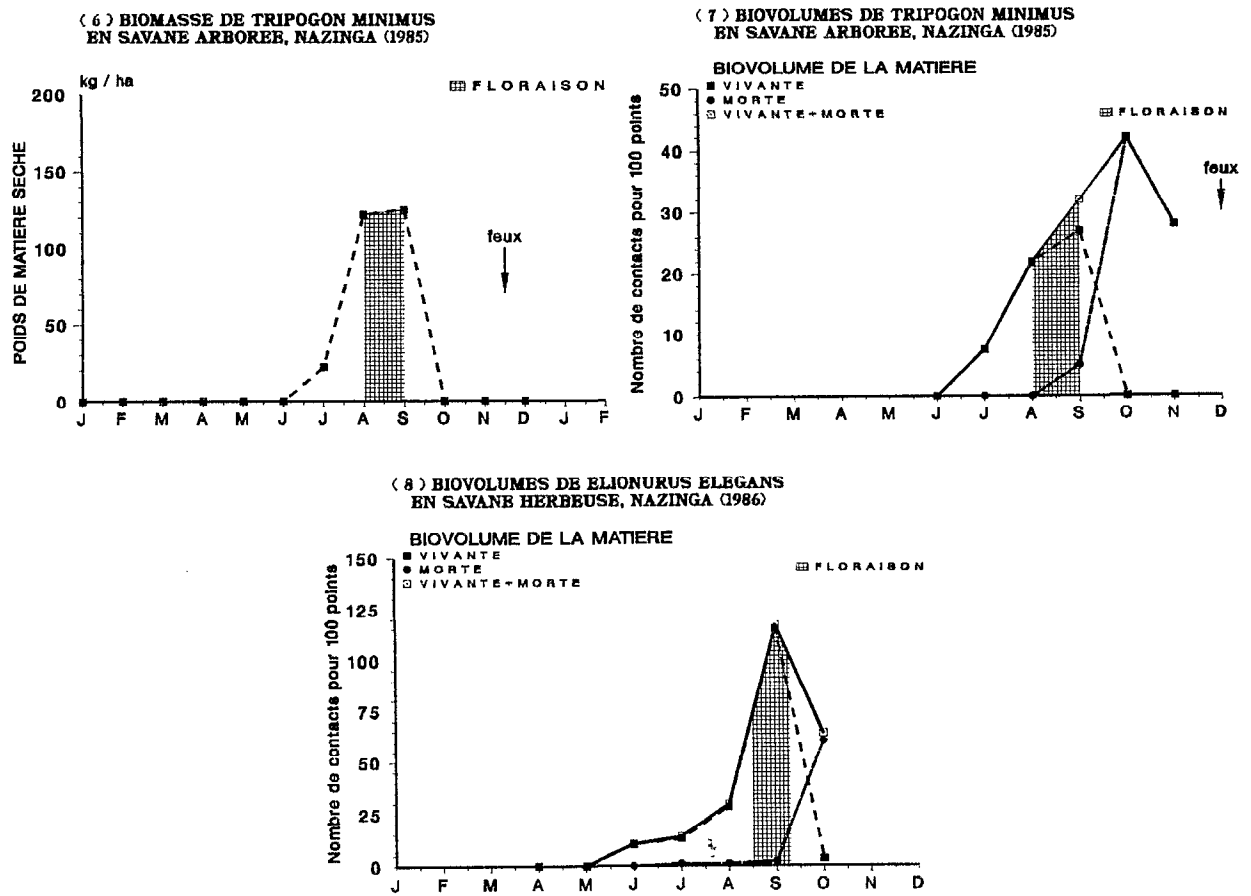


Figure IV.10 (2) Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Graminées annuelles des savanes de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W) : diverses espèces

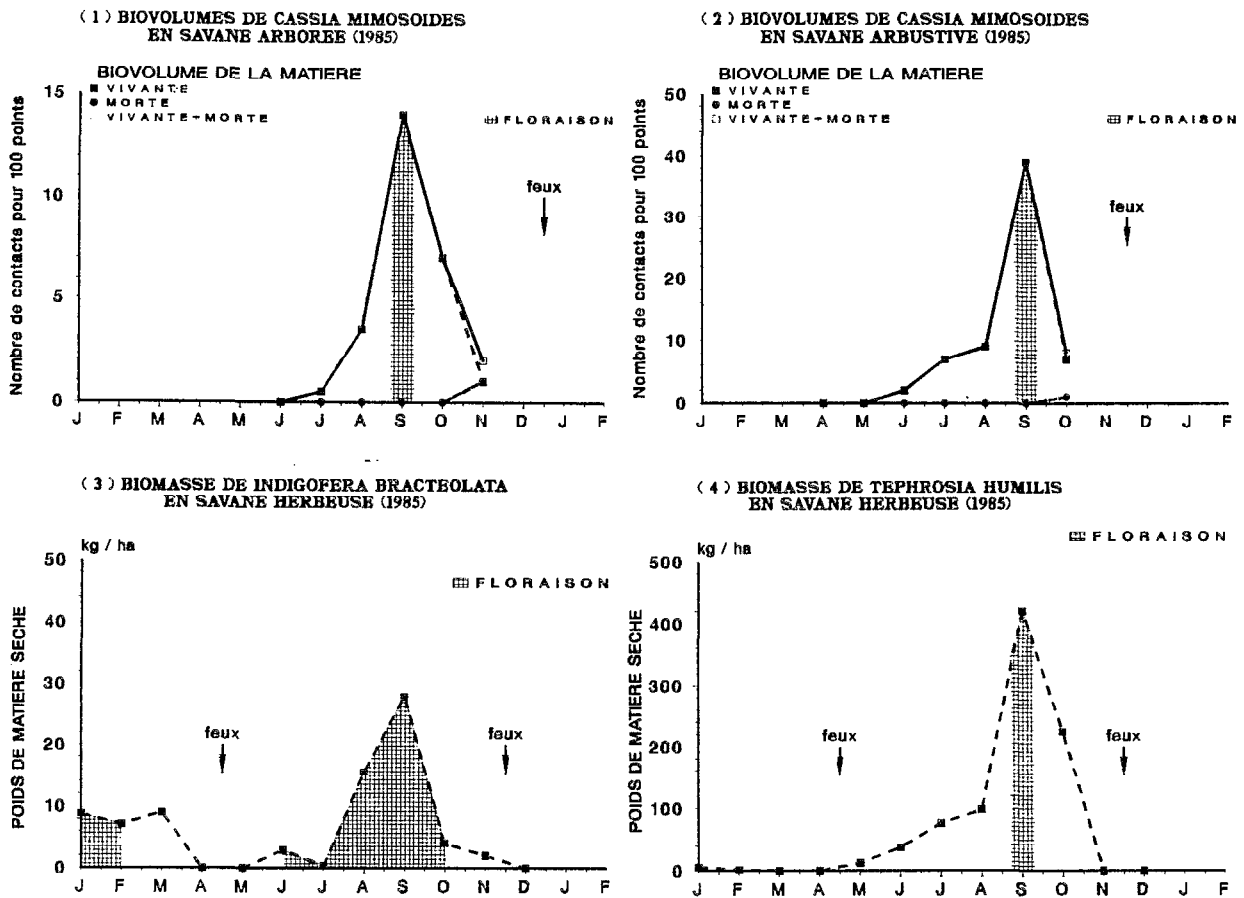


Figure IV.11 Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Légumineuses herbacées des savanes de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00 "W)

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 (1971b) 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.

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

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).

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

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Alysicarpus glumaceus</i>										**F	FFF	
<i>Cassia mimosoides</i>							ggg	AAA		***	FFF	SSD
<i>Crotalaria atrorubens</i>										***	FFF	
<i>Crotalaria macrocalyx</i>									***			
<i>Crotalaria microcarpa</i>								fff		***		
<i>Eriosema griseum</i>				fff				***	***	*F*	*FD	DDD
<i>Eriosema pelegri</i>							***					
<i>Indigofera bracteolata</i>	f	*F*	F**	*F*	F**	F**	F**	F**	F**	F**	F**	F**
<i>Indigofera dendroides</i>							***	***	***	FFF		
<i>Indigofera geminata</i>								***				
<i>Indigofera omissa</i>										***		
<i>Indigofera spicata</i>						***	***	***	***	*FF		
<i>Macrotyloma chrysanthus</i>								***	***	*FF		
<i>Rhynchosia procurrens</i>									***	*FF		
<i>Tephrosia bracteolata</i>								ggg	***	FFF	SSD	DDD
<i>Tephrosia elegans</i>						ggg			***	FFF	FSD	DDD
<i>Tephrosia humilis</i>									***	FFF	FFS	DDD
<i>Vigna ambacensis</i>							AAA		**F			

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

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 (1971b) et de MONFORT (1985)

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Alysicarpus glumaceus</i>			fff									***
<i>Cassia mimosoides</i>							***					
<i>Centrosema pubescens</i>										***		
<i>Crotalaria goreensis</i>										***		
<i>Indigofera dendroides</i>									***			
<i>Indigofera paniculata</i>			fff									***
<i>Indigofera polysphaera</i>			fff									***
<i>Pseudarthria hookeri</i>									***			
<i>Rhynchosia sublobata</i>		ff*	*f*	F								
<i>Tephrosia bracteolata</i>			fff					***	***	*		
<i>Tephrosia elegans</i>			fff									***
<i>Tephrosia flexuosa</i>									***	***	***	
<i>Teramnus andongensis</i>										***		
<i>Vigna filicaulis</i>										***		
<i>Vigna racemosa</i>									***			
f : émergence des premières jeunes feuilles												
* : floraison												
						F : fructification						

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

Cycle phénologique de divers groupes de Dicotylédones herbacées

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 barberka* 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, 1971b). D'autres ne fleurissent qu'en octobre-novembre, bien que les premières repousses de jeunes feuilles (*Borreria octodon*) 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.

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

FAMILLES ET ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	
ACANTHACEAE													
<i>Justicia schimperi</i>								***	***				
<i>Lepidagathis anobrya</i>				fff		AAA			***	**F	**F		
<i>Lepidagathis heudelotiana</i>		fff	fff	AAA					***	***	*FF		
AMARANTHACEAE													
<i>Pandiaka heudelotii</i>							AAA	***	***	*FF	SSS	DDD	
AMPELIDACEAE													
<i>Ampelocissus grantii</i>								***					
<i>Cissus adenocaulis</i>								***					
<i>Cissus palmatifida</i>						ff*	***	AFf		SSS	DDD	DDD	
<i>Cissus populnea</i>					***	***	AA*						
CARYOPHYLLACEAE													
<i>Polycarpaea eriantha</i>									***	***	FFF		
<i>Polycarpaea linearifolia</i>									***	***	*FF		
CONVOLVULACEAE													
<i>Evolvulus alsinoides</i>					***								
<i>Ipomoea argenteaurata</i>			***	***	***	***	F**	F**	FFF				
<i>Ipomoea blépharophylla</i>								***					
<i>Merremia kentrocaulos</i>													
COMPOSITAE													
<i>Aspilia helianthoides</i>		fff					***	***	**F	**F	FFF	SSS	DDD
<i>Aspilia multiflora</i>									***				
<i>Dicoma sessiliflora</i>								AAA		**F	FFF		
<i>Senecio baberka</i>		**F	ffF	fff		AAA							
<i>Vernonia nigriflora</i>									***	***			
<i>Vernonia pumila</i>							***	Fff					
<i>Vernonia purpurea</i>								AAA	A**	FFF	SSS	DDD	
EUPHORBIACEAE													
<i>Euphorbia convolvuloides</i>								***					
LABIATAE													
<i>Haumaniastrum lilacinum</i>										***	*FF		
<i>Solenostemon sp.</i>													
MALVACEAE													
<i>Wissadula amplissima</i>								ggg		FFF	SSS	DDD	
ONAGRACEAE													
<i>Ludwigia sp.</i>									***				
OXALIDACEAE													
<i>Biophytum umbraculum</i>											**F		
POLYGALACEAE													
<i>Polygala arenaria</i>								***	***	***			
<i>Polygala baikei</i>									***	FFF			
<i>Polygala guineensis</i>							AA*	***	***	*FF			
RUBIACEAE													
<i>Borreria octodon</i>						fff					***		
<i>Borreria radiata</i>							ggg		***	FFF			
<i>Borreria scabra</i>							ggg		***	FFF			
<i>Kohautia senegalensis</i>									***				
<i>Oldenlandia corymbosa</i>										***			
SCROFULARIACEAE													
<i>Heliotropium strigosum</i>							***	***					
<i>Striga aspera</i>								***					
<i>Striga bilabiata</i>						***	***						
<i>Striga brachycalyx</i>									***	**F			
<i>Striga passargei</i>									***				
TURNERACEAE													
<i>Tricliceras pilosum</i>								***					

f : émergence des premières jeunes feuilles (chez les pérennes)

g : germination (chez les espèces annuelles)

A : apparition des premières feuilles adultes

* : floraison

F : fructification

S : premières feuilles sèches

D : défeuillaison

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.

Cycle phénologique de divers groupes de Monocotylédones herbacées non graminéennes

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.

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

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Bulbostylis coleotricha</i>								***				
<i>Bulbostylis filamentosa</i>							***					
<i>Cyperus dilatatus</i>							***	***	***	FFF		
<i>Cyperus esculentus</i>							***					
<i>Cyperus haspan</i>									***			
<i>Cyperus iria</i>								***				
<i>Cyperus podocarpus</i>							***					
<i>Cyperus schweinfurthianus</i>								***				
<i>Fimbristylis dichotoma</i>								***				
<i>Fimbristylis hispidula</i>					fff	***	***	***	***			
<i>Fimbristylis ovata</i>								**F				
<i>Fimbristylis pilosa</i>						***	***	***		FFF		
<i>Lipocarpa albiceps</i>							***	***				
<i>Mariscus cylindristachyus</i>					***	***	***	***				
<i>Scleria bulbifera</i>						fff	***	***	***	FFF		

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

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

ESPÈCES	DATE DE FLORAISON											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Ascolepis protea</i>									***			
<i>Bulbostylis filamentosa</i>					***	***	***					
<i>Bulbostylis metralis</i>					***	***	***					
<i>Cyperus reduncus</i>											***	
<i>Fimbristylis ferruginea</i>					***	***	***					
<i>Fimbristylis hispidula</i>					***	***	***	***				
<i>Fimbristylis ovata</i>					***	***	***	***	***			
<i>Fimbristylis scabrada</i>					***	***	***					
<i>Scleria bulbifera</i>					***	***	***	***	***	***		
<i>Scleria lithosperma</i>						***	***	***				

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, 1971b), 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).

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, 1971b).

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

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 (1971b)

ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Bulbostylis filamentosa</i>				***	**F	FFF						
<i>Bulbostylis pilosa</i>			***									
<i>Cyperus ledermannii</i>		f**		FFF								
<i>Cyperus tenuiculmis</i> var. <i>schweinfurthianus</i>		fff	f**	***	*FF	FFF						
<i>Fimbristylis hispidula</i>					***	***	***	***	***			
<i>Fimbristylis scabrida</i>			***	***		FFF						
<i>Killinga erecta</i>							***					
<i>Mariscus alternifolius</i>		fff	***									
<i>Scleria achtenii</i>										***		
<i>Scleria lagoënsis</i>			fff						***	**F	FFF	

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

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

FAMILLES ET ESPÈCES	STADES PHÉNOLOGIQUES											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
ARACEAE												
<i>Stylochiton hypogaeus</i>						ffA	AAA			SSD	DDD	
<i>Stylochiton warneckei</i>						ffA	AAA			SSD	DDD	
COMMELINACEAE												
<i>Aneilema lanceolatum</i>			ff*	***	***	***	***					
<i>Cyanotis angusta</i>						***	***					
<i>Cyanotis lanata</i>					***	***						
<i>Cyanotis sp.</i>							***					
HYPOXYDACEAE												
<i>Curculigo pilosa</i>						***						
IRIDACEAE												
<i>Gladiolus klattianus</i>								AAA	***		FFD	DDD
LILIACEAE												
<i>Chlorophytum blepharophyllum</i>				AAA	***	***	FFF					
<i>Chlorophytum cf macrophyllum</i>							***					
<i>Chlorophytum cf stenopetalum</i>							***	FFF				
<i>Iphigenia ledermannii</i>									***			
<i>Scilla sudanica</i>							*F*					
ZINGIBERACEAE												
<i>Costus spectabilis</i>					fff	***						
<i>Kaempferia aethiopica</i>					***	**f	fff					
<p>f : émergence des premières jeunes feuilles F : fructification A : apparition des premières feuilles adultes D : défeuillaison * : floraison</p>												

Chapitre V

TYPES PHÉNOLOGIQUES DES ESPÈCES ET STRUCTURE PHÉNOLOGIQUE DES PHYTOCÉNOSES EN SAVANE

La grande variabilité phénologique des plantes de savane est due 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 types biologiques éloignés, 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.

LA VARIABILITÉ INTERSPÉCIFIQUE DE LA PHÉNOLOGIE

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 défeuillage 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 smüthiana* 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 herbueux. 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.

LA LIAISON ENTRE LES CARACTÈRES PHÉNOLOGIQUES CHEZ LES ESPÈCES 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.

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)

			ÉMERGENCE DES FEUILLES IMMÉDIATE		ÉMERGENCE DES FEUILLES RETARDÉE	
			FLORAISON COURTE	FLORAISON LONGUE	FLORAISON COURTE	FLORAISON LONGUE
F L O R A I S O N A N T É R I E U R E	Tardive	*	*	*	*	
	Moyenne	*	*	3	0	
	Précoce	1	10	2	7	
F L O R A I S O N D I F F É R É E	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)						

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 est effectivement réalisable. 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 χ^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 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.

CARACTÉRISATION DE LA PHÉNOLOGIE 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.

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 OBSERVÉS			Total
	P	M	T	
I	23	3	17	43
R	9	25	24	58
Total	32	28	41	101

LÉGENDE

P : floraison précoce
 M : floraison moyenne
 T : floraison tardive
 I : émergence immédiate
 R : émergence retardée

$\chi^2 = 22.88$ d.d.l. = 2

2. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles et longueur de la floraison

	EFFECTIFS OBSERVÉS		Total
	C	L	
AS	6	17	23
D	64	14	78
Total	70	31	101

LÉGENDE

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

$\chi^2 = 23.59$ d.d.l. = 1

3. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles et précocité de la floraison

	EFFECTIFS OBSERVÉS			Total
	P	M	T	
AS	20	3	0	23
D	12	25	41	78
Total	32	28	41	101

LÉGENDE

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

$\chi^2 = 43.12$ d.d.l. = 2

4. Précocité et longueur de la floraison

	EFFECTIFS OBSERVÉS			Total
	P	M	T	
C	8	23	39	70
L	24	5	2	31
Total	32	28	41	101

LÉGENDE

P : floraison précoce
 M : floraison moyenne
 T : floraison tardive
 C : floraison courte
 L : floraison longue

$\chi^2 = 44.54$ d.d.l. = 2

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 OBSERVÉS		
	L	H	Total
I	26	17	43
R	12	46	58
Total	38	63	101

LÉGENDE

L : espèce ligneuse

H : espèce herbacée

I : émergence immédiate

R : émergence retardée

$\chi^2 = 15.00$ d.d.l. = 1

2. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles

	EFFECTIFS OBSERVÉS		
	L	H	Total
AS	17	6	23
D	21	57	78
Total	38	63	101

LÉGENDE

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

$\chi^2 = 14.77$ d.d.l. = 1

3. Concomitance de la floraison avec l'émergence des jeunes feuilles et précocité de la floraison

	EFFECTIFS OBSERVÉS		
	C	LG	Total
L	12	26	38
H	58	5	63
Total	70	31	101

LÉGENDE

C : floraison courte

LG : floraison longue

L : espèces ligneuses

H : espèces herbacées

$\chi^2 = 37.97$ d.d.l. = 1

4. Précocité de la floraison

	EFFECTIFS OBSERVÉS			
	P	M	T	Total
L	29	7	2	38
H	4	20	29	53
Total	33	27	31	91

LÉGENDE

P : floraison précoce

M : floraison moyenne

T : floraison tardive

L : espèces ligneuses

H : espèces herbacées

$\chi^2 = 47.53$ 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)

ÉMERGENCE DES FEUILLES	FLORAISON			NOMBRE D'ESPÈCES
	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

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 représentées. Quatre combinaisons regroupent à elles seules plus de 70 % des ligneux étudiés (tab. V.4). 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).

Chez les végétaux herbacés, l'émergence des feuilles est indifféremment immédiate ou retardée, mais les trois autres critères présentent une occurrence plus élevée de l'une de leurs 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 espèces 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.

Tableau V.5 Combinaisons phénologiques les plus fréquentes chez les végétaux herbacés de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W)

ÉMERGENCE DES FEUILLES	FLORAISON			NOMBRE D'ESPÈCES	GROUPE TAXONOMIQUE
	Concomitance avec l'émergence	Précocité	Durée		
immédiate	différée	tardive	courte	15	Graminées pérennes Cypéracées Légumineuses annuelles <i>Cissus palmatifida</i> <i>Chlorophytum</i> spp. <i>Vernonia pumila</i>
retardée	différée	moyenne	courte	9	
retardée	différée	tardive	courte	3	
retardée	simultanée	moyenne	courte	3	

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 OBSERVÉS			LÉGENDE
	A	P	Total	
I	0	43	43	A : espèces annuelles
R	30	25	55	P : espèces pérennes
Total	30	68	98	I : émergence immédiate
				R : émergence retardée

$$\chi^2 = 31.28 \quad \text{d.d.l.} = 1$$

2. Date d'émergence des jeunes feuilles (plantes herbacées)

	EFFECTIFS OBSERVÉS			LÉGENDE
	A	P	Total	
I	0	17	17	A : espèces annuelles
R	30	13	43	P : espèces pérennes
Total	30	30	60	I : émergence immédiate
				R : émergence retardée

$$\chi^2 = 21.01 \quad \text{d.d.l.} = 1$$

3. Longueur de la floraison (plantes ligneuses et herbacées)

	EFFECTIFS OBSERVÉS			LÉGENDE
	A	P	Total	
C	30	31	61	A : espèces annuelles
L	0	37	37	P : espèces pérennes
Total	30	68	98	C : floraison courte
				L : floraison longue

$$\chi^2 = 23.96 \quad \text{d.d.l.} = 1$$

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 due 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'émergence des feuilles distinguent, quant à elles, les végétaux ligneux des herbacés (tab. V.7).

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

CRITÈRE PHÉNOLOGIQUE	ESPÈCES LIGNEUSES	HERBES PÉRENNES	HERBES ANNUELLES
Émergence 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

CLASSIFICATION DES PHÉNOLOGIES

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 (1971b) 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 leurs 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 proposé 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 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

Tableau V.8 Application de la classification phénologique proposée par CESAR (1971b) à divers sites d'Afrique de l'Ouest

Type de cycle phénologique		Type biologique fréquent	EXEMPLE D'ESPÈCES de		
			LAMTO *	DOROPO **	NAZINGA ***
FLORAISON PRÉCOCE	CYCLE COURT (1)	Géophyte	<i>Cyperus tenuiculmis</i>	<i>Curculigo pilosa</i> <i>Haemanthus multiflorus</i>	<i>Senecio baberka</i> <i>Aneilema lanceolatum</i>
	CYCLE LONG (2)	Hémicryptophyte	<i>Imperata cylindrica</i>	<i>Cochlospermum tinctorium</i> <i>Vernonia perottetii</i> <i>Cymbopogon proximus</i>	<i>Indigofera bracteolata</i> <i>Lepidagathis heudelotiana</i> <i>Cochlospermum tinctorium</i>
TARDIVE	ÉMERGENCE IMMÉDIATE CYCLE COURT (3)	Hémicryptophyte	<i>Scleria lagoensis</i>	<i>Brachiaria jubata</i> <i>Sporobolus pyramidalis</i> Cypéracées en général	<i>Brachiaria jubata</i>
	CYCLE LONG (4)		<i>Hyparrhenia smithiana</i> Graminées pérennes en général	Andropogonées Graminées pérennes en général	<i>Andropogon ascinioidis</i> Graminées pérennes en général
FLORAISON	ÉMERGENCE RETARDÉE CYCLE COURT (5)	Thérophyte	<i>Sorghastrum bipennatum</i> <i>Aspilia bussei</i>	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> <i>Digüaria horizontalis</i>	<i>Hyparrhenia involucreta</i> <i>Sporobolus festivus</i>
	CYCLE LONG (6)		<i>Cassia mimosoides</i> <i>Tephrosia elegans</i>	<i>Cassia mimosoides</i> Diverses Rubiacées	<i>Cassia mimosoides</i> <i>Tephrosia elegans</i> <i>Tephrosia bracteolata</i> <i>Chasmopodium caudatum</i>
NOTES :					
* : CESAR (1971b) voir aussi MENAUT ET CESAR (1982)			Lamto : Côte-d'Ivoire, (06° 13' N, 05° 02' W)		
** : d'après HOFFMANN (1983)			Doropo : Côte-d'Ivoire (09° 49' N, 03° 19' W)		
*** : observations personnelles			Nazinga : Burkina Faso (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W)		

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 PHÉNOLOGIQUE	Correspondance avec la classification de CESAR *	CARACTÈRES BIOLOGIQUES et PHÉNOLOGIQUES	EXEMPLES D'ESPÈCES 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 <i>Andropogon ascinioidis</i>
Arbres sempervivents 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 <i>Combretum collinum</i> **
Espèces éphémères (3)	(5) pp	annuelles à cycle court de saison des pluies, appareil végétatif très réduit,	<i>Polycarpaea eriantha</i> <i>Microchloa indica</i>
Espèces à cycle long (4)	(5) pp (6)	annuelles à cycle de saison des pluies, croissance végétative se poursuivant pendant la reproduction	Légumineuses annuelles <i>Polygala guineensis</i>
Pérennes à dormance saisonnière (5)	(1)	biomasse aérienne saisonnière bulbes, rhizomes, xylopodes	<i>Gladiolus klattianus</i> <i>Curculigo pilosa</i> <i>Costus spectabilis</i>
Espèces semperviventes à floraison continue (6)	(2) pp	biomasse souterraine importante	<i>Indigofera bracteolata</i>
* : voir tableau précédent ** : voir dans le texte les réserves à faire au sujet de cette classe			

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'activité 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 PHÉNOLOGIQUE	Correspondance avec les classifications de CESAR (A) et de MONASTERIO (B)		CARACTÈRES BIOLOGIQUES ET PHÉNOLOGIQUES	EXEMPLES D'ESPÈCES DE NAZINGA, DOROPO ou LAMTO
	(A)	(B)		
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, <i>Andropogon ascinodis</i>
Pérennes à phase de semi-repos, cycle court, floraison tardive (b)	(3) pp	(1) pp	émergence de saison sèche, floraison plus précoce, biomasse importante	<i>Brachiaria jubata</i> <i>Scleria lagoënsis</i> Cypéracées en général
Pérennes à phase de semi-repos, floraison précoce (c)	(2) pp	-	émergence et floraison de saison sèche	<i>Imperata cylindrica</i> <i>Cochlospermum tinctorium</i> <i>Cymbopogon spp</i>
Espèces éphémères (d)	(5) pp	(3) pp	annuelles à cycle très court de saison des pluies, appareil végétatif réduit, biomasse faible, localisation dans sites vides ou perturbés	<i>Polycarpaea eriantha</i> <i>Microchloa indica</i> <i>Polygala arenaria</i>
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 <i>Aspilia bussei</i>
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 <i>Polygala guineensis</i>
Pérennes à dormance saisonnière (g)	(1) pp	(5) pp	biomasse aérienne saisonnière, présence de bulbes, rhizomes, xylopoies	Liliacées en général <i>Senecio baberka</i> <i>Curculigo pilosa</i> <i>Costus spectabilis</i>
Espèces sempervirentes à floraison continue (h)	(2) pp	(6) pp	biomasse souterraine importante, production continue de fleurs branche par branche	<i>Indigofera bracteolata</i>
Ligneux à floraison de saison sèche (i)	-	(2) pp	émergence et floraison en saison sèche	<i>Combretum collinum</i> <i>Isoberlinia doka</i> <i>Terminalia avicennioides</i> <i>Bridelia ferruginea</i>
Ligneux à floraison de saison des pluies (j)	-	-	émergence en saison sèche, floraison en saison des pluies	<i>Piliostigma thonningii</i> <i>Crossopteryx febrifuga</i> <i>Anogeissus leiocarpus</i> <i>Terminalia glaucescens</i>
Ligneux à floraison longue (6 mois) (k)	-	-	émergence en saison sèche, floraison s'étalant sur 6 mois au moins	<i>Detarium microcarpum</i> <i>Gardenia erubescens</i> <i>Annona senegalensis</i> <i>Strychnos spinosa</i> <i>Cussonia barteri</i>

LA STRUCTURE PHÉNOLOGIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DE SAVANE : EXEMPLE DE LA RÉPARTITION TEMPORELLE DES FLORAISONS À 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. 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 (1971b) 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.

LES VARIATIONS DU CYCLE PHÉNOLOGIQUE 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

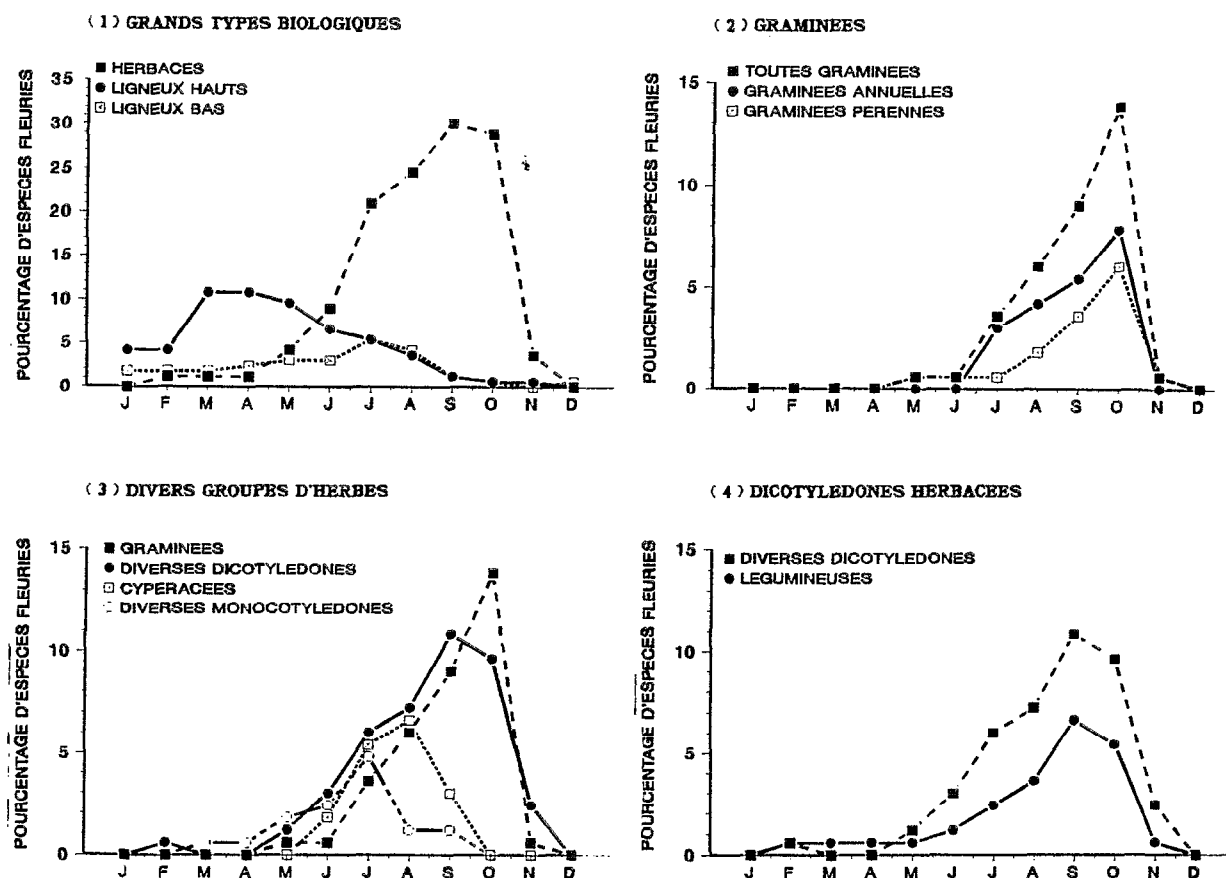


Figure V.1 Répartition saisonnière des floraisons chez les plantes des savanes de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W), Burkina Faso

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.

Les espèces 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.

Les espèces herbacées

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.

Les Cypéracées

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.

Les Légumineuses herbacées

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).

Les Graminées 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.

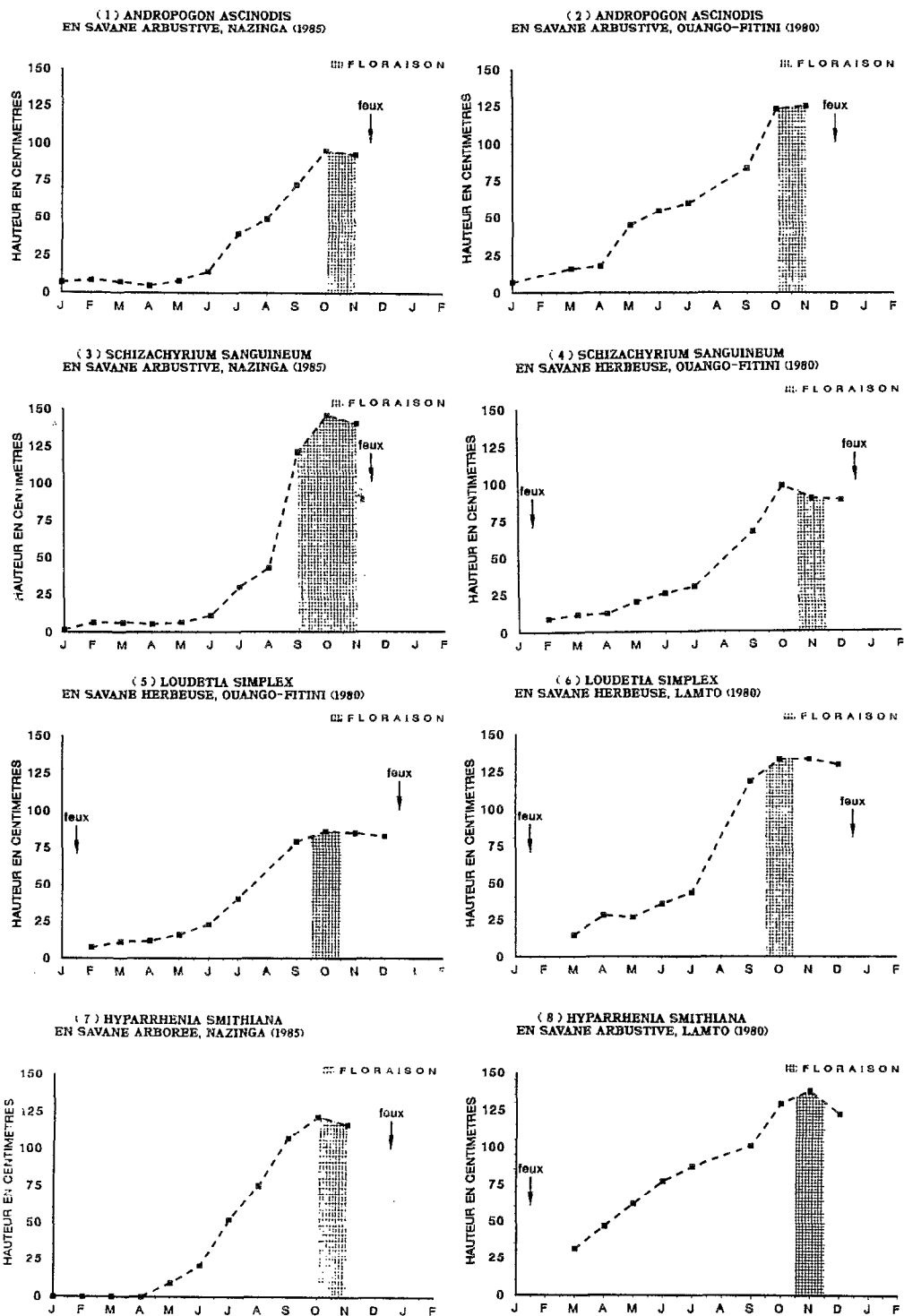


Figure V.2 Variation de la croissance en hauteur des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord

Nazinga : 11° 09' 20" N, 01° 36' 0" W
Lamto : 06° 13' N, 05° 02' W

Ouango-Fitini : 09° 35' N, 04° 01' W

Les Graminées pérennes

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.

La croissance des plantes herbacées pérennes

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).

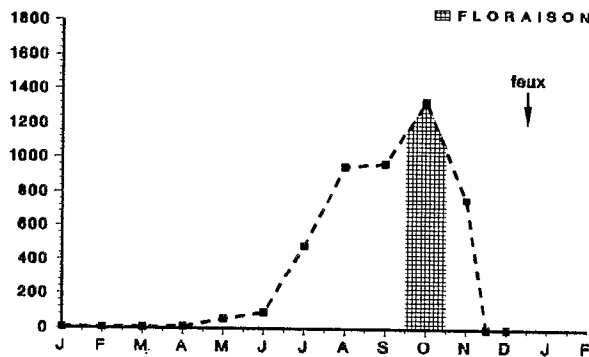
De manière générale, la taille maximale atteinte par une espèce augmente avec l'humidité du climat. La très commune *Andropogon ascinodis* (fig. V.2.1 et V.2.2) est, lors des années d'étude, 1,3 fois plus grande à Ouango-Fitini (1 088 mm de pluie) qu'à Nazinga (710 mm de pluie). Une autre espèce très fréquente, *Loudetia simplex* (fig. V.2.5 et V.2.6), est, lors des années d'étude, 1,6 fois plus grande à Lamto (1 028 mm de pluie et trois mois de saison sèche) qu'à Ouango-Fitini (1 088 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 (1 028 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 (1 088 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, par de meilleures conditions édaphiques, une croissance plus importante de cette espèce.

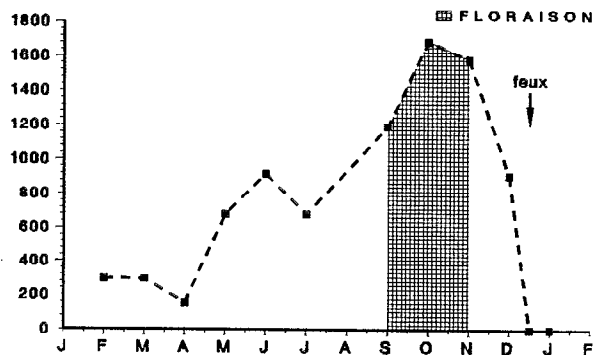
Contrairement aux hauteurs, les valeurs de biomasse par hectare de la figure V.3 ne sont pas directement comparables entre elles, puisqu'elles dépendent de l'abondance de la plante. Les formes des courbes d'évolution de la biomasse le sont en revanche : elles montrent que le maximum est atteint pratiquement 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.

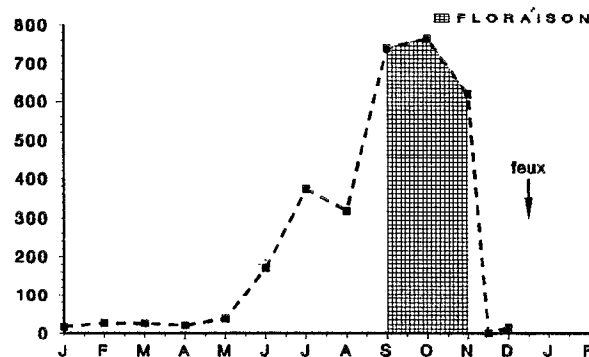
(1) ANDROPOGON ASCINODIS
EN SAVANE ARBUSTIVE, NAZINGA (1985)



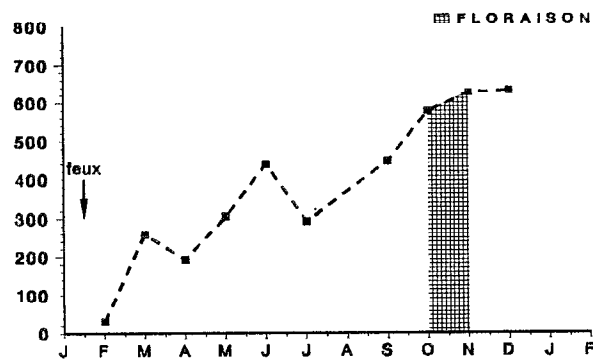
(2) ANDROPOGON ASCINODIS
EN SAVANE ARBUSTIVE, OUANGO-FITINI (1980)



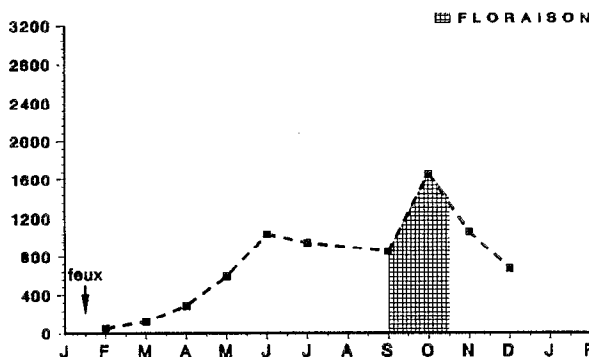
(3) SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM
EN SAVANE ARBUSTIVE, NAZINGA (1985)



(4) SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM
EN SAVANE HERBEUSE, OUANGO-FITINI (1980)



(5) LOUDETIA SIMPLEX
EN SAVANE HERBEUSE, OUANGO-FITINI (1980)



(6) LOUDETIA SIMPLEX
EN SAVANE HERBEUSE, LAMTO (1970)

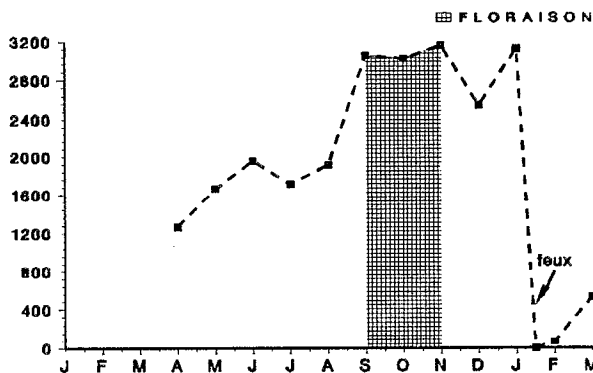


Figure V.3 Variation du cycle de la biomasse aérienne des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord

Nazinga : 11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W
Lamto : 06° 13' N, 05° 02' W

Ouango-Fitini : 09° 35' N, 04° 01' W

LES VARIATIONS INTERANNUELLES ET INTERFACIÈS DE LA PHÉNOLOGIE DES ESPÈCES

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 asciodis*, *Ctenium newtonii* et *Andropogon schirensis* atteignent ainsi des biovolumes sensiblement plus élevés en 1985 qu'en 1986, même dans le faciès herbeux qui a 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 asciodis* 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.

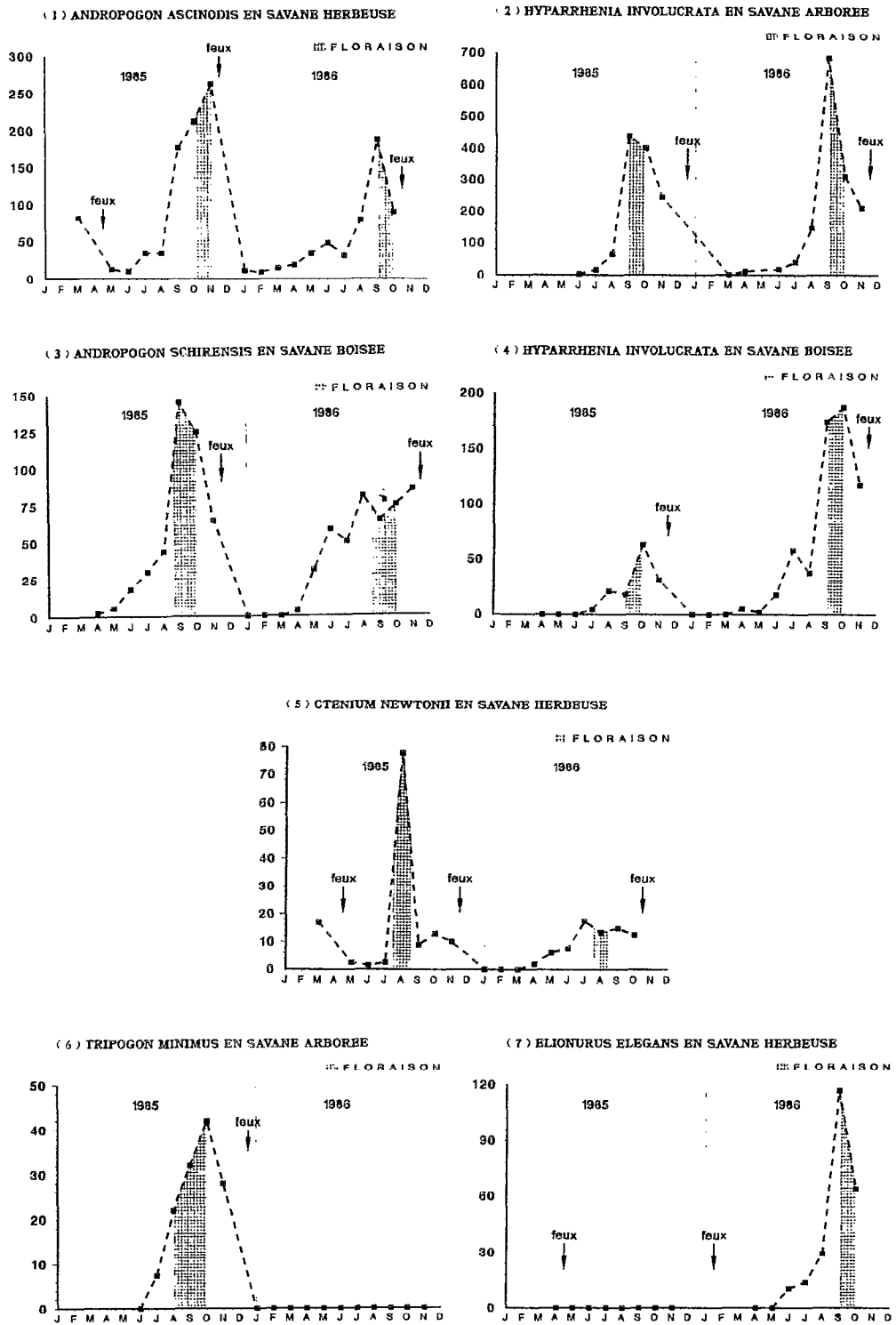


Figure V.4 Variation interannuelle du cycle du biovolume chez quelques Graminées de Nazinga (11° 09' 20" N, 01° 36' 00" W, Burkina Faso)

LA DYNAMIQUE FOLIAIRE

CHEZ LES

GRAMINÉES PÉRENNES

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 THÉORIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES DE LA DÉMOGRAPHIE DES POPULATIONS D'ORGANES VÉGÉTAUX

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.

RAPPELS THÉORIQUES

L'approche démographique

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 rappelle 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 ; TORQUEBLAU, 1979 ; CARPENTER, 1980 ; HUISKES, 1980 ; LOVETT DOUST, 1981 ; DANAIS, 1981, 1983, 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

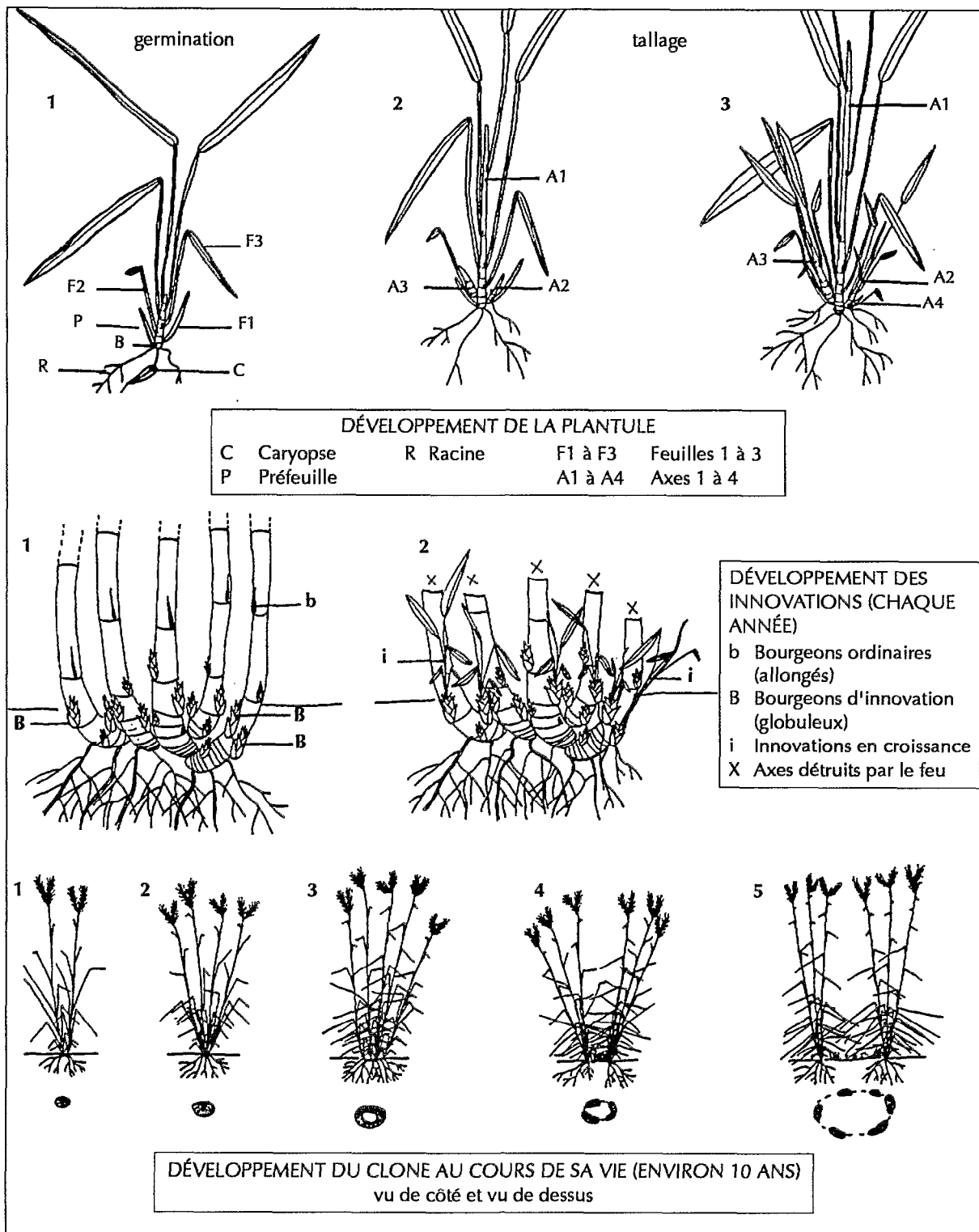


Figure VI.1 Schéma de développement des Graminées cespiteuses pérennes

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).

La croissance clonale chez les Graminées 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, 1961 et 1973 in GATSUK *et al.*, 1980 ; GRANIER *et al.*, 1977 ; LOISEAU, 1977 ; CESAR, com. pers., 1982, 1990). 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, 1982a).

MATÉRIEL D'ÉTUDE

Le choix du niveau d'étude

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.

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.

Le choix des espèces

La dynamique foliaire a été suivie chez cinq espèces de Graminées pérennes, dont quatre Andropogonées (*Andropogon ascinodis*, *Hyparrhenia smythiana*, *Monocymbium cerasiiforme*, *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.

MÉTHODOLOGIE

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, 1982a, 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 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, choisis 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.

RAPPEL DE QUELQUES DÉFINITIONS

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 événement démographique au cours d'une même période. L'événement 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 $\frac{(D_i + F_i)}{2}$, on a :

$$e_x = \left[\sum_{i=x}^{\infty} \frac{d_i(D_i + F_i)}{2} \right] * \frac{1}{L_x}$$

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 e_x 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 calculer son t_{50} .

CALCULS ET PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

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 : 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.

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.

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 ESPÈCE	DURÉE DE L'INTERVALLE EN JOURS											
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
NAZINGA												
• Savane herbeuse												
<i>Andropogon ascinodis</i>					35	29	29	41	24	31		
<i>Schizachyrium sanguineum</i>					35	29	29	41	24	31		
• Savane arbustive												
<i>Andropogon ascinodis</i>	34	27	28	28	35	32	26	41	24	31		
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	34	27	28	28	35	32	26	41	24	31		
• Savane arborée												
<i>Andropogon ascinodis</i>					35	30	27	39	24	31		
<i>Hyparrhenia smithiana</i>					35	30	28	41	24	31		
OUANGO-FITINI												
• Savane herbeuse												
<i>Loudetia simplex</i>		29	34	26	39	23	50	28	36	31		
<i>Schizachyrium sanguineum</i>		29	34	26	39	23	50	28	36	31		
• Savane arbustive												
<i>Andropogon ascinodis</i>	35	29	32	28	37	25	52	26	36			
<i>Monocymbium ceresiforme</i>	35	29	32	28	37	25	52	26	36			
LAMTO												
• Savane herbeuse												
<i>Loudetia simplex</i>		22	37	29	29	31	72	28	35	33		
• Savane arbustive												
<i>Hyparrhenia smithiana</i>		24	34	28	32	28	75	28	34	33		

Le repère de 100 feuilles lors du maximum des effectifs (feuilles vivantes et mortes) a été employé dans une précédente publication (FOURNIER, 1983a). 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.

Natalité et mortalité

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, 1982a, 1983a, 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.

Espérance 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 SAISONNIÈRES 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.

CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

La durée 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, 1983a 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

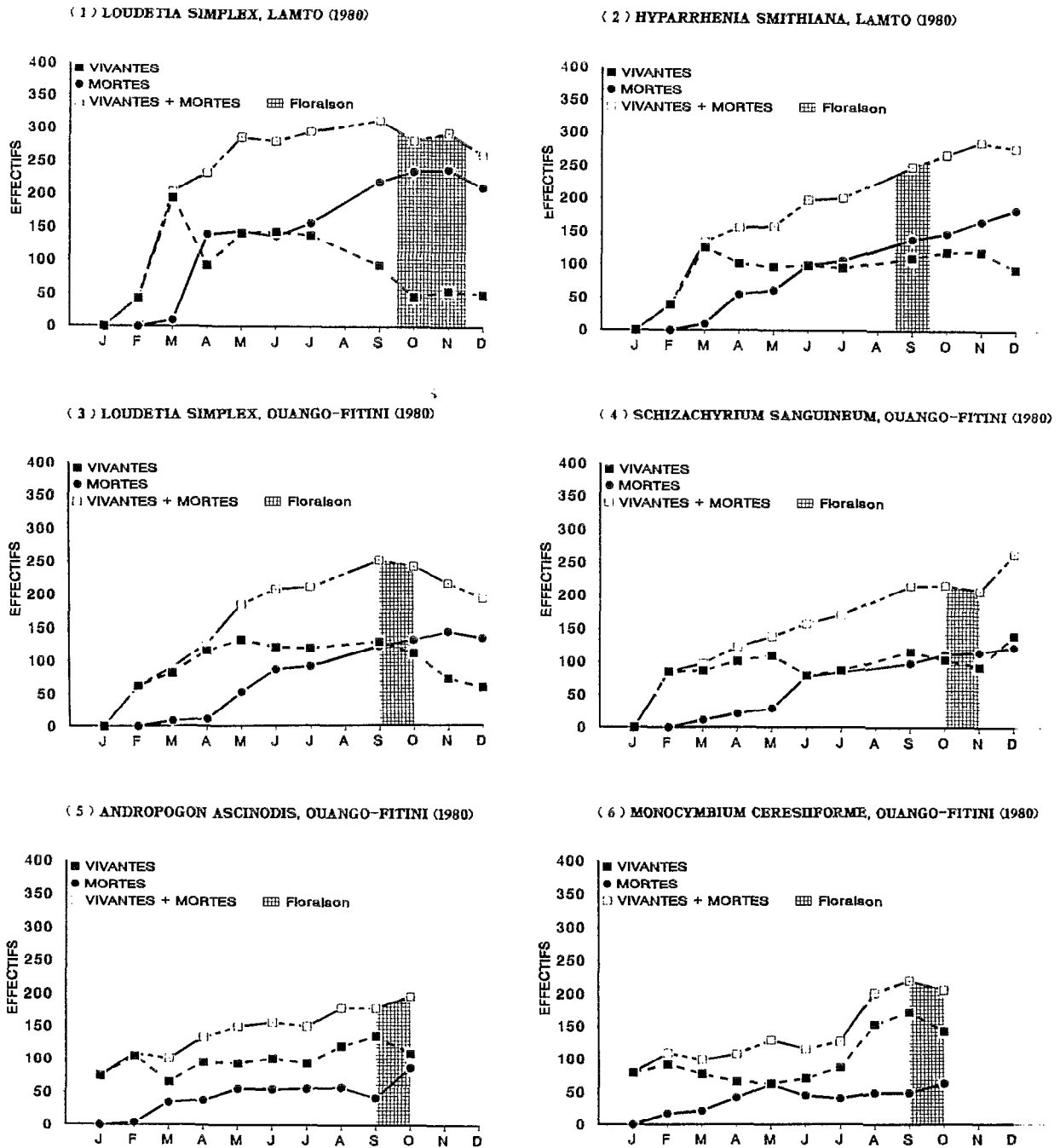


Figure VII.1 Évolution saisonnière des effectifs de feuilles de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte-d'Ivoire (d'après FOURNIER 1982a, 1983 et 1984)

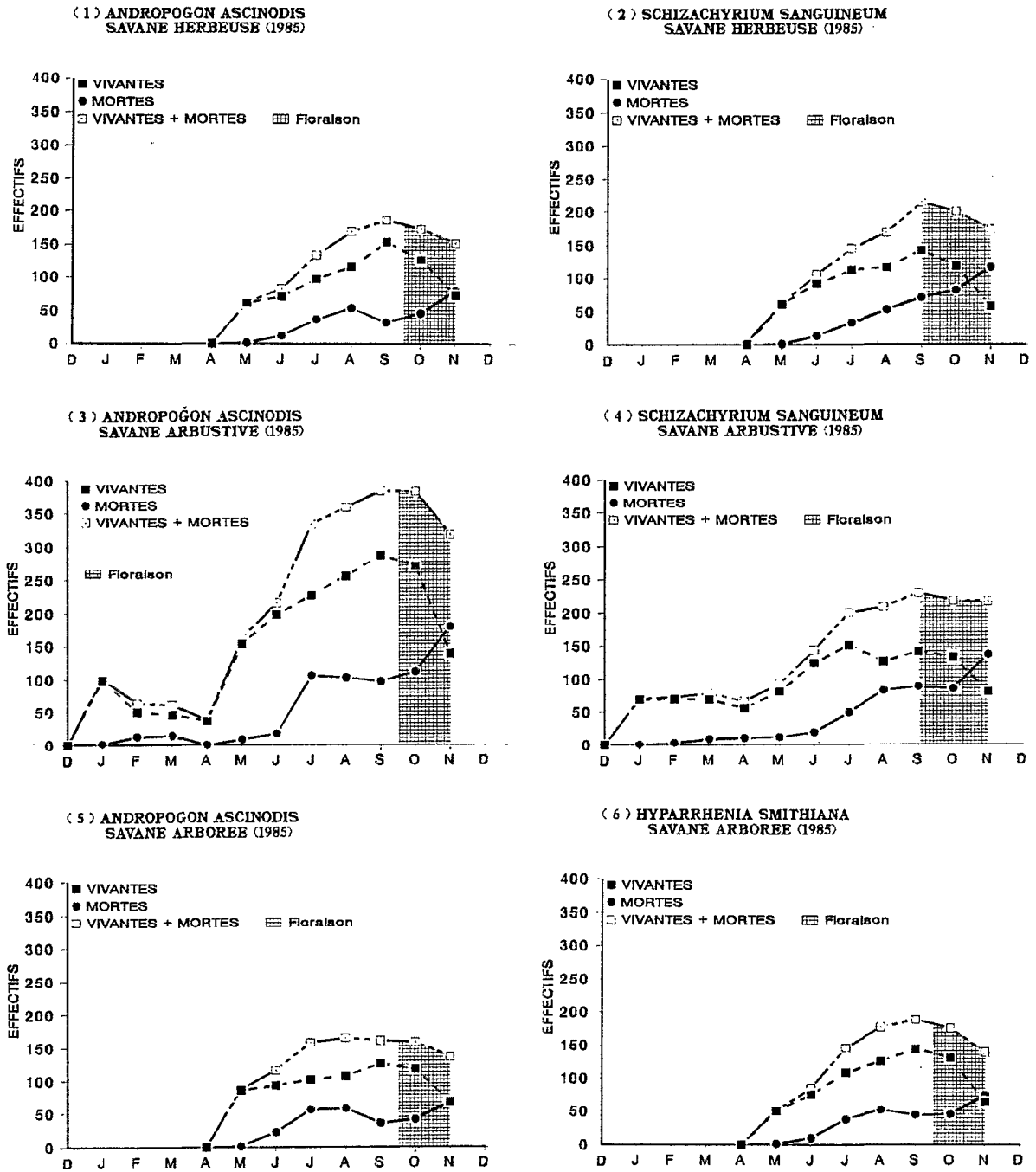


Figure VII.2 Évolution saisonnière des effectifs de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso

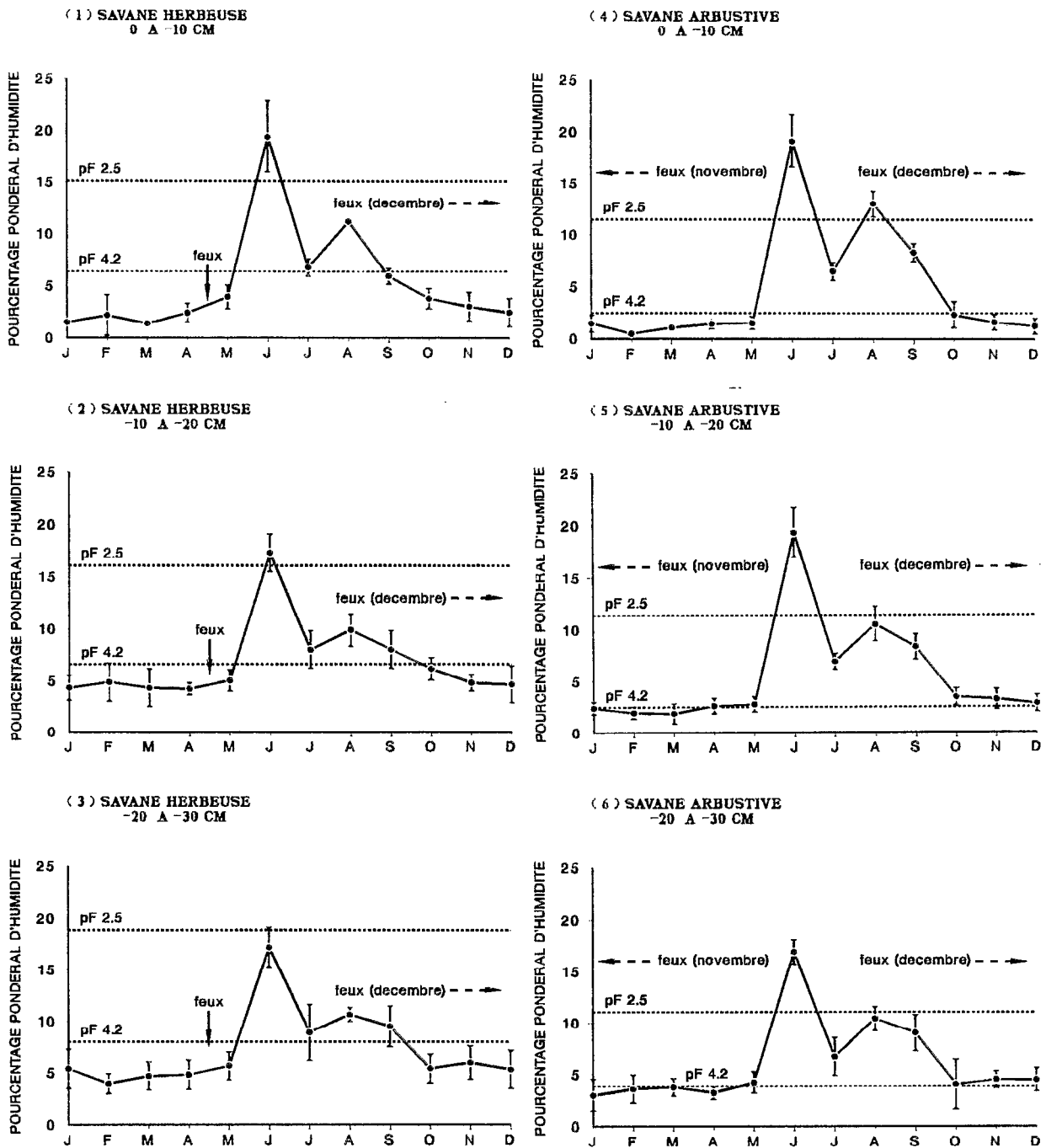


Figure VII.3 Évolution saisonnière de l'eau du sol en 1985 dans trois faciès des savanes de Nazinga au Burkina Faso

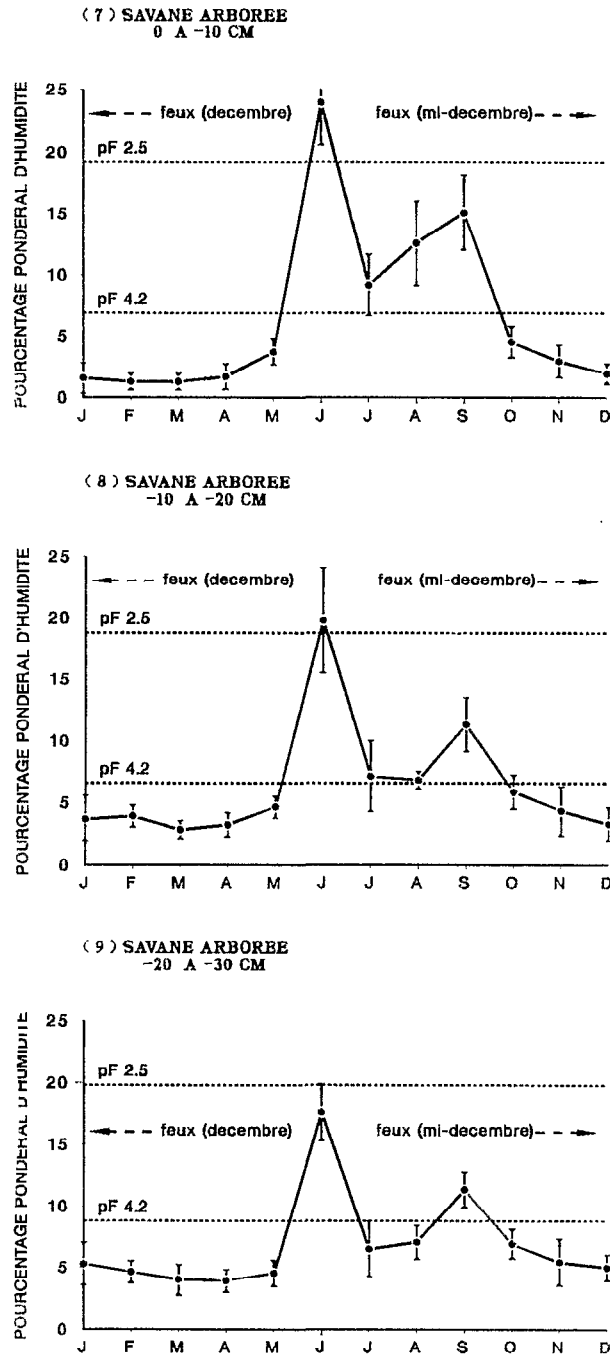


Figure VII.3 (suite)

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.

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 débiter 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. 44-45 et III.9, p. 55) 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 propre aux contraintes des deux espèces expliquent leur divergence de comportement dans le faciès arbustif de Nazinga.

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 restent en revanche nettement inférieurs, tandis que les trois dernières espèces de Ouango-Fitini présentent une situation intermédiaire, avec des effectifs de feuilles mortes légèrement inférieurs à ceux des feuilles vivantes.

Il a déjà été dit (chapitre VI, MÉTHODOLOGIE) 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 loca-

lités 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.

LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGES ET DU NOMBRE MOYEN DE FEUILLES PAR TIGE

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 événements 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 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.

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 ou 4 pour *Andropogon ascinodis* et de 4 pour *Hyparrhenia smithiana*, est bien plus élevé (environ 6 ou 7) pour *Schizachyrium sanguineum*. Le nombre de feuilles par tige apparaît 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 rubra* ; 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. Les deux espèces diffèrent entre elles dans les deux faciès communs (savane herbeuse et savane arbustive) au seuil de sécurité de 0,01. Pour *Schizachyrium sanguineum*, les valeurs diffèrent

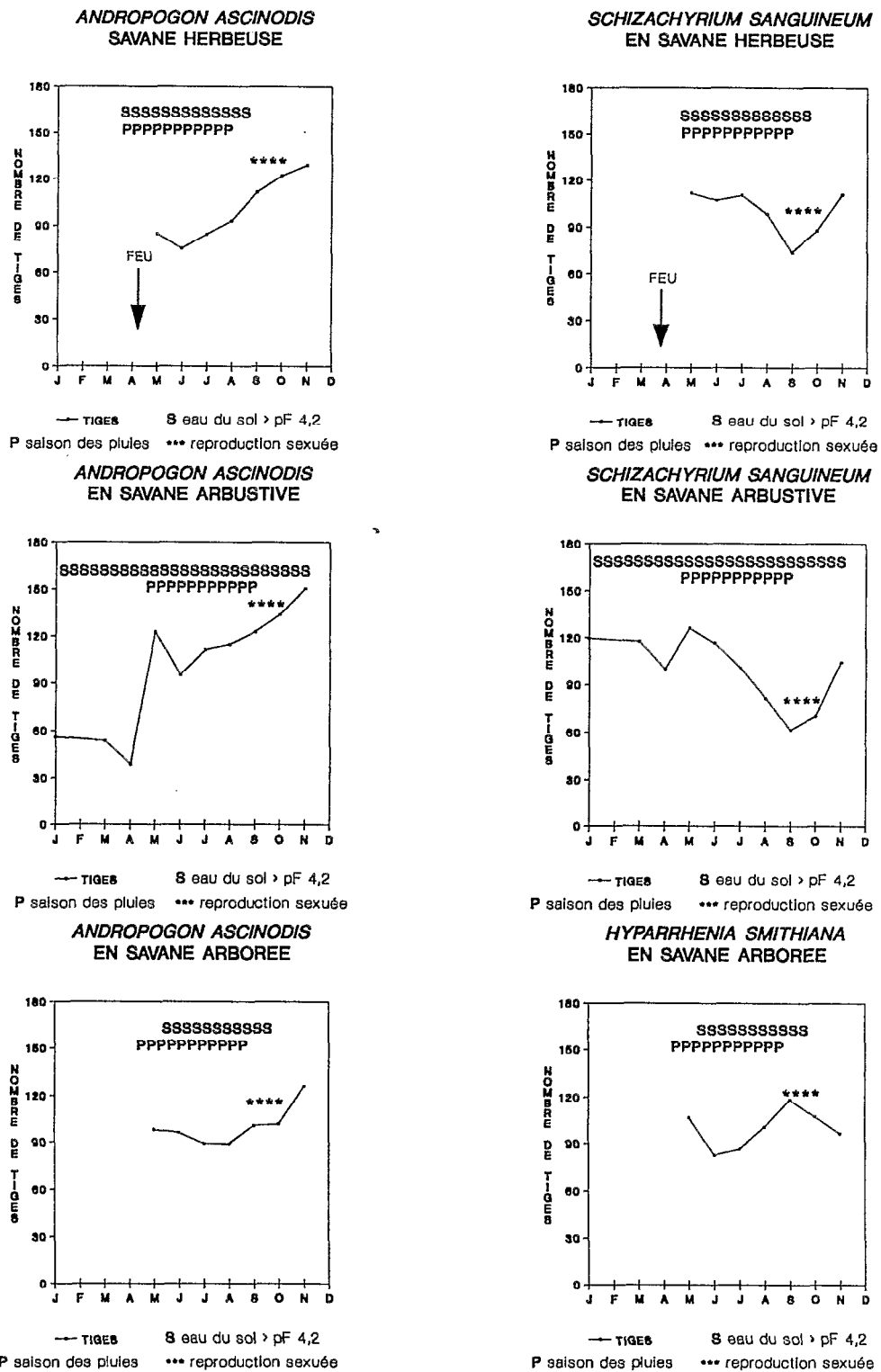


Figure VII.4 Variation saisonnière de l'effectif des tiges chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso

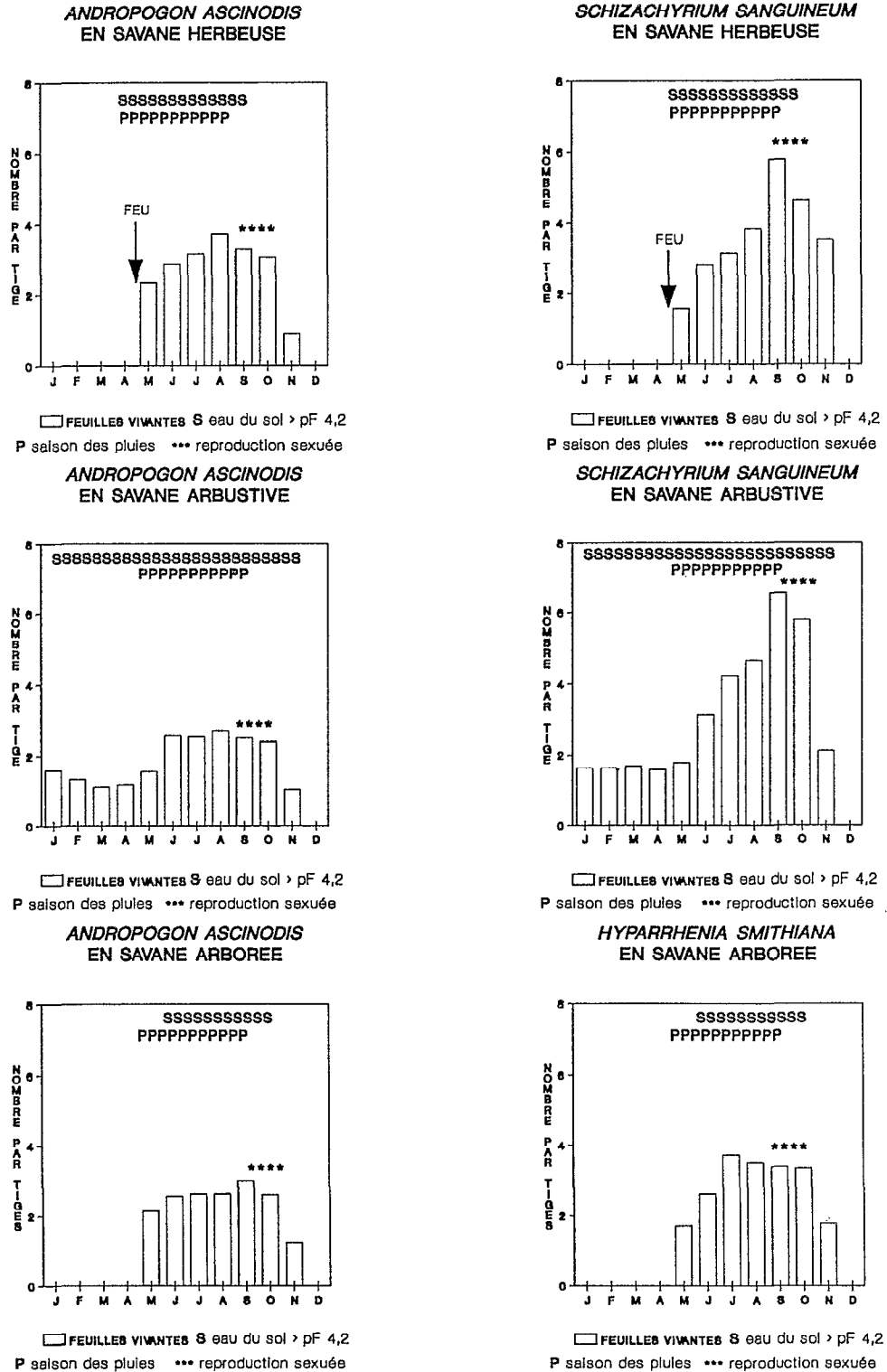


Figure VII.5 Évolution saisonnière du nombre moyen de feuilles par tige chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso

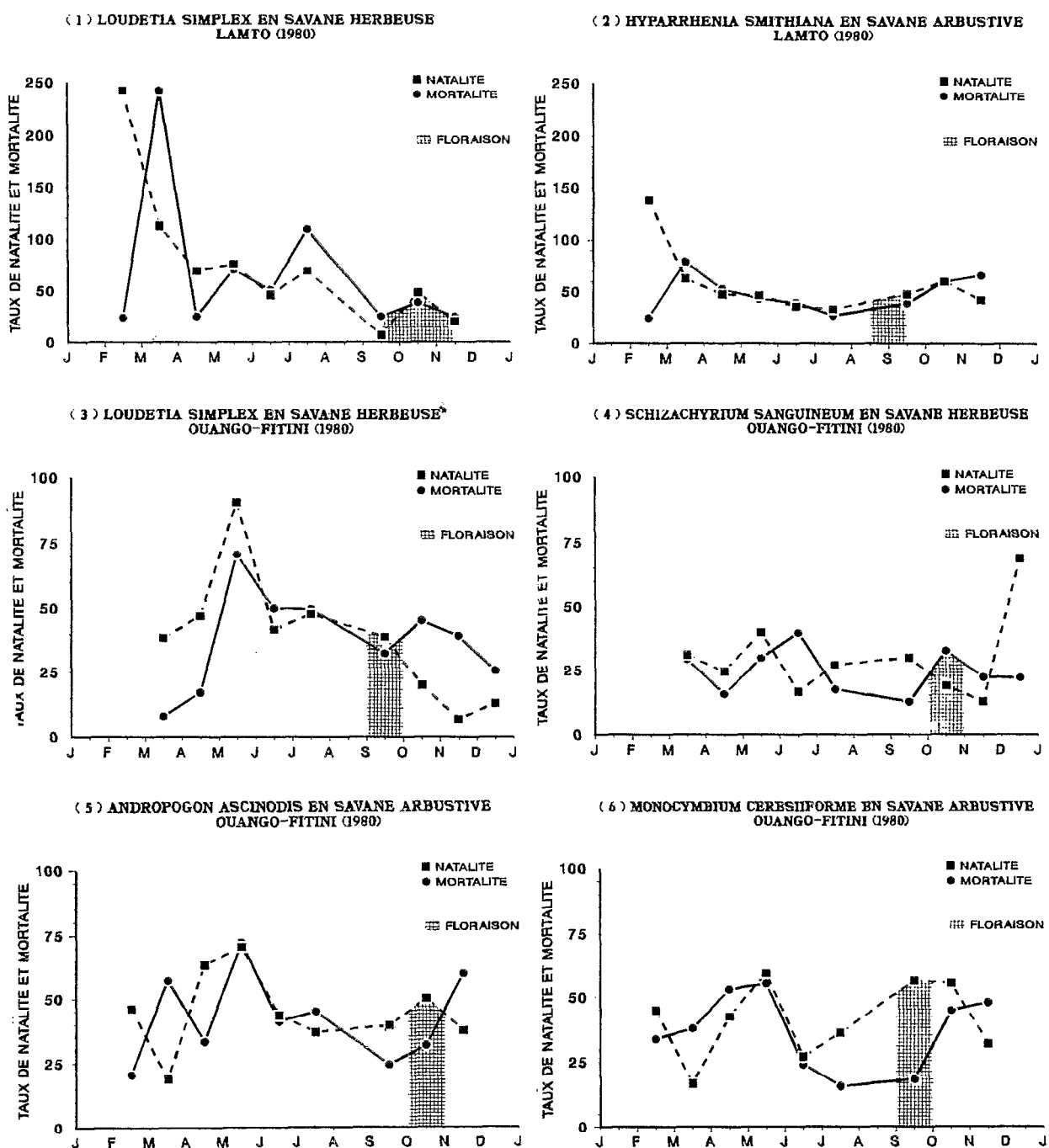


Figure VII.6 Évolution saisonnière de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte-d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982a, 1983a, 1984)

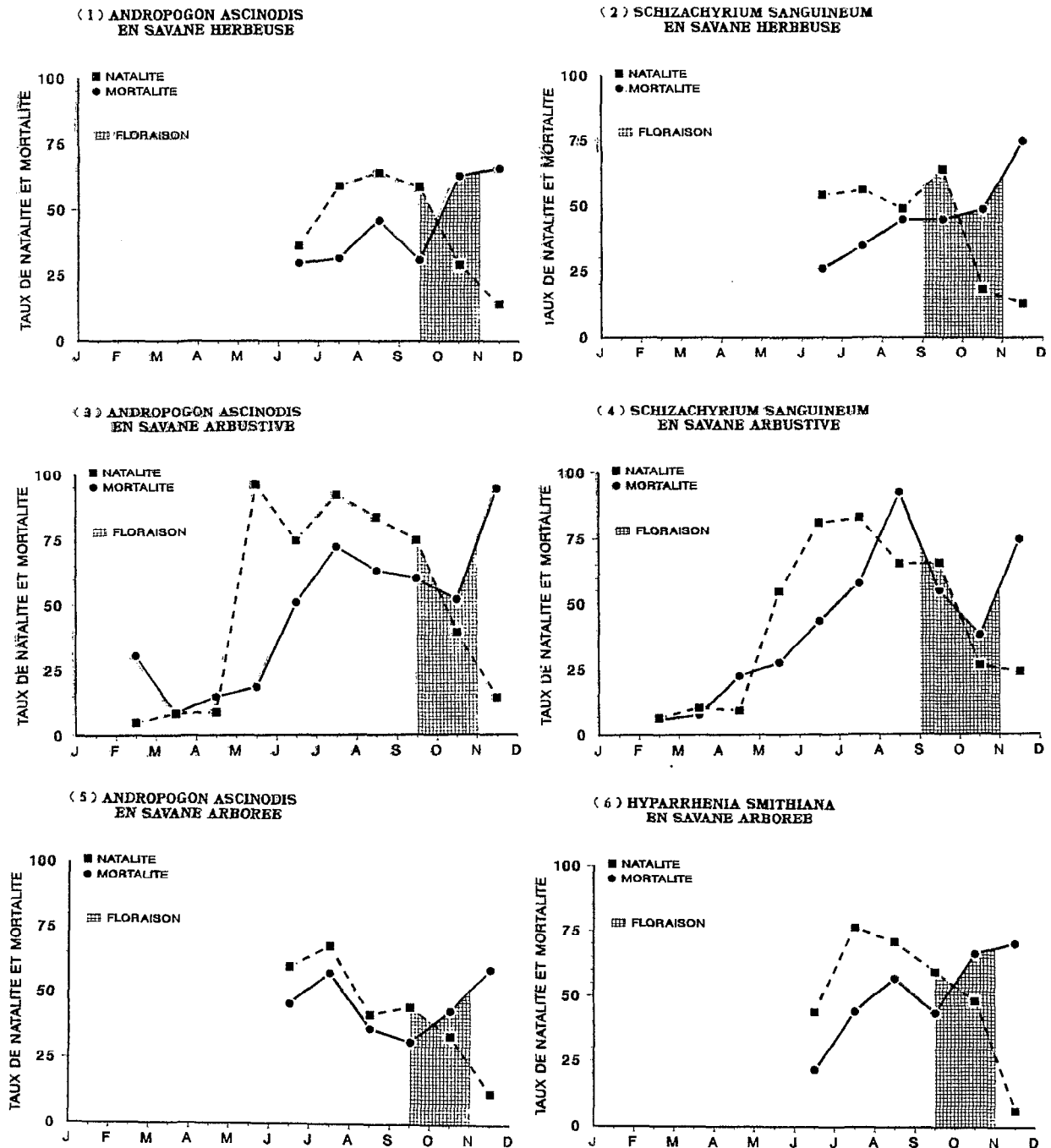


Figure VII.7 Évolution saisonnière de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

significativement entre les deux faciès étudiés, au seuil de sécurité 0,05. Pour *Andropogon ascinodis*, en revanche, il n'y a pas de différence, au seuil de sécurité de 0,05, entre les trois faciès étudiés : savane herbeuse, savane arbustive et savane arborée. Les deux espèces ont donc un comportement différent.

Deux conclusions se dégagent de cette comparaison du comportement d'une même espèce entre faciès : la première est 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, *Schizachyrium sanguineum* se montre plus sensible que *Andropogon ascinodis*. 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 chute du nombre de feuilles par talle : de 2,5 ou 3 à un peu plus de 1 pour *Andropogon ascinodis*, de presque 3,5 à moins de 2 pour *Hyparrhenia smithiana* et d'environ 5 ou 6 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.

LE CYCLE SAISONNIER DE LA NATALITÉ ET DE LA MORTALITÉ 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.

La natalité

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 événement : 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.

La mortalité et ses relations avec la natalité

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 contre-coup 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 ascindis* 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.

LA DURÉE 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.

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 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 ascindis* 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.

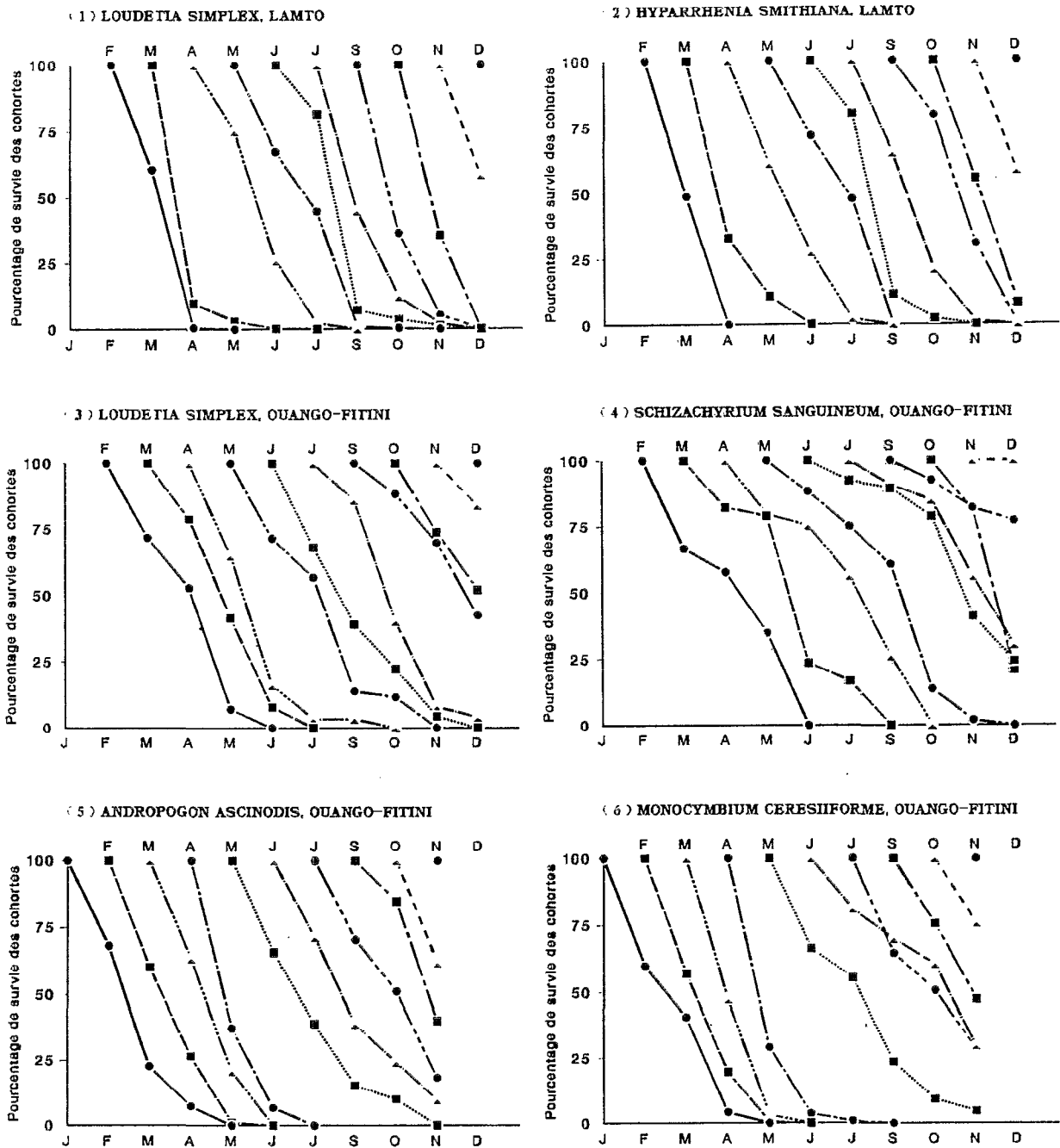


Figure VII.8 Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de cinq espèces de Graminées des savanes de Côte-d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982a, 1983a, 1984)

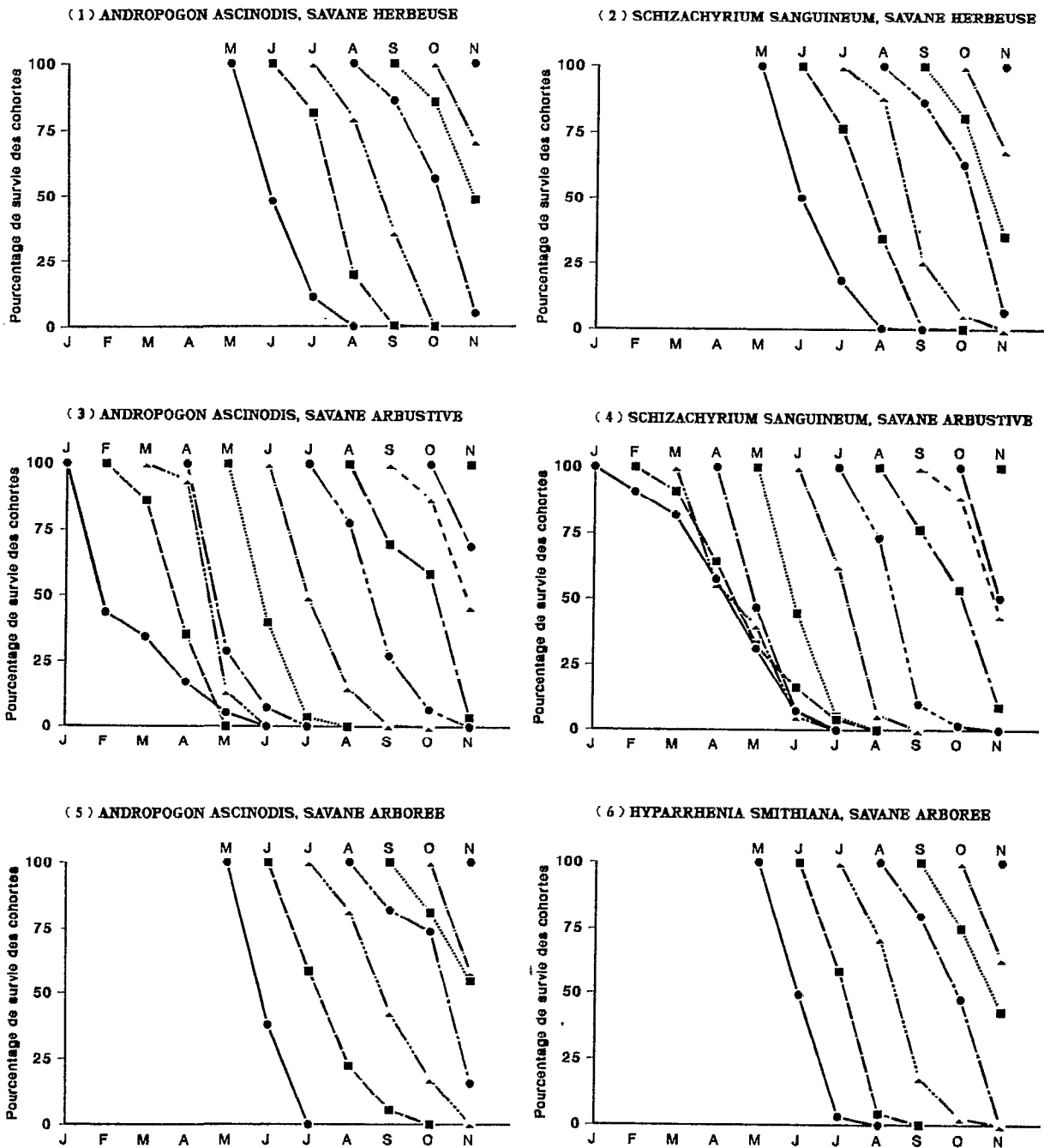


Figure VII.9 Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

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.

Le temps de disparition de 50 % des effectifs vivants des cohortes ou "t₅₀"

Le paramètre t₅₀, 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 t₅₀ 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 cerasiiforme* 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 t₅₀ 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 t₅₀ 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 t₅₀ sont le plus élevées (fig. VII.10.4).

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

ESPÈCE	LOCALITÉ	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA		
	Année d'étude	1980		1980		1985		
	Faciès d'étude	L1	L2	O1	O2	N1	N2	N3
<i>Andropogon ascinodis</i>		-	-	-	52	51	41	51
		-	-	-	53	54	46	53
<i>Hyparrhenia smithiana</i>		-	46	-	-	-	-	42
		-	47	-	-	-	-	44
<i>Loudetia simplex</i>		36	-	63	-	-	-	-
		37	-	64	-	-	-	-
<i>Monocymbium cerasiiforme</i>		-	-	-	57	-	-	-
		-	-	-	56	-	-	-
<i>Schizachyrium sanguineum</i>		-	-	104	-	51	51	-
		-	-	105	-	52	50	-
[52] moyennes brutes des diverses cohortes				[53] moyennes pondérées par les effectifs des diverses cohortes				
L1 : savane herbeuse de bas de pente				N1 : savane herbeuse				
L2 : savane arbustive				N2 : savane arbustive				
O1 : savane herbeuse				N3 : savane arborée				
O2 : savane arbustive								

La période reproductive, qu'elle ait lieu pendant la saison des pluies (voir *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia smithiana* 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).

L'espérance 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.

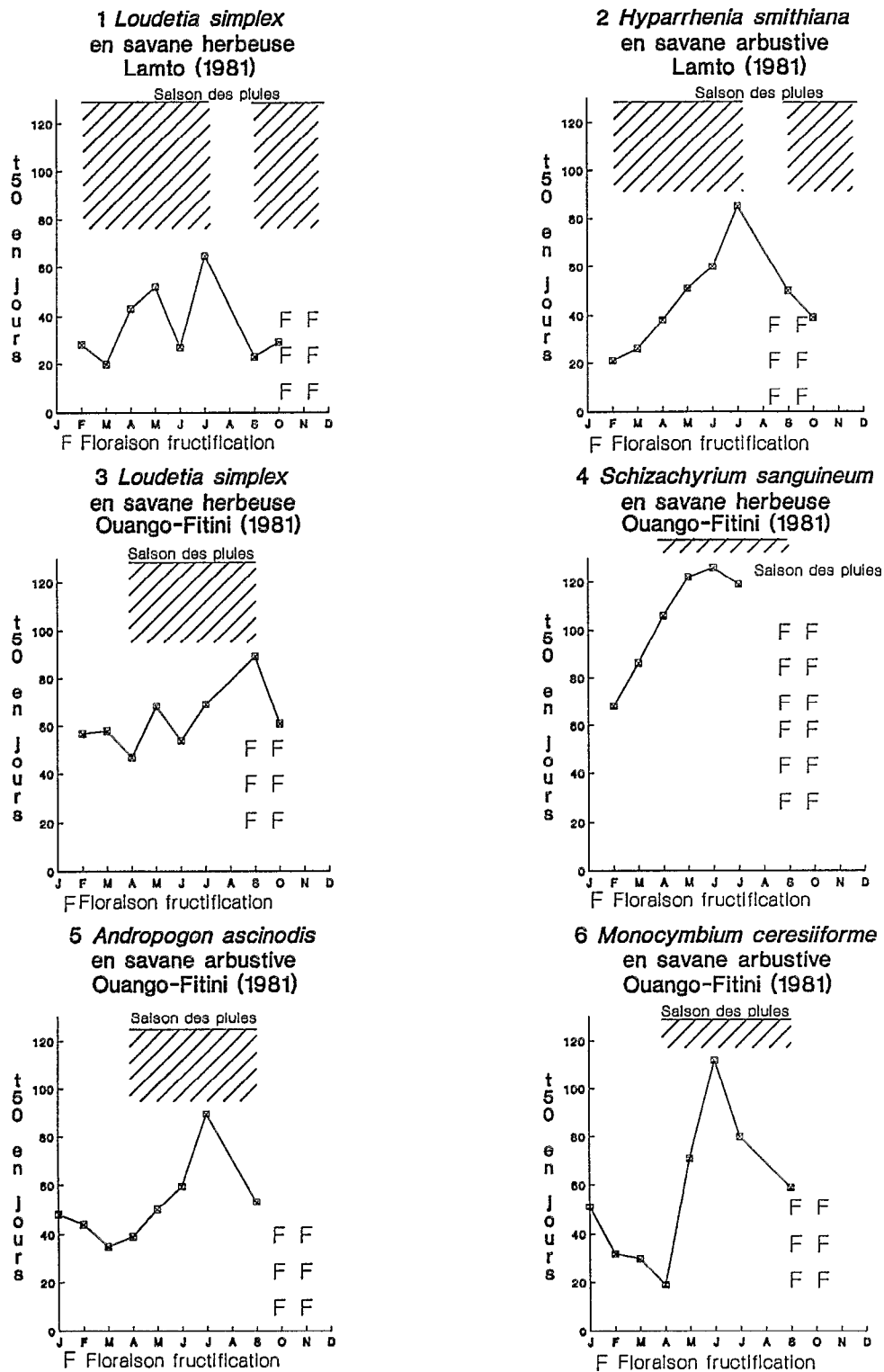
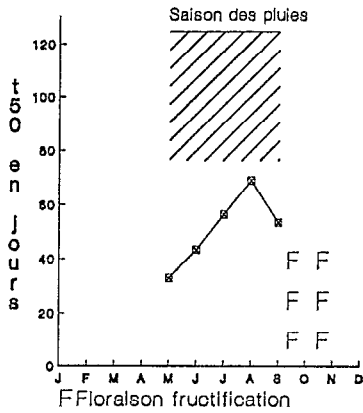
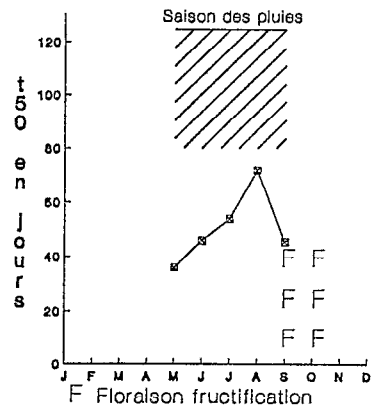


Figure VII.10 Valeurs du paramètre t_{50} chez les cohortes successives de cinq espèces de Graminées des savanes de Côte-d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982a, 1983a, 1984)

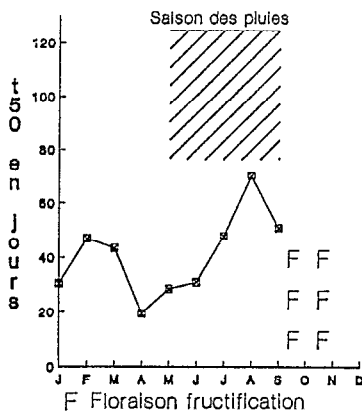
1 *Andropogon ascinodis*
en savane herbeuse
Nazinga (1985)



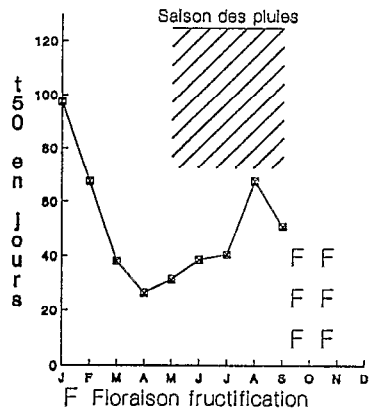
2 *Schizachyrium sanguineum*
en savane herbeuse
Nazinga (1985)



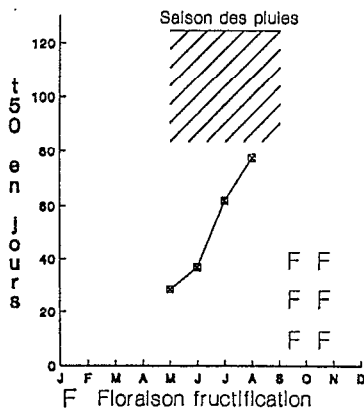
3 *Andropogon ascinodis*
en savane arbustive
Nazinga (1985)



4 *Schizachyrium sanguineum*
en savane arbustive
Nazinga (1985)



5 *Andropogon ascinodis*
en savane arborée
Nazinga (1985)



6 *Hyparrhenia smithiana*
en savane arborée
Nazinga (1985)

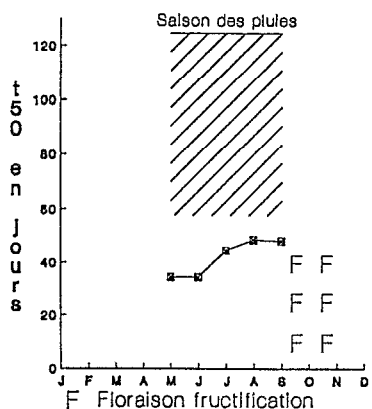


Figure VII.11 Valeurs du paramètre t_{50} chez les cohortes successives de trois espèces de Graminées des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

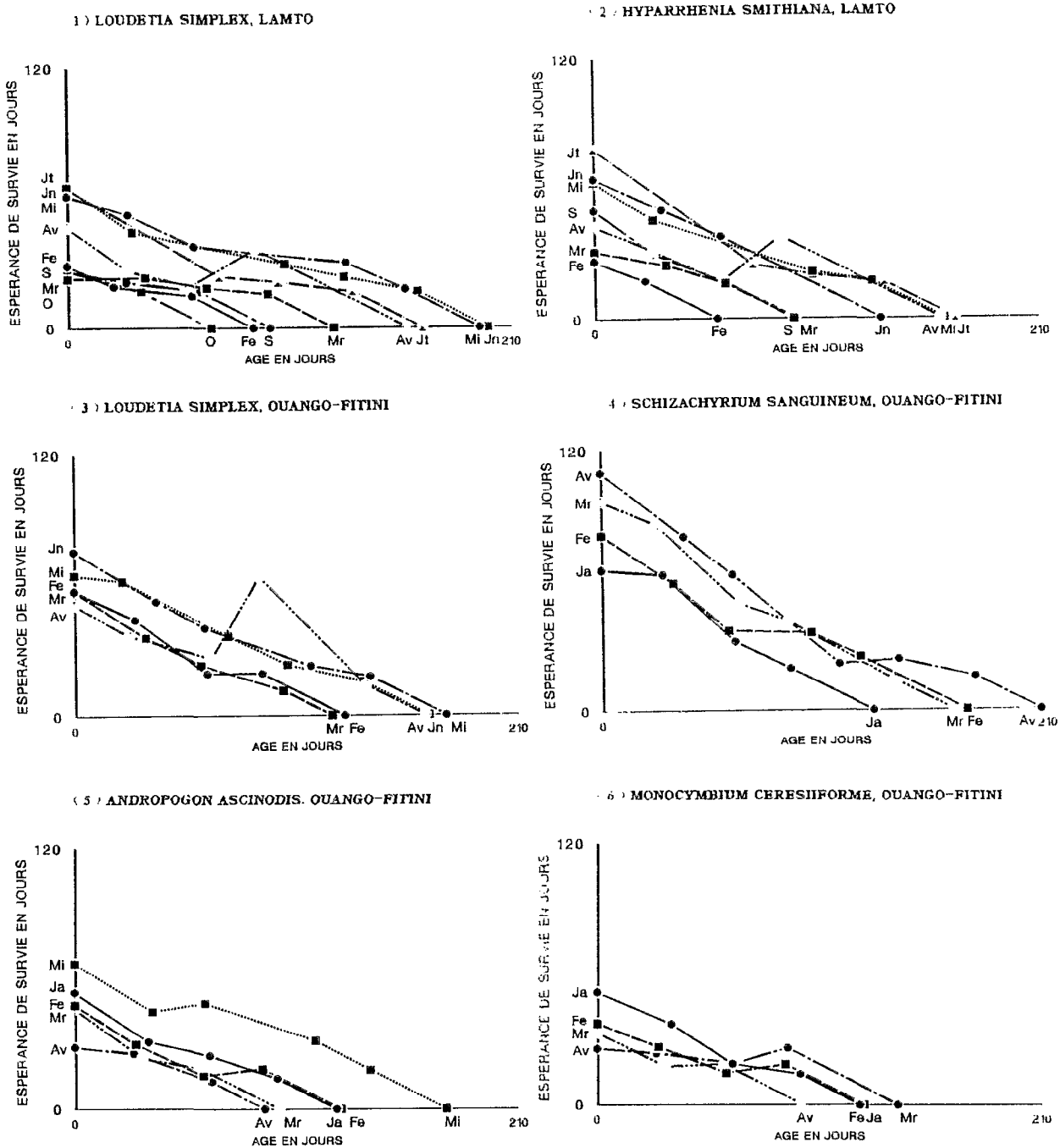


Figure VII.12 Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte-d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982a, 1983a, 1984)

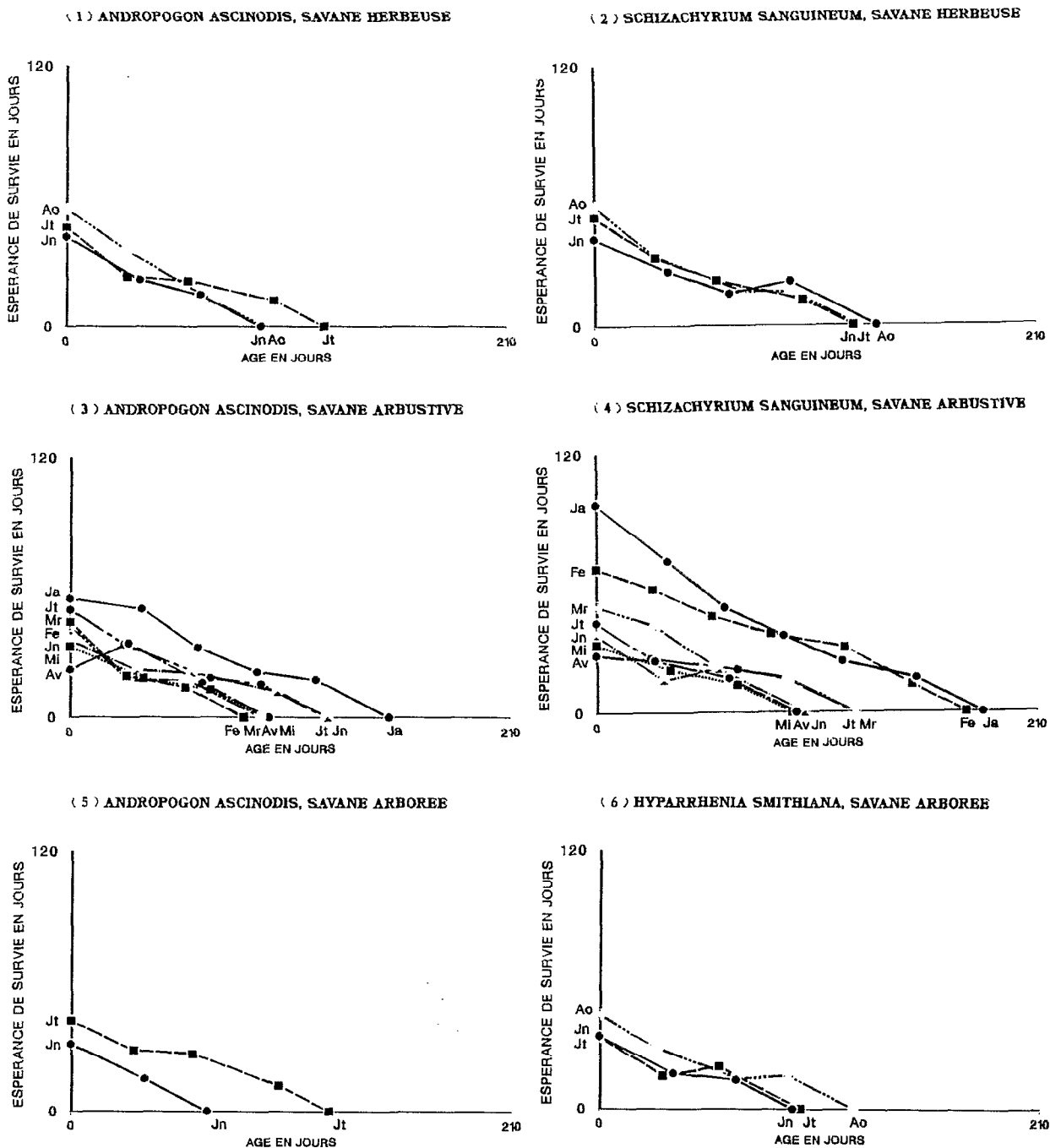


Figure VII.13 Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

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

Tableau VII.2 Étude 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

LOCALITÉ Année d'étude ESPÈCE Faciès d'étude	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA		
	1980		1980		1985		
	L1	L2	O1	O2	N1	N2	N3
<i>Andropogon ascinodis</i>	-	-	-	67	54	55	42
	-	-	-	158	111	134	111
	-	-	-	49	47	40	36
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	-	78	-	-	-	-	43
	-	153	-	-	-	-	105
	-	50	-	-	-	-	37
<i>Loudetia simplex</i>	65	-	75	-	-	-	-
	182	-	158	-	-	-	-
	42	-	61	-	-	-	-
<i>Monocymbium ceresiiforme</i>	-	-	-	52	-	-	-
	-	-	-	116	-	-	-
	-	-	-	37	-	-	-
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	-	-	109	-	55	97	-
	-	-	191	-	113	168	-
	-	-	88	-	49	50	-

67 : valeurs maximales de e_0	158 : valeurs maximales de e_x	49 : moyenne des e_x sur l'année
L1 : savane herbeuse de bas de pente	N1 : savane herbeuse	O1 : savane herbeuse
L2 : savane arbustive	N2 : savane arbustive	O2 : savane arbustive
	N3 : savane arborée	

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 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.

LA COMPOSITION EN CLASSES D'ÂGE 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 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 p. 172).

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.

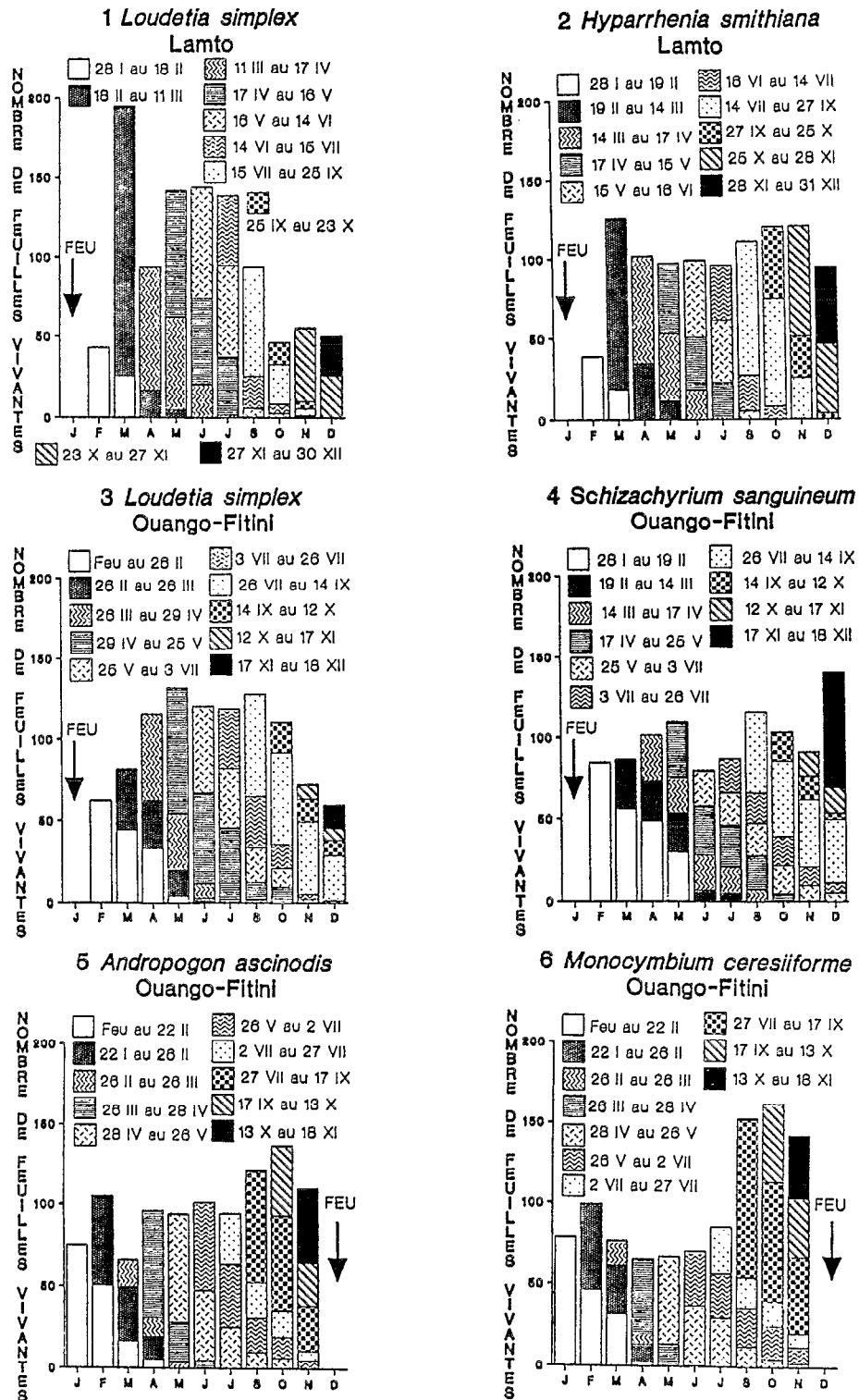


Figure VII.14 Variation saisonnière de la composition en classes d'âge de la population de feuilles vivantes de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte-d'Ivoire en 1980 (d'après FOURNIER, 1982a, 1983a, 1984)

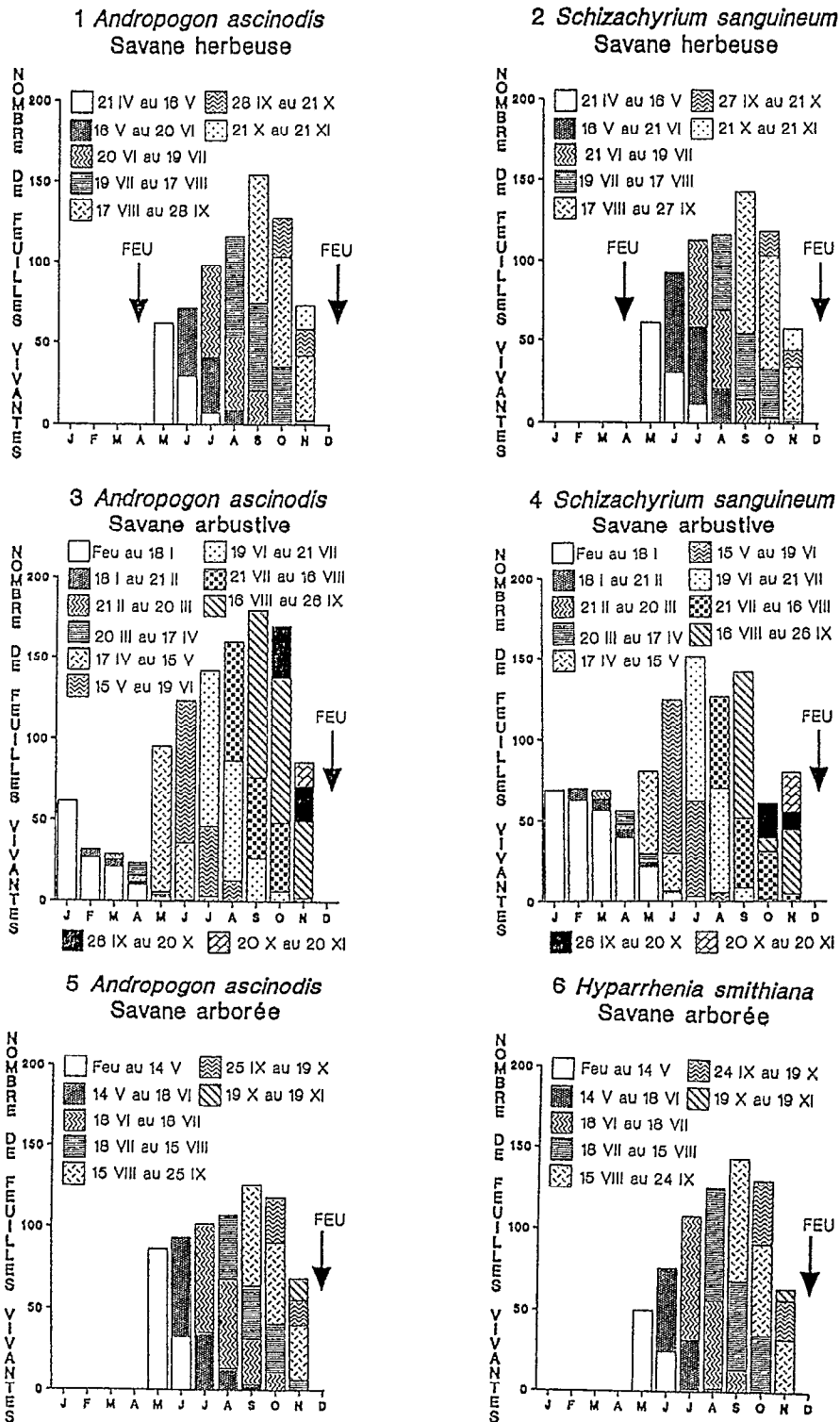


Figure VII.15 Variation saisonnière de la composition en classes d'âge de la population de feuilles vivantes chez trois espèces des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

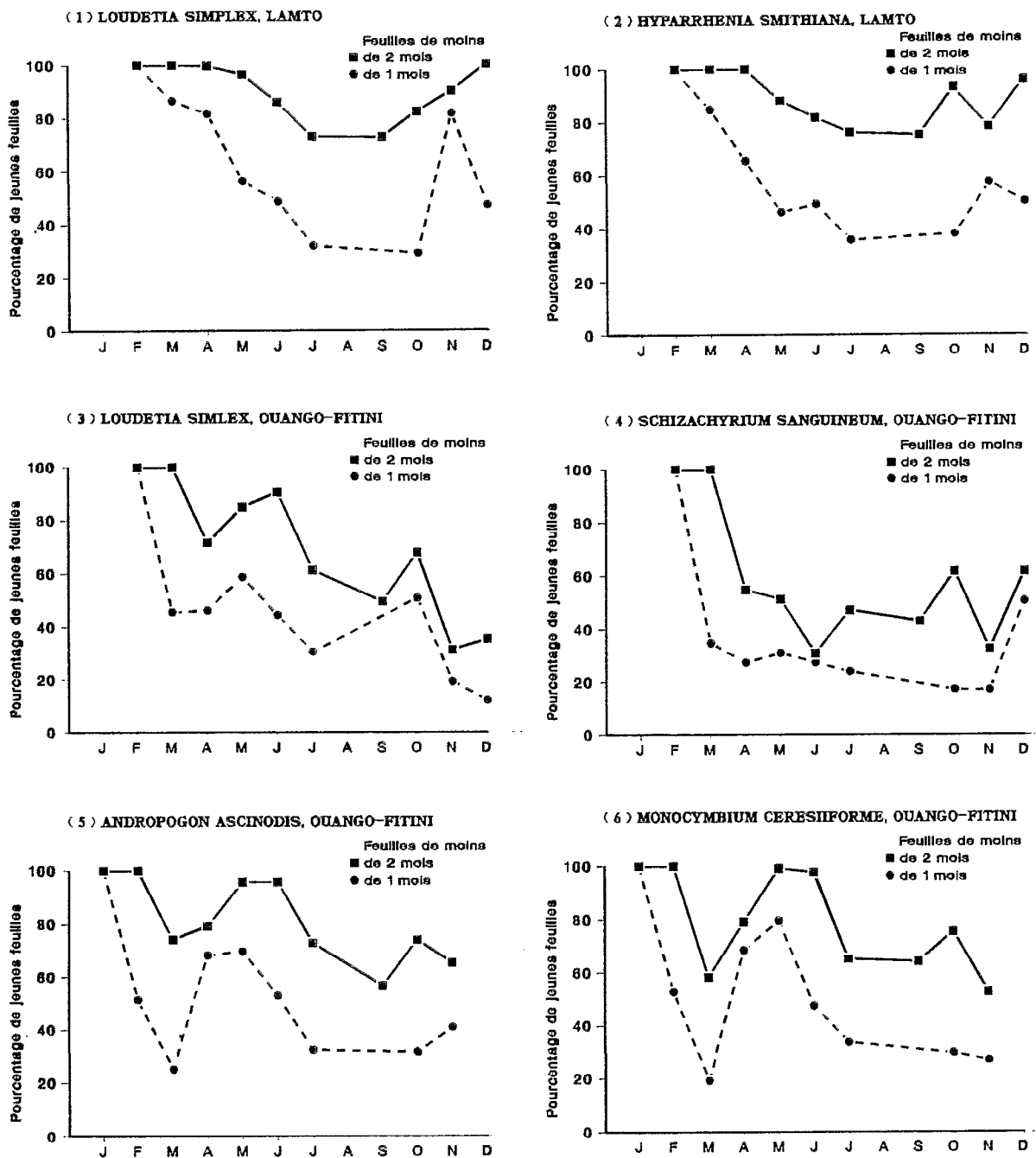


Figure VII.16 Variation saisonnière de la proportion des jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez cinq espèces des savanes de Lamto et Ouango-Fitini en Côte-d'Ivoire en 1980

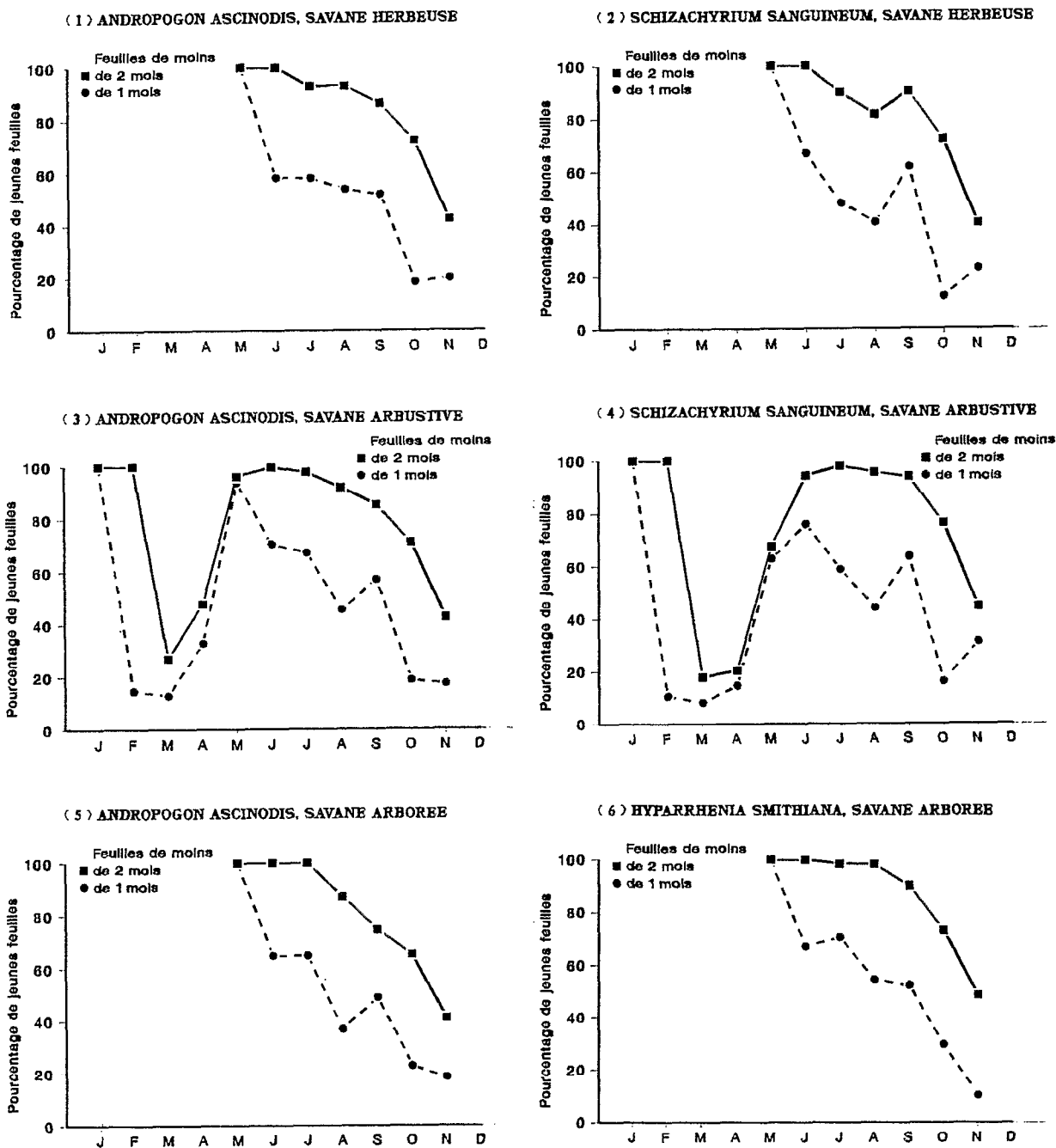


Figure VII.17 Variation saisonnière de la proportion des jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez trois espèces des savanes de Nazinga au Burkina Faso en 1985

PRINCIPAUX ASPECTS DE LA VARIABILITÉ DU CYCLE DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINÉES PÉRENNES

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.

LA VARIABILITÉ 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.

La variabilité de la natalité et de la mortalité

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.

La natalité

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.

La mortalité et ses rapports avec la natalité

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 (voir p. 157) 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.

La variabilité de la durée de vie des feuilles et de la composition en classes d'âge de la population de feuilles

La durée 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'espérance 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.

La variabilité de la composition en classes d'âge 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.

La variabilité des effectifs

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 les pages 127 et suivantes du chapitre V.

Le rapport 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 chapitre VII, p. 150). 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 paramètres démographiques*

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 (chapitre VI, p. 141). 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, LA CONSOMMATION PAR LES HERBIVORES, p. 229).

◆ *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.

LA VARIABILITÉ INTERFACIÈS 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.

La durée totale du cycle de croissance, évolution des effectifs de feuilles vivantes et mortes de la natalité et de la mortalité

La durée 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 (onze mois) que dans les faciès herbeux et arboré (huit mois ou neuf 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.

L'évolution des effectifs de feuilles, de la natalité et de la mortalité

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.

Le cycle saisonnier des effectifs de tiges et du nombre de feuilles par tige

Les effectifs de tiges

Dans l'ensemble, les variations des effectifs de tiges sont caractéristiques plutôt de l'espèce que du faciès (voir fig. VII.4). C'est ainsi que leur évolution est croissante entre mai et septembre chez *Andropogon ascinodis* dans les trois faciès étudiés mais au contraire décroissante chez *Schizachyrium sanguineum* dans les deux faciès étudiés. Les quelques différences entre faciès pour une même espèce sont liées à la variation de la longueur totale du cycle qui est déterminée par la disponibilité hydrique liée aux caractéristiques du sol. C'est ainsi que la savane arbustive se différencie des deux autres faciès par une reprise de croissance des deux espèces qui y sont étudiées dès le mois de janvier et non pas seulement en mai, période du retour de la saison des pluies. En dehors de cette différence, les courbes d'évolution des effectifs de tiges sont très semblables d'un faciès à l'autre pour une même espèce.

Le nombre de feuilles par tige

Les valeurs moyennes du nombre de feuilles par tige du mois de septembre ont été mises à l'épreuve par un test non paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon (SNEDECOR et COCHRAN, 1984) ; elles correspondent dans tous les cas aux maximums atteints (voir fig. VII.5). Chez *Andropogon ascinodis*, la différence observée entre les trois faciès n'est pas significative au seuil de sécurité de 0,05. Chez *Schizachyrium sanguineum* en revanche, la valeur du faciès arbustif est, comme on l'a vu, significativement supérieure à celles du faciès herbeux.

L'hypothèse la plus plausible pour expliquer la différence entre faciès 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 mesures de hauteur faites en septembre ne mettent cependant pas en évidence de différence de taille statistiquement significative chez *Schizachyrium sanguineum* entre les deux faciès. L'échantillon n'étant cependant que de dix touffes, il est possible que l'importance de la variance masque la différence sur les moyennes.

La durée de vie des feuilles

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.

Le temps de disparition de la moitié des effectifs (t_{50}) et espérances de vie

♦ Les paramètres t_{50} et e_0 (espérance de vie à 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'espérance 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.

La composition en classes d'âge 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.

LA VARIABILITÉ INTERSPÉCIFIQUE 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.

La durée 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).

L'évolution saisonnière 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 (p. 25 à 29, 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 sanguineum*. 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 entre les espèces *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* surtout dans le faciès arbustif. La valeur maximale des effectifs est en effet atteinte entre janvier et mai 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 apparaît aussi dans l'autre faciès commun.

Il a déjà été souligné que le nombre maximal moyen de feuilles vivantes par tige était caractéristique des espèces (Le cycle saisonnier des effectifs de tiges, p. 177-178 chapitre VIII). Ce nombre, qui est voisin de trois ou quatre 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. Ces différences sont statistiquement significatives.

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.

L'évolution saisonnière de la natalité, de la durée de vie des cohortes et de la composition en classes d'âge 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 aiguë 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 cerasiiforme*, 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 cerasiiforme* (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.

Essai de caractérisation des traits démographiques des populations de feuilles de deux espèces de Graminées pérennes

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.

RAPPELS PHYSIOLOGIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES

LES DIFFÉRENTS TYPES DE FONCTIONNEMENT PHOTOSYNTHÉTIQUE

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).

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.

Le type C4

Pour le second groupe, dit de type C4, la fixation initiale du CO₂ 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 CO₂ 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).

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 dioxyde de carbone sur un composé en C4 se fait la nuit, puis les réactions du cycle de CALVIN se font le jour.

Les avantages attachés respectivement aux types C3 et C4

Caractéristiques physiologiques des plantes C3 et C4

Chez les plantes C4, le mécanisme de concentration du CO₂ autour des sites photosynthétiquement actifs entraîne une efficacité maximale de la photosynthèse nette à des teneurs internes en CO₂ 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.

Distribution géographique et signification évolutive des deux types métaboliques

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 et HATTERSLEY, 1985 ; PRENDERGAST *et al.*, 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. Il a été interprété comme un essai évolutif pour diminuer l'importance de la photorespiration (LAETSCH, 1974).

QUELQUES DÉFINITIONS ET PRÉCISIONS DE LANGAGE AU SUJET DE LA PHYTOMASSE HERBACÉE

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, 1981a), 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.

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.

Signification de la phytomasse herbacée 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 (*Structure spécifique de la strate herbacée*, p. 35). 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).

MÉTHODES D'ÉTUDE 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.

La mesure de la phytomasse par la méthode de la récolte

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.

Parties aériennes

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.

♦ *Homogénéité de l'aire d'étude*

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'homogénéité 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 échantillons*

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

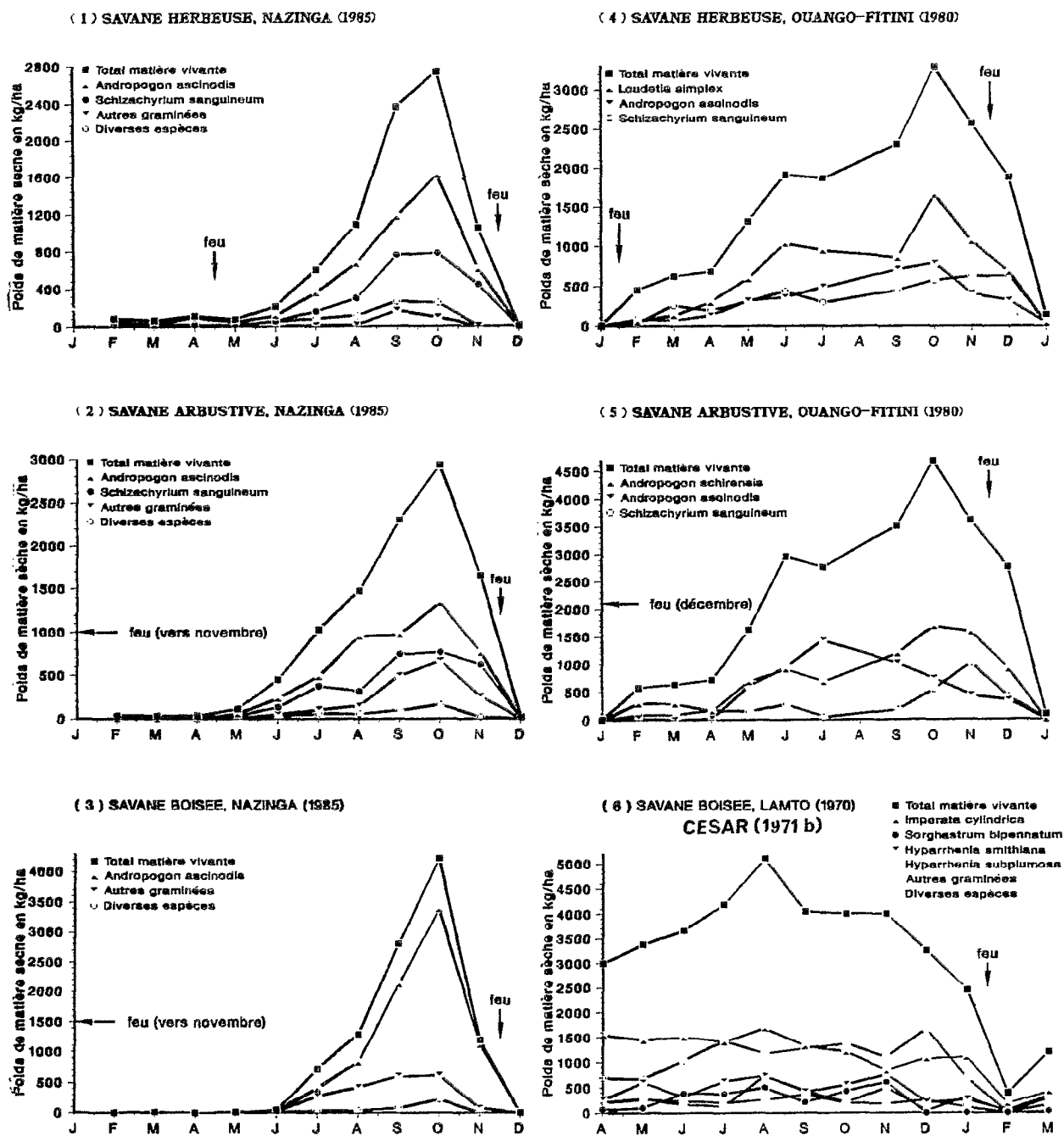


Figure IX.1 Quelques exemples de contribution des diverses espèces de Graminées dans le cycle saisonnier de la biomasse herbacée des savanes d'Afrique de l'Ouest

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 (1971b) 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 échantillon 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, 1971) et par GOUNOT (1969).

♦ Taille des placettes échantillon

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 m² ont été utilisées selon les types de végétation (CESAR, 1971b, 1981 ; SICOT, 1976 ; JAIN, 1976 ; LEVANG et GROUZIS, 1980 ; CORNET, 1981a et b ; FOURNIER, 1982a et b, MITJA, 1990, etc.).

Comparant les résultats obtenus dans des formations sahéliennes avec des prélèvements de 1 à 16 m², 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 m² lorsqu'un tri entre les diverses espèces était réalisé ou parfois de 1 m² 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'échantillons

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 COCHRAN (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 :

$$n = \frac{4 s^2}{L^2}, \text{ au seuil de sécurité 95 \%}$$

ou

$$n = \frac{6,6 s^2}{L^2}, \text{ au seuil de sécurité 99 \%},$$

avec

n = nombre d'échantillons,

s² = estimation de la variance,

L = limite supérieure de l'erreur admissible.

C'est avec 20 à 30 échantillons de 1 m² 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 (1981a et b) 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 m² ou à une vingtaine de seulement 1 m². A Lamto et à Ouango-Fitini, les mesures ont été faites sur 4 placettes de 4 m², tandis qu'à Nazinga 5 échantillons de 4 m² ou 20 échantillons de 1 m² ont été prélevés. Cet échantillonnage permet d'atteindre une précision sur la moyenne toujours voisine de 20 % au moment du maximum de la phytomasse.

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.

◆ Prélèvement des échantillons 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 (1971a) et de KAUFFMAN et GARNER (1978). Des sondages à l'aide d'appareils plus ou moins sophistiqués ont été utilisés par OVERTON *et al.* (1963), BARTOS et HUGHES (1969), PICARD (1977), CESAR (1971a), LEGRAND (1979), FOURNIER (1982a et b, 1987a et b), ABBADIE (1983, 1984), GROUZIS (1987), MITJA (1990), MITJA et PUIG (1990), etc.

Les avantages respectifs de ces deux types de procédés ont été discutés par CESAR (1971a, 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 20 x 20 cm en période sèche pour certains sols caillouteux (Ouango-Fitini). Une méthode proche de celle de SCHUURMAN et GOEDEWAAGEN (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 prélèvement

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.

◆ *Séparation 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-KHAFAF, 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, 1971a 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 au 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.

◆ *Séparation des diverses espèces de la biomasse et de la nécromasse*

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 ^{14}C , 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.

Les méthodes 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. POISSONNET, 1969 ; etc.) et parfois tropicales (POISSONNET et CESAR, 1972 ; GROUZIS, 1979, 1987 ; DOS SANTOS, 1981 ; FOURNIER, 1982a, 1983b ; BADIARA, 1986).

Le dispositif utilisé par POISSONNET et CESAR (1972) 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. POISSONNET, 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.

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.

Méthodes de la phytomasse maximale et de la différence 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 détruit chaque année presque 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, 1971b ; 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.

Méthode 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,
 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.

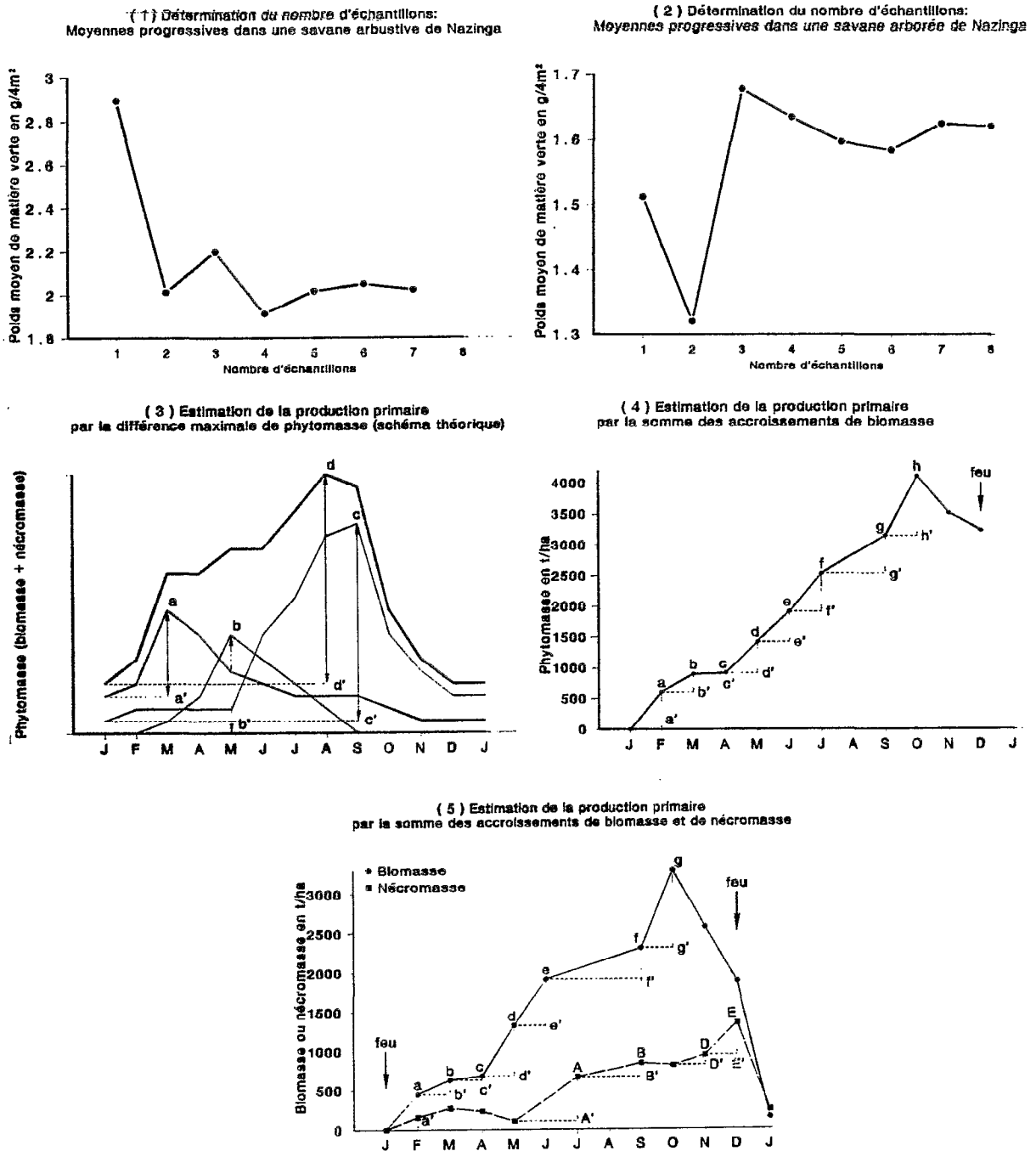


Figure IX.2 Méthodes d'étude des phytomasses et de la production de la strate herbacée des savanes (d'après FOURNIER et LAMOTTE, 1983)

On peut proposer une autre variante de la méthode : la somme se fait sur les variations positives de la phyto-masse (matériel vivant + matériel mort) plutôt que sur celles de la seule biomasse. La formule de calcul devient alors :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Ph_t_i$$

où

i représente le numéro d'ordre des relevés et ΔPh_t_i la variation positive depuis le relevé précédent.

Introduction des variations de la matière 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.1.

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 :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \frac{\Delta N_i}{a})$$

L'intégration de ΔB_i et ΔN_i 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)

DIFFÉRENTES POSSIBILITÉS	Variations depuis le relevé précédent		Production depuis le relevé précédent	REMARQUES
	de la biomasse ΔB_i	de la nécromasse ΔN_i	P_i	
1	+ a	0	a	h > g k < j
2	+ b	+ c	b + c	
3	+ d	- e	d	
4	- f	0	0	
5	- g	+ h	h - g	
6	- j	+ k	0	
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.

Le problème de la décomposition de la matière 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.

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).

Décomposition

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 :

$$P_i = \Delta B_i + \Delta N_i + \bar{n}_i \cdot D_i \cdot \Delta t$$

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 :

$$D_i = \frac{1}{\Delta t} \cdot \text{Ln} \left(\frac{N_t}{N_{t+\Delta t}} \right)$$

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_1 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 $(N_1 + N_{it+\Delta t})$ 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 reprise 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 :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \left[\Delta B_i + \left(\frac{\Delta N_i}{a} \cdot N_i \cdot D \cdot \Delta t \right) + C_i \right]$$

Elle ne tient cependant pas compte des échanges d'assimilats entre parties aériennes et parties souterraines.

Méthodes "morphologiques" pour l'évaluation du renouvellement de la matière

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.

La méthode 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.

La méthode utilisée dans le présent travail

J'ai utilisé, en complément de la récolte des phytomasses dans les savanes de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1982a ; 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 ΔB_i pendant l'intervalle i est égale à la production P_i diminuée de ce qui a disparu (E_i) par consommation ou mortalité :

$$\Delta B_i = P_i - E_i$$

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 x_i 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 E_i peut être très simplement calculée à partir des mesures de biomasse :

$$E_i = \bar{B}_i \cdot x_i$$

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 x_i utilisée pour le calcul est alors une moyenne pondérée des x_i obtenus pour chaque espèce.

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.

LES CYCLES SAISONNIERS DES PHYTOMASSES

LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE AÉRIENNE

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, 1971b, 1978, 1981 ; ABBADIE, 1983, 1984), de Kawaha (CESAR, 1978, 1981), de Badikaha (CESAR, 1978, 1981 ; BRUZON, 1986a, 1990), 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).

Gampéla et Tiogo, localités sous climat soudanien sec

Le cycle saisonnier de la phytomasse à Gampéla

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 interfaciès 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 amplexans*. 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

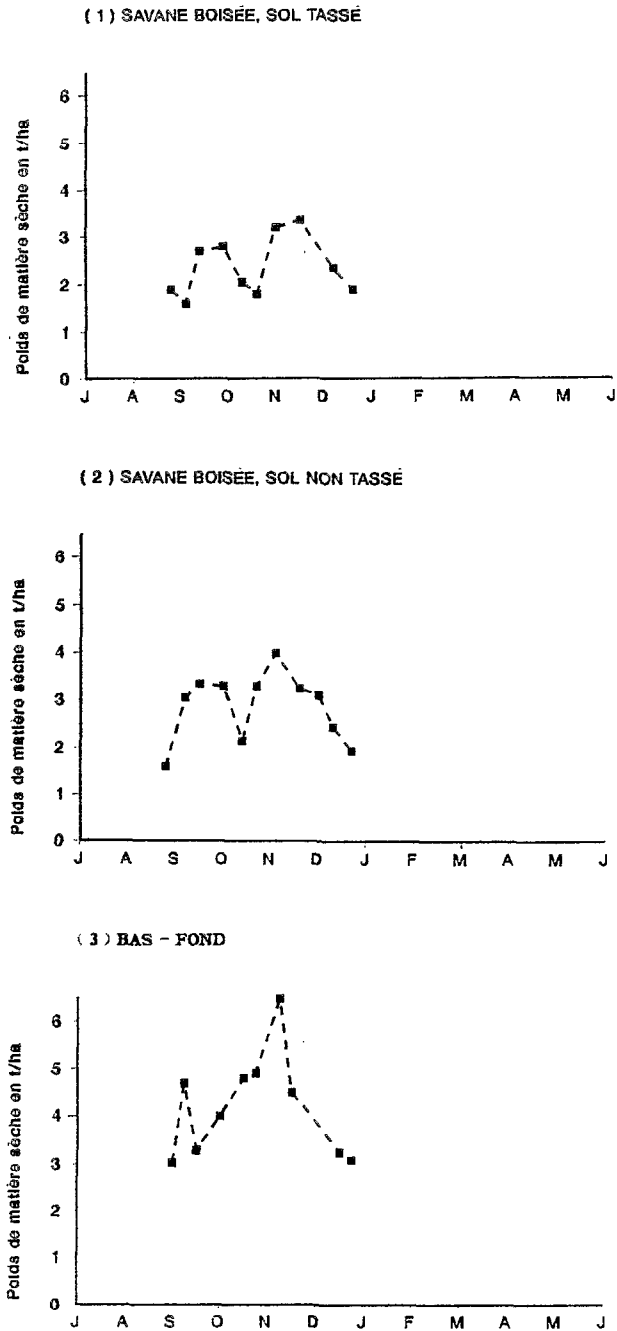


Figure X.1 Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans trois faciès des savanes de Gampéla (12° 25' N, 01° 22' W) au Burkina Faso, d'après N'GARSARI (1983)

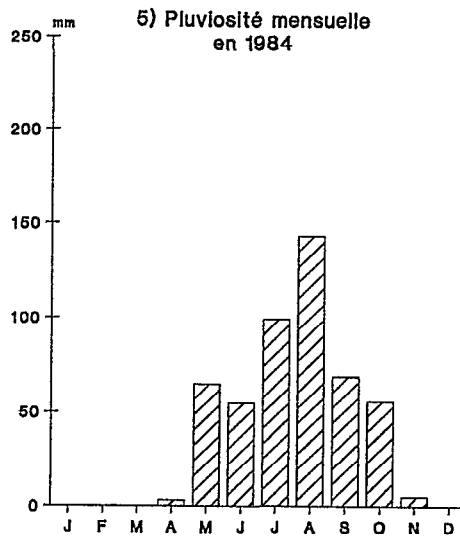
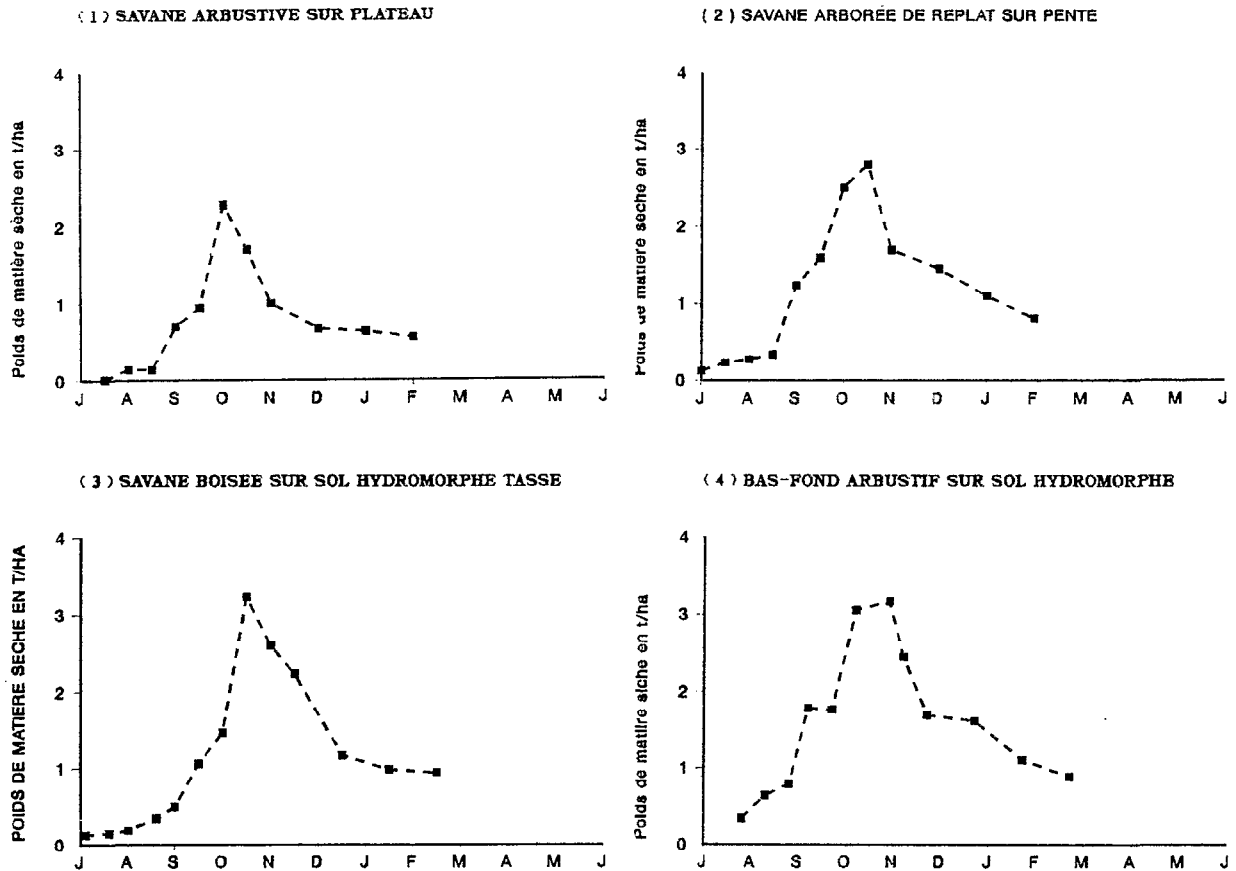


Figure X.2 Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Gampéla (12° 25' N, 01° 22' W) au Burkina Faso, d'après BADINI (1985)

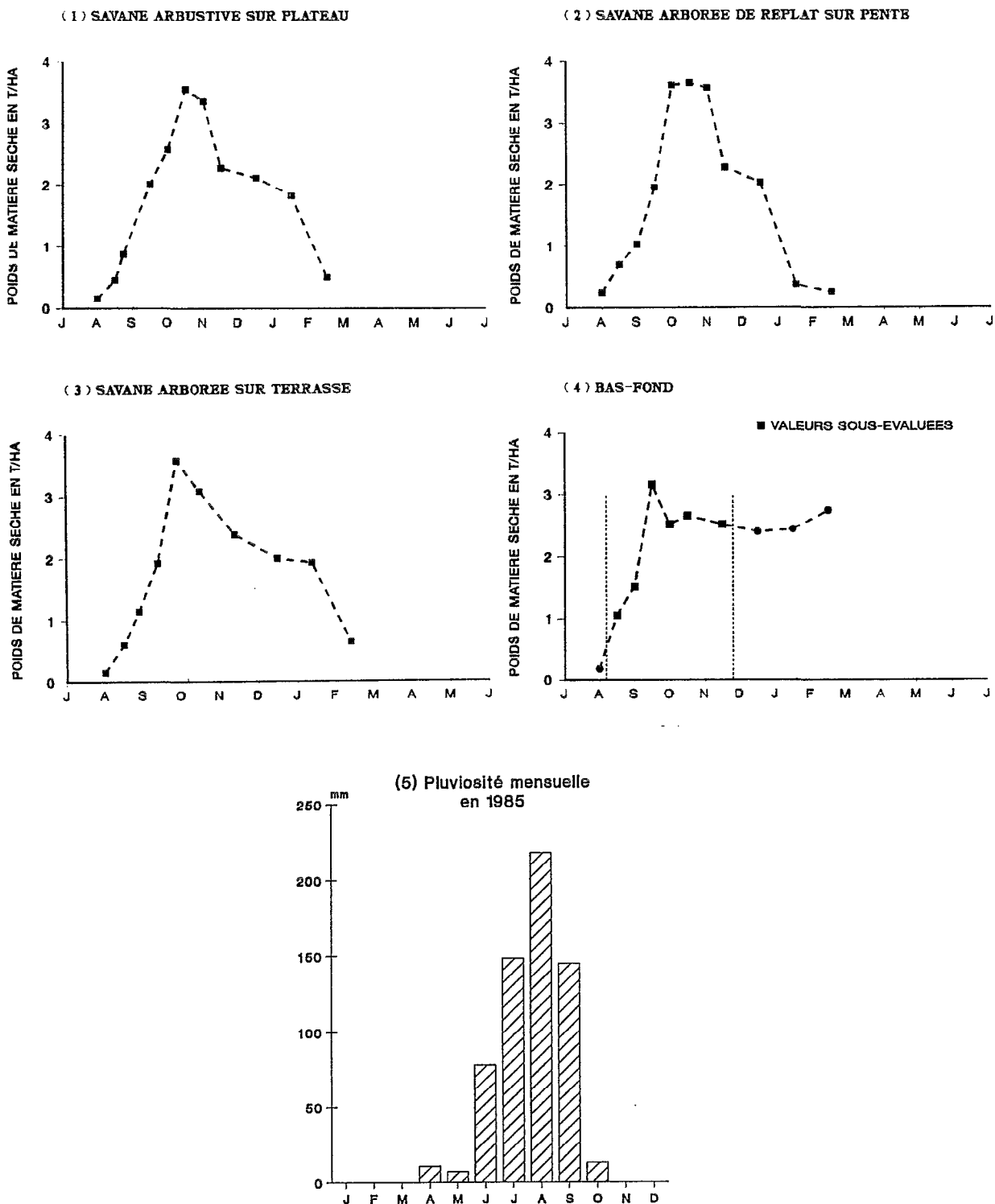


Figure X.3 Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Gampéla (12° 25' N, 01° 22' W) au Burkina Faso, d'après DARGA (1986)

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 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. 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 amplexans*) 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 débiter et la meilleure répartition des précipitations ne compense pas leur faiblesse.

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)

FACIÈS	D	PH	C %	N %	Kd ppm	Pa ppm
Savane arborée à <i>Combretum nigricans</i> et <i>Andropogon pseudapricus</i>	416	4,15	0,25 à 1,60	0,05 à 0,14	16,0 à 37,6	2,8 à 6,5
Savane arborée à <i>Guiera senegalensis</i> et <i>Andropogon pseudapricus</i>	233	5,97	0,26 à 0,48	0,03 à 0,10	19,7 à 91,2	<0,1 à 7,0
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 en %			N : azote total en %			
Kd : potassium disponible en ppm			Pa : phosphore assimilable en ppm			

La phytomasse maximale à 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 contigus 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).

Nazinga et sa région, 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, 1987a et 1987b) 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, 1987b) et 1986. La présentation détaillée de chacun de ces faciès d'étude, avec leur liste floristique, leurs caractéristiques topographiques et édaphiques, ainsi que leur localisation précise dans le territoire du ranch ont été données précédemment (Présentation des sites d'étude, chapitre III, p. 77).

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 phytomasse 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.

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 (1987b)

ANNÉE	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	1 018
Deuxième faciès	4,23 ± 0,79	789	4,78 ± 1,41	726,5	6,73 ± 0,47	1 011,5

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*

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 important 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.

Variation interfaciès 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.

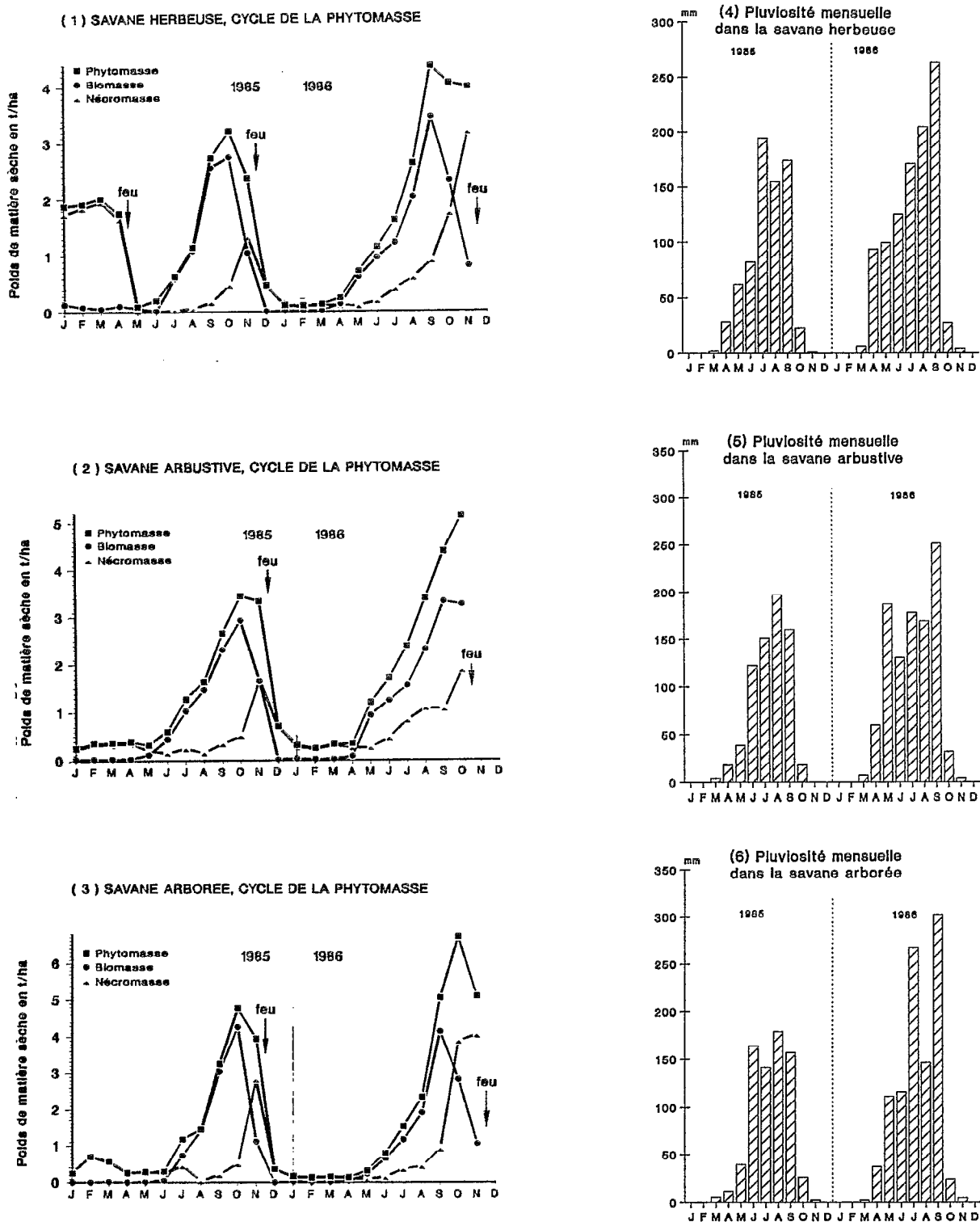


Figure X.4 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées aériennes de trois faciès herbeux à arboré des savanes de Nazinga (11° 09' N, 01° 36' W, Burkina Faso), d'après FOURNIER (1987b)

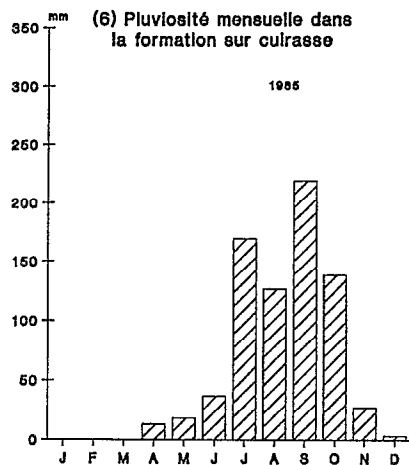
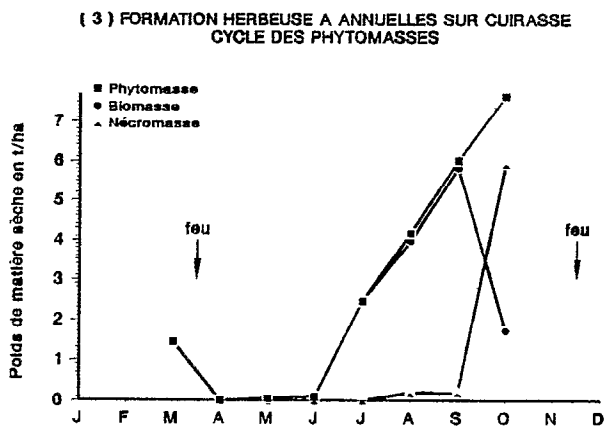
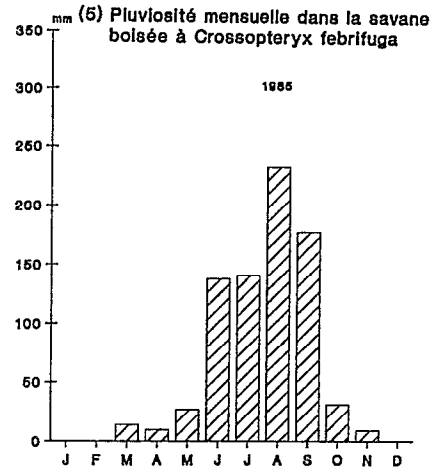
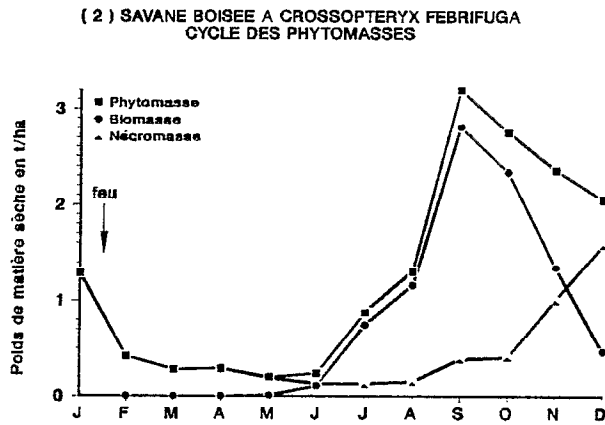
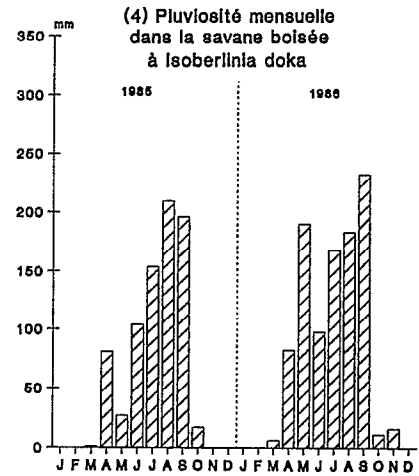
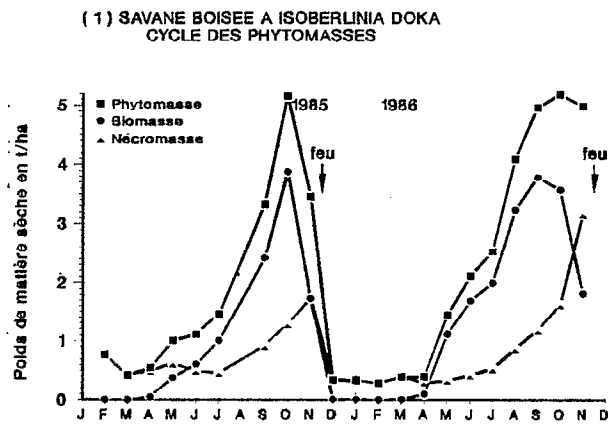


Figure X.5 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées aériennes de deux faciès boisés et d'une formation à annuelles sur cuirasse des savanes de Nazinga (11° 09' N, 01° 36' W, Burkina Faso), d'après FOURNIER (1987b).

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, 1987b) car les faciès à annuelles sur cuirasse ne présentent habituellement pas des maximums de plus de 3 t/ha dans ces régions (FOURNIER, 1987b, 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

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, 1987b)

FACIÈS ET TOPOGRAPHIE	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA
Colline latéritique à <i>Hyparrhenia subplumosa</i>	5 %	2,00
Plateau cuirassé à <i>Loudetia</i> sp. et <i>Andropogon pseudapricus</i>	0 %	2,51
Savane boisée à <i>Isoberlinia doka</i>	50 %	2,58
Savane arborée de mi-pente à <i>Terminalia laxiflora</i> et <i>Crossopteryx febrifuga</i> (site n° 4)	30 %	4,22
Savane arbustive claire de haut de pente à <i>Gardenia erubescens</i> et <i>Terminalia laxiflora</i> (site n° 2)	5 %	5,06
Bas-fond boisé à <i>Andropogon tectorum</i> et <i>Cymbopogon giganteus</i> avec <i>Khaya senegalensis</i> et <i>Terminalia macroptera</i>	70 %	9,26
Bas-fond herbeux à <i>Andropogon gayanus</i>	0 %	12,22
Pluviosité de l'année d'étude : 789 mm		

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 *Isobertinia 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 physiognomiques, 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 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.

Tableau X.4 Évaluation 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 EXONDÉS à <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Vitellaria paradoxa</i>	
1 Type sur cuirasse latéritique	0,5 à 1,4 t/ha
2 Types à <i>Schizachyrium sanguineum</i> et <i>Burkea africana</i>	
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 <i>Hyparrhenia smithiana</i>	
A versants colluvionnés 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
() : valeurs des formations dégradées	
Pluviosité de l'année d'étude (1973) : 749 mm	
Description des groupements végétaux dans le chapitre III	

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 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.

Ouango-Fitini, sous climat éburnéen 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, 1982a et b, 1983b, 1987a 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, 1982a, 1983b). 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 donnés dans les tableaux X.5 et X.6.

Variation interannuelle des phytomasses maximales

Les phytomasses maximales ont été mesurées dans quatre faciès des savanes de Ouango-Fitini pendant les années 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).

Variation interfaciès 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.

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).

Tableau X.5 Variation interannuelle de la phytomasse maximale aérienne de la strate herbacée dans quelques faciès de savane de Ouango-Fitini (d'après FOURNIER, 1982a et b, 1987a et b)

ANNÉE	1980		1982	
	Phyt	PL	Phyt	PL
Site n° 1	4,98	1 088	3,54	923 *
Site n° 2	5,80	1 088	5,08	923 *
Site n° 3	4,78	1 088	2,93	923 *
Site n° 4	5,09	1 088	3,55	923 *
Phyt : phytomasses de matière sèche en t/ha		PL : pluie annuelle en mm (* valeurs de Bouna d'après ASEUNA)		
Site n° 1 : savane herbeuse de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i>		Site n° 3 : petit bowal à <i>Loudetia kerstingii</i>		
Site n° 2 : savane arbustive de mi-versant à <i>Detarium microcarpum</i>		Site n° 4 : forêt claire à <i>Isobertinia doka</i>		

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)

FACIÈS	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA (MATIÈRE SÈCHE)
Ceinture herbacée de bord de mare à <i>Vetiveria nigriflora</i> (Mare de Dalandjougou)	0 %	6,93 ± 0,92
Bas-fond à <i>Ptilostigma thonningii</i> et <i>Andropogon macrophyllus</i> (Ouango-Fitini)	60 %	8,63 ± 1,72
Savane herbeuse à annuelles sur cuirasse de bas de pente, <i>Loudetiopsis kerstingii</i> dominante (Ouango-Fitini)	0 %	2,93 ± 0,58
Savane herbeuse de bas de versant à <i>Loudetia simplex</i> et <i>Andropogon ascinodis</i> (Ouango-Fitini)	< 2 %	3,54 ± 0,70
Savane arbustive de mi-versant à <i>Detarium microcarpum</i> , <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Ouango-Fitini)	30 %	5,08 ± 0,16
Forêt claire de bord de plateau cuirassé à <i>Isobertinia doka</i> , <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Ouango-Fitini)	80 %	3,55 ± 0,16
Formation herbeuse de plateau cuirassé :		
* Faciès à <i>Loudetiopsis kerstingii</i> (sol de 15 cm de profondeur)	0 %	2,93 ± 1,47
* Faciès à <i>Diheteropogon hagerupii</i>	0 %	4,63 ± 0,52
* Faciès à <i>Elymandra</i> sp.	0 %	2,54
* Faciès très localisé à <i>Loudetia arundinacea</i> sur sol de plus de 30 cm de profondeur (Ouango-Fitini)	0 %	7,76 ± 1,34
Savane herbeuse sur colline de roches vertes à <i>Andropogon ascinodis</i> (Ouango-Fitini)	< 2 %	3,45 ± 0,65

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, 1987a 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.

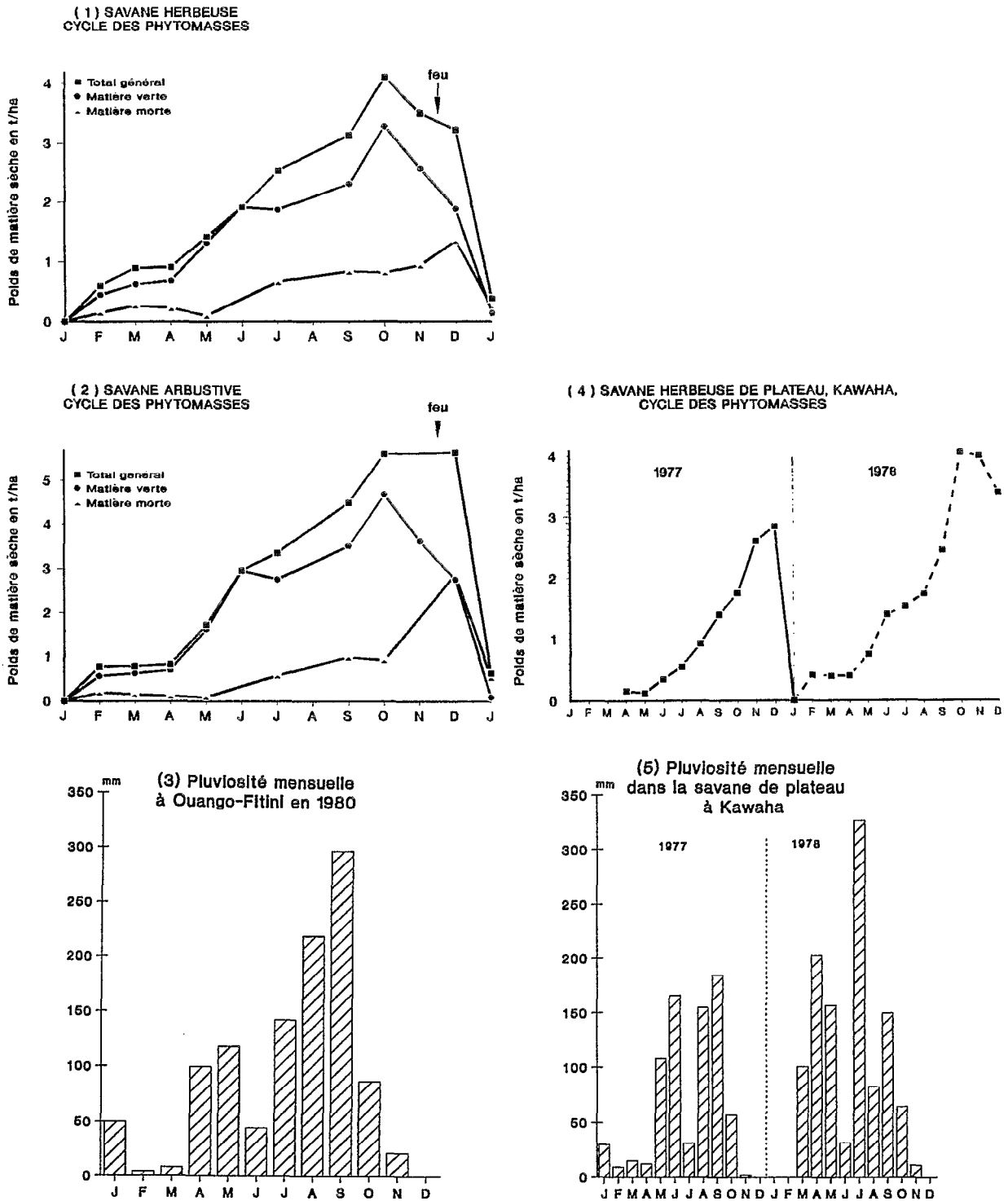


Figure X.6 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées dans les savanes de Ouango-Fitini (09° 35' N, 04° 01' W) d'après FOURNIER (1982a et b) et de Kawaha (9° 03' N, 5° 04' W) d'après CESAR (1978, 1981) en Côte-d'Ivoire

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, 1987a et b)

FACIÈS	PHYTOMASSE T/HA (MATIÈRE SÈCHE)
Savane herbeuse de bas de versant du Gué Piéton	7,04
Savanes herbeuses de bord de cours d'eau * Carrefour de Gawi * Bord de l'Iringou	5,24 ± 1,12 7,95
Bas-fond à <i>Piliostigma thonningii</i> et <i>Andropogon macrophyllus</i>	4,62 ± 2,24
Forêts claires de bord de plateau cuirassé à <i>Isobertia doka</i> * Ouango-Fitini * Piste de Sayé	3,22 ± 0,34 2,76 ± 0,78
Formations herbeuses sur plateau cuirassé (Ouango-Fitini) * Faciès à <i>Loudetiopsis kerstingii</i> * Faciès à <i>Andropogon pseudapricus</i> * Faciès à <i>Loudetia arundinacea</i> sur sol profond	2,35 ± 0,16 2,52 ± 0,38 6,44 ± 8,88
Formation herbeuse sur cuirasse à <i>Loudetiopsis kerstingii</i> (piste de Kafolo)	1,11 ± 0,23

Badikaha et Kawaha, localités sous climat guinéen 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 (1986a, 1990).

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 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 (1 402 mm en 1984 et 1 171,5 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 1985, 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.

Tableau X.8 Phytomasses maximales herbacées à Badikaha (9° 01' N, 5° 00' W, Côte-d'Ivoire) d'après BRUZON (1986a)

FACIÈS	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA (MATIÈRE SÈCHE)	
		1984	1985
Premier versant			
* Savane arbustive de haut de versant à <i>Hyparrhenia subplumosa</i> , sol sablo-argileux	30 %	7,7	6,3
* Savane arbustive de mi-versant supérieur à <i>Hyparrhenia subplumosa</i> et <i>Andropogon ascinodis</i> , sol sableux	15 %	10,2	6,1
* Savane arbustive de mi-versant inférieur à <i>Hyparrhenia subplumosa</i> , sol sableux	10 %	8,4	5,6
* Savane arbustive de bas de versant à <i>Andropogon ivorensis</i> et <i>Hyparrhenia subplumosa</i> , sol sableux	10 %	8,6	5,5
Deuxième versant			
* Savane arbustive de plateau cuirassé à <i>Hyperthelia dissoluta</i> , 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 <i>Hyparrhenia welwitschii</i> , sol sableux	40 %	6,5	2,9
* Savane arbustive de mi-versant à <i>Hyparrhenia subplumosa</i> , sol sableux	30 %	5,5	2,9
* Savane arbustive de bas de versant à <i>Hyperthelia dissoluta</i> , sol sableux	30 %	8,5	4,2
* Savane arbustive de plaine alluviale à <i>Monocymbium ceresiiforme</i> , sol sableux	10 %	5,7	5,9

Lamto, localité sous climat éburnéen

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 (1971b, 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.

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 et sols ferrallitiques. Les Graminées dominantes y sont les deux pérennes *Andropogon schirensis* et *Hyparrhenia smithiana*. L'année 1977 connaît un total pluviométrique de 1 034 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 1 075,4 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 phytomasse maximale est 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, 1987a, 1987b).

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 phytomasse 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 sensibilité plus grande à la sécheresse.

Cet exemple confirme que l'influence des conditions de pluviosité est modulée par les caractéristiques édaphiques locales.

Variation interfaciès du cycle de la phytomasse

CESAR (1971b) 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.

◆ Présentation des sites d'étude 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

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 (1982a, 1987a et b)

FACIÈS	PHYTOMASSE (T/HA DE MATIÈRE SÈCHE)		
	1980	1982	1983
Savane herbeuse de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i>	6,24 ± 0,75	5,66 ± 0,95	5,18 ± 0,90
Savane arbustive de mi-pente à <i>Crossopteryx febrifuga</i> et <i>Andropogonées</i>	7,88 ± 1,05	9,90 ± 0,78	7,16 ± 0,63
Pluviosité annuelle (mm)	1 028	1 207	797

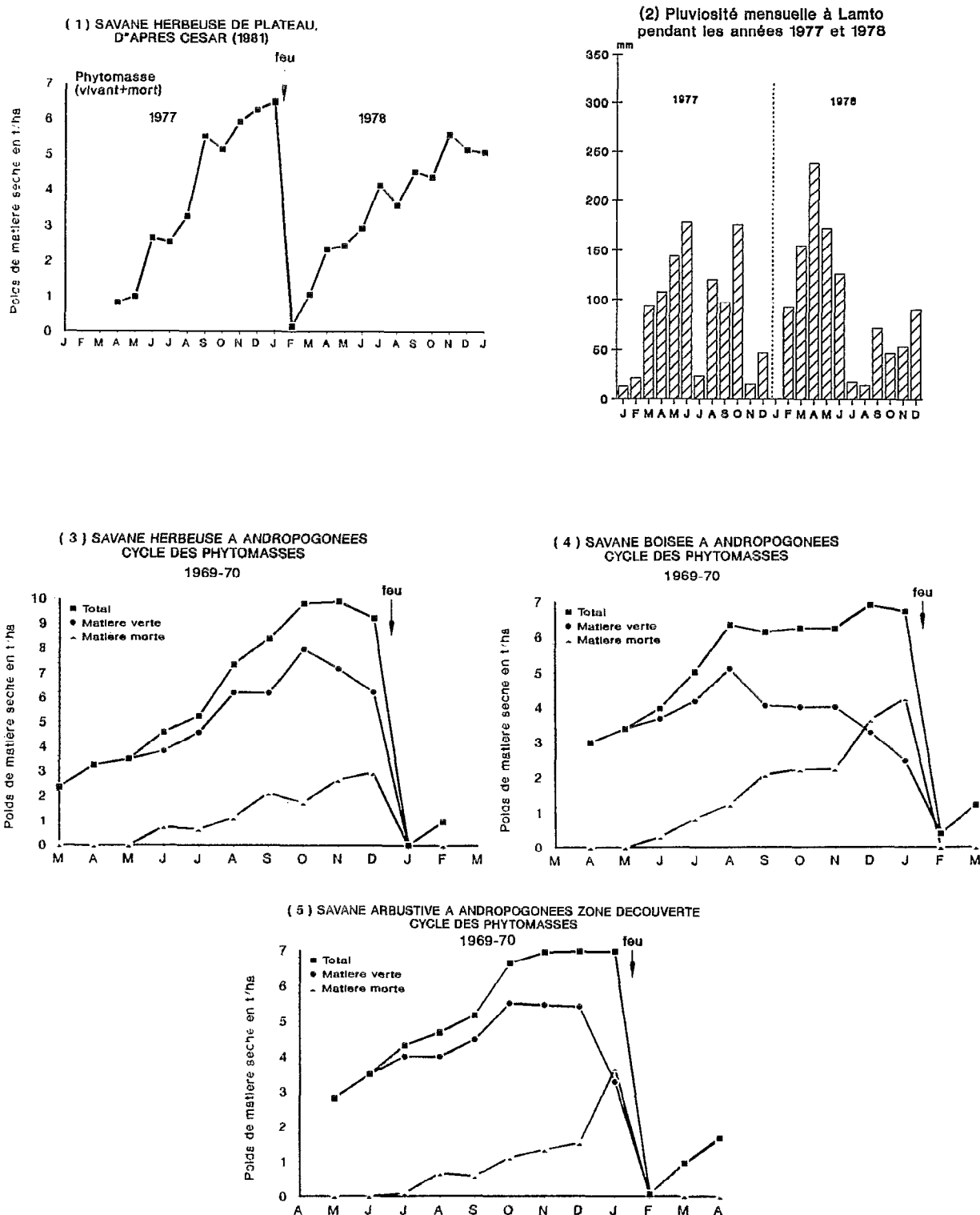


Figure X.7 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées dans les savanes de Lamto (06° 13' N, 05° 02' W) en Côte-d'Ivoire en 1969-70 et 1977-78 d'après CESAR (1971b, 1978 et 1981)

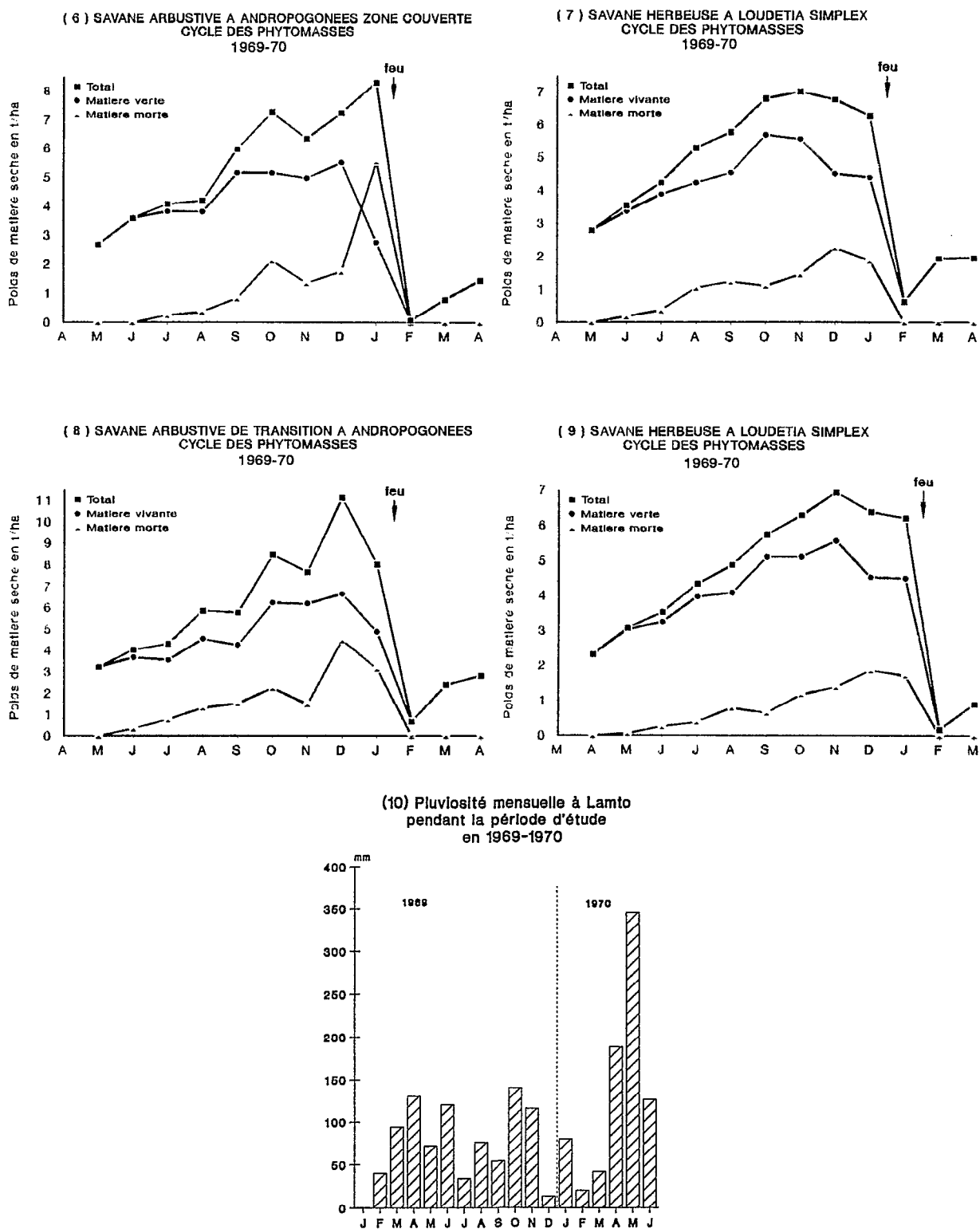


Figure X.7 (suite)

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 (5 cm). 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.

♦ Présentation des sites d'étude 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 interfaciès des cycles (d'après les données 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 dessèchement, 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).

♦ *La variation interfaciès 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 drainage 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.

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 (1987a et b)

FACIÈS	RECOUVREMENT LIGNEUX	PHYTOMASSE T/HA (MATIÈRE SÈCHE)
Savane boisée de plateau à <i>Crossopteryx febrifuga</i> , <i>Terminalia glaucescens</i> , <i>Annona senegalensis</i> , <i>Hyparrhenia subplumosa</i> , <i>H. smithiana</i> , etc.	75 %	3,20 ± 0,61
Savane herbeuse de plateau à <i>Loudetia simplex</i> sur sol mince et mal drainé	< 2 %	6,14 ± 0,31
Savane arbustive de mi-pente à <i>Crossopteryx febrifuga</i> , <i>Hypar-</i> <i>rhenia subplumosa</i> , <i>H. smithiana</i> et <i>Andropogon schirensis</i>		
* premier site	30 %	7,93 ± 1,33
* deuxième site	30 %	7,16 ± 0,63
Savane herbeuse de transition à <i>Hyparrhenia subplumosa</i> et <i>H. smithiana</i>	< 2 %	7,05 ± 1,04
Savane herbeuse de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i>		
* site amont	< 2 %	5,18 ± 0,90
* site aval	< 2 %	6,40 ± 1,47
Savane boisée de lisière à <i>Andropogon macrophyllus</i> en bas de pente	50 %	14,01 ± 3,33

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.

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 (1971b).

Racines d'herbes ou d'arbres et plateaux de tallage

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 herbacées 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, 1939 ; DEVEAU, 1975). 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.

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, La croissance clonale chez les Graminées cespitueuses, p. 139). 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, 1978b ; GOUNOT et YU, 1980 ; etc.), les Graminées accumuleraient des réserves en hydrates de carbone.

Nazinga, localité 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, Parties souterraines, p. 188).

La répartition de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur à 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.

Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à 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)

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

FACIÈS	LOI D'AJUSTEMENT	r	SEUIL DE SÉCURITÉ
Savane herbeuse de plateau, mesures faites jusqu'à 0,4 m	<i>exponentielle</i>		
	(1) $M = 2,80 \cdot e^{-3,26 p}$	0,99	99 %
	(2) $M = 4,39 \cdot e^{-3,23 p}$	0,99	99 %
	<i>puissance</i>		
	(1) $M = 0,44 \cdot p^{-0,69}$	0,98	98 %
	(2) $M = 0,72 \cdot p^{-0,66}$	0,98	98 %
Savane arbustive, mesures faites jusqu'à 1,2 m (1) ou 1,0 m (2)	<i>logarithme</i>		
	(1) $M = -0,07 - 0,93 \text{ Lnp}$	0,98	98 %
	(2) $M = -0,10 - 1,32 \text{ Lnp}$	0,99	99 %
	<i>exponentielle</i>		
	(1) $M = 1,86 \cdot e^{-1,64 p}$	0,89	99 %
	(2) $M = 2,00 \cdot e^{-2,90 p}$	0,95	99 %
Savane arborée, mesures faites jusqu'à 0,7 m (1) ou 0,5 m (2)	<i>puissance</i>		
	(1) $M = 0,37 \cdot p^{-0,86}$	0,99	99 %
	(2) $M = 0,15 \cdot p^{-1,35}$	0,99	99 %
	<i>logarithme</i>		
	(1) $M = -0,23 - 0,92 \text{ Lnp}$	0,93	99 %
	(2) $M = -0,08 - 0,88 \text{ Lnp}$	0,95	99 %
Savane arborée, mesures faites jusqu'à 0,7 m (1) ou 0,5 m (2)	<i>exponentielle</i>		
	(1) $M = 2,85 \cdot e^{-3,32 p}$	0,99	99 %
	(2) $M = 4,93 \cdot e^{-3,83 p}$	0,99	99 %
	<i>puissance</i>		
	(1) $M = 0,24 \cdot p^{-1,05}$	0,98	98 %
	(2) $M = 0,35 \cdot p^{-1,09}$	0,98	98 %
Savane arborée, mesures faites jusqu'à 0,7 m (1) ou 0,5 m (2)	<i>logarithme</i>		
	(1) $M = -0,22 - 1,09 \text{ Lnp}$	0,98	98 %
(2) $M = -0,61 - 1,86 \text{ Lnp}$	0,99	99 %	

M : phytomasse des racines en t/ha dans une couche de 10 cm p : profondeur en mètres r : coefficient de corrélation

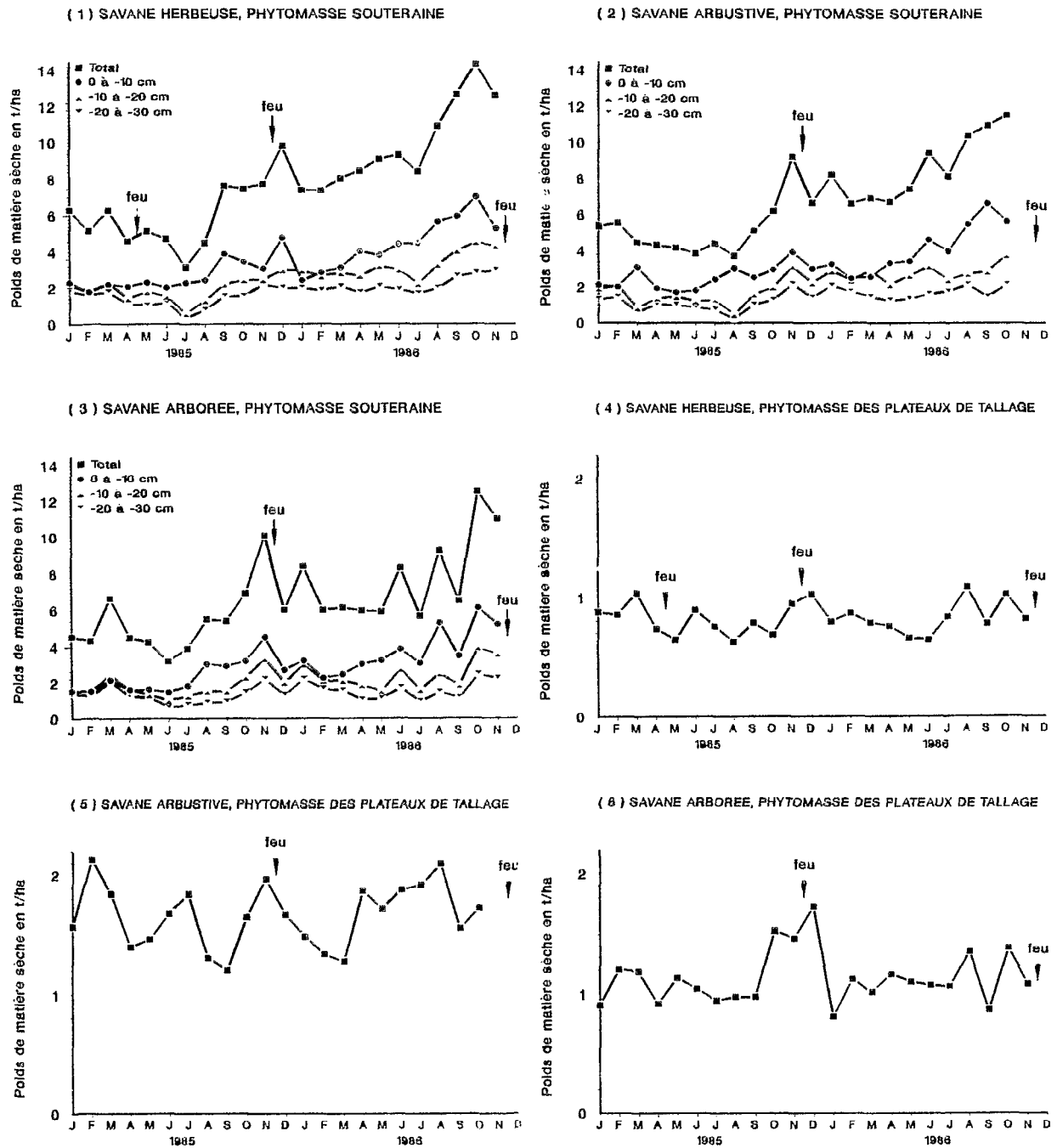


Figure X.8 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Nazinga (11° 09' N, 01° 36' W) au Burkina Faso, d'après FOURNIER (1987b)

- 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 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 événement 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.

Les valeurs de phytomasse atteintes à 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).

Le cycle des plateaux de tallage à 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 (**Structure spatiale des communautés**, p.35).

La variation interannuelle de la phytomasse souterraine et des plateaux de tallage à 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).

Ouango-Fitini, localité sous climat éburnéen continental

Deux faciès de savane ont été étudiés à Ouango-Fitini pendant l'année 1980 (FOURNIER, 1982a 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, p. 62, **Présentation des sites d'étude**).

La répartition de la phytomasse en fonction de la profondeur à 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.

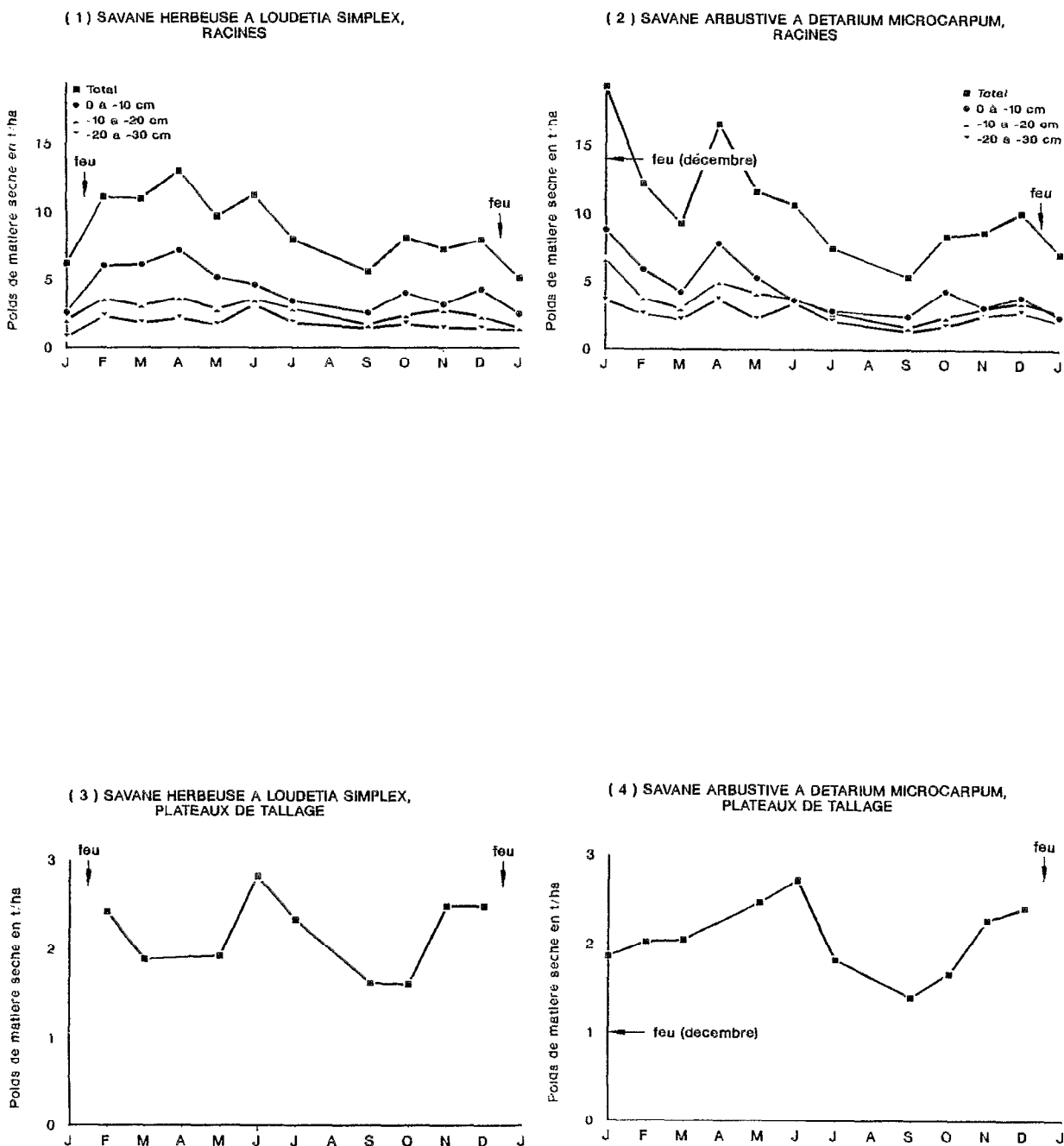


Figure X.9 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Ouango-Fitini (09° 35' N, 04° 01' W) en Côte-d'Ivoire, d'après FOURNIER (1982a et b)

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 $y = b \cdot e^{mx}$ 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.

Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à 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).

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.

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 (1982a)

FACIÈS	LOI D'AJUSTEMENT	r	SEUIL DE SÉCURITÉ
Savane herbeuse de bas de pente (mesures faites jusqu'à 0,5 m en septembre)	<i>exponentielle</i> $M = 3,53 \cdot e^{-3,46 p}$	0,98	99 %
	<i>puissance</i> $M = 0,34 \cdot p^{-0,93}$	0,98	98 %
	<i>logarithme</i> $M = 5,69 - 13,89 \ln p$	0,99	99 %
Savane arbustive de mi-versant à <i>Detarium microcarpum</i> (mesures faites jusqu'à 0,5 m en septembre)	<i>exponentielle</i> $M = 4,34 \cdot e^{-3,24 p}$	0,98	99 %
	<i>puissance</i> $M = 0,43 \cdot p^{-0,93}$	0,88	99 %
	<i>logarithme</i> $M = 5,62 - 12,60 \ln p$	0,95	99 %

M : phytomasse des racines en t/ha dans une couche de 10 cm
p : profondeur en m
r : coefficient de corrélation

Les valeurs de phytomasse souterraine atteintes dans la région 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 faciès 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 nigriflora* 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, 1987a 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.

Le cycle saisonnier des plateaux de tallage à 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 presque 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 conditions d'humidité favorables à la croissance.

L'augmentation observée correspond probablement aussi au début de croissance des bourgeons des nouveaux axes apparaissant par tallage.

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

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.

Lamto, localité sous climat éburnéen

Les données concernant les cycles de phytomasse racinaire proviennent des travaux de CESAR (1971b) 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.

La répartition de la phytomasse en fonction de la profondeur à Lamto

La plupart des racines se trouvent en surface, ici comme dans les deux précédentes localités.

Les calculs de CESAR (1971b) 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, 1971b). 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.

Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à Lamto

Le suivi de l'évolution des phytomasses souterraines pendant un cycle annuel a été réalisé dans six faciès par CESAR (1971b), 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 (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.

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 (1971b)

FACIÈS	LOI DE DÉCROISSANCE
Savane herbeuse de transition à <i>Loudetia simplex</i>	puissance $M = 1,70 \cdot p^{-1,83}$
Savane arbustive, zone découverte	puissance $M = 0,17 \cdot p^{-1,55}$
Savane arbustive, zone couverte	puissance $M = 0,16 \cdot p^{-1,57}$
Savane herbeuse à Andropogonées	puissance $M = 1,12 \cdot p^{-1,90}$
Savane herbeuse de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i>	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

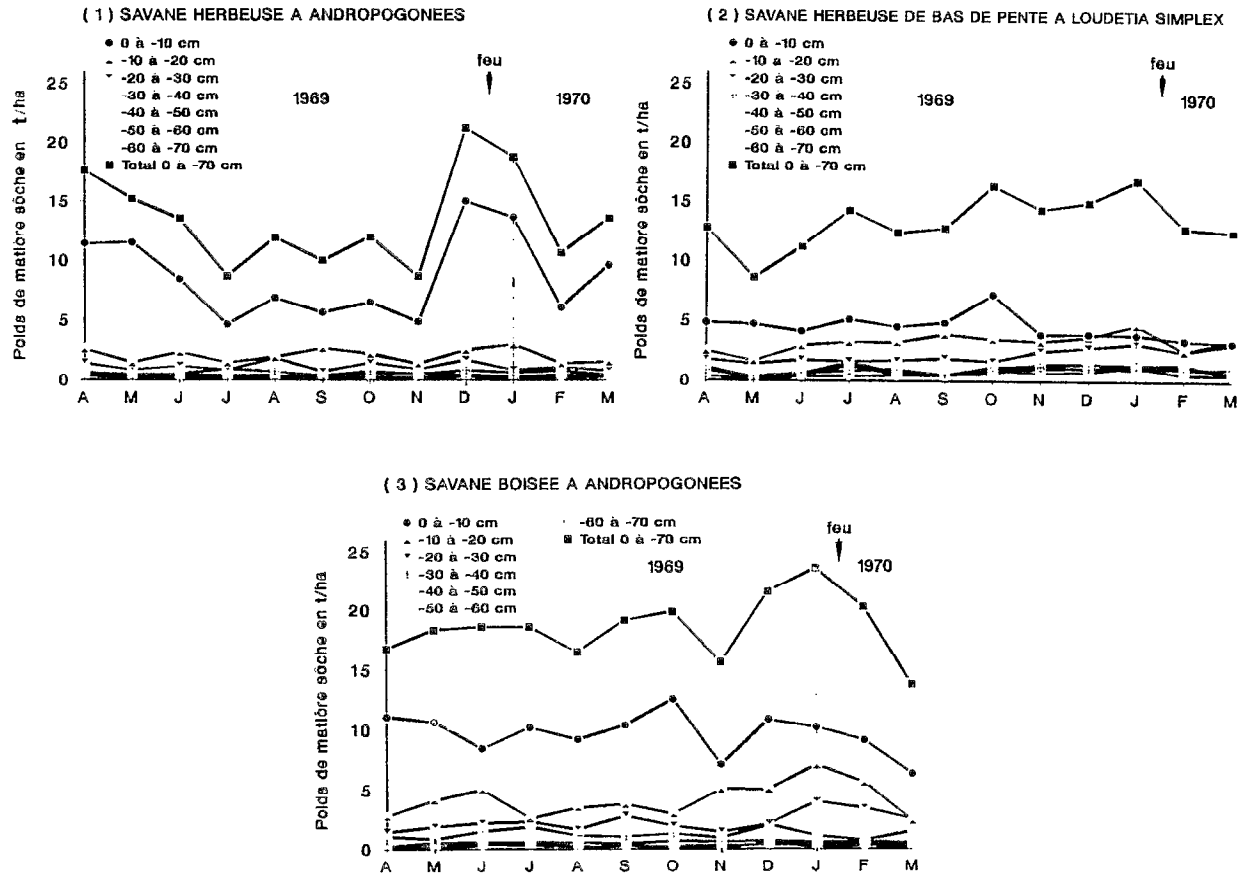


Figure X.10 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines dans trois faciès des savanes de Lamto (06° 13' N, 05° 02' W) en Côte-d'Ivoire, d'après CESAR (1971b)

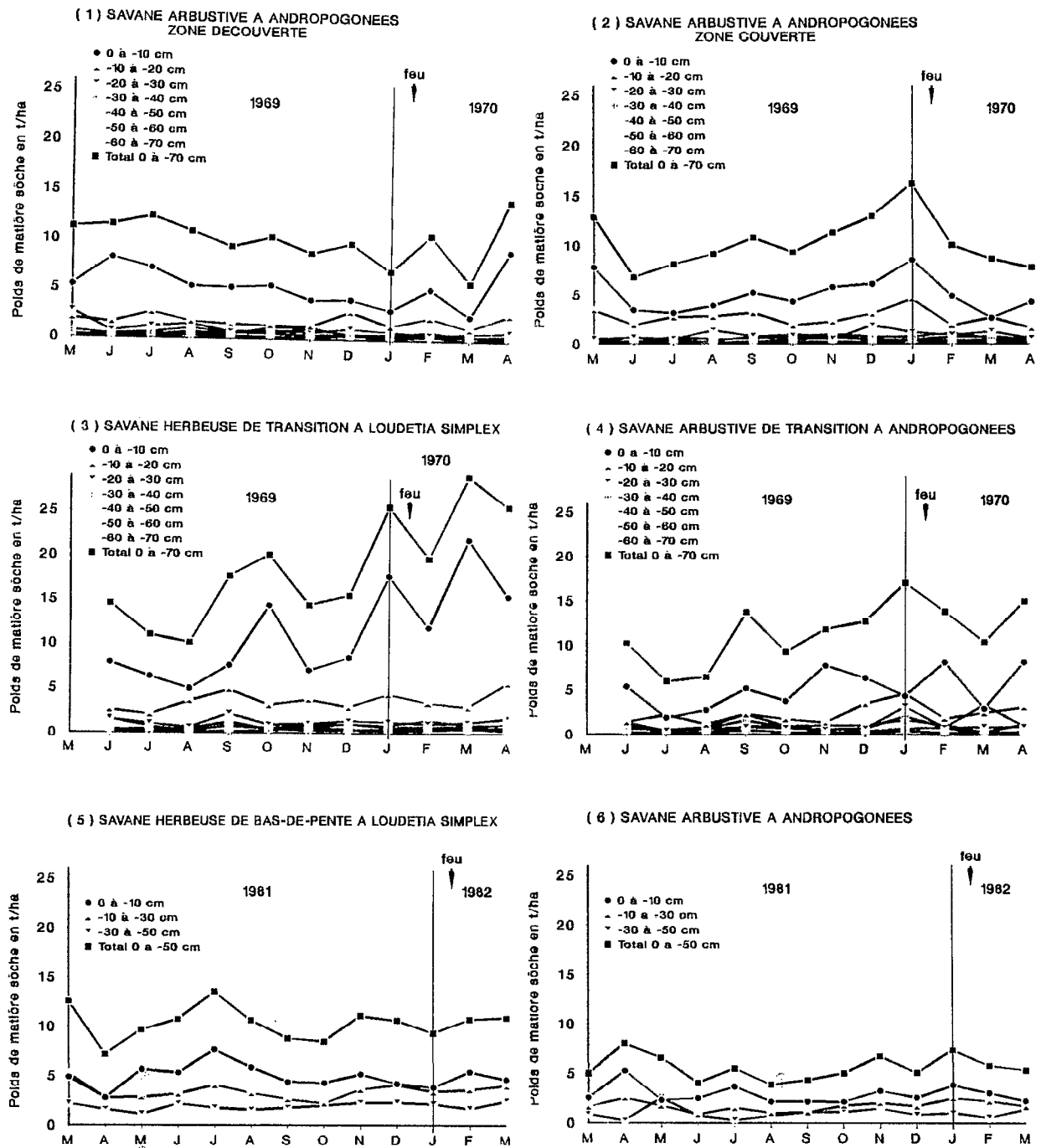


Figure X.11 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines dans six faciès des savanes de Lamto (06° 13' N, 05° 02' W) en Côte-d'Ivoire, d'après CESAR (1971b) et ABBADIE (1983)

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 (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 (1971b) 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.

Variation interannuelle de la phytomasse souterraine à Lamto

La comparaison des données de CESAR (1971b), 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.

La phytomasse des plateaux de tallage à 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 *Crossoteryx 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.

Tableau X.15 Phytomasse herbacée souterraine globale dans les savanes de Lamto (06° 13' N, 05° 02' W) d'après CESAR (1971b) et ABBADIE (1983) et FOURNIER (ce travail)

FACIÈS	PHYTOMASSE T/HA	AUTEUR
VALEURS MOYENNES SUR UNE ANNÉE		
* Savane herbeuse à Andropogonées	13,9	CESAR (1971b)
* Savane herbeuse à <i>Loudetia simplex</i>	19,0	" "
* Savane herbeuse de transition à <i>Loudetia simplex</i>	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 <i>Loudetia simplex</i>	11,16	ABBADIE (1983)
* Savane arbustive de transition	6,67	" "
VALEURS PONCTUELLES		
* Savane herbeuse de transition à <i>Loudetia simplex</i>		FOURNIER
• septembre	12,72	
• décembre	9,39	
* Savane arbustive		" "
• septembre	14,00	
• décembre	8,20	
* Formation de lisière de galerie à <i>Andropogon macrophyllus</i>		" "
• novembre	13,13	
NOTE : Phytomasses totales calculées d'après les lois de décroissance des masses racinaires en fonction de la profondeur proposées par CESAR (1971b) et les valeurs mesurées jusqu'à 70 cm par CESAR, 50 cm par ABBADIE ou 30 à 40 cm par FOURNIER.		

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.

LA CONSOMMATION PAR LES HERBIVORES

Généralités

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 (1987a, 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, 1977a et b, 1987a). 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 soudanaises plus humides - et

donc à phytomasse plus élevée - du Ghana a été évaluée à 1 à 1,7 t/ha/an (OHIAGU *et al.*, 1979). DESHMUKH (1986), passant en revue cinq écosystèmes herbacés d'Afrique recevant de 250 à 1 300 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, 1977a 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 (1986).

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 Nigeria. Dans les milieux soudanais 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 (1986) 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 1 300 mm annuels de pluie environ) JOSENS (1972, 1974) et LEPAGE (1980a et b) ont montré que les peuplements étaient dominés par des consommateurs à régime varié du groupe des Macrotermitinae.

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, 1987a et b).

Évaluation de la consommation des grands herbivores à 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, fèces 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. Dans des milieux analogues, CESAR (1990) n'a pas pu mettre en évidence d'effet de la consommation sur la biomasse des repousses.

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, in MILNER et HUGHES, 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 km², 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 (LUNGREN, 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.

Protocole d'étude

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 *Méthodes indirectes de mesure de la phytomasse*, chapitre IX, p. 189) 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.

Résultats

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 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 cerasiforme*, 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 n° 2 et 3 dans ce qui précède) d'une part, dans la savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*, la savane arborée à *Isobertinia doka* et la savane herbeuse (désignées comme sites n° 4, 5 et 1) d'autre part.

LA PRODUCTION PRIMAIRE

Comparaison des méthodes d'estimation de la production aérienne

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).

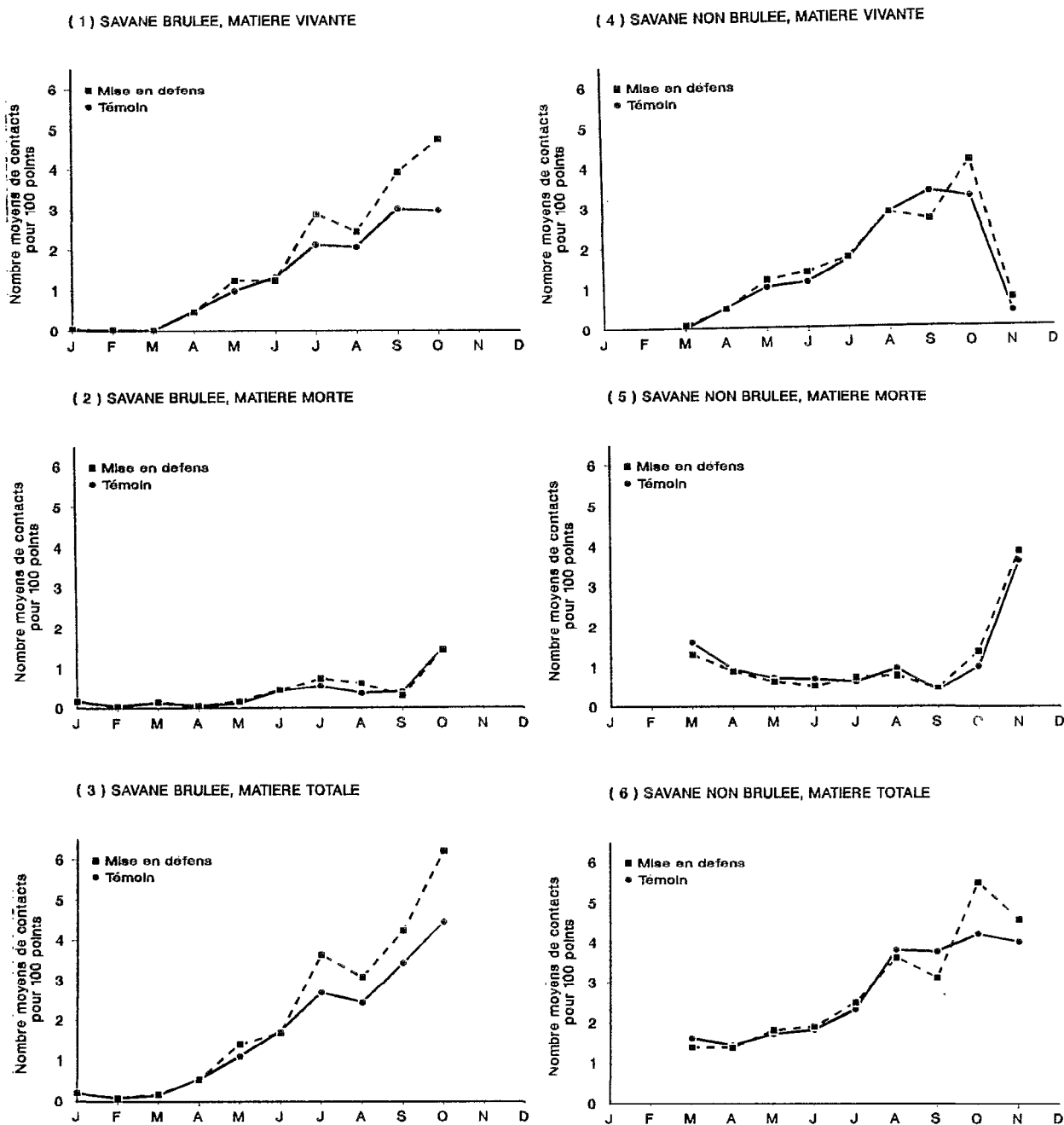


Figure XI.1 Comparaison des biovolumes de la matière végétale herbacée avec ou sans pâturage par la faune sauvage dans deux savanes de Nazinga

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).

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)

SITE \ MÉTHODE	PARTIES AÉRIENNES						
	(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 AÉRIENNE :							
(1) : par la phytomasse maximale			(5) : par la somme des maximums de biomasse par espèce				
(2) : par la somme des accroissements de la phytomasse			(6) : par la dynamique foliaire				
(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							
RÉFÉRENCES :							
(a) d'après les mesures de phytomasse de CESAR (1971b)			(b) d'après les mesures de phytomasse d'ABBADIE (1983)				
FACIÈS :							
* Nazinga							
(1) : savane herbeuse			(4) : savane boisée à <i>Isoberlinia doka</i>				
(2) : savane arbustive à <i>Gardenia erubescens</i>			(5) : savane arborée à <i>Crossopteryx febrifuga</i>				
(3) : savane arborée à <i>Detarium microcarpum</i>			(6) : formation à annuelles sur cuirasse faciès à sol profond				
* Ouango-Fitini							
(1) : savane herbeuse			(2) : savane arbustive à <i>Detarium microcarpum</i>				
* Lamto							
(1) : savane herbeuse de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i>			(4) : savane arbustive de transition		(7) : savane boisée		
(2) : savane herbeuse de transition			(5) : savane arbustive (zone découverte)				
(3) : savane herbeuse à Andropogonées			(6) : savane arbustive (zone couverte)				

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

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			
RÉFÉRENCES :			
(a) d'après les mesures de phytomasse de CESAR (1971b)		(b) d'après les mesures de phytomasse d'ABBADIE (1983)	
FACIÈS :			
voir légende du tableau XI.1			

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'étude 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 (**Méthode utilisée dans le présent travail**, p. 195). 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 méthode s'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 chapitre IX, p. 185, **Signification de la phytomasse herbacée globale**). 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.

Les valeurs de production totale (parties aériennes 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, 1987a), qui inclut l'ensemble des consommateurs primaires d'herbes vivantes. Les valeurs de production aérienne sont 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.

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)

RÉFÉRENCES :

(a) d'après les mesures de phytomasse de CÉSAR (1971b)

(b) d'après les mesures de phytomasse d'ABBADIE (1983)

FACIÈS :

*** 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* (4) : savane arbustive de transition (7) : savane boisée

(2) : savane herbeuse de transition (5) : savane arbustive (zone découverte)

(3) : savane herbeuse à *Andropogonées* (6) : savane arbustive (zone couverte)

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.

La répartition mensuelle de la production

Il est intéressant de compléter l'étude des productions annuelles par celle de leur répartition saisonnière.

La production des parties aériennes

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 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, Cycle phénologique des plantes herbacées, p. 89). 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.

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.

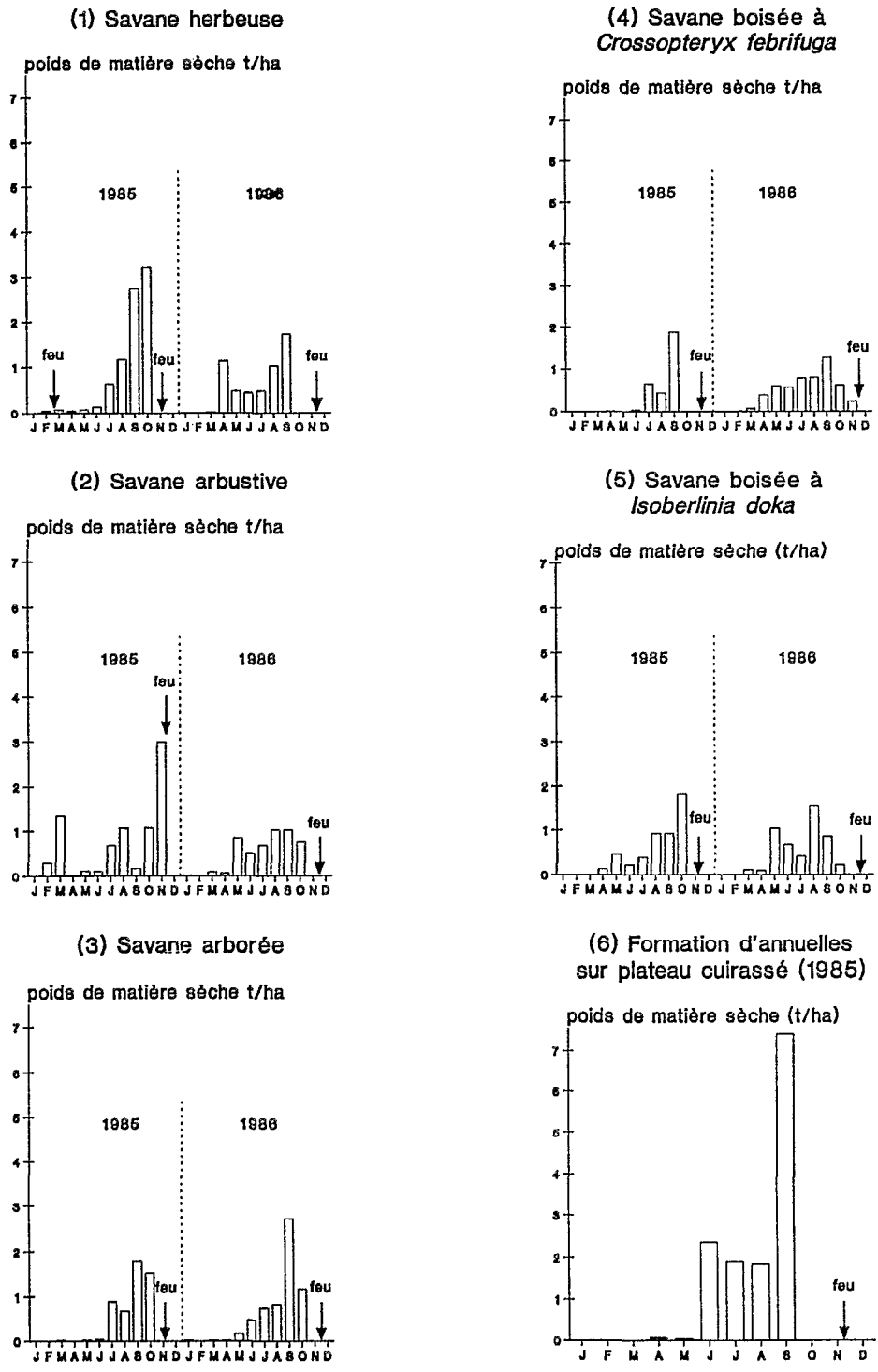


Figure XI.2 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans six faciès des savanes de Nazinga (d'après FOURNIER, 1987b)

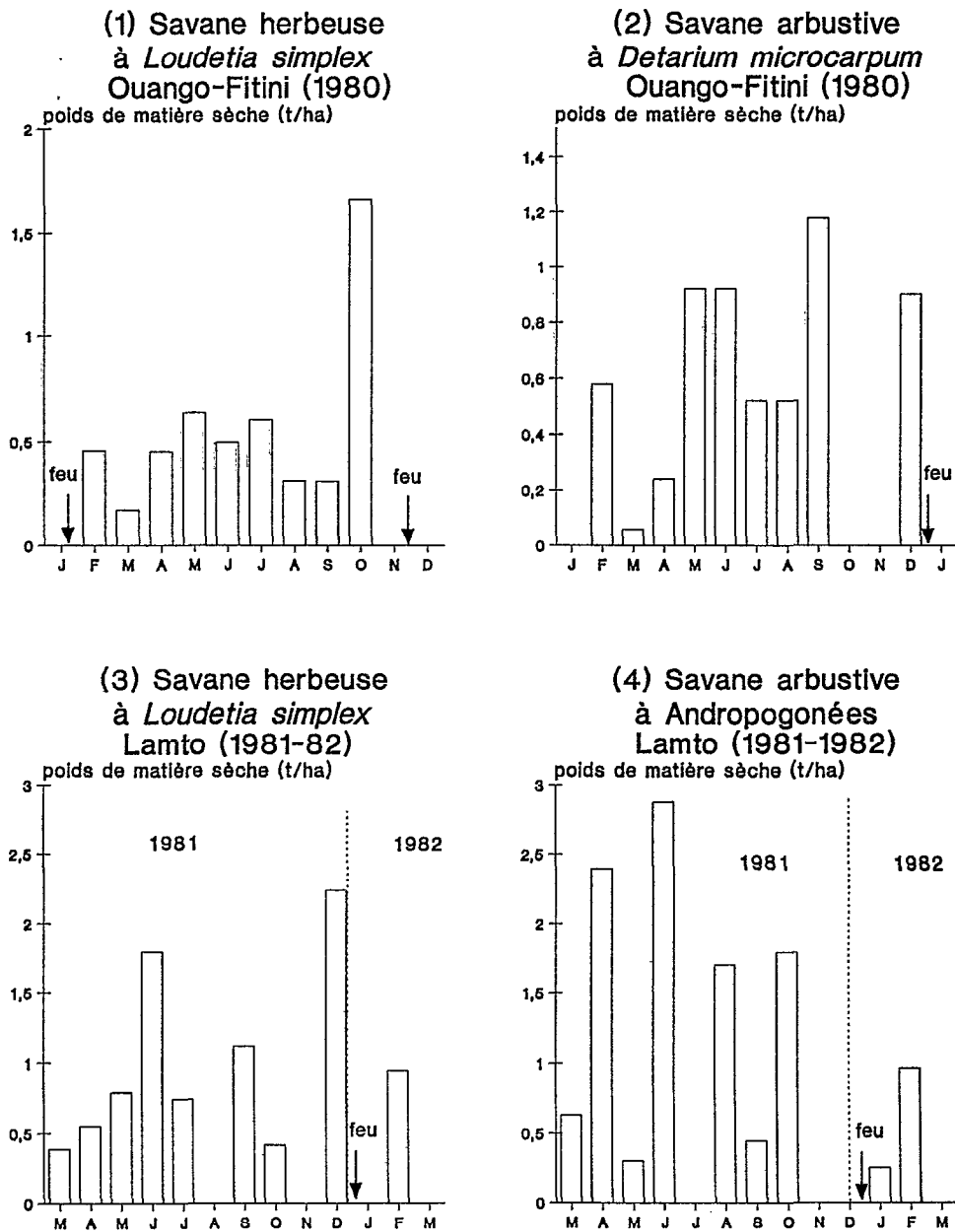


Figure XI.3 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans quelques faciès des savanes de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1987b) et de Lamto (d'après les données d'ABBADIE, 1983)

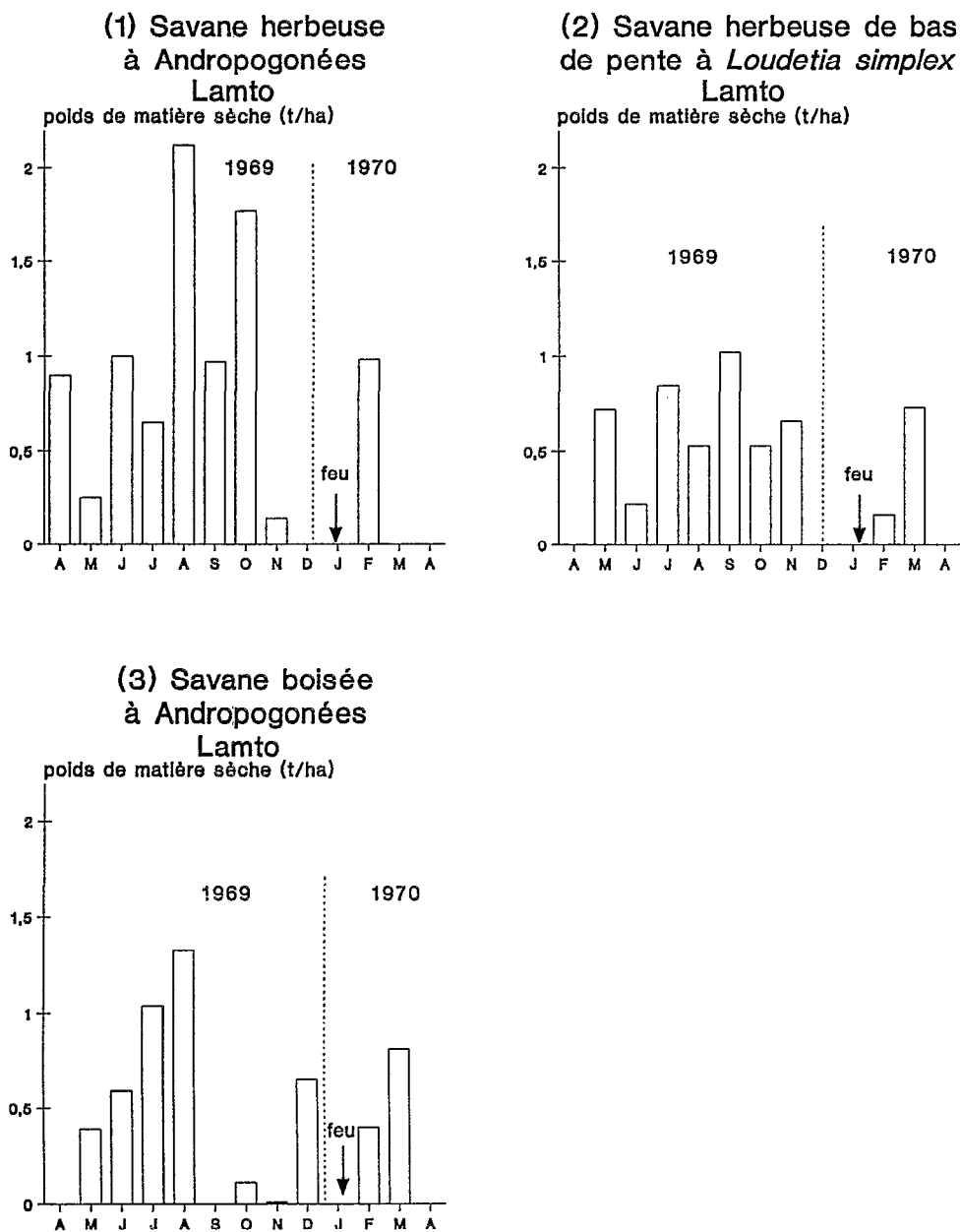


Figure XI.4 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans trois faciès des savanes de Lamto en 1969-1970 (d'après les données de CESAR, 1971b)

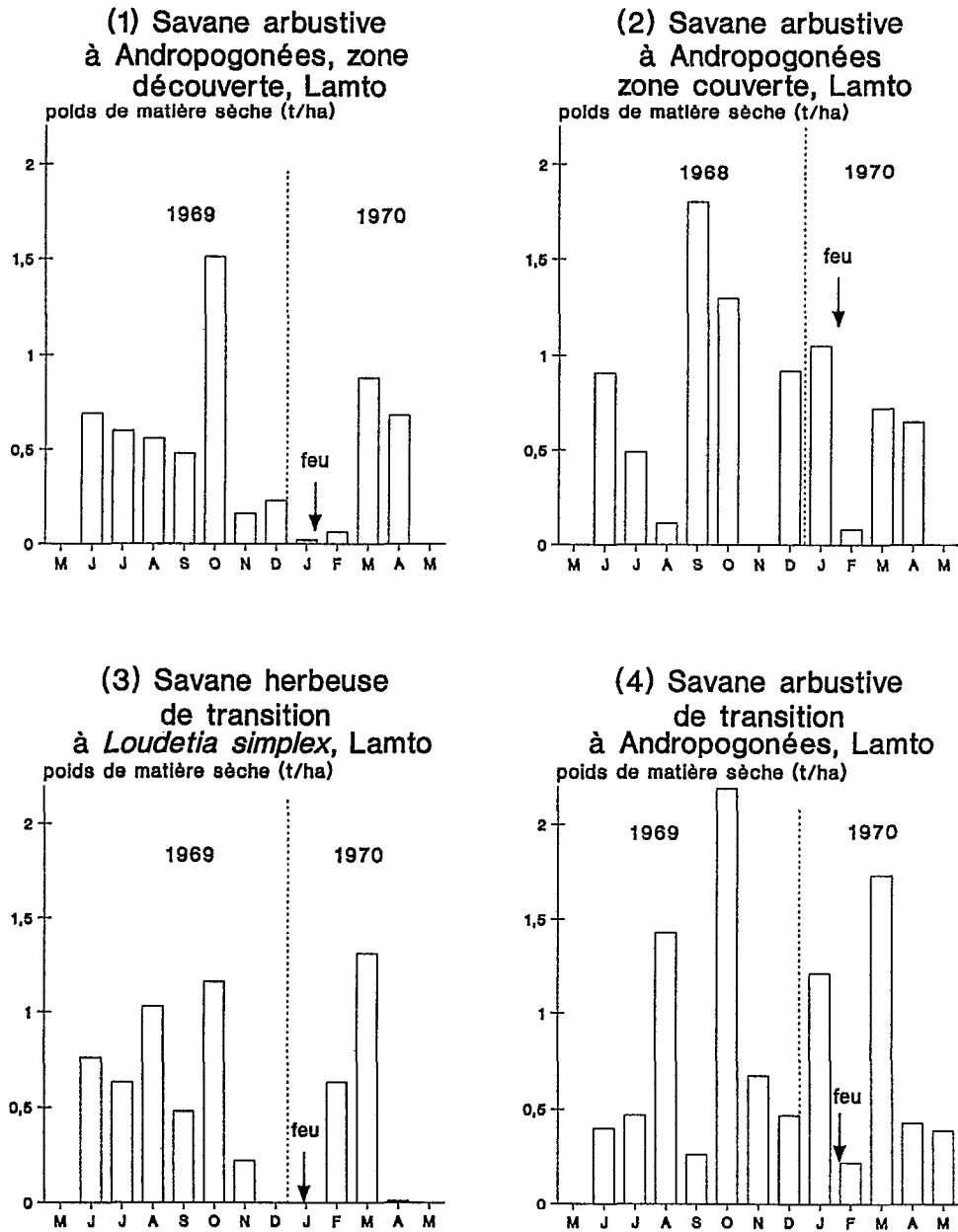


Figure XI.5 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Lamto en 1969-1970 (d'après les données de CESAR, 1971b)

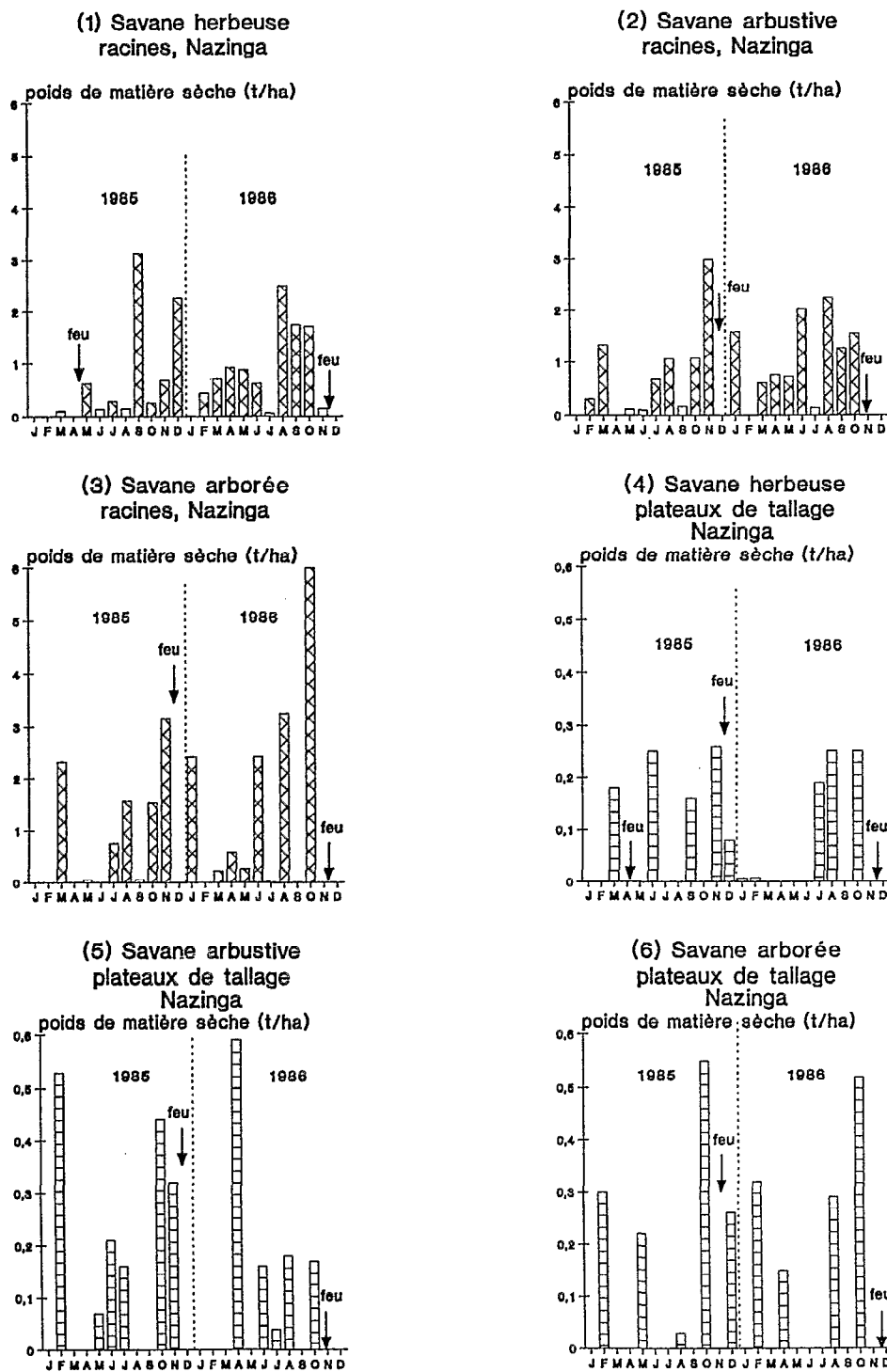


Figure XI.6 Répartition saisonnière de la production herbacée de racines et plateaux de tallage dans les savanes de Nazinga (d'après FOURNIER, 1987b)

◆ *Ouango-Fitini*

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 lien très évident n'apparaisse avec les variations climatiques saisonnières ni avec le comportement des parties aériennes.

À 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.

La production des plateaux de tallage

Il n'apparaît pas de période préférentielle pour la production des plateaux de tallage à Nazinga (fig. XI.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.

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.

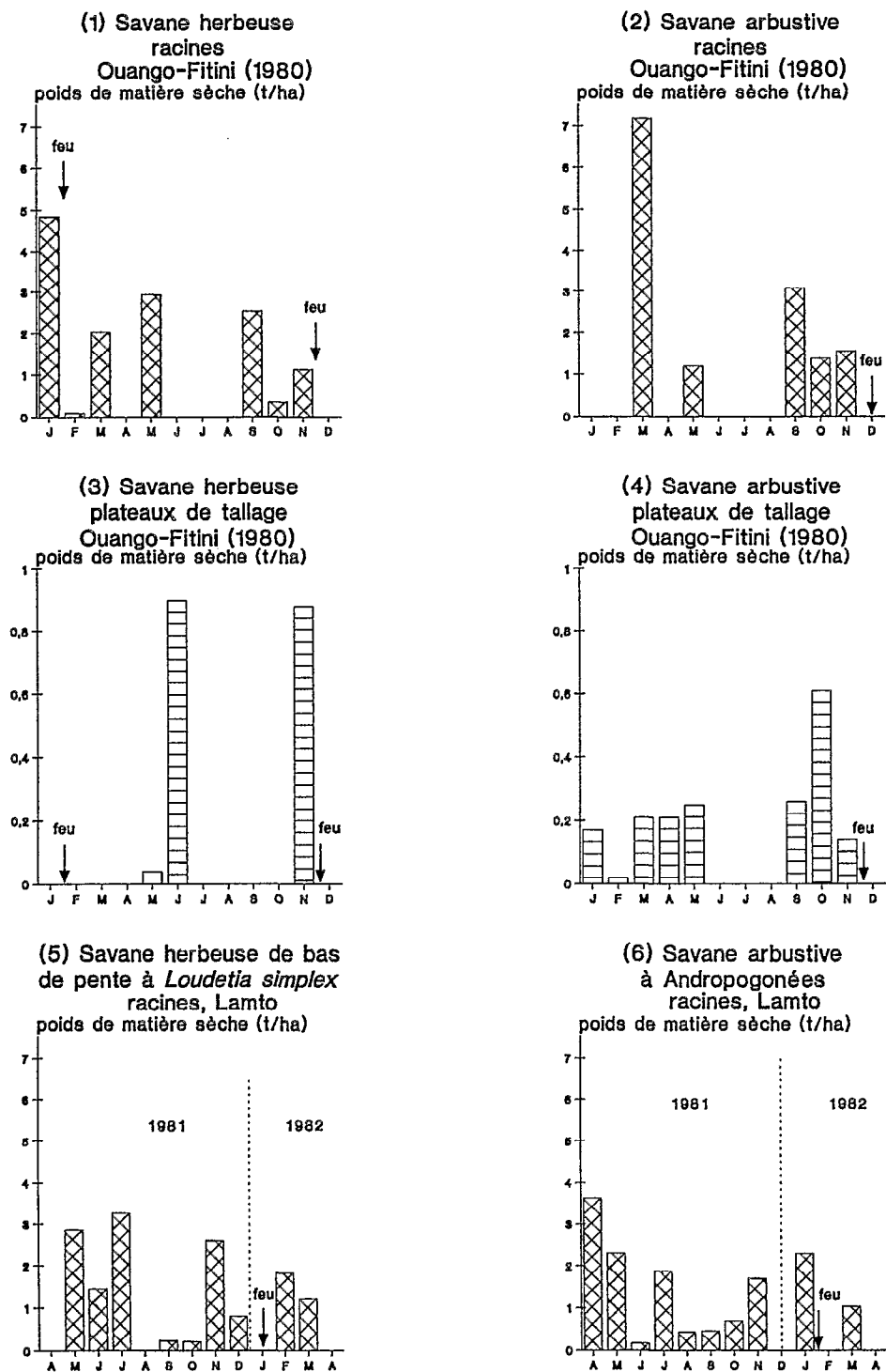


Figure XI.7 Répartition saisonnière de la production herbacée des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Ouango-Fitini (FOURNIER, 1987b) et de Lamto (ABBADIE, 1983)

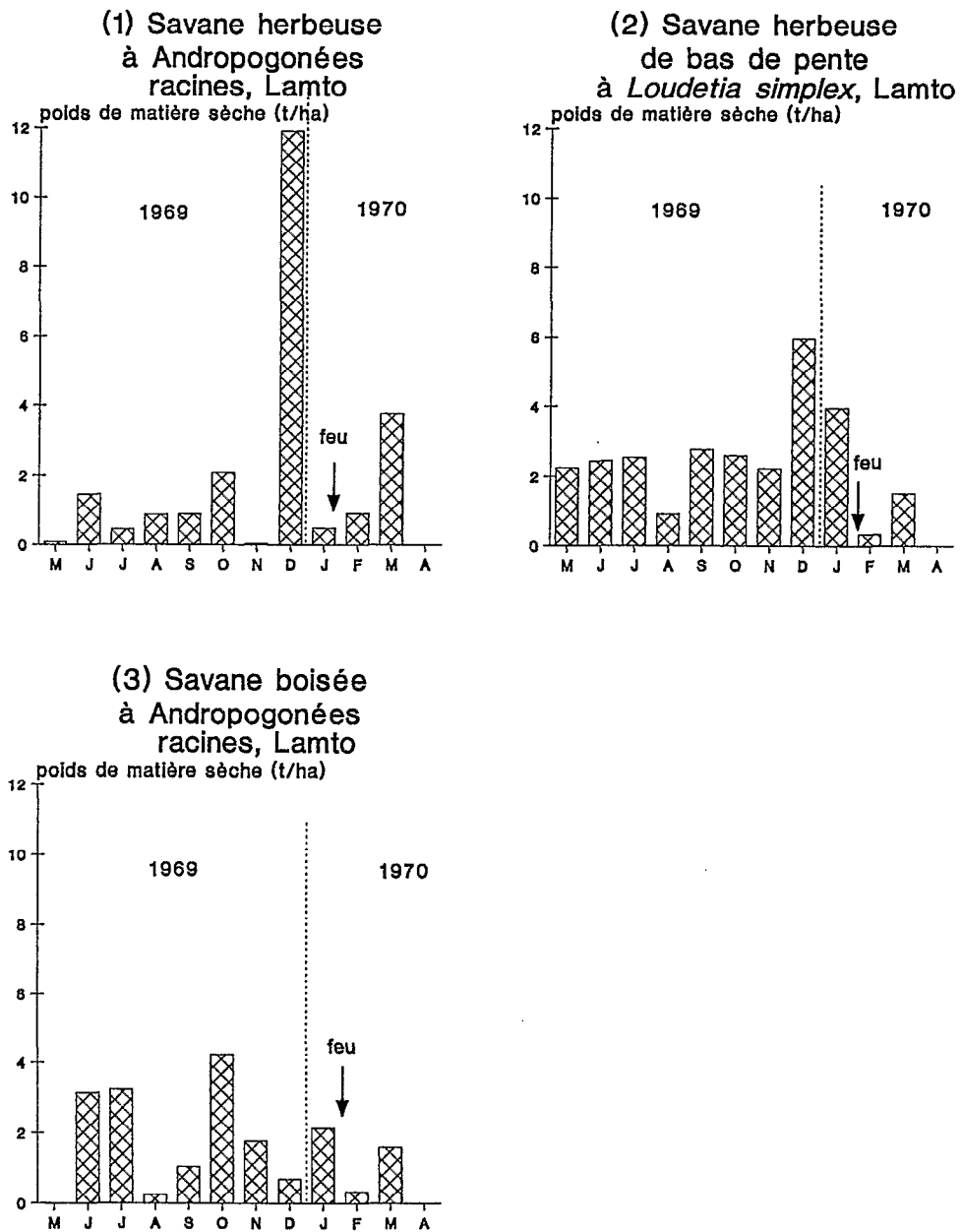


Figure XI.8 Répartition saisonnière de la production des racines d'herbes dans trois faciès des savanes de Lamto (d'après CESAR, 1971b)

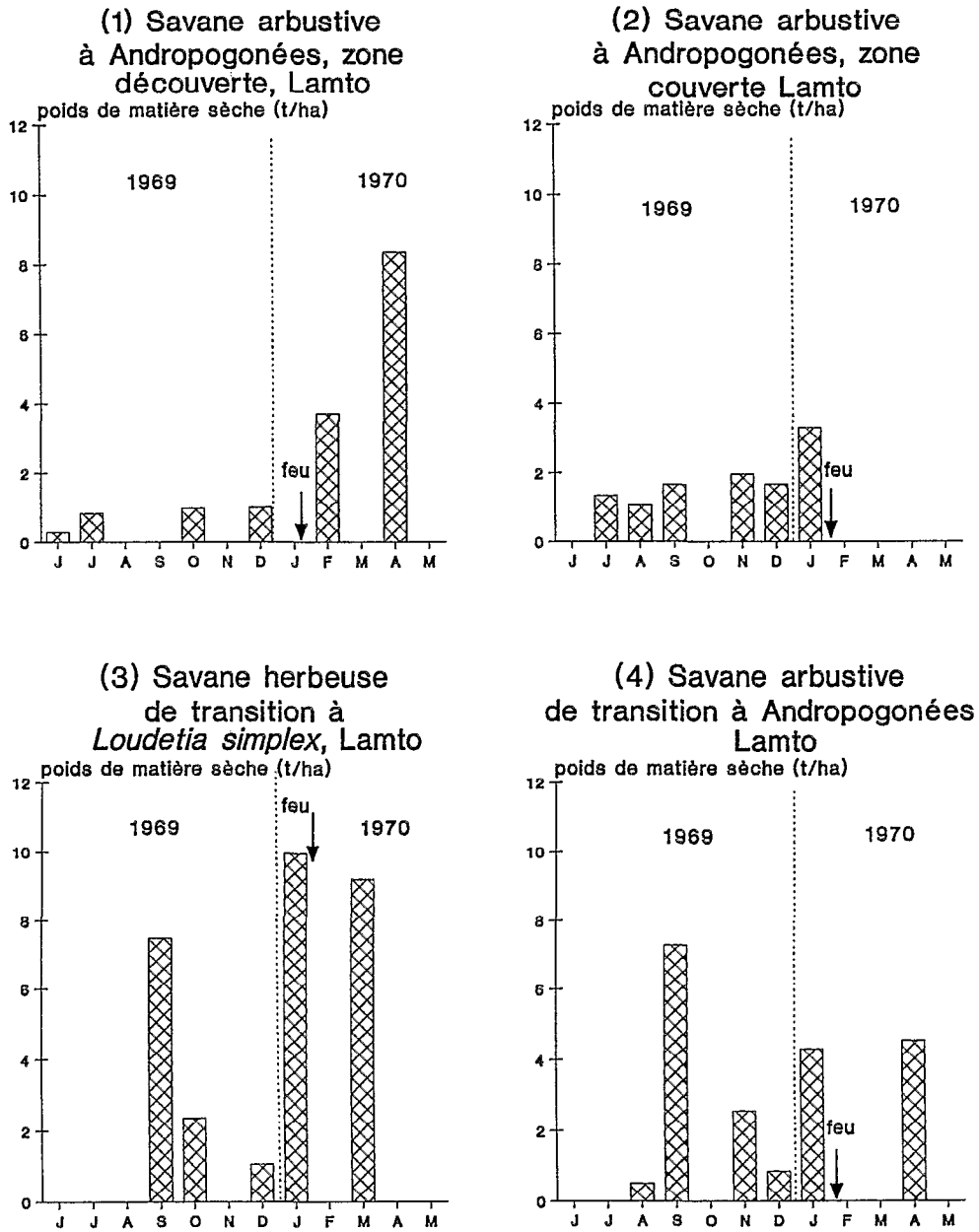


Figure XI.9 Répartition saisonnière de la production des racines d'herbes dans quatre faciès des savanes de Lamto (d'après CESAR, 1971b)

DISCUSSION ET CONCLUSION

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES 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 en outre très fréquemment 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 et d'autant plus lessivés que le climat actuel est plus humide, c'est-à-dire que la région considérée est plus 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 devient le facteur limitant pour la croissance des plantes (KADEBA, 1978 ; ROOSE, 1980 ; MONTGOMERY et ASKEW, 1983 ; LAMOTTE, 1987b). Les quelques données disponibles indiquent pour les zones non dégradées un bilan géochimique équilibré ou légèrement positif pour l'azote et le phosphore (ABBADIE, 1983).

Caractérisé par deux à quatre saisons, une pluviosité annuelle de 800 à 1 500 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, 1986). Dans chacune de ces formations, qui correspondent à des régions distinctes, 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 3 000 ans. Il est probable que les populations humaines ne sont devenues relativement denses en Afrique de l'Ouest que vers le XVI^e ou le XVII^e 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.

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, 1987a 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, p. 16, **Paléoclimats et paléocosystèmes tertiaires**).

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).

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 de 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 mœurs (migrations saisonnières par exemple) avant que l'Homme ne la détruise presque 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 détritvores 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 SPÉCIFIQUE ET SPATIALE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES 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, p. 33, **Richesse floristique régionale et locale**). 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).

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 micromilieus 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, p. 35, **Structure spécifique de la strate herbacée**). 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 "saisonniers" 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, p. 35, **Structure spatiale des communautés**). 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-

taouffes" 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 chapitre V, p. 131 (**Croissance des plantes herbacées pérennes**) 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, **Structure spatiale des communautés** p. 35). On peut noter que les indices foliaires mentionnés par GOLDSTEIN et SARMIENTO (1985) pour les savanes saisonnières du Venezuela sous 1 000 à 1 800 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 GRAMINÉES PÉRENNES

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, p. 145, (**Durée du cycle**).

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 (Essai de caractérisation des traits démographiques des populations de feuilles de deux espèces de Graminées pérennes, 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, 1987b). 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 (**Cycle phénologique des Graminées pérennes**, p. 89, 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 dessèchement 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.

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, 1972 ; ROBSON, 1973 sur *Lolium perenne* ; HUISKES et HARPER, 1979 sur *Ammophila arenaria* au Pays de Galles ; FRANÇOIS 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.

Comme l'ont montré les données présentées dans le chapitre IV, p. 101, (**Cycle saisonnier des semences dans le sol**), 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 adaptés 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 court 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 PHÉNOLOGIE DES ESPÈCES ET DES COMMUNAUTÉS

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, p. 127, **Structure phénologique des communautés végétales de savane**). 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, p. 127, **Variations du cycle phénologique des plantes de savane sous l'effet du gradient climatique sud-nord**).

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 interfaciées de la phénologie de l'espèce a été montrée à partir de plusieurs exemples pris chez les Graminées pérennes (voir chapitre V p. 131, **Variations interannuelles et interfaciées de la phénologie des espèces**).

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 génomes 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, p. 33, **Richesse floristique régionale et locale**). 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 prédominance 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 (1971b) 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 renouvellement 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 HERBACÉE

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 observées 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, 1987b), 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 diffère 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 (1986a) commentées plus haut (voir p. 211). 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. 206 et 208). 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, 1987b). A Nazinga la phytomasse maximale de la savane boisée à *Isobertinia 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.

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 physiologique 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 (1986a, 1987, 1990) 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 (1982b) pensent cependant que la situation la plus favorable serait un ombrage léger qui, sans limiter trop la lumière, protégerait 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, 1971b, 1984 ; FOURNIER, 1982b, 1987b 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 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, 1981b ; 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 évapotranspiration 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.

Il existe une liaison positive ($r = 0,68$ significative au seuil 99,9 %), entre la production aérienne et la pluviosité mensuelle, tous faciès confondus :

$$Pr = 0,005 \cdot Pl + 0,136$$

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 ($P = 0,003 \cdot D + 0,83$). Une corrélation existe aussi pour chacun des sites pris séparément, avec $r = 0,80$ pour la savane herbeuse ($P = 0,003 \cdot D + 0,74$), $r = 0,79$ pour la savane arbustive ($P = 0,003 \cdot D + 0,76$) et $r = 0,74$ pour la savane arborée ($P = 0,004 \cdot D + 0,96$). 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 ($P = 0,03 \cdot D + 1,05$). 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 :

$$P = 0,008 \cdot PI - 0,202$$

$$P = 0,013 \cdot PI - 0,495$$

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 :

$$P = 0,021 \cdot PI - 0,054$$

$$P = 0,011 \cdot PI - 0,023$$

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 :

$$P = 0,007 \cdot PI - 0,026$$

FRESON (1973) trouve également une liaison significative entre pluie et production aérienne mensuelle dans les savanes plus humides (1 273 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 :

$$P = 0,023 \cdot PI + 0,108$$

$$(r = 0,73)$$

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 (1977a 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.

La liaison avec la pluviosité annuelle totale est souvent nette dans les régions les plus arides (Sahel, voir par exemple DE 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 soudanaises 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 cumulé 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 soudanaise 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 soudanaise 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 soudanaise. 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 AÉRIENS 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 :

$$R = 0.06 \cdot Ph + 0.17$$

$$(r = 0,74).$$

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 (1971b) 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.

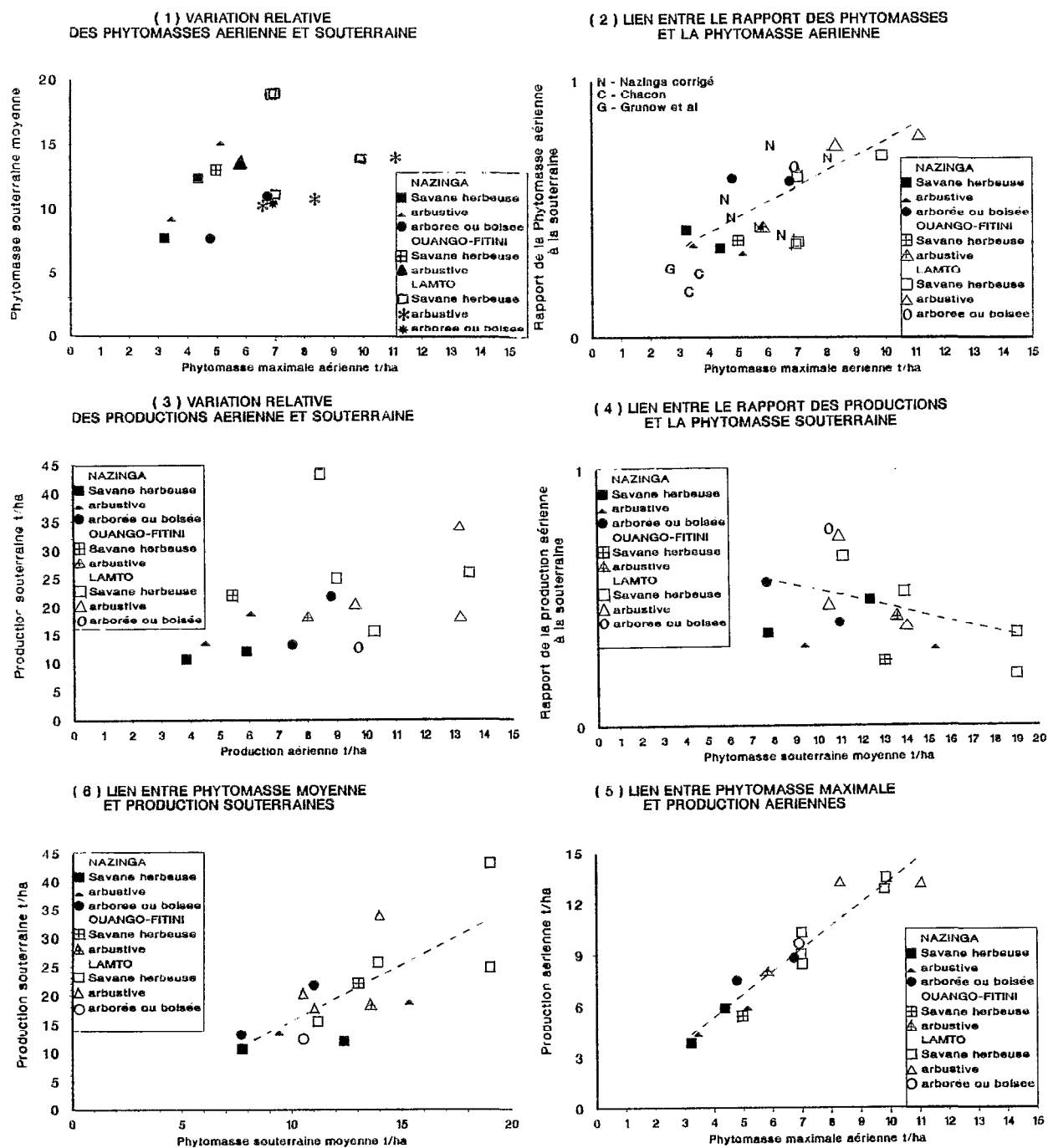


Figure XII.1 Relations des phytomasses et productions entre les parties aériennes et souterraines chez les plantes herbacées des savanes

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 :

$$R = -0,02 \cdot Ph + 0,73 \quad (r = 0,45)$$

Lorsque la production totale augmente, la part relative de la production souterraine diminue donc. Nous reviendrons sur ce résultat à propos des lois de proportionnalité 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 croisances 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 :

$$R = 0,47 \cdot A + 0,66 \quad (r = 0,24)$$

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 :

$$R = 0,95 \cdot A + 0,35 \quad (r = 0,56) \text{ en savane herbeuse,}$$

$$R = 0,75 \cdot A + 0,49 \quad (r = 0,75) \text{ en savane arbustive.}$$

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, 1976).

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.

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 HERBACÉES

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 :
 $Pr = 1,33 \cdot Ph + 0,04$
($r = 0,96$)

pour les parties aériennes, Ph représentant la phytomasse aérienne maximale et
Pr la production calculée selon la méthode des accroissements corrigés, et :

$$Pr = 1,95 \cdot Ph - 3,85$$

$$(r = 0,76)$$

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 1 300 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.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBADIE L., 1983 - *Contribution à la biogéochimie des savanes de Lamto (Côte-d'Ivoire)*. Thèse de 3^e cycle, université de Paris VI, 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 KHAFAT S., WIERENGA P.J. et WILLIAMS B.C., 1977 - A flotation method for determining root mass in soil. *Agron. Journ.*, **69**, 1025-1026.
- AL-SBEI M. R., 1982 - *Dynamique de la morphogénèse et de la production chez Dactylis glomerata L.* Thèse de 3^e 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 des Blattes de la région de Lamto (Côte-d'Ivoire)*. Thèse de doctorat de l'université de Paris VI, Ecologie, 185 p.
- ARBER A., 1934 - *The Gramineae, a study of Cereal, Bamboo and Grass*. Cambridge University Press, Cambridge, England, 480 p., 212 fig.
- 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. AOF*, **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 Elevage. 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.
- BAGINE R.K.N., 1982 - The role of Termites in litter decomposition and soil translocation with special reference to *Odontotermes* in arid lands of northern Kenya. université de Nairobi, thèse.
- BARTOS D. et HUGHES J., 1969 - Preliminary methodology and results for root biomass sampling on the Pawnee site. *Grassland Biome US IBP 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 Léninegrad.
- 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 XVIII, 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.
- BETPA, 1978 - *Projet de développement rural intégré des savanes du Nord-Est*, 7 tomes, 966 p., BETPA, 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 sahéenne 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 sahéien*. Thèse de doctorat d'Etat, université de Paris-Sud Orsay, 82 p.
- BILLE J.C., 1977 - *Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahéien*. 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, 2^e série, 3-21.
- BONVALLOT J., 1968 - *Etude du régime hydrique de quelques sols de Lamto (Côte-d'Ivoire)*. Rapport ORSTOM, 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 WASA-ASOA*, Abidjan, 8-13 avril 1968, ronéo, 9 p.
- BOUDET 1966 - *Etude agrostologique du Ranch de Sipilou (République de Côte-d'Ivoire)*. Etudes agrostologiques, IEMVT, 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 some 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.
- 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 ; ILCA, Addis Abeba, 249-256.
- BROCHIER J., 1978 - *Relation entre paramètres structuraux et phytomasse dans les communautés végétales sahéennes, exemple de la Haute-Volta*. Mémoire de DEA, Ecologie terrestre. université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- BRUZON V., 1986a - *Biomasses herbacées des principales formations savanicoles du nord de la Côte-d'Ivoire*. SODEPRA-Nord, Korhogo, 16 p.
- BRUZON V., 1986b - *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., 1986c - *Note sur la phytosociologie et la valeur pastorale des ensembles cartographiés de l'UAP Kiémou-Nord*. SODEPRA-Nord, Korhogo, 20 p.
- BRUZON V., 1987 - *Note sur la phytoécologie et le potentiel pastoral des UAP de Tengréla, Korokara et Kasséré*. SODEPRA-Nord, Korhogo, 16 p.
- BRUZON V., 1990 - *Les savanes du nord de la Côte-d'Ivoire. Mésologie et dynamisme : l'herbe, le feu et le pâturage*. Thèse de doctorat de l'université de Paris VII, Géomorphologie et dynamique des milieux naturels, 301 p.
- BUCKLE L., DIFFANG R., EBEN M.M., JAITEH A. et TOURAY A., 1983 - *Vegetation classification of Nazinga Game Ranch (Upper Volta)*. CRTO, Ouagadougou (carte).
- 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*. INRA, 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., 1971a - 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, 19-26.
- CESAR J., 1971b - *Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire)*. Thèse de 3^e cycle, Botanique tropicale, faculté des Sciences, Paris, 95 p. + bibliographie et annexes.
- CESAR J., 1973a - A quoi sert la biomasse ? *Bull. liaison chercheurs 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, CRZ, 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., 1990 - *Etude de la production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire et de son utilisation par l'homme. Biomasse, valeur pastorale et production fourragère*. Thèse de doctorat de l'université de Paris VI, Sciences naturelles, 642 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. *Encyclopaedia Universalis*, vol. XVI, 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 PUF, 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-Ghosal). *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^e période, **28**, 1-48.
- CIPEA, 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'agrocimatologie de l'Afrique sèche au sud du Sahara en Afrique occidentale*. FAO, 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., 1981a - 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.
- CORNET A., 1981b - *Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes du Sénégal*. Thèse de docteur-ingénieur, université des Sciences et techniques du Languedoc, 353 p.
- 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*. CSIRO, 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**, 1199-1203.
- DANAIS M., 1981 - *Contribution à l'étude écologique d'une population de Carex vesicaria : dynamique, phénologie, productivité*. Thèse de 3^e 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, Ouagadougou, 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*. FAO, Ouagadougou, FAO : 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 1/15 000. 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. *Encyclopaedia Universalis*, Paris, vol. I : 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^e cycle, université de Paris-Sud Orsay.
- DEVEZ A., 1985 - *La cendre et la vie*. Film 16 mm couleur durée 1h 40 mn, CNRS 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^e cycle, Paris VI, 190 p.
- DEVINEAU J.L., 1976a - Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, E, 9, 274-303.
- DEVINEAU J.L., 1976b - 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 : LEGRIS P. et al., eds. *Etude comparative de formations ligneuses en zone tropicale sèche d'Afrique occidentale*. DGRST, 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^e 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, 95 p.
- 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. Baillière 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^e 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 M.C., 1975 - Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley. *New Phytol.*, 75, 479-490.

- 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., 1970a - 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., 1970b - 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 ORSTOM, 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*. 1^{re} édition, Doin, Paris, 296 p.
- DUVIGNEAUD P., 1980 - *La synthèse écologique*. 2^e édition, Doin, Paris, 296 p.
- ECKARDT F.E., 1968 - Techniques de mesure de la photosynthèse sur le terrain basées sur l'emploi d'enceintes climatées. In : UNESCO (ed) : *Functioning 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. VIII, 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 ORSTOM, 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^e 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.
- FGU-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 II : 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 (GTZ) 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., 1982a - *Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire)*. Thèse de 3^e cycle, université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 168 p.
- FOURNIER A., 1982b - Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E (Ecologie), **15**, 63-94.
- FOURNIER A., 1983a - Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre Graminées de savane (Côte-d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, (2), 183-203.
- FOURNIER A., 1983b - 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., 1987a - Quelques données quantitatives sur les formations herbacées d'altitude des Monts Nimba (Ouest africain). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 9, section B, *Adansonia*, (2), 153-160.
- FOURNIER A., 1987b - 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'IFAN*, **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*. IUBS, UNESCO MAB, Biology International, n° spécial n° 10, 82 p.
- FURON R., 1980 - Afrique. Géologie. *Encyclopaedia Universalis*, vol. I, 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 DEA 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.
- GATSUK L.E., SMIRNOVA O.V., VORONTZOVA L.I., ZAUGOLNOVA L.B. et ZHUKOVA L.A., 1980 - Age states of plants of various growth forms : a review. *J. Ecol.*, 68, 675-696.
- GEERLING C., 1973 - Fauna of the Comoe National Park, Ivory Coast. *Biol. Conserv.* 5, 251-257.
- GEERLING C. et BOKDAM J., 1971 - The Senegal Kob *Adenota kob kob* (Erxleben). In : The Comoe National Park, Ivory Coast. *Mammalia* 35 (1), 17-24.
- 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 - Homínidés. *Encyclopaedia Universalis*, Paris, vol. VIII, 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'Etat, Sciences naturelles, université de Paris VI, 412 p.
- GODRON M., 1966 - *Essai d'application de quelques éléments simples de la théorie de l'information à l'étude de la structure et de l'homogénéité de la végétation*. Thèse de docteur-ingénieur, Montpellier, ronéo, 67 p.
- GODRON M., 1971 - *Un essai d'approche probabiliste de l'écologie des végétaux*. Thèse de doctorat d'Etat, université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, 247 p.
- 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*. IUBS, Monograph series 3, IRL 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 DEA, 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 morphogénèse 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, DGRST-ORSTOM, 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'Etat, Sciences naturelles, université de Paris-Sud, 336 p.
- GRUNOW J.O. et BOSCH O.J.H., 1978 - Above ground annual dry matter dynamics of the grass layer in a Tree Savanna Ecosystem. Proceedings, 1st International Rangeland Congress, Society for Range Management, 2760 West Fifth Avenue, Denver, Colorado 80204, USA ; 229-233.
- 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. Services cartographiques de l'ORSTOM, Bondy, 157-263.
- 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'Etat, Sciences naturelles, université de Bordeaux, 318 p.
- GUINKO S., à paraître - Contribution à l'étude de la végétation et de la flore du Burkina Faso. I Les territoires phytogéographiques. *Bull. IFAN*, 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 shown 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 functioning of plant populations*. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks, 27-48.
- 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^e Symp. Brit. Ecol. Soc., Oxford Blackwell Sci. Bull, 29-52.
- 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. III, 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, CNRS, A 0011957, Montpellier, 206 p.+ 70 p. et annexes.
- HIERNAUX P., 1984 - *Distribution des pluies et production herbacée au Sahel : une méthode empirique pour caractériser la distribution des précipitations journalières et ses effets sur la production herbacée. Premiers résultats acquis dans le Sahel malien. Rapport programme des zones arides et semi-arides*. CIPEA, BP 60, Bamako, Mali, document de programme AZ 98, 48 p.
- HOFFMANN O., 1983 - *Recherche sur les transformations du milieu végétal dans le nord-est ivoirien : les pâturages en pays Lobi*. Thèse de 3^e 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, ORSTOM, 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., 1965a - Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III The climate with special reference to its seasonal changes. *J. Ecol.*, **53**, 109-124.
- HOPKINS B., 1965b - Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. III The microclimate with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.*, **53**, 125-138.
- HOPKINS B., 1965c - 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 MACKELL 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*. IRAT, 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., 1966a - 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 soils 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, ORSTOM.
- 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 - *Isoperlinia* 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.
- KERFOOT O., 1963 - The root systems of tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Review*, **42**, 19-26.
- KESTEMONT P., 1975 - Biomasse, nécromasse et productivité aérienne ligneuses de quelques peuplements forestiers en Belgique. Thèse, université de Bruxelles, 334 p.
- KNAPP R., 1973 - *Die Vegetation von Afrika*. Vegetations-Monographien der einzelnen Grossräume, 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. *Écol. 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 PBI 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., 1977a - 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., 1977b - 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., 1987a - El destino de la materia vegetal en los ecosistemas herbáceos tropicales. In : SAN JOSE J.J., MONTES R. (eds), *La capacidad bioproductiva de sabanas*. Centro International de ecología tropical, Caracas, 1-77.
- LAMOTTE M., 1987b - 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 détritvires 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'écologie, écosystèmes 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 ATP, 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 (RCI)*, **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^e cycle, Paris, 88 p.
- LAVENU F., 1984 - *Télé-détection et végétation tropicale exemple du nord-est de la Côte-d'Ivoire et des mangroves du Bangladesh*. Thèse de 3^e 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-quadernaire 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)*. ACC Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, DGRST-ORSTOM, 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. I, 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'écologie végétale, université de Paris-Sud Orsay, photocopié.
- LENEUF N., 1964 - Les éléments hérités dans la pédogenèse des régions tropicales. *VIII^e congrès de la Science du sol*, Bucarest, sec. VII, 6 p.
- LEPAGE M., 1980a - 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., 1980b - Foraging of *Macrotermes* spp. (Isoptera : Macrotermitinae) in the tropics. In : JAISSON P. (ed), *Social insects in the tropics*. Actes du colloque de l'IUSSI et de la Sociedad Mexicana de Entomología, 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 pré-histoire*. Paris, A.M. Métallé, 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. ACC Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, DGRST-ORSTOM, 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 Pflanzen-decke*. 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, UNESCO, 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, UNESCO, 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'Etat, université de Paris, 497 p.
- LOUVET P., 1973 - Sur les affinités des flores tropicales ligneuses africaines tertiaire et actuelle. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **120**, 385-396.
- LOVETT DOUST L., 1981 - Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*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'élevage de la faune africaine (ADEFA), 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'élevage 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 : ORSTOM (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 interdependence 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*. IUBS. Monographs series n° 3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Florida, 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^e cycle, Botanique tropicale, Paris, 140 p. + bibliographie et annexes.
- MENAUT J.C., 1973a - Aperçu quantitatif sur les formations ligneuses des savanes de Lamto, CR Colloque PBI, *Ann. Univ. Abidjan*, E, 6, 19-23.
- MENAUT J.C., 1973b - 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^e cycle, Paris-Sud Orsay, 125 p.
- MICHEL P., 1973 - *Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique*. Mémoire ORSTOM n° 63, 2 vol., 752 p.
- MIEGE J., 1955 - Les savanes et forêts claires de Côte-d'Ivoire. *Etudes éburnéennes* (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, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, 190-207.
- MILNER C. et HUGHES E., 1968 - *Methods for the measurement of primary production of grasslands*. London, Blackwell Scientific publications. IPB Handbook n° 6, 70 p.
- MITJA D., 1990 - *Influence de la culture itinérante sur la végétation d'une savane humide de Côte-d'Ivoire (Booro-Borotou-Touba)*. Thèse de doctorat de l'université de Paris VI, Biologie végétale tropicale, 371 p.
- MITJA D. et PUIG H., 1990. Phytomasse de la strate herbacée de cinq jachères en zone de savane humide (Booro-Borotou, Côte-d'Ivoire). *Bulletin d'écologie*, 21, 1, 19-32.
- MONASTERIO M. et SARMIENTO G., 1976 - Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semideciduous forest of the Venezuelan 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 de docteur-ingénieur, USTL, 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'Etat (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. *Encyclopaedia Universalis*, vol.I, 380-385.
- MONTEITH J.L., 1976 *Vegetation and the Atmosphere*, vol. I & II. 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 DEA, 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-feeding termites in Nigerian Savanna : a review. In : SANFORD W.W., YEFUSU H.M. et AYENI J.S.O. (eds), *Nigerian Savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, 100-110.
- OHIAGU C.E. et WOOD T.G., 1979 - Grass production and decomposition in Southern Guinea savanna, Nigeria. *Oecologia*, 40, 155-165.
- 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 AVV 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 Consumption 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, CNRS, 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 déc. 1983*. CEGET, Rapport dactylographié, 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.
- PERRSSON 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. ORSTOM, Paris, 6, 47 p., 10 fig., 1 gr. carte.
- PICART 1977 - Comparaison de deux techniques de prélèvement d'échantillons de racines. *Cahiers ORSTOM, 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.
- POISSONET P. et POISSONET J., 1969 - *Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes*. Document CNRS/CEPE n° 50, 120 p.
- POMEROL C., 1980 - Ere tertiaire. *Encyclopaedia Universalis*, vol. XV, 983-988.
- PORTERES R., 1964 - Le palmier rônier (*Borassus aethiopum*) dans 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)*. Laboratoire d'Ethnobotanique du Muséum d'histoire naturelle, Paris, ronéoté, 63 p.
- 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. ORSTOM, sér. Pédologie*, vol. XX, 341-360.
- PRADO C., 1984 - *Modèle de la production primaire herbacée d'une savane à Lamto (Côte-d'Ivoire)*. DEA, ENS, université de Paris VI, 79 p.
- PRAT H., 1980 - Graminales. *Encyclopaedia Universalis*, vol. VII, 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., HATTERSLEY P.W., STONE N.E., LAZARIDES M., 1986 - C4 acid decarboxylation type in *Eragrostis* (Poaceae) : patterns of variation in chloroplast position, ultrastructure and geographical distribution. *Plant, Cell and Environment*, 9, 333-334.
- 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., 1990 - *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. *Photosynthetic*, 14, 271-283.
- RAMADE F., 1984 - *Eléments d'écologie*. Ecologie fondamentale. Mc Graw Hills, 397 p.
- 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. rech. Lamto (R.C.I.), 8, 81-115.

- RIQUET R., 1980a - Méolithique. *Encyclopaedia Universalis*, vol. X, 831-836.
- RIQUET R., 1980b - Néolithique. *Encyclopaedia Universalis*, vol. XI, 670-678.
- RIVIERE R., 1977 - *Manuel d'alimentation des ruminants domestiques en milieu tropical*. IEMVT, 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 ORSTOM, 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'Etat, université d'Orléans, 587 p.
- ROUGERIE G., 1950 - Le pays du Sanwi. Esquisse morphologique dans le sud-est de la Côte-d'Ivoire. *Bull. AGF*, 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*. DEA écologie générale et appliquée, option Ecologie terrestre, université des Sciences et techniques du Languedoc, Montpellier.
- RUSS 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*. IUBS Monographs series n° 3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, USA, 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., 1964 - A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *J. Brit. Soc.*, **19**, 281-290.
- 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 C14 labelled assimilate to areas of meristematic growth in *Lolium temulentum*. *Ann. Bot.*, **36** (146), 497-512.
- SAGATZKY J., 1947 - *Notice explicative de la feuille Tenkodogo-est*. SGPM, Dakar.
- SANFORD W.W., 1982a - Savanna : a general review. In : SANFORD W.W., YEFUSU H. et AYENI J. (eds), *Nigerian Savannas*, New Bussea, Kañji Lake Research Institute, 3-23.
- SANFORD W.W., YEFUSU H. et AYENI J. (eds), 1982b - *Nigerian Savannas*, New Bussea, Kañji Lake Research Institute, 440 p.
- 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 Venezuelan 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 population 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'OM*, **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 Fleures. 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., 1976a - *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., 1976b - *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. *Naturwissenschaften*, 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, 86 p.
- SENUT B., 1980 - Hominidés. *Encyclopaedia Universalis*, vol. XVII, 901-904.
- SICOT M., 1976 - *Evaluation de la production fourragère herbacée.* ACC Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, DGRST-ORSTOM, Ouagadougou, 45 p. multigr. + annexes.
- SIDNEY J., 1965 - The past and present distribution of some African Ungulates. *Transl. zool. Soc. Lond.*, 30, 1-397.
- SILSBURY J.H., 1970 - Leaf growth in pasture grasses. *Tropical grasslands*, 4 (1), 17-36.
- SILVA J., 1985 - Responses of savannas to stress and disturbance : species dynamics. In : WALKER B.H. (éd.), 1985. *Determinants of tropical savannas.* IUBS Monographs series n° 3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, USA, 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, Oecol. 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, turnover 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.* ISTE, 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 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. CAMHATT), Association de coopération technique agricole, Paris, 649 p.
- SPICHTIGER 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 rech. Lamto*, n° spécial, 261 p.
- SPICHTIGER 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 îlot forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea*, 28, 21-37.
- SPICHTIGER R. et LASAILLY V., 1981 - Recherche sur le contact forêt savane en Côte-d'Ivoire : note sur l'évolution de la végétation dans 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*. FAO FO DP/UPV/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.
- STRUGNELL R.G. et PIGOTT C.D., 1978 - Biomass, shoot-production and grazing of two grasslands in the Rwenzori National Park Uganda. *J. Ecol.* **66**, 73-96.
- 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 systems, 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 DEA, 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., 1962a - Quelques éléments de l'évolution géomorphologique de l'Ouest de la Côte-d'Ivoire. *Recherches africaines*, Conakry, n° 1, 31-39.
- TRICART J., 1962b - Aspects et problèmes géomorphologiques du littoral occidental de la Côte-d'Ivoire. *Bull. IFAN*, 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. Centrafic.*, 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 km². ORSTOM, 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 I (1), 1-138.
- VUATTOUX R., 1973 - Croissance et production du palmier rônier (*Borassus aethiopum*) à Lamto. *Bull. de liaison des rech. 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 rech. 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*. IUBS Monographs series n° 3, IRL Press, Oxford, ICSU Press, Miami, Floride, USA, 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. (eds), 1988 - Research Procedure and experimental Design for Savanna Ecology and Management. IUBS, UNESCO-MAB, CSIRO, Melbourne, Australie, 119 p.
- WALTER H., 1939 - Grassland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit. *Jahrbuch der Wissenschaften Botanik*, 87, 750-860.
- WALTER H., 1971 - *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver et Boyd, Edinburgh, 539 p.
- WAREMBOURG F.R., 1977 - *Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées avec du C14*. Thèse de doctorat d'Etat (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. AETFAT, München, 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.
- 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 peculiarities of age changes in tussock hairgrass. *Morphogenesis of Plants*, 635-38 (en russe).
- ZHUKOVA L.A., 1973 - Age-state composition of tufted hairgrass (*Deschampsia cespitosa* (L.) P.B.) populations on water-meadows of the north Dvina and the Oka. *Biologicheskie Nauki*, 7, 67-72 (en russe).

LISTE DES ESPÈCES CITÉES

Les noms de plantes qui figurent dans le texte sont ceux de la dernière édition de la FWTA (1) et de l'ouvrage de GEERLING (2), ou ceux utilisés par l'auteur lorsqu'il s'agit d'une citation d'autres travaux, ou ceux donnés par la personne ayant déterminé le matériel.

Dans tous les cas la synonymie est donnée en se référant à la FWTA.

<i>Acacia dudgeoni</i> Craib ex Hall	MIMOSACEAE	<i>Annona senegalensis</i> Pers.	ANNONACEAE
<i>Acacia gourmaensis</i> A. Chev.	MIMOSACEAE	<i>Anogeissus leiocarpus</i> (DC.) Guill. & Perr.	COMBRETACEAE
<i>Acacia polyacantha</i> Willd.	MIMOSACEAE	<i>Aristida adscensionis</i> Linn.	GRAMINEAE
<i>Acroceras amplexans</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Aristida kerstingii</i> Pilger	GRAMINEAE
<i>Aframomum latifolium</i> (Afzel.) K. Schum.	ZINGIBERACEAE	<i>Ascolepis protea</i> Welw.	CYPERACEAE
<i>Afzelia africana</i> Smith ex Pers.	CAESALPINIACEAE	<i>Asparagus</i> sp. Linn.	LILIACEAE
* <i>Allophyllus cobbe</i> (Linn.) Raeusch	SAPINDACEAE	<i>Aspilia africana</i> (Pers.) C.D. Adams	COMPOSITAE
= <i>Allophyllus africanus</i> P. Beauv.		<i>Aspilia bussei</i> O. Hoffm. & Muschl.	COMPOSITAE
<i>Aloë barteri</i> Bak. = <i>A. buettneri</i> A. Berger	LILIACEAE	<i>Aspilia helianthoides</i> (Schum. & Thonn.) Oliv. & Hiern	COMPOSITAE
<i>Alysicarpus glumaceus</i> (Vahl.) DC.	PAPILIONACEAE	* <i>Aspilia multiflora</i> Fenzl. ex Oliv. et Hiern.	COMPOSITAE
<i>Amorphophallus</i> Blume ex Decne	ARACEAE	<i>Aspilia rudis</i> Oliv. & Hiern	COMPOSITAE
<i>Ampelocissus grantii</i> (Bak.) Planch.	AMPELIDACEAE	<i>Aubrevillea kerstingii</i> (Harms) Pellegr.	MIMOSACEAE
* <i>Andropogon amplexans</i> Nees = <i>Diheteropogon</i>		<i>Balanites aegyptiaca</i> (Linn.) Del.	ZYGOPHYLLACEAE
<i>amplexans</i> (Nees) W.D. Clayton	GRAMINEAE	<i>Beckeropsis unisetata</i> (Nees) K. Schum.	GRAMINEAE
<i>Andropogon ascinodis</i> C.B. Cl.	GRAMINEAE	* <i>Biophytum umbraculum</i>	
<i>Andropogon canaliculatus</i> Schumach.	GRAMINEAE	Welw. = <i>B. petersianum</i> Klotz.	OXALIDACEAE
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	GRAMINEAE	<i>Bombax costatum</i> Pellegr. & Vuillet	BOMBACACEAE
<i>Andropogon gayanus</i> Kunth	GRAMINEAE	<i>Borassus aethiopum</i> Mart.	PALMAE
<i>Andropogon ivorensis</i> Adjanohoun & Clayton	GRAMINEAE	<i>Borreria filifolia</i> (Schum. & Thonn.) K. Schum.	
<i>Andropogon macrophyllus</i> Stapf	GRAMINEAE		RUBIACEAE
<i>Andropogon perligulatus</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Borreria octodon</i> Hepper	RUBIACEAE
<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Borreria radiata</i> DC.	RUBIACEAE
<i>Andropogon schirensis</i> Hochst. ex A. Rich.	GRAMINEAE	<i>Borreria scabra</i> (Schum. & Thonn.) K. Schum.	RUBIACEAE
<i>Andropogon tectorum</i> Schum. & Thonn.	GRAMINEAE		
<i>Aneilema lanceolatum</i> Benth.	COMMELINACEAE		
<i>Aneilema setiferum</i> A. Chev.	COMMELINACEAE		

(1) HUTCHINSON L.J. & DALZIEL J.M. ; 2^{de} éd. HEPPER F.N. ; 1954-1972 - Flora of West Tropical Africa. Tome I, 3 vol., 828 p. ; tome II, 1 vol., 544 p. ; tome III, 2 vol. 564 p.

(2) GEERLING C., 1982 - *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano-guinéens*. Medelingen Landbouwhogeschool Wageningen. VEENMAN H. & ZONEN B.V., Wageningen, Pays-Bas. 340 p.

* Noms ne figurant pas dans la Flora of West Tropical Africa.

<i>Borreria verticillata</i> (Linn.) G.F.W. Mey	RUBIACEAE	<i>Crotalaria macrocalyx</i> Benth.	PAPILIONACEAE
<i>Brachiaria brachylopha</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Crotalaria microcarpa</i> Hochst. ex Benth.	PAPILIONACEAE
<i>Brachiaria jubata</i> (Fig. & De Not.) Stapf	GRAMINEAE		
<i>Brachiaria stigmatistata</i> (Mez) Stapf	GRAMINEAE	<i>Ctenium elegans</i> Kunth	GRAMINEAE
* <i>Brachiaria villosa</i> (Lam.) A; Camus		<i>Ctenium newtonii</i> Hack.	GRAMINEAE
= <i>B. distichophylla</i> (Trin.) Stapf	GRAMINEAE	<i>Curculigo pilosa</i> (Schum. & Thonn.) Engl.	HYPOXYDACEAE
<i>Bridelia ferruginea</i> Benth.	EUPHORBIACEAE		
<i>Bulbostylis coelotricha</i> (A. Rich.) C.B. Cl.	CYPERACEAE	<i>Cussonia barberi</i> Seeman	ARALIACEAE
<i>Bulbostylis filamentosa</i> (Vahl) C.B. Cl.	CYPERACEAE	<i>Cyanotis angusta</i> C.B. Cl.	COMMELINACEAE
<i>Bulbostylis metralis</i> Cherm.	CYPERACEAE	<i>Cyanotis lanata</i> Benth.	COMMELINACEAE
<i>Bulbostylis pilosa</i> (Willd.) Cherm.	CYPERACEAE	<i>Cyanotis longifolia</i> Benth.	COMMELINACEAE
<i>Burkea africana</i> Hook. f.	CAESALPINIACEAE	<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.	GRAMINEAE
<i>Butyrospermum paradoxum</i> (Gaertn. f.) Hepper	SAPOTACEAE	<i>Cymbopogon proximus</i> (Hochst. ex A. Rich.) Stapf	
		= <i>C. schoenanthus</i> (Linn.) Spreng. subsp. <i>proximus</i>	
<i>Cadaba farinosa</i> Forsk.	CAPPARIDACEAE	(Hochst. ex A. Rich.) Maire & Weiler	GRAMINEAE
* <i>Capparis sepiaria</i> Linn. = <i>C. corymbosa</i> Lam.	CAPPARIDACEAE	<i>Cymbopogon schoenanthus</i> (Linn.) Spreng.	GRAMINEAE
		<i>Cyperus dilatatus</i> Schum. & Thonn.	CYPERACEAE
<i>Cassia mimosoides</i> Linn.	CAESALPINIACEAE	<i>Cyperus esculentus</i> Linn.	CYPERACEAE
<i>Cassia sieberiana</i> DC.	CAESALPINIACEAE	<i>Cyperus haspan</i> Linn.	CYPERACEAE
<i>Centaurea praecox</i> Oliv. & Hiern	COMPOSITAE	<i>Cyperus iria</i> Linn.	CYPERACEAE
<i>Centrosema pubescens</i> Benth.	PAPILIONACEAE	<i>Cyperus ledermannii</i> (Kük.) Hooper	CYPERACEAE
<i>Chasmopodium caudatum</i> (Hack.) Stapf	GRAMINEAE	<i>Cyperus podocarpus</i> Boeck.	CYPERACEAE
<i>Chlorophytum blepharophyllum</i> Schweinf. ex Bak.	LILIACEAE	<i>Cyperus reduncus</i> Hochst. ex Boeck.	CYPERACEAE
<i>Chlorophytum macrophyllum</i> (A. Rich.) Aschers	LILIACEAE	<i>Cyperus schweinfurthianus</i> Boeck.	
		= <i>Cyperus tenuiculmis</i> var. <i>schweinfurthianus</i>	
<i>Chlorophytum stenopetalum</i> Bak.	LILIACEAE		CYPERACEAE
<i>Cienfuegosia heteroclada</i> Sprague	MALVACEAE	<i>Cyperus tenuiculmis</i> var. <i>schweinfurthianus</i>	CYPERACEAE
<i>Cissus adenocaulis</i> Steud. ex A. Rich.	AMPELIDACEAE		
<i>Cissus jatrophoides</i> (Welw. ex Bak.) Planch.	AMPELIDACEAE	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (Linn.) P. Beauv.	GRAMINEAE
<i>Cissus palmatifida</i> (Bak.) Planch.	AMPELIDACEAE		
<i>Cissus populnea</i> Guill. & Perr.	AMPELIDACEAE	<i>Daniellia oliveri</i> (Rolfe) Hutch. & Dalz.	CAESALPINIACEAE
<i>Cissus sokodensis</i> Gilg. & Brandt	AMPELIDACEAE	<i>Desmodium canum</i> (J.F. Gmel.) Schinz & Thell.	PAPILIONACEAE
<i>Cissus zechiana</i> Gilg & Brandt	AMPELIDACEAE	<i>Desmodium gangeticum</i> (Linn.) DC.	PAPILIONACEAE
<i>Cochlospermum planchonii</i> Hook. f.	COCHLOSPERMACEAE	<i>Detarium microcarpum</i> Guill. & Perr.	CAESALPINIACEAE
<i>Cochlospermum tinctorium</i> A. Rich.	COCHLOSPERMACEAE	* <i>Dichrostachys cinerea</i> (Linn.) Wight & Arn.	MIMOSACEAE
		= <i>D. glomerata</i> (Forsk.) Chiov.	
<i>Cola cordifolia</i> (Cav.) R. Br.	STERCULIACEAE	<i>Dichrostachys glomerata</i> Forsk. Chiov.	MIMOSACEAE
<i>Combretum collinum</i> Fresen	COMBRETACEAE	<i>Dicoma sessiliflora</i> Harv.	COMPOSITAE
= <i>C. binderianum</i> Kotschy, <i>C. crotonoides</i> Hutch. & Dalz.,		* <i>Digitaria argillacea</i>	GRAMINEAE
<i>C. geitonophyllum</i> Diels, <i>C. lamprocarpum</i> Diels		<i>Digitaria delicatula</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Combretum glutinosum</i> Perr. ex DC.	COMBRETACEAE	<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.	GRAMINEAE
<i>Combretum molle</i> R. Br. ex G. Don	COMBRETACEAE	<i>Diheteropogon hagerupii</i> Hitchc.	GRAMINEAE
<i>Combretum nigricans</i> Lepr. ex Guill. & Perr.	COMBRETACEAE	<i>Diospyros mespiliformis</i> Hochst. ex A. DC.	EBENACEAE
<i>Corchorus</i> Linn..	TILIACEAE	<i>Dolichos chrysanthus</i> A. Chev.	PAPILIONACEAE
<i>Cordia myxa</i> Linn.	BORAGINACEAE	<i>Ectadiopsis oblongifolia</i> (Meisn.) Schltr.	PERILOCACEAE
<i>Costus spectabilis</i> (Fenzl.) K. Schum.	ZINGIBERACEAE		
<i>Crossopteryx febrifuga</i> (Afzel. ex G. Don) Benth.	RUBIACEAE	* <i>Elionurus ciliaris</i> Kunth = <i>E. pobeguinii</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Crotalaria atrorubens</i> Hochst. ex Bak.	PAPILIONACEAE		GRAMINEAE
<i>Crotalaria gorensis</i> Guill. & Perr.	PAPILIONACEAE	<i>Elionurus elegans</i> Kunth	GRAMINEAE

<i>Elionurus pobeguinii</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Indigofera bracteolata</i> DC.	PAPILIONACEAE
<i>Elymandra</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Indigofera conferta</i> Gillett	PAPILIONACEAE
<i>Entada abyssinica</i> Steud. ex A. Rich.	MIMOSACEAE	<i>Indigofera dendroides</i> Jacq.	PAPILIONACEAE
<i>Entada africana</i> Guill. & Perr.	MIMOSACEAE	<i>Indigofera geminata</i> Bak.	PAPILIONACEAE
<i>Eragrostis tremula</i> Hochst ex Steud.	GRAMINEAE	<i>Indigofera hirsuta</i> Linn.	PAPILIONACEAE
<i>Eragrostis turgida</i> (Schumach.) De Wild.	GRAMINEAE	<i>Indigofera nigriflora</i> Hook.	PAPILIONACEAE
* <i>Eriosema flemingioides</i>	PAPILIONACEAE	<i>Indigofera omisssa</i> Gillett	PAPILIONACEAE
<i>Eriosema glomeratum</i> (Guill. & Perr.) Hook. f.	PAPILIONACEAE	<i>Indigofera paniculata</i> Vahl ex Pers.	PAPILIONACEAE
<i>Eriosema griseum</i> Bak.	PAPILIONACEAE	<i>Indigofera polysphaera</i> Bak.	PAPILIONACEAE
<i>Eriosema molle</i> Hutch. ex Milne Readhead	PAPILIONACEAE	<i>Indigofera pulchra</i> Willd.	PAPILIONACEAE
* <i>Eriosema pellegrini</i> Tiss.	PAPILIONACEAE	<i>Indigofera spicata</i> Forsk.	PAPILIONACEAE
<i>Eulophia</i> R. Br. ex Lindl.	ORCHIDACEAE	<i>Iphigenia ledermannii</i> Engl. & K. Krause	LILIACEAE
<i>Euphorbia бага</i> A. Chev.	EUPHORBIACEAE	<i>Ipomoea argentaurata</i> Hallier f.	CONVOLVULACEAE
<i>Euphorbia convolvuloides</i> Hochst. ex Benth.	EUPHORBIACEAE	<i>Ipomoea blepharophylla</i> Hallier f.	CONVOLVULACEAE
<i>Euphorbia kerstingii</i> Pax	EUPHORBIACEAE	<i>Isobertinia dalzielii</i> Craib & Stapf	CAESALPINIACEAE
<i>Evolvulus alsinoides</i> (Linn.) Linn.	CONVOLVULACEAE	<i>Isobertinia doka</i> Craib & Stapf	CAESALPINIACEAE
<i>Fadogia andersonii</i> Robyns	RUBIACEAE	<i>Jasminum kerstingii</i> Gilg. & Schellenb.	OLEACEAE
<i>Feretia apodanthera</i> Del.	RUBIACEAE	* <i>Justicia schimperi</i> (Hochst.) Dandy	ACANTHACEAE
<i>Ficus capensis</i> Thunb.	MORACEAE	= <i>J. insularis</i> T. Anderson	ACANTHACEAE
<i>Fimbristylis dichotoma</i> (Linn.) Vahl	CYPERACEAE	<i>Kaempferia aethiopica</i> (Schweinf.) Solms-Laub.	ZINGIBERACEAE
<i>Fimbristylis ferruginea</i> (Linn.) Vahl	CYPERACEAE	<i>Kigelia africana</i> (Lam.) Benth.	BIGNONIACEAE
<i>Fimbristylis hispidula</i> (Vahl) Kunth	CYPERACEAE	<i>Khaya senegalensis</i> (Desr.) A. Juss.	MELIACEAE
<i>Fimbristylis ovata</i> (Burm. f.) Kern.	CYPERACEAE	<i>Kohautia confusa</i> (Hutch. & Dalz.) Bremer.	RUBIACEAE
<i>Fimbristylis pilosa</i> Vahl	CYPERACEAE	<i>Kohautia senegalensis</i> Cham. & Schlecht.	RUBIACEAE
<i>Fimbristylis scabrida</i> Schumach.	CYPERACEAE	<i>Kyllinga erecta</i> Schumach.	CYPERACEAE
<i>Galactia tenuiflora</i> (Willd.) Wight & Arn.	RUBIACEAE	<i>Lannea acida</i> A. Rich.	ANACARDIACEAE
<i>Gardenia aqualla</i> Stapf & Hutch.	RUBIACEAE	<i>Lannea kerstingii</i> Engl. & K. Krause	ANACARDIACEAE
<i>Gardenia erubescens</i> Stapf & Hutch.	RUBIACEAE	<i>Lannea velutina</i> A. Rich.	ANACARDIACEAE
<i>Gardenia ternifolia</i> Schum. & Thonn.	RUBIACEAE	<i>Lepidagathis anobrya</i> Nees	ACANTHACEAE
<i>Gladiolus klattianus</i> Hutch.	IRIDACEAE	<i>Lepidagathis collina</i> (Endl.) Milne-Readhead	ACANTHACEAE
<i>Gongronema obscurum</i> Bullock	ASCLEPIADACEAE	<i>Lepidagathis heudelotiana</i> Nees	ACANTHACEAE
<i>Grewia cissoides</i> Hutch. & Dalz.	TILIACEAE	<i>Lipocarpha albiceps</i> Ridl.	CYPERACEAE
<i>Grewia venusta</i> Fresen. = <i>G. mollis</i> Juss.	TILIACEAE	<i>Lippia multiflora</i> Moldenke	VERBENACEAE
<i>Guiera senegalensis</i> J. F. Gmel.	COMBRETACEAE	<i>Lonchocarpus laxiflorus</i> Guill. & Perr.	PAPILIONACEAE
<i>Haemanthus multiflorus</i> Martyn	LABIATAE	<i>Lophira lanceolata</i> Van Tiegh. ex Keay	OCHNACEAE
<i>Haumaniastrum lilacinum</i> (Oliv.) J.K. Morton	LABIATAE	<i>Loudetia arundinacea</i> (Hochst. ex A. Rich.) Steud.	GRAMINEAE
<i>Heliotropium strigosum</i> Willd.	BORAGINACEAE	<i>Loudetia hordeiformis</i> (Stapf) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Hexalobus monopetalus</i> (A. Rich.) Engl. & Diels	ANNONACEAE	<i>Loudetia phragmitoides</i> (Peter) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Hyparrhenia cyanescens</i> (Stapf) Stapf	GRAMINEAE	<i>Loudetia simplex</i> (Nees) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Hyparrhenia diplandra</i> (Hack.) Stapf	GRAMINEAE	<i>Loudetia togoensis</i> (Pilger) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Hyparrhenia involucrata</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Loudetiopsis ambiens</i> (K. Schum.) Conert	GRAMINEAE
<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	GRAMINEAE	<i>Loudetiopsis kerstingii</i> (Pilger) Conert	GRAMINEAE
<i>Hyparrhenia smithiana</i> (Hook. f.) Stapf	GRAMINEAE	* <i>Ludwigia</i> Linn. = <i>Jussiaea</i> Linn.	ONAGRACEAE
<i>Hyparrhenia subplumosa</i> Stapf	GRAMINEAE	* <i>Macrotyloma chrysanthum</i> (Chev.) Verde	
<i>Hyparrhenia welwitschii</i> (Rendle) Stapf	GRAMINEAE	= <i>Dolichos chrysanthus</i> A. Rich.	PAPILIONACEAE
<i>Hyperthelia dissoluta</i> (Nees ex Steud.) W.D. Clayton	GRAMINEAE	<i>Mariscus alternifolius</i> Vahl.	CYPERACEAE
<i>Imperata cylindrica</i> (Linn.) P. Beauv.	GRAMINEAE		

* <i>Mariscus cylindristachyus</i> Steud.		<i>Pseudocedrela kotschy</i> (Schweinf.) Harms	MELIACEAE
= <i>M. alternifolius</i> Vahl.	CYPERACEAE	<i>Pteleopsis suberosa</i> Engl. & Diels	COMBRETACEAE
* <i>Mariscus cyperoides</i> (L.) Vrb.	CYPERACEAE	<i>Pterocarpus erinaceus</i> Poir.	PAPILIONACEAE
<i>Maytenus senegalensis</i> (Lam.) Exell	CELASTRACEAE	<i>Raphionacme brownii</i> Sc. Elliot	PERIPLOCACEAE
<i>Meliniella micrantha</i> Harms	PAPILIONACEAE	<i>Raphionacme daronii</i> Berhaut	PERIPLOCACEAE
<i>Merremia kentrocaulos</i> (C.B. Cl.) Rendle	CONVOLVULACEAE	* <i>Rhynchosia procurrens</i> (Hiern.) K. Schum.	
<i>Microchloa indica</i> (Linn. f.) P. Beauv.	GRAMINEAE	<i>R. floribunda</i> Bak.	PAPILIONACEAE
* <i>Mitracarpus villosus</i> (Sw.) DC.	RUBIACEAE	<i>Rhynchosia sublobata</i> (Schum. & Thonn.) Meikle	PAPILIONACEAE
<i>Mitragyna inermis</i> (Willd.) O. Ktze	RUBIACEAE	<i>Rhytachne triaristata</i> (Steud.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Monocymbium cereziiforme</i> (Nees) Stapf	GRAMINEAE	<i>Rottboellia exaltata</i> Linn. f.	GRAMINEAE
<i>Monotes kerstingii</i> Gilg	DIPTEROCARPACEAE	<i>Saba senegalensis</i> (A. DC.) Pichon	APOCYNACEAE
<i>Nauclea latifolia</i> Sm.	RUBIACEAE	<i>Sapium grahamii</i> Stapf	EUPHORBIACEAE
<i>Oldenlandia corymbosa</i> Linn.		<i>Schizachyrium delicatum</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Oncoba spinosa</i> Forsk.	FLACOURTIACEAE	<i>Schizachyrium exile</i> (Hochst) Pilger	GRAMINEAE
<i>Ophioglossum costatum</i> R. Br.	OPHIOGLOSSACEAE	<i>Schizachyrium platyphyllum</i> (Franch.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Orthosiphon rubicundus</i> (D. Don.) Benth.	LABIATAE		GRAMINEAE
<i>Oryza longistaminata</i> A. Chev. & Roehr.	GRAMINEAE	<i>Schizachyrium ruderale</i> W.D. Clayton	GRAMINEAE
* <i>Ozoroa insignis</i> Del.		<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston	GRAMINEAE
= <i>Heeria insignis</i> O. Ktze	ANACARDIACEAE	<i>Schizachyrium urceolatum</i> (Hack.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Pandiaka heudelotii</i> (Moq.) Hook.	AMARANTHACEAE	<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	GRAMINEAE
<i>Panicum anabaptistum</i> Steud.	GRAMINEAE	<i>Scilla sudanica</i> A. Chev.	LILIACEAE
<i>Panicum baumannii</i> K. Schum.	GRAMINEAE	<i>Scleria achtenii</i> De Wild.	CYPERACEAE
<i>Panicum fluviicola</i> Steud.	GRAMINEAE	<i>Scleria bulbifera</i> A. Rich.	CYPERACEAE
<i>Panicum pansum</i> Rendle	GRAMINEAE	<i>Scleria lagoënsis</i> Boeck	CYPERACEAE
<i>Panicum phragmitoides</i> Stapf	GRAMINEAE	<i>Scleria lithosperma</i> (Linn.) Schwartz	CYPERACEAE
<i>Panicum turgidum</i> Forsk.	GRAMINEAE	<i>Securinea virosa</i> (Roxb. ex Willd.) Baill.	EUPHORBIACEAE
<i>Parinari curatellifolia</i> Planch. ex Benth.	ROSACEAE	<i>Senecio barberka</i> Hutch.	COMPOSITAE
<i>Parkia biglobosa</i> (Jacq.) Benth.	MIMOSACEAE	<i>Setaria barbata</i> (Lam.) Kunth	GRAMINEAE
<i>Paspalum scrobiculatum</i> Linn.	GRAMINEAE	<i>Setaria pallide-fusca</i> (Schumach.) Stapf & C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Pavetta crassipes</i> K. Schum.	RUBIACEAE		GRAMINEAE
<i>Pennisetum hordeoides</i> (Lam.) Steud.	GRAMINEAE	<i>Setaria sphacelata</i> (Schumach.) Stapf & C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Pennisetum pedicellatum</i> Trin.	GRAMINEAE	ex M.B. Moss	GRAMINEAE
<i>Pennisetum polystachyon</i> (Linn.) Schult.	GRAMINEAE	<i>Solenostemon</i> Thonning	LABIATAE
<i>Pennisetum subangustum</i> (Schumach.) Stapf & C.E. Hubbard	GRAMINEAE	<i>Sorghastrum bipennatum</i> (Hack.) Pilger	GRAMINEAE
* <i>Pericopsis laxiflora</i> (Benth. ex Bak.) van Meeuwen		<i>Sphenostylis holosericea</i> (Welw. ex Bak.) Harms	PAPILIONACEAE
= <i>Afrormosia laxiflora</i> (Benth. ex Bak.) Harms	PAPILIONACEAE	<i>Sporobolus festivus</i> Hochst. ex A. Rich.	GRAMINEAE
<i>Perotis indica</i> (Linn.) O. Ktze	GRAMINEAE	<i>Sporobolus pectinellus</i> Mez	GRAMINEAE
<i>Piliostigma thonningii</i> (Schum.) Milne-Readhead	CAESALPINIACEAE	<i>Sporobolus pyramidalis</i> P. Beauv.	GRAMINEAE
<i>Piliostigma reticulatum</i> (DC.) Hochst	CAESALPINIACEAE	<i>Sterculia setigera</i> Del.	STERCULIACEAE
<i>Polycarpaea eriantha</i> Hochst. ex A. Rich.	CARYOPHYLLACEAE	<i>Stereospermum kunthianum</i> Cham.	BIGNONIACEAE
<i>Polycarpaea linearifolia</i> (DC.) DC.	CARYOPHYLLACEAE	<i>Striga asiatica</i> (Linn.) O. Ktze	SCROPHULARIACEAE
<i>Polygala arenaria</i> Willd.	POLYGALACEAE	<i>Striga aspera</i> (Willd.) Benth.	SCROPHULARIACEAE
<i>Polygala baikiei</i> Chodat	POLYGALACEAE	<i>Striga bilabiata</i> (Thunb.) O. Ktze	SCROPHULARIACEAE
<i>Polygala guineensis</i> Willd.	POLYGALACEAE	<i>Striga brachycalyx</i> Skan	SCROPHULARIACEAE
<i>Prosopis africana</i> (Guill. & Perr.) Taub.	MIMOSACEAE	<i>Striga passargei</i> Engl.	SCROPHULARIACEAE
<i>Pseudarthria hookeri</i> Wight & Arn.	PAPILIONACEAE	<i>Strychnos innocua</i> Del.	LOGANIACEAE
		<i>Strychnos spinosa</i> Lam.	LOGANIACEAE
		<i>Stylochiton hypogaeus</i> Lepr.	ARACEAE
		<i>Stylochiton warneckei</i> Engl.	
		= <i>S. lancifolius</i> Kotschy & Peyr.	ARACEAE

<i>Swartzia madagascariensis</i> Desv.	CAESALPINIACEAE	<i>Uapaca somon</i> Aubrév. & Léandri	EUPHORBIACEAE
<i>Syzygium guineense</i> (Willd.) DC.	MYRTACEAE	<i>Uapaca togoensis</i> Pax	
<i>Tamarindus indica</i> Linn.	CAESALPINIACEAE	= <i>Uapaca somon</i> Aubrév. & Léandri	EUPHORBIACEAE
<i>Tephrosia barbiger</i> Welw. ex Bak.	PAPILIONACEAE	<i>Urginea indica</i> (Roxb.) Kunth	
<i>Tephrosia bracteolata</i> Guill. & Perr.	PAPILIONACEAE	<i>Vernonia guineensis</i> Benth.	COMPOSITAE
<i>Tephrosia elegans</i> Schum.	PAPILIONACEAE	<i>Vernonia nigritiana</i> Oliv. & Hiern	COMPOSITAE
<i>Tephrosia flexuosa</i> G. Don.	PAPILIONACEAE	<i>Vernonia perottetii</i> Sch. Bip.	COMPOSITAE
<i>Tephrosia humilis</i> Guill. & Perr.	PAPILIONACEAE	<i>Vernonia pumila</i> Kotschy & Peyr.	COMPOSITAE
<i>Tephrosia pedicellata</i> Bak.	PAPILIONACEAE	<i>Vernonia purpurea</i> Sch. Bip.	COMPOSITAE
<i>Tephrosia platycarpa</i> Guill. & Perr.	PAPILIONACEAE	<i>Vetiveria nigritana</i> (Benth.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Teramnus andongensis</i> (Welw. ex Bak.) Bak	PAPILIONACEAE	<i>Vetiveria fulvibarbis</i> (Trin.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Terminalia avicennioides</i> Guill. & Perr.	COMBRETACEAE	<i>Vigna ambacensis</i> Welw. ex Bak.	PAPILIONACEAE
<i>Terminalia glaucescens</i> Planch. ex Benth.	COMBRETACEAE	<i>Vigna filicaulis</i> Hepper	PAPILIONACEAE
<i>Terminalia laxiflora</i> Engl.	COMBRETACEAE	<i>Vigna multinervis</i> Hutch. & Dalz.	PAPILIONACEAE
<i>Terminalia macroptera</i> Guill. & Perr.	COMBRETACEAE	<i>Vigna racemosa</i> (G. Don) Hutch. & Dalz.	PAPILIONACEAE
<i>Tinnea barteri</i> Gürke	LABIATAE	<i>Vitellaria paradoxa</i> Gaertn. f.	
<i>Tragia vogelii</i> Keay	EUPHORBIACEAE	= <i>B. paradoxum</i> (Gaertn. f.) Hepper	SAPOTACEAE
<i>Trichilia emetica</i> Vahl. = <i>T. roka</i> (Forsk.) Chiov.	MELIACEAE	<i>Vitex doniana</i> Sweet	VERBENACEAE
* <i>Tricliceras pilosum</i> (Wild.) Fern.		<i>Vitex simplicifolia</i> Oliv.	VERBENACEAE
= <i>Wormskieldia pilosa</i> (Willd.) Schw.	TURNERACEAE	<i>Wissadula amplissima</i> (Linn.) R. E. Fries	MALVACEAE
<i>Tridax procumbens</i> Linn.	COMPOSITAE	* <i>Xeroderris stuhlmannii</i> (Taub.) Mendonça & E.P. Sousa	
<i>Triplochiton scleroxylon</i>		= <i>Ostryoderris stühlmannii</i> (Taub.) Dunn ex Harms	PAPILIONACEAE
<i>Tripogon minimus</i> (A. Rich.) Hochst. ex Steud.	GRAMINEAE	<i>Ximenia americana</i> Linn.	OLACACEAE
<i>Triumfetta lepidota</i> K. Schum.	TILIACEAE	* <i>Zehneria thwaitesii</i> (Schweinf.) Jeffr.	
		= <i>Melothria tridactyla</i> Hook. f.	CUCURBITACEAE
		<i>Ziziphus mauritiana</i> Lam.	RHAMNACEAE

LISTE DES FIGURES

Cadre géographique de l'étude	10	Figure III.9 Variations saisonnières de l'eau du sol à Ouango-Fitini	55
Figure I.1 Zone d'extension des savanes sub-humides en Afrique de l'Ouest	14	Figure III.10 Quelques éléments du climat dans la région de Ouango-Fitini	56
Figure I.2 Distribution de la forêt en Afrique depuis 20 000 ans	18	Figure III.11 Exemple de la répartition de la végétation suivant la topographie à Ouango-Fitini	60
Figure I.3 Variations climatiques au Quaternaire dans la région de Toumodi	18	Figure III.12 Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane arbustive et une savane arborée de Nazinga	70
Figure II.1 Classification des climats de la Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso	26	Figure III.13 Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane arborée et une savane boisée de Nazinga	71
Figure II.2 Carte de la végétation en Afrique de l'Ouest	28	Figure III.14 Variations saisonnières de l'humidité du sol dans une savane herbeuse de Nazinga	72
Figure II.3 Deux exemples de la répartition de la végétation en fonction de la topographie en Afrique de l'Ouest	34	Figure III.15 Quelques données du climat dans la région de Nazinga	73
Figure II.4 Courbes aire-espèces de huit faciès des savanes de Lamto en Côte-d'Ivoire et de Nazinga au Burkina Faso	36	Figure III.16 Répartition saisonnière des pluies dans une savane arborée et deux savanes boisées de Nazinga	74
Figure II.5 Schéma d'implantation des touffes de Graminées pérennes dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest	37	Figure III.17 Localisation des sites étudiés dans le ranch de gibier de Nazinga	76
Figure III.1 Profils d'une séquence de sols de la région de Toumodi-Nzéré	42	Figure III.18 Groupements phytosociologiques ligneux des savanes de Nazinga	79
Figure III.2 Variations saisonnières de la disponibilité de l'eau du sol dans une savane arbustive de Lamto	44	Figure III.19 Groupements phytosociologiques herbacés des savanes de Nazinga	80
Figure III.3 Variations saisonnières de la disponibilité de l'eau du sol dans une savane herbeuse et une savane arbustive de Lamto	45	Figure IV.1 Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Nazinga	90
Figure III.4 Quelques éléments du climat de Lamto : diagramme ombrothermique, période de végétation et répartition saisonnière des pluies	46	Figure IV.2 Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Ouango-Fitini	92
Figure III.5 Répartition saisonnière des pluies à Lamto pendant les années d'étude	47	Figure IV.3 Croissance en hauteur de quelques Graminées pérennes à Lamto	93
Figure III.6 Localisation des sites d'étude à Lamto	50	Figure IV.4 Évolution saisonnière du recouvrement de la strate herbacée dans les savanes de Nazinga	96
Figure III.7 Répartition des différents types de sols dans la région de Ouango-Fitini et localisation des sites d'étude de la végétation	52	Figure IV.5 Cycle de la biomasse d' <i>Andropogon ascinodis</i> dans les savanes de Ouango-Fitini et de Nazinga	98
Figure III.8 Profils d'une séquence de sols sur granite de la région de Yalo et Bania près de Bouna	55	Figure IV.6 Cycle des biovolumes d' <i>Andropogon ascinodis</i> dans les savanes de Nazinga	99
		Figure IV.7 Cycle de la biomasse ou des biovolumes de <i>Schizachyrium sanguineum</i> à Ouango-Fitini et à Nazinga	100

Figure IV.8 Cycle de la biomasse ou des biovolumes de diverses Graminées pérennes à Nazinga et à Ouango-Fitini	101	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	162
Figure IV.9 Évolution de la réserve du sol en semences de Graminées pérennes dans les savanes de Côte-d'Ivoire	102	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	163
Figure IV.10 (1) Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Graminées annuelles des savanes de Nazinga : <i>Hyparrhenia involucrata</i>	108	Figure VII.12 Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte-d'Ivoire	164
Figure IV.10 (2) Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Graminées annuelles des savanes de Nazinga : diverses espèces	109	Figure VII.13 Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga	165
Figure IV.11 Cycle de la biomasse ou des biovolumes des Légumineuses herbacées des savanes de Nazinga	110	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	168
Figure V.1 Répartition saisonnière des floraisons chez les plantes des savanes de Nazinga	128	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	169
Figure V.2 Variation de la croissance en hauteur des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord	130	Figure VII.16 Variation saisonnière de la proportion des jeunes feuilles chez cinq espèces des savanes de Lamto et Ouango-Fitini	170
Figure V.3 Variation du cycle de la biomasse aérienne des Graminées pérennes le long d'un gradient climatique sud-nord	132	Figure VII.17 Variation saisonnière de la proportion des jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez trois espèces des savanes de Nazinga	171
Figure V.4 Variation interannuelle du cycle du biovolume chez quelques Graminées de Nazinga	134	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	186
Figure VI.1 Schéma de développement des Graminées cespiteuses pérennes	138	Figure IX.2 Méthodes d'étude des phytomasses et de la production de la strate herbacée des savanes	192
Figure VII.1 Évolution saisonnière des effectifs de feuilles de cinq espèces de Graminées pérennes des savanes de Côte-d'Ivoire	146	Figure X.1 Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans trois faciès des savanes de Gampéla	198
Figure VII.2 Évolution saisonnière des effectifs de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga au Burkina Faso	147	Figure X.2 Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Gampéla	199
Figure VII.3 Évolution saisonnière de l'eau du sol en 1985 dans trois faciès des savanes de Nazinga	148	Figure X.3 Variation saisonnière de la phytomasse herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Gampéla	200
Figure VII.4 Variation saisonnière de l'effectif des talles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga	152	Figure X.4 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées aériennes de trois faciès herbeux à arboré des savanes de Nazinga	204
Figure VII.5 Évolution saisonnière du nombre moyen de feuilles par talle chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga	153	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	205
Figure VII.6 Évolution 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	154	Figure X.6 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées dans les savanes de Ouango-Fitini et de Kawaha	210
Figure VII.7 Évolution saisonnière de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées pérennes des savanes de Nazinga	155	Figure X.7 Cycle saisonnier des phytomasses herbacées dans les savanes de Lamto	214-215
Figure VII.8 Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de cinq espèces de Graminées des savanes de Côte-d'Ivoire	158	Figure X.8 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Nazinga	220
Figure VII.9 Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées des savanes de Nazinga	159		

Figure X.9 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Ouango-Fitini	222	Figure XI.5 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans quatre faciès des savanes de Lamto	241
Figure X.10 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines dans trois faciès des savanes de Lamto	226	Figure XI.6 Répartition saisonnière de la production herbacée de racines et plateaux de tallage dans les savanes de Nazinga	242
Figure X.11 Cycle saisonnier de la phytomasse des racines dans six faciès des savanes de Lamto	227	Figure XI.7 Répartition saisonnière de la production herbacée des racines et plateaux de tallage dans les savanes de Ouango-Fitini	244
Figure XI.1 Comparaison des biovolumes de la matière végétale herbacée avec ou sans pâturage par la faune sauvage dans deux savanes de Nazinga ...	232	Figure XI.8 Répartition saisonnière de la production des racines d'herbes dans trois faciès des savanes de Lamto	245
Figure XI.2 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans six faciès des savanes de Nazinga	238	Figure XI.9 Répartition saisonnière de la production des racines d'herbes dans quatre faciès des savanes de Lamto	246
Figure XI.3 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans quelques faciès des savanes de Ouango-Fitini et de Lamto	239	Figure XII.1 Relations des phytomasses et productions entre les parties aériennes et souterraines chez les plantes herbacées des savanes	264
Figure XI.4 Répartition saisonnière de la production herbacée aérienne dans trois faciès des savanes de Lamto	240		

LISTE DES TABLEAUX

Tableau I.1 Tentative de corrélation entre les phases glaciaires d'Eurasie et les phases pluviales d'Afrique orientale	17	Tableau III.11 Profil pédologique d'une savane arborée à <i>Detarium microcarpum</i> et <i>Terminalia laxiflora</i> de Nazinga	68
Tableau II.1 Types physiologiques de la végétation de l'Afrique	30	Tableau III.12 Profil pédologique d'une formation à annuelles sur plateau cuirassé de Nazinga	68
Tableau II.2 Phytochories de la végétation de l'Afrique	30	Tableau III.13 Caractéristiques physico-chimiques des sols des sites étudiés à Nazinga	69
Tableau II.3 Types de formations herbeuses et herbeuses boisées de la végétation d'Afrique et classification des savanes selon la nomenclature de Yangambi	31	Tableau III.14 Variabilité spatiale de la pluviosité annuelle dans la région de Nazinga	69
Tableau II.4 Estimations de l'indice foliaire annuel maximal dans quelques savanes de Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso	38	Tableau III.15 Variation de la pluviosité annuelle sur six sites du ranch de Nazinga	75
Tableau III.1 Description du profil pédologique d'une savane herbeuse de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i> de Lamto	40	Tableau III.16 Estimation des populations de grands Mammifères herbivores du ranch de gibier de Nazinga	75
Tableau III.2 Description du profil pédologique d'une savane arbustive de mi-pente à <i>Crossopteryx febrifuga</i> et <i>Andropogonées</i> de Lamto	42	Tableau III.17 Groupements végétaux des savanes de la région de Léo	78
Tableau III.3 Caractéristiques physico-chimiques d'une séquence de sols de la région de Toumodi-Nzéré (près de Lamto)	43	Tableau IV.1 Phénologie des principaux ligneux des savanes de Nazinga	86
Tableau III.4 Grands herbivores des savanes de Lamto	48	Tableau IV.2 Quelques données sur la phénologie des espèces ligneuses des savanes de Ouango-Fitini	87
Tableau III.5 Sols des sites d'étude à Ouango-Fitini	53-54	Tableau IV.3 Phénologie des principales espèces ligneuses des savanes de Lamto	88
Tableau III.6 Caractéristiques physico-chimiques d'une séquence de sols sur granite de la région de Yalo et Bania près de Bouna	54	Tableau IV.4 Phénologie des principales espèces ligneuses basses des savanes de Nazinga	88
Tableau III.7 Quelques données sur les populations d'animaux sauvages dans la région de Ouango-Fitini	58	Tableau IV.5 Phénologie des principales Graminées pérennes de Nazinga	94
Tableau III.8 Description du profil pédologique d'une savane arbustive claire à <i>Gardenia erubescens</i> de Nazinga	65	Tableau IV.6 Phénologie des principales Graminées pérennes de Ouango-Fitini	94
Tableau III.9 Description du profil pédologique d'une savane boisée à <i>Terminalia laxiflora</i> et <i>Crossopteryx febrifuga</i> de Nazinga	66	Tableau IV.7 Phénologie des principales Graminées pérennes de Lamto	95
Tableau III.10 Description du profil pédologique d'une savane boisée à <i>Isoberlinia doka</i> de Nazinga	66	Tableau IV.8 Ordre des ramifications observées sur le plateau de tallage chez quelques Graminées communes des savanes d'Afrique de l'Ouest	103
		Tableau IV.9 Phénologie et habitat des Graminées annuelles de Nazinga	104
		Tableau IV.10 Phénologie et habitat des Graminées annuelles de Ouango-Fitini	106
		Tableau IV.11 Phénologie et habitat des Graminées annuelles de Lamto	106
		Tableau IV.12 Phénologie de quelques Graminées annuelles de Gampéla	107

Tableau IV.13 Phénologie de quelques Légumineuses herbacées de Nazinga	111	Tableau VII.1 Valeurs moyennes du paramètre t_{50} pour les diverses cohortes de feuilles de quelques espèces en 1980 et 1985	161
Tableau IV.14 Phénologie de quelques Légumineuses herbacées de Lamto	112	Tableau VII.2 Valeurs de l'espérance de vie des cohortes de feuilles de quelques espèces	166
Tableau IV.15 Phénologie de diverses espèces de Dicotylédones herbacées de Nazinga	113	Tableau VII.3 Pourcentage de jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez quelques espèces	172
Tableau IV.16 Phénologie de quelques Cypéracées de Nazinga	114	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	193
Tableau IV.17 Phénologie de quelques Cypéracées de Ouango-Fitini	114	Tableau X.1 Phytomasse maximale herbacée aérienne de deux faciès de savane arborée de la forêt classée de Tiogo	202
Tableau IV.18 Phénologie de quelques Cypéracées de Lamto	115	Tableau X.2 Phytomasses aériennes maximales de la strate herbacée et pluviosité annuelle dans deux faciès de savane de Nazinga pendant trois années consécutives	203
Tableau IV.19 Phénologie de diverses espèces de Monocotylédones herbacées de Nazinga	116	Tableau X.3 Phytomasses aériennes maximales de la strate herbacée dans quelques faciès de savane de Nazinga	206
Tableau V.1 Répartition de quatre critères phénologiques chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga	118	Tableau X.4 Évaluation de la phytomasse herbacée aérienne maximale des divers groupements végétaux de la région de Léo	207
Tableau V.2 Association des modalités de divers critères phénologiques chez 101 espèces de plantes des savanes de Nazinga	120	Tableau X.5 Variation interannuelle de la phytomasse maximale aérienne de la strate herbacée dans deux faciès de savane de Ouango-Fitini	208
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	121	Tableau X.6 Phytomasse aérienne herbacée maximale de divers faciès aux environs de Ouango-Fitini	209
Tableau V.4 Combinaisons phénologiques les plus fréquentes chez les végétaux ligneux de Nazinga ..	122	Tableau X.7 Phytomasse herbacée aérienne dans diverses savanes du Parc de la Comoé, peu avant le passage du feu	211
Tableau V.5 Combinaisons phénologiques les plus fréquentes chez les végétaux herbacés de Nazinga	122	Tableau X.8 Phytomasses maximales herbacées à Badikaha	212
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	123	Tableau X.9 Variation de la phytomasse herbacée maximale dans deux faciès des savanes de Lamto au cours de trois années	213
Tableau V.7 Comportement phénologique le plus fréquent des grands types biologiques de plantes en savane : cas de Nazinga	124	Tableau X.10 Phytomasses herbacées aériennes maximales de divers faciès de savane à Lamto	217
Tableau V.8 Application de la classification phénologique proposée par CESAR (1971b) à divers sites d'Afrique de l'Ouest	125	Tableau X.11 Lois de décroissance de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur dans les savanes de Nazinga	219
Tableau V.9 Classification des cycles phénologiques proposée par MONASTERIO et SARMIENTO (1976) : application aux espèces de Nazinga	125	Tableau X.12 Lois de décroissance de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur dans les savanes de Ouango-Fitini	223
Tableau V.10 Proposition de classification synthétique des cycles phénologiques des plantes ligneuses et herbacées en savane d'Afrique de l'Ouest	126	Tableau X.13 Variation interannuelle de la phytomasse souterraine des trente premiers centimètres du sol dans deux faciès des savanes de Ouango-Fitini	224
Tableau VI.1 Espèces et sites de l'étude de la dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest	140	Tableau X.14 Lois de décroissance de la phytomasse souterraine en fonction de la profondeur dans les savanes de Lamto	225
Tableau VI.2 Principales caractéristiques des sites de l'étude de la dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest	140		
Tableau VI.3 Durée des intervalles entre les relevés de dynamique foliaire	143		

Tableau X.15 Phytomasse herbacée souterraine
globale dans les savanes de Lamto 228

Tableau XI.1 Estimation selon diverses méthodes
de la production aérienne de la strate herbacée
dans quelques faciès de savane 233

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 234

Tableau XI.3 Estimation en t/ha de la production
herbacée totale (aérienne et souterraine) dans
quelques faciès de savane 236

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	3	<i>La pluviosité</i>	25
ABSTRACT	4	<i>Les saisons</i>	25
AVANT-PROPOS	7	<i>L'humidité de l'air</i>	25
INTRODUCTION	9	<i>Les températures</i>	25
LES GRANDS TRAITES DU MILIEU		<i>L'évapotranspiration potentielle</i>	25
Chapitre I - LA GENÈSE DU CADRE NATUREL	15	<i>La période théorique de végétation</i>	25
HISTOIRE GÉOLOGIQUE ET FLORISTIQUE DE LA RÉGION	15	<i>Conclusion</i>	25
Géologie	15	Les divers climats de la Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso	27
Paléoclimats et paléoécosystèmes tertiaires	16	<i>Le climat éburnéen</i>	27
PALÉOCLIMATS QUATERNAIRES ET MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS VÉGÉTAUX ACTUELS	16	<i>Le climat soudanien</i>	27
MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS ANIMAUX ET HUMAINS	19	<i>Le climat guinéen</i>	29
Le peuplement animal	19	<i>Le climat sahélien</i>	29
L'apparition de l'Homme	19	VÉGÉTATION ET FLORE	29
La préhistoire en Afrique de l'Ouest	20	Généralités	29
La maîtrise du feu par l'Homme	21	La classification de la végétation africaine de WHITE	29
CONCLUSION	21	<i>Les forêts</i>	31
Chapitre II : LE CADRE NATUREL ACTUEL	23	<i>La mosaïque forêt dense/savane guinéo-congolaise</i>	31
GÉOMORPHOLOGIE ET SOLS	23	<i>La forêt claire soudanienne à <i>Isoberlinia doka</i></i> ..	32
La géomorphologie de la Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso	23	<i>La forêt claire indifférenciée</i>	32
Les sols de la Côte-d'Ivoire et du Burkina Faso	23	<i>La steppe sahélienne</i>	33
<i>Les sols ferrallitiques</i>	23	La structure de la végétation	33
<i>Les sols ferrugineux tropicaux</i>	24	<i>Lien avec la topographie</i>	33
<i>Les sols bruns eutrophes tropicaux</i>	24	<i>Densité ligneuse et gradient climatique</i>	33
<i>Les sols sur roches basiques et les lithosols</i>	24	<i>Richesse floristique régionale et locale</i>	33
<i>Les sols peu évolués d'érosion sur matériau gravillonnaire</i>	24	<i>Structure spatiale des communautés</i>	35
<i>Les sols hydromorphes</i>	24	<i>Structure spécifique de la strate herbacée</i>	35
<i>Les vertisols</i>	24	PEUPELEMENTS HUMAINS ET ANIMAUX	35
<i>Les autres sols</i>	24	Chapitre III : LES CARACTÉRISTIQUES DES TROIS POINTS D'ÉTUDE PRINCIPAUX	39
CLIMAT	25	LAMTO, SOUS CLIMAT ÉBURNÉEN	39
Quelques éléments caractéristiques des climats de la zone des savanes à herbes pérennes	25	Historique	39
		Géologie, géomorphologie et sols dans la région de Lamto	40
		<i>La géologie et la géomorphologie à Lamto</i>	40
		<i>Les sols de Lamto</i>	40
		<i>La disponibilité de l'eau dans le sol à Lamto</i>	41
		Climat de Lamto	41
		<i>La valeur moyenne des paramètres climatiques dans la région de Lamto</i>	41
		<i>Les variations interannuelles des paramètres climatiques dans la région de Lamto</i>	41

Les peuplements humains et animaux dans la région de Lamto	48	LE CYCLE PHÉNOLOGIQUE DES PLANTES LIGNEUSES	85
La végétation de Lamto	49	Méthodologie	85
Les formations végétales de Lamto	49	Cycle phénologique des arbres et arbustes de savane	85
Présentation des principaux sites d'étude	49	Cycle phénologique des buissons et espèces suffrutescentes de savane	89
OUANGO-FITINI, SOUS CLIMAT ÉBURNÉEN	51	LE CYCLE PHÉNOLOGIQUE DES PLANTES HERBACÉES	89
Historique	51	Méthodologie	89
Géologie, géomorphologie et sols dans la région de Ouango-Fitini	51	Cycle phénologique des Graminées pérennes ..	89
Géologie et géomorphologie à Ouango-Fitini ...	51	<i>Le passage du feu, l'élimination des cendres et la repousse</i>	89
Les sols de Ouango-Fitini	53	<i>La croissance végétative et la reproduction</i>	91
Disponibilité de l'eau dans le sol à Ouango-Fitini	57	<i>La sénescence</i>	95
Le climat dans la région de Ouango-Fitini	57	<i>Le cycle saisonnier de la phytomasse</i>	97
La valeur moyenne des paramètres climatiques dans la région de Ouango-Fitini	57	<i>Le cycle saisonnier des semences dans le sol</i>	97
Variations interannuelles et spatiales des paramètres climatiques dans la région de Ouango-Fitini	57	<i>La variabilité de croissance entre les divers axes d'une même touffe chez les Graminées pérennes</i>	103
Peuplements humains et animaux dans la région de Ouango-Fitini	57	✦ <i>Le déroulement du cycle</i>	103
Végétation de Ouango-Fitini	59	✦ <i>La variabilité entre les axes d'une touffe</i>	105
Les formations végétales de Ouango-Fitini	59	Cycle phénologique des Graminées annuelles .	105
✦ <i>Les données de la carte générale de Côte-d'Ivoire</i> ...	59	<i>Les étapes du cycle saisonnier</i>	105
✦ <i>Les études du Parc de la Comoé</i>	59	<i>Le cycle saisonnier de la phytomasse</i>	107
✦ <i>Un exemple de végétation à Ouango-Fitini</i>	61	Cycle phénologique des Légumineuses herbacées	107
Présentation des sites d'étude	62	<i>Les étapes du cycle saisonnier</i>	107
NAZINGA, SOUS CLIMAT SOUDANIEN HUMIDE	64	<i>Le cycle saisonnier de la phytomasse</i>	111
Historique	64	Cycle phénologique de divers groupes de Dicotylédones herbacées	112
Géologie, géomorphologie et sols à Nazinga ...	64	Cycle phénologique de divers groupes de monocotylédones herbacées non graminéennes	114
Géologie et géomorphologie à Nazinga	64	Chapitre V : TYPES PHÉNOLOGIQUES DES ESPÈCES ET STRUCTURE PHÉNOLOGIQUE DES PHYTOCÉNOSES EN SAVANE	117
Les sols de Nazinga	65	LA VARIABILITÉ INTERSPÉCIFIQUE DE LA PHÉNOLOGIE	117
Disponibilité de l'eau dans les sols	65	LA LIAISON ENTRE LES CARACTÈRES PHÉNOLOGIQUES CHEZ LES ESPÈCES DE SAVANE	118
Le climat dans la région de Nazinga	67	CARACTÉRISATION DE LA PHÉNOLOGIE DES TYPES BIOLOGIQUES FONDAMENTAUX	119
Valeurs moyennes des paramètres climatiques dans la région de Nazinga	67	CLASSIFICATION DES PHÉNOLOGIES	124
Variations interannuelles et spatiales des paramètres climatiques	67	STRUCTURE PHÉNOLOGIQUE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DE SAVANE : EXEMPLE DE LA RÉPARTITION TEMPORELLE DES FLORAISONS À NAZINGA	127
Peuplements humains et animaux dans la région de Nazinga	75		
Végétation de Nazinga	77		
Les formations végétales de Nazinga	77		
✦ <i>Les classifications générales</i>	77		
✦ <i>Les études de la végétation de Nazinga</i>	77		
Présentation des sites d'étude	77		
CYCLE PHÉNOLOGIQUE DES PLANTES DE SAVANE			
Chapitre IV : DÉROULEMENT DU CYCLE PHÉNOLOGIQUE CHEZ LES PLANTES DE SAVANE	85		

LES VARIATIONS DU CYCLE PHÉNOLOGIQUE DES PLANTES DE SAVANE SOUS L'EFFET DU GRADIENT CLIMATIQUE	
SUD-NORD	127
Les espèces ligneuses	129
Les espèces herbacées	129
<i>Les Cypéracées</i>	129
<i>Les Légumineuses herbacées</i>	129
<i>Les Graminées annuelles</i>	129
<i>Les Graminées pérennes</i>	131
<i>La croissance des plantes herbacées pérennes</i> ..	131
LES VARIATIONS INTERANNUELLE ET INTERFACIÈS DE LA PHÉNOLOGIE DES ESPÈCES	133
LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINÉES PÉRENNES	
Chapitre VI : ASPECTS THÉORIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES DE LA DÉMOGRAPHIE DES POPULATIONS D'ORGANES VÉGÉTAUX	137
RAPPELS THÉORIQUES	137
L'approche démographique	137
La croissance clonale chez les Graminées cespitèuses	139
MATÉRIEL D'ÉTUDE	139
Le choix du niveau d'étude	139
Le choix des espèces	139
MÉTHODOLOGIE	141
RAPPEL DE QUELQUES DÉFINITIONS	141
CALCULS ET PRÉSENTATION DES RÉSULTATS	142
Effectifs de la population et des diverses cohortes	142
Natalité et mortalité	143
Espérance de vie et t_{50}	144
Chapitre VII : VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE	145
CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES .	145
La durée du cycle	145
Le cycle des effectifs de feuilles vivantes	150
Le cycle des effectifs de feuilles mortes et son rapport avec celui des feuilles vivantes	150
LE CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DE TIGES ET DU NOMBRE MOYEN DE FEUILLES PAR TIGE	151
Le cycle saisonnier des effectifs de tige	151
Le cycle saisonnier du nombre de feuilles par tige	151
LE CYCLE SAISONNIER DE LA NATALITÉ ET DE LA MORTALITÉ DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES	156
La natalité	156
La mortalité et ses relations avec la natalité	157
LA DURÉE DE VIE DES FEUILLES	157
Le pourcentage de survie des cohortes	157
Le temps de disparition de 50 % des effectifs vivants des cohortes ou t_{50}	160
L'espérance de vie des cohortes	161
LA COMPOSITION EN CLASSES D'ÂGE DE LA POPULATION DE FEUILLES VIVANTES	167
Chapitre VIII : PRINCIPAUX ASPECTS DE LA VARIABILITÉ DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINÉES PÉRENNES	173
LA VARIABILITÉ SUR LE GRADIENT CLIMATIQUE SUD-NORD	173
Variabilité de la natalité et de la mortalité	173
<i>La natalité</i>	173
<i>La mortalité et ses rapports avec la natalité</i>	174
Variabilité de la durée de vie des feuilles et de la composition en classes d'âge de la population de feuilles	174
<i>La durée de vie des feuilles</i>	174
♦ <i>Les courbes de survie</i>	174
♦ <i>Le temps de disparition de 50 % des effectifs ou t_{50}</i>	174
♦ <i>L'espérance de vie et de survie des cohortes</i>	175
♦ <i>Conclusion</i>	175
<i>La variabilité de la composition en classes d'âge de la population de feuilles</i>	175
La variabilité des effectifs	175
<i>Les effectifs de feuilles vivantes</i>	175
<i>Le rapport entre les effectifs vivants et les effectifs morts</i>	175
♦ <i>Le rôle des paramètres démographiques</i>	175
♦ <i>Le rôle possible des consommateurs</i>	176
♦ <i>Conclusion</i>	176
LA VARIABILITÉ INTERFACIÈS DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE	177
La durée totale du cycle de croissance, l'évolution des effectifs de feuilles vivantes et mortes de la natalité et de la mortalité	177
<i>La durée du cycle de croissance</i>	177
<i>Évolution des effectifs de feuilles, de la natalité et de la mortalité</i>	177
Le cycle saisonnier des effectifs des tiges et du nombre de feuilles par tige	177

<i>Les effectifs de tiges</i>	177	♦ <i>Taille des placettes échantillon</i>	187
<i>Le nombre de feuilles par tige</i>	177	♦ <i>Forme des placettes</i>	187
<i>La durée de vie des feuilles</i>	178	♦ <i>Nombre d'échantillons</i>	187
<i>Les courbes de survie des cohortes</i>	178	Parties souterraines	188
<i>Le temps de disparition de la moitié des effectifs</i> <i>(t₅₀) et les espérances de vie</i>	178	♦ <i>Prélèvement des échantillons de terre</i>	188
♦ <i>Les paramètres t₅₀ et e₀ (espérance de vie à la</i> <i>naissance)</i>	178	♦ <i>Profondeur de prélèvement</i>	188
♦ <i>L'espérance de vie maximale</i>	178	♦ <i>Séparation des racines et de la terre</i>	189
<i>La composition en classes d'âge de la</i> <i>population de feuilles</i>	178	♦ <i>Séparation des diverses espèces, de la biomasse et</i> <i>de la nécromasse</i>	189
LA VARIABILITÉ INTERSPÉCIFIQUE DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE	178	♦ <i>Conclusion</i>	189
<i>La durée du cycle</i>	179	Les méthodes indirectes de mesure de la phytomasse	189
<i>L'évolution saisonnière des effectifs de feuilles,</i> <i>de tiges et de feuilles par tige</i>	179	ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	190
<i>L'évolution saisonnière de la natalité, de la</i> <i>durée de vie des cohortes et de la composition</i> <i>en classes d'âge de la population</i>	179	<i>Méthodes de la phytomasse maximale et de la</i> <i>différence maximale de phytomasse</i>	190
<i>Essai de caractérisation des traits démogra-</i> <i>phiques des populations de feuilles de deux</i> <i>espèces de Graminées pérennes</i>	180	<i>Méthode de la somme des accroissements</i>	191
LES CYCLES SAISONNIERS DES PHYTOMASSES ET DE LA PRODUCTION		<i>Introduction des variations de la matière morte</i> <i>dans les calculs</i>	193
Chapitre IX : RAPPELS PHYSIOLO- GIQUES ET MÉTHODOLOGIQUES 183		<i>Le problème de la décomposition de la matière</i> <i>morte et de la consommation par les animaux</i>	194
LES DIFFÉRENTS TYPES DE FONCTION- NEMENT PHOTOSYNTHÉTIQUE	183	<i>Consommation</i>	194
<i>Le type C3</i>	183	<i>Décomposition</i>	194
<i>Le type C4</i>	183	<i>Méthodes "morphologiques" pour l'évaluation</i> <i>du renouvellement de la matière</i>	195
<i>Le type CAM</i>	183	<i>La méthode de WILLIAMSON</i>	195
<i>Les avantages attachés respectivement aux</i> <i>types C3 et C4</i>	184	<i>La méthode utilisée dans le présent travail</i>	195
<i>Caractéristiques physiologiques des plantes C3</i> <i>et C4</i>	184	<i>Calcul de la production des parties souterraines</i> <i>et des plateaux de tallage</i>	195
<i>Distribution géographique et signification</i> <i>évolutive des deux types métaboliques</i>	184	Chapitre X : LES CYCLES SAISON- NIERS DES PHYTOMASSES	197
QUELQUES DÉFINITIONS ET PRÉCISIONS DE LANGAGE AU SUJET DE LA PHYTO- MASSE HERBACÉE	184	LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTO- MASSE AÉRIENNE	197
<i>Phytomasse et biomasse</i>	184	<i>Gampéla et Tiogo, localités sous climat</i> <i>soudanien sec</i>	197
<i>Production primaire</i>	184	<i>Le cycle saisonnier de la phytomasse à Gampéla</i> <i>♦ Variation interfaciès de la phytomasse</i>	197
<i>Signification de la phytomasse herbacée globale</i>	185	♦ <i>Variation interannuelle de la phytomasse</i>	201
MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA PHYTOMASSE 185		<i>La phytomasse maximale à Tiogo</i>	202
<i>La mesure de la phytomasse par la méthode</i> <i>de la récolte</i>	185	<i>Nazinga et sa région, sous climat soudanien</i> <i>humide</i>	202
<i>Parties aériennes</i>	185	<i>Variation interannuelle du cycle de la phytomasse</i> <i>Variation interfaciès du cycle de la phytomasse</i> <i>Ouango-Fitini, sous climat éburnéen continental</i> <i>Variation interannuelle des phytomasses</i> <i>maximales</i>	208
♦ <i>Homogénéité de l'aire d'étude</i>	185	<i>Variation interfaciès du cycle et du maximum</i> <i>de la phytomasse</i>	208
♦ <i>Disposition des échantillons</i>	185	<i>Badikaha et Kawaha, localités sous climat</i> <i>guinéen de transition</i>	211
		<i>Lamto, localité sous climat éburnéen</i>	212
		<i>Variation interannuelle du cycle de la phytomasse</i> <i>maximales</i>	212

<i>Variation interfaciès du cycle de la phytomasse</i>	213	LA PRODUCTION PRIMAIRE	231
◆ <i>Présentation des sites d'étude de CESAR</i>	213	Comparaison des méthodes d'estimation de la	
◆ <i>Présentation des sites d'étude de FOURNIER</i>	216	production aérienne	231
◆ <i>La variation interfaciès des cycles (d'après les</i>		Les valeurs de production totale (parties aérien-	
<i>données de CESAR)</i>	216	nes et parties souterraines)	235
◆ <i>La variation interfaciès de la phytomasse maximale</i>	217	La répartition mensuelle de la production	237
◆ <i>Conclusion</i>	217	La production des parties aériennes	237
LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTO-		La production des racines	237
MASSE SOUTERRAINE	218	◆ <i>Nazinga</i>	237
Racines d'herbes ou d'arbres et plateaux de		◆ <i>Ouango-Fitini et Lamto</i>	243
tallage	218	La production des plateaux de tallage	243
Racines d'herbes et racines d'arbres	218	Conclusion	243
Plateaux de tallage	218		
Nazinga, localité sous climat soudanien humide	219	DISCUSSION ET CONCLUSION	
La répartition de la phytomasse souterraine en		GÉNÉRALES	247
fonction de la profondeur à Nazinga	219		
Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine		PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES ET	
à Nazinga	219	VARIATIONS DES SAVANES D'AFRIQUE	
Les valeurs de phytomasse atteintes à Nazinga	221	DE L'OUEST	247
Le cycle des plateaux de tallage à Nazinga	221	Variations de structure de la strate herbacée :	
La variation interannuelle de la phytomasse		ses conséquences sur la structure trophique des	
souterraine et des plateaux de tallage à Nazinga	221	écosystèmes de savane	248
Ouango-Fitini, localité sous climat éburnéen		LA STRUCTURE SPÉCIFIQUE ET SPATIA-	
continental	221	LE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES ET	
La répartition de la phytomasse en fonction de la		SES VARIATIONS	249
profondeur à Ouango-Fitini	221	Richesse floristique	249
Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine à		Structure spécifique	250
Ouango-Fitini	223	Structure spatiale	250
Les valeurs de phytomasse souterraine atteintes		LA CROISSANCE DES GRAMINÉES	
dans la région de Ouango-Fitini	224	PÉRENNES	251
Le cycle saisonnier des plateaux de tallage à		La variabilité de la croissance des Graminées	
Ouango-Fitini	224	pérennes le long du gradient climatique sud-nord	251
Lamto, sous climat éburnéen	225	Variabilité interspécifique de la dynamique	
La répartition de la phytomasse en fonction de		foliaire et types de stratégie chez les Graminées	
la profondeur à Lamto	225	pérennes de savane	252
Le cycle saisonnier de la phytomasse souterraine		Signification adaptative de certaines caracté-	
à Lamto	225	ristiques de la croissance des Graminées pérennes	253
Variation interannuelle de la phytomasse		LA PHÉNOLOGIE DES ESPÈCES ET DES	
souterraine à Lamto	228	COMMUNAUTÉS	255
La phytomasse des plateaux de tallage à Lamto	228	Diversité et structure des phénologies à l'échelle	
		de l'individu et de la communauté	255
Chapitre XI : LE CYCLE SAISON-		Variation phénologique le long du gradient	
NIER DE LA PRODUCTION	229	climatique de sécheresse sud-nord	255
LA CONSOMMATION PAR LES HERBI-		Signification adaptative de la diversité des	
VORES	229	phénologies	256
Généralités	229	VARIATION DE LA PHYTOMASSE ET	
Évaluation de la consommation des grands		DE LA PRODUCTION DE LA STRATE	
Herbivores à Nazinga	230	HERBACÉE	257
Protocole d'étude	231		
Résultats	231		

Les variations interfaciées de la phytomasse et de la production	257	VARIATIONS DU RAPPORT DE LA PRODUCTION À LA PHYTOMASSE MAXIMALE CHEZ LES PLANTES HERBACÉES	266
Influence des facteurs édaphiques et topographiques sur les phytomasses maximales aériennes	258	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	269
Influence des facteurs biotiques sur les phytomasses maximales aériennes	259	LISTE DES ESPÈCES CITÉES	289
Le cas des racines	259	LISTE DES FIGURES	295
L'influence des variations climatiques saisonnières et interannuelles sur la phytomasse et sur la production	260	LISTE DES TABLEAUX	298
RECHERCHE DE RELATIONS SIMPLES ENTRE MILIEU, CLIMAT ET PRODUCTION OU PHYTOMASSE MAXIMALE	261	TABLE DES MATIÈRES	301
Lien entre production et pluviosité mensuelles	261	ANNEXES	307
Lien entre phytomasse maximale et facteurs du milieu	262		
LE RAPPORT ENTRE ORGANES AERIENS ET SOUTERRAINS	263		

ANNEXES

ANNEXE I (voir page 15)

Échelle des temps géologiques

ÈRE GÉOLOGIQUE		Subdivisions		DATES *	
C É N O Z O I Q U E	QUATERNAIRE		Holocène Pléistocène	100 000 m à 10 000 m 1,5 M 2,0 M	
	TERTIAIRE	NÉOGÈNE	{ Pliocène Miocène Oligocène Eocène Paléocène	4,3 à 3,0 M 5 ou 6 M 25 M 37 M 55 M	
		PALÉOGÈNE			
	SECONDAIRE ou MÉSOZOÏQUE		Crétacé Jurassique Lias Trias	65 M 135 M 180 M 225 M	
	PRIMAIRE ou PALÉOZOÏQUE	SUPÉRIEUR	{ Permien Carbonifère Dévonien Silurien Ordovicien Cambrien	400 M	
		INFÉRIEUR			
	INFRACAMBRIEN			700 M	
	PRÉCAMBRIEN (ou ANTÉCAMBRIEN)				
	* M = millions d'années avant l'époque présente		m = milliers d'années avant l'époque présente		

ANNEXE II

Description des profils pédologiques des sites d'étude de CESAR * (voir page 41)

Savane herbeuse de bas de pente à Loudetia simplex (d'après CESAR, 1971a)

Type de sol : pseudogley profond

0 à 15 cm	Horizon gris-noir ou gris de texture sableuse fine (3 à 4 % d'argile), pH 6,2 à 6,3.
15 à 50 cm	Horizon gris-beige sableux fin, très lessivé, pH 5,5 à 6.
50 à 120 cm	Horizon beige à gris jaunâtre, un peu plus riche en argile et présentant des taches ocre jaune et rouille d'hydromorphie.
Vers 120 à 150 cm	Horizon d'accumulation des argiles, blanc à taches rouille et ocre, contenant des cristaux de quartz grenat, des fragments de granite en décomposition et des concrétions ferrugineuses en poupée ou en chou-fleur.

Savane de transition

Savane herbeuse à Loudetia simplex (sol hydromorphe à pseudogley)

0 à 10 cm	Horizon sablo-humifère gris, pH 6,6.
10 à 35 cm	Horizon sableux fin gris-jaunâtre, pH 5,9.
35 à 50 cm	Horizon sablo-limoneux jaune-grisâtre clair, pH 6,0.
50 à 75 cm	Horizon sablo-limoneux un peu argileux jaunâtre à concrétions ferrugineuses, pH 6,2.

Savane herbeuse à Loudetia simplex

0 à 15 cm	Horizon sableux gris.
15 à 35 cm	Horizon sablo-limoneux gris jaunâtre.
35 à 50 cm	Horizon sablo-argileux à taches rouges et jaunes.
50 à 75 cm	Horizon sablo-argileux ocre à concrétions et arène granitique.

Savane arbustive à 5 % de recouvrement ligneux

0 à 15 cm	Horizon sablo-limoneux gris.
15 à 35 cm	Horizon sablo-argileux ocre-grisâtre.
35 à 55 cm	Horizon argileux rouge.
55 à 75 cm	Horizon argileux rouge à concrétions ferrugineuses et fragments granitiques altérés à partir de 65 cm.

Savane arbustive à 20 % de recouvrement ligneux (sol rouge ferrugineux tropical)

0 à 10 cm	Horizon sablo-humifère avec traces de limons gris-brunâtres, pH 6,7.
10 à 30 cm	Horizon sablo-limoneux gris-rougeâtre, pH 5,8.
30 à 60 cm	Horizon sablo-argileux rouge à arène granitique vers 40 cm, pH 5,6.
60 à 75 cm	Horizon sablo-argileux rouge à éléments granitiques altérés, pH 5,6.

* à Lamto

Savane arbustive à *Andropogonées*

0 à 5 cm	Horizon humifère gris à noir, sablo-limoneux, pH 6,8 à 7.
5 à 25 cm	Horizon sablo-limoneux, gris-jaunâtre, pH 6,4.
25 à 55 cm	Horizon sablo-limoneux, faiblement argileux, ocre rouge pH 6.
55 à 75 cm	Horizon sablo-argileux, rouge pH 5,5.

Savane boisée**Profil I**

0 à 10 cm	Horizon limoneux gris-brunâtre foncé, pH 7,3.
10 à 35 cm	Horizon sablo-limoneux gris-brun rougeâtre à concrétions ferrugineuses et fragments granitiques, pH 6,5.
35 à 55 cm	Horizon sablo-argileux brun-rougeâtre à concrétions et arène granitique, pH 6,5.
55 à 75 cm	Roche mère altérée et concrétions, pH 6,5.

Profil II

0 à 10 cm	Horizon sableux gris, pH 6,5.
10 à 40 cm	Horizon sablo-limoneux gris clair, pH 6,2.
40 à 55 cm	Horizon sablo-limoneux, ocre jaune, pH 6,2.
55 à 75 cm	Horizon sablo-argileux, ocre rouge, pH 5,5.

Profil III

0 à 5 cm	Horizon sableux fin, gris-brunâtre, pH 6,8.
5 à 30 cm	Horizon sablo-limoneux gris-rougeâtre à ocre rouge, pH 6,5.
30 à 75 cm	Horizon sablo-argileux rouge, pH 6,2 à concrétions ferrugineuses et arène granitique.

Profil IV

0 à 5 cm	Horizon sableux fin gris foncé, pH 7.
5 à 30 cm	Horizon sablo-limoneux, gris-brunâtre, pH 6,4.
30 à 75 cm	Horizon sablo-argileux rouge, pH 6,2 à 6,5, localement à concrétions ferrugineuses et éléments de granite altéré.

ANNEXE III

Description des profils pédologiques dans la région de Nazinga (voir page 65)

Savane boisée à Terminalia laxiflora et Crossopteryx febrifuga de Nazinga d'après ZOMBRE (non publié)

Date : 3 août 1985 Physiographie : relief plat Pente : inférieure à 0,5 % Classification : sol ferrugineux tropical lessivé à taches et à concrétions Site d'étude de la phytomasse n° 4 de FOURNIER en 1985 et 1986	
Horizon 0-10 cm	Brun-grisâtre (7,5 YR 3/2) avec environ 1 % de gravillons ferrugineux ; limono-sableux ; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; friable ; activité biologique assez bien développée ; racines assez nombreuses, fines, moyennes et grosses ; limite diffuse.
Horizon 10-23 cm	Brun-grisâtre (7,5 YR 3/2) avec environ 1 % de gravillons ferrugineux ; limono-sableux ; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; friable ; activité biologique moyennement développée ; racines peu nombreuses, fines, moyennes et grosses ; limite distincte régulière.
Horizon 23-60 cm	Rouge-jaunâtre (5 YR 4/6) avec 50 % de gravillons ferrugineux ; limono-sableux ; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; friable ; pores peu nombreux, fins et moyens ; activité biologique moyennement développée ; racines peu nombreuses, fines moyennes et grosses ; limite distincte régulière.
Horizon 60-120 cm	Rouge-jaunâtre (5 YR 5/6) avec 50 % de gravillons ferrugineux et 5 % de concrétions ferromanganésifères brun-jaunâtre (10 YR 5/6) ; argilo-limoneux ; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; friable ; pores peu nombreux, moyens et fins ; activité biologique médiocre ; quelques racines fines.

Savane arbustive claire à Terminalia avicennioides d'après ZOMBRE (non publié)

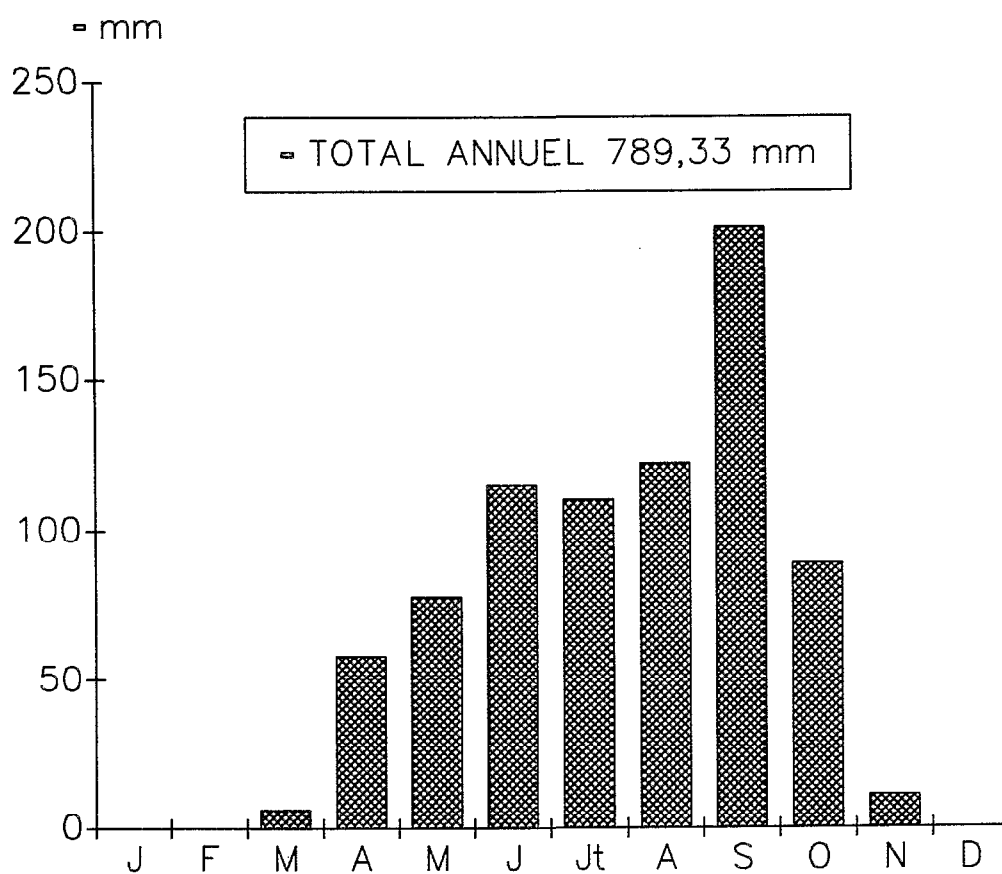
Date : 4 août 1985 Physiographie : relief ondulé Pente : 2 % Classification : sol ferrugineux tropical lessivé hydromorphe faciès verticale Faciès arbustif à proximité du site d'étude de la phytomasse n° 1 de FOURNIER en 1985 et 1986	
Horizon 0-10 cm	Brun très foncé (10 YR 2/2) avec 60 % de gravillons ferrugineux ; limono-sableux ; structure polyédrique subangulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; friable ; pores peu nombreux moyens et fins ; activité biologique bien développée ; racines peu nombreuses fines et moyennes ; limite distincte régulière.
Horizon 10-50 cm	Brun olive clair (2,5 Y 5/4) avec 10 % de gravillons ferrugineux et de taches brun-jaunâtre (10 YR 5/6) ; argileux ; structure polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; plastique ; pores peu nombreux fins et moyens ; activité biologique assez bien développée ; racines peu nombreuses fines et moyennes, limite diffuse.
Horizon 50-120 cm	Brun-jaunâtre clair (2,5 Y 6/4) avec 15 % de concrétions ferrugineuses et nombreuses taches gris-brunâtre clair (2,5 Y 6/2) ; argileux ; structure polyédrique angulaire moyennement développée en éléments moyens et fins ; présence de faces de glissement ; plastique ; pores peu nombreux fins et moyens ; activité biologique médiocre ; quelques racines.

Prairie aquatique à *Oryza longistaminata* de la région de Nébou, non loin de Nazinga, d'après TOUTAIN (1974)

Date : 15 février 1974	
Physiographie : fond plat de marigot	
Pente : nulle	
Classification : sol hydromorphe minéral à gley	
Horizon 0-7 cm	Gris foncé très riche en débris organiques ; texture limoneuse ; consistance souple et légère.
Horizon 7-60 cm	Gris foncé avec taches d'hydromorphie ; texture argilo-limoneuse ; structure prismatique ; nombreux pores d'origine végétale et animale ; consistance assez compacte et élastique ; nombreuses traces de racines.
Horizon 60-80 cm	Brun jaune ; sable grossier ; longtemps très humide.
Horizon 80-100 cm	Brun foncé ; sable grossier argileux avec 50 % de concrétions.

ANNEXE IV

Pluviosité mensuelle à Nazinga en 1984 (voir page 206)



ORSTOM Éditeur
Dépôt légal : août 1991
Micro-édition Impression
ORSTOM BONDY

ISSN : 0767-2888
ISBN : 2-7099-1052-7
Editions de l'ORSTOM
72, route d'Aulnay 93143 BONDY Cedex

Photos de couverture :

Le cycle saisonnier dans les savanes

- Repousse à Nazinga (Burkina Faso)
- Sénescence de la strate herbacée à Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire)
- Passage du feu à Lamto (Côte-d'Ivoire)

Cliché Anne Fournier