STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE QUELQUES FORETS TROPOPHILES DE L'OUEST AFRICAIN (COTE D'IVOIRE)

Jean-Louis Devineau

▶ **To cite this version:**

Jean-Louis Devineau. STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE QUELQUES FORETS TROPOPHILES DE L'OUEST AFRICAIN (COTE D'IVOIRE). Ecologie, Environnement. Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, 1984. Français. NNT : . tel-00359023

HAL Id: tel-00359023

https://theses.hal.science/tel-00359023

Submitted on 19 Feb 2009

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

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

THESE DE DOCTORAT D'ETAT

ès Sciences Naturelles

présentée à l'Université Pierre et Marie Curie PARIS VI

par

Jean-Louis DEVINEAU

pour obtenir le grade de DOCTEUR ès SCIENCES

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE QUELQUES FORÊTS TROPOPHILES DE L'OUEST AFRICAIN (CÔTE D'IVOIRE)

soutenue le 17 décembre 1984

devant le jury composé de:

M.	M. LAMOTTE	Président
M.	R. SCHNELL	Rapporteur
M.	P. LEGRIS	"
M.	H. PUIG	"
M.	G. CUSSET	"

THESE DE DOCTORAT D'ETAT

ès Sciences Naturelles

présentée à l'Université Pierre et Marie Curie PARIS VI

par

Jean-Louis DEVINEAU

pour obtenir le grade de DOCTEUR ès SCIENCES

STRUCTURE ET DYNAMIQUE DE QUELQUES FORÊTS TROPOPHILES DE L'OUEST AFRICAIN (CÔTE D'IVOIRE)

soutenue le 17 décembre 1984

devant le jury composé de:

M.	M. LAMOTTE	Président
M.	R. SCHNELL	Rapporteur
M.	P. LEGRIS	"
M.	H. PUIG	"
M.	G. CUSSET	"

AVANT-PROPOS

Le 17 décembre 1984, le présent Mémoire a été soumis à l'appréciation d'un jury composé de :

Monsieur le Professeur M. LAMOTTE, qui a dirigé l'ensemble de mes travaux dans le cadre de différents projets d'Ecologie tropicale dont il fut l'initiateur ;

Monsieur le Professeur R. SCHNELL, qui m'a initié à la Botanique tropicale, puis prit la Direction de mes recherches auprès du CNRS avec beaucoup de bienveillance.

A tous deux je voudrais marquer ici ma très profonde gratitude.

Monsieur P. LEGRIS, Directeur de Recherche au CNRS, qui, à la retraite du Pr. SCHNELL, a pris en charge mes travaux auprès du CNRS : je l'en remercie très sincèrement ;

Monsieur le Professeur H. PUIG, à qui je sais gré d'avoir bien voulu juger ce travail, malgré ses nombreuses charges ;

Monsieur G. CUSSET, Maître Assistant à l'Université de Paris VI, dont j'ai apprécié les enseignements au DEA de Botanique tropicale et que je retrouve avec plaisir ici.

Ce travail est l'aboutissement de plusieurs années de recherches sur la végétation de la Côte d'Ivoire. Je voudrais remercier très sincèrement les Autorités Ivoiriennes, en particulier Monsieur le Ministre de la Recherche Scientifique, Monsieur le Ministre des Eaux et Forêts, Monsieur le Recteur de l'Université d'Abidjan et Monsieur le Directeur de l'Institut Universitaire d'Ecologie tropicale d'Abidjan, qui m'ont toujours donné les autorisations nécessaires pour mener à bien ma tâche.

A chacun de mes séjours j'ai été accueilli à la Station d'Ecologie tropicale de Lamto, qui dépend de l'Université d'Abidjan. J'adresse mes remerciements les plus cordiaux à son Directeur, Monsieur R. VUATTOUX,

pour l'aide efficace et amicale qu'il m'a toujours apportée.

J'ai aussi souvent eu recours aux services du Laboratoire de Géophysique de Lamto, que dirige Monsieur J.-L. TOURNIER. Je le remercie très chaleureusement ainsi que Monsieur et Madame J.-L. TIREFORD.

Ce travail doit aussi beaucoup à de nombreuses autres personnes qu'il n'est pas possible de citer toutes. Je tiens cependant à remercier plus particulièrement deux personnalités scientifiques dont l'aide ou les suggestions m'ont été spécialement utiles :

Le Dr. L. AKE ASSI, Directeur du Centre National de Floristique de Côte d'Ivoire qui m'a toujours aimablement autorisé à travailler à l'Herbier National de Côte d'Ivoire et a aussi déterminé une grande partie de mon matériel ;

Monsieur le Professeur R.A.A. OLDEMAN qui fut mon parrain au CNRS et dont les travaux m'ont toujours beaucoup inspiré.

Je n'oublie pas non plus ce que je dois à tous les collègues avec qui j'ai réalisé divers programmes ou eu de nombreux échanges d'idées : J. CESAR, J.-C. MENAUT, P. HIERNAUX, R. SPICHIGER, A. FOURNIER, J.-M. LEROUX, C. LECORDIER, M. LEPAGE, ...mais il y en a bien d'autres.

J'adresse aussi des remerciements particulièrement chaleureux à :

Monsieur K. KONAN GERMAIN dont l'aide technique fut très efficace en Côte d'Ivoire, sur le terrain ou en tournée ;

Monsieur J. MARDIROSSIAN qui, à Paris, m'aida toujours avec beaucoup de gentillesse pour le traitement informatique de mes données ;

Mle C. LIONEL-MARIE qui a réalisé la dactylographie du texte avec une haute compétence.

Enfin de remercie beaucoup Madame H. PAGES et Madame Y. SCHACH qui ont réalisé les illustrations du texte, Y. PICARD qui s'est chargé de l'impression ainsi que Mademoiselle J. CHEYLUS toujours aussi dévouée au bon fonctionnement du laboratoire.

A tous encore merci.

SOMMAIRE

INTRODUCTION p. 1

CHAPITRE I

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE L'AIRE DES FORÊTS TROPOPHILES EN CÔTE D'IVOIRE p. 3

A. Le climat..... 4

1. Les mécanismes du climat..... 4
2. Les principaux éléments du climat..... 9
3. Définition des périodes climatiques..... 13

B. Les sols..... 17

1. Les principaux types de sols..... 17
2. Le régime hydrique des sols..... 23

C. La végétation..... 27

1. Les forêts..... 28

a. *Formations zonales* (28) - a.1. La forêt dense humide (28) - a.2. La forêt dense sèche (34).- b. *Formations édaphiques* (36).

2. Les forêts claires et les savanes..... 39

a. *Répartition des savanes en Côte d'Ivoire* (40) - b. *Les feux de savane* (42).

CHAPITRE II

LE CONTACT FORÊT-SAVANE p. 47

A. Structure de la mosaïque forêt-savane..... 49

B. Les lisières entre formations forestières et formations savanicoles 55

C. Evolution dans le temps de la mosaïque forêt-savane..... 65

CHAPITRE III

COMPOSITION FLORISTIQUE ET STRUCTURE DES FORMATIONS FORESTIÈRES D'UNE MOSAÏQUE FORÊT-SAVANE EN ZONE GUINÉENNE (LAMTO 5°02'W ,6°13'N) p. 73

A. Caractérisation des divers groupements forestiers..... 75

1. Technique : l'analyse factorielle des correspondances..... 75
2. Les groupements phytosociologiques..... 78
3. Affinités des groupements mis en évidence à Lamto avec ceux décrits ailleurs en Afrique occidentale..... 93
4. Apport de l'analyse de la structure à la compréhension de la dynamique des peuplements..... 94
5. Diversité spécifique..... 101

a. *Méthodes* (101) - b. *Résultats* (106).

B. Données quantitatives sur l'architecture et la sylvigenèse des principaux groupements forestiers..... 115

1. Les formations de plateau et de haut de pente..... 117

a. *Friches post-culturales* (117) - b. *Fourré secondaire* (119)
c. *Forêt secondaire* (124)

2. La forêt riveraine..... 130
3. Les galeries forestières..... 132

CHAPITRE IV

COMPOSITION FLORISTIQUE ET STRUCTURE DES FORMATIONS FORESTIÈRES DE LA RÉGION DE OUANGO-FITINI EN ZONE SOUDANIENNE (4°01'W, 9°35'N) p. 137

A. Les principaux groupements floristiques..... 137

B. Dynamique des peuplements forestiers..... 142

CHAPITRE V

CROISSANCE RADIALE DES ARBRES EN FORÊT SEMI-DÉCIDUE (LAMTO) p. 159

A. Accroissement en surface terrière..... 162

1. Taux de mortalité..... 163
2. Accroissements annuels moyens..... 165
3. Accroissements par classes de circonférence..... 167

4. Estimation de la production ligneuse..... 170
5. Répartition saisonnière des accroissements..... 171
6. Relations entre accroissements en surface terrière et facteurs climatiques..... 173

B. Relations entre arbres au sein des peuplements..... 178

1. Distribution des aires basales et des accroissements..... 178
2. Structure horizontale des peuplements étudiés..... 180
3. Interactions entre arbres voisins..... 181

C. Variabilité des accroissements d'aire basale selon les individus.. 195

1. Cas de la parcelle T6 en galerie forestière..... 201
2. Cas de la parcelle P3 en forêt de plateau..... 209
3. Cas de la parcelle S2 en savane protégée des feux..... 215
4. Conclusions sur l'ensemble des individus étudiés..... 223

D. Données comparatives sur les accroissements d'aires basales en forêt dense sèche à *Anogeissus* (Ouango-Fitini)..... 229

CHAPITRE VI

LITIÈRE ET CHUTE DES FEUILLES EN FORÊT DENSE SEMI-DÉCIDUE (LAMTO) ET EN FORÊT DENSE SÈCHE (OUANGO-FITINI) p. 233

A. Matériel et méthodes..... 234

B. Chutes d'organes caducs..... 237

1. Phénologie de la défoliation..... 237
2. Phénologie des chutes de bois, fleurs et fruits..... 240
3. Données pondérales sur les chutes des divers éléments..... 240

C. Litières..... 245

1. Evolution saisonnière du poids de litière au sol..... 245
2. Coefficient de décomposition..... 248

D. Discussion et conclusions..... 252

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS p. 255

BIBLIOGRAPHIE p. 265

ANNEXES p. 281

RÉSUMÉ p. 291

INTRODUCTION

Les travaux portant sur l'écologie des forêts denses humides de l'Ouest africain sont relativement nombreux. Ce sont, par exemple, ceux de LEMEE, HUTTEL, BERNHARD-REVERSAT en forêt du Banco, ceux de GUILLAUMET dans celle du Cavally et, plus récemment, ceux de ALEXANDRE, DE NAMUR, KAHN en forêt de Taï. Les écosystèmes savanicoles ont été eux aussi bien étudiés ; on peut citer notamment les études de CESAR, MENAUT, HIERNAUX, FOURNIER sur la végétation. Le contact forêt-savane a également suscité l'intérêt de plusieurs chercheurs, dont AVENARD et SPICHIGER.

On possède en revanche peu d'informations sur les forêts denses sèches et même sur les forêts denses semi-décidues. La connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes est cependant indispensable pour rendre compte de la variation des biocénoses entre les zones à climats humides et les zones à climats secs et, par là, pour aider à mieux comprendre les équilibres fondamentaux qui régissent la répartition des formations végétales.

Notre travail est une contribution à la connaissance de ces forêts sèches et semi-décidues -les forêts tropophiles- en Côte d'Ivoire. Il s'intègre en même temps dans la problématique générale du contact forêt-savane. D'un point de vue biogéographique, les forêts étudiées appartiennent au domaine de la savane et non à celui de la forêt. Le premier complexe forestier analysé, celui de Lamto, fait partie de la zone de contact entre ces deux domaines. Peu représentatif de la forêt semi-décidue, il l'est en revanche de ces formations des marges forestières où se produit la "catastrophe" qui découpe si nettement les paysages végétaux en savane et forêt. Le second, à Ouango-Fitini, appartient au type forestier le plus sec que l'on puisse trouver en Côte d'Ivoire.

L'étude d'une forêt peut s'envisager à diverses échelles, celle de la phase sylvigénétique ou celle de la mosaïque forestière notamment.

La fréquence des différents stades des phases sylvigénétiques, celle des chablis par exemple, est une des caractéristiques importantes des grands massifs forestiers. Lorsque le climat s'assèche la mosaïque forestière cède cependant le pas à une mosaïque de formations forestières et savanicoles : le milieu forestier se fragmente. La forêt dense sèche n'est ainsi représentée que par quelques îlots de faible superficie où la mosaïque forestière est si réduite qu'elle est difficilement comparable à celle des forêts humides. La sylvigenèse s'y perpétue cependant dans chacune de ses phases. C'est à l'échelle de celles-ci que nous avons tenté de comparer la sylvigenèse des forêts étudiées en envisageant divers aspects de leur structure et de leur fonctionnement : structure spécifique, phytosociologie, architecture, croissance radiale des arbres et production de litière.

*

Chapitre I

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE L'AIRE DES FORÊTS TROPOPHILES EN CÔTE D'IVOIRE

C'est à SCHIMPER (1898, 1903) que l'on doit l'introduction du terme trophophyte, catégorie de plantes intermédiaires entre xérophytes et hygrophytes.

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

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

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

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

A. LE CLIMAT

1. Les mécanismes du climat

En simplifiant à l'extrême, on peut dire avec ROUGERIE (1960) que "c'est la lutte d'influence entre mousson et harmattan qui va régler les précipitations en Afrique occidentale". Le front intertropical, surface de contact entre ces deux masses d'air, se déplace pendant l'année du nord au sud et du sud au nord selon le rythme de l'équateur thermique. Ce système détermine quatre zones climatiques généralement appelées A, B, C et D du nord au sud (ROUGERIE, 1960 ; ELDIN, 1971 ; MONTENY et al., 1980). Avec le va-et-vient saisonnier du front, chacune de ces zones affecte successivement, pendant une période plus ou moins longue selon leur position sur l'axe nord-sud, les diverses régions du territoire ivoirien et y détermine un type de climat. Ordonnés selon l'axe sud-nord, les climats constituent un gradient à saison sèche croissante, avec passage progressif d'un climat tropical humide à quatre saisons comme à Lamto, à un climat tropical plus sec à deux saisons comme à Ouango-Fitini (fig. I.1).

La grande saison sèche est déterminée par le passage des zones A et B. La zone A, au nord du F.I.T., s'installe sur le nord de la Côte d'Ivoire de décembre à février et y constitue le coeur de la saison sèche. Elle détermine un temps sec sans pluies, avec de fortes amplitudes thermiques quotidiennes et une humidité relative faible (fig. I.2d). L'évaporation potentielle est alors élevée (fig. I.3) ; la nébulosité est très faible, mais l'air est souvent chargé de poussières qui réduisent le rayonnement global arrivant au sol à 60 – 70 % de la fraction extra-terrestre selon MONTENY et al. (1980).

Cette zone atteint Lamto en janvier, mais d'une manière assez irrégulière selon les années, et y crée des "journées d'harmattan" assez analogues à celles du nord de la Côte d'Ivoire. Une partie de l'énergie solaire

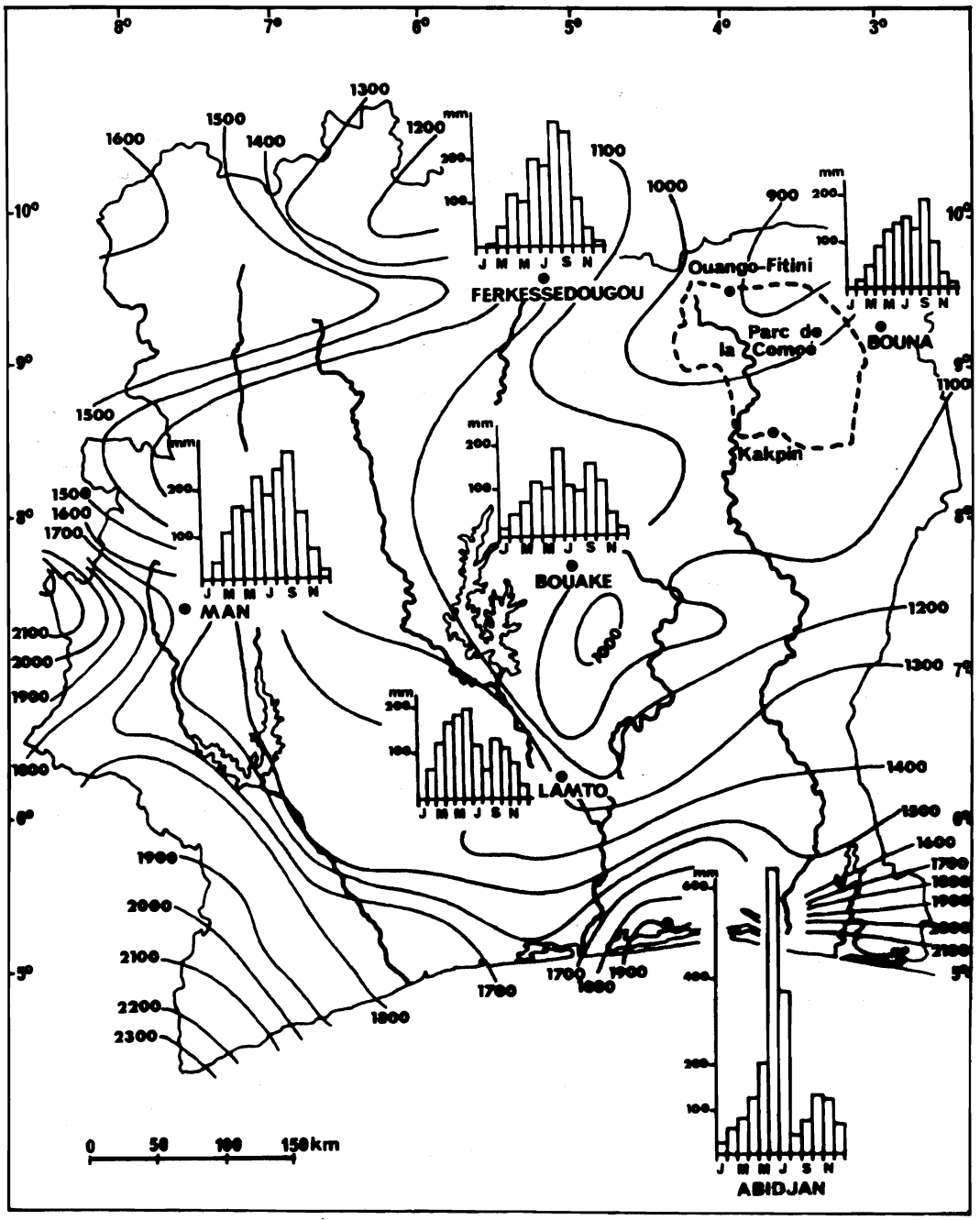
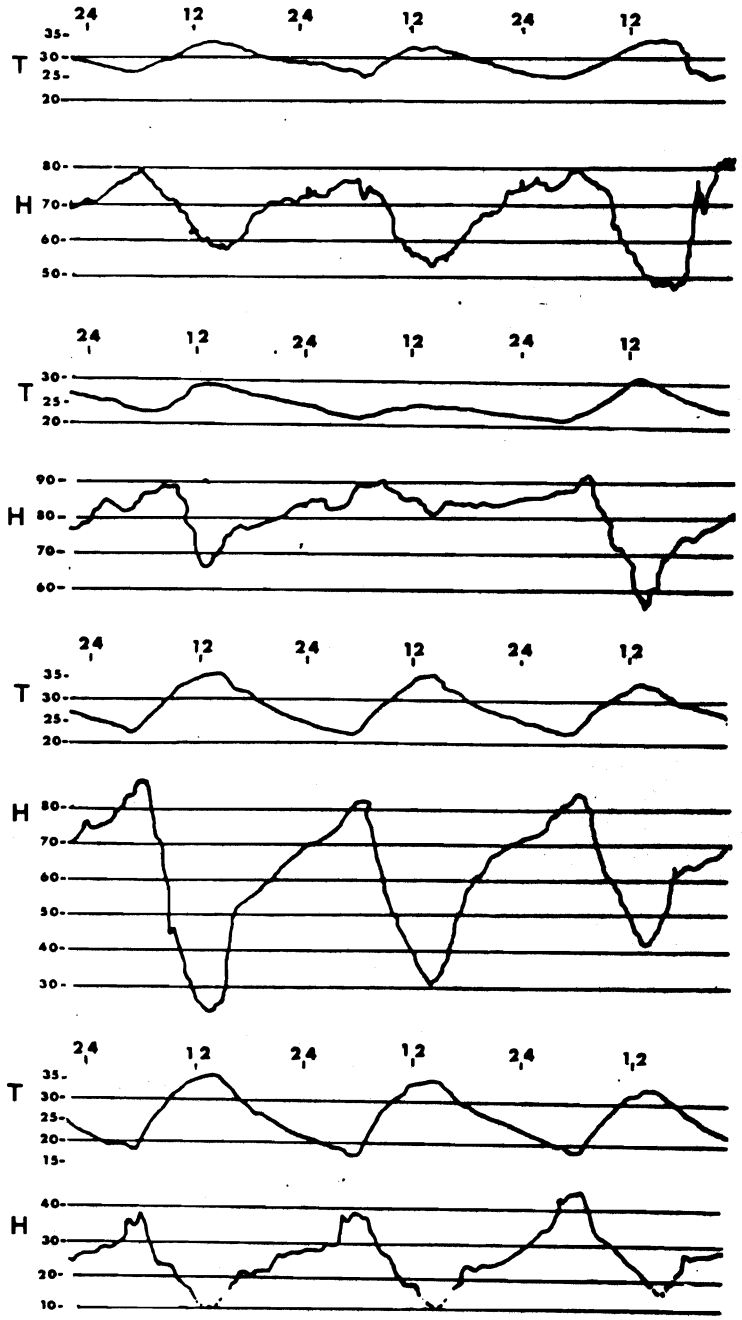


Fig. I.1. Carte des isohyètes en Côte d'Ivoire (en partie d'après BERRON, Atlas Jeune Afrique, Côte d'Ivoire, 1983).



a. saison de transition (zone B), exemple des 24, 25 et 26 avril).

b. saison des pluies (zone C), exemple des 11, 12 et 13 septembre).

c. saison de transition (zone B), exemple des 12, 13 et 14 novembre (coup d'harmattan).

d. saison sèche (zone A), exemple des 24, 25 et 26 décembre.

Fig. I.2. Températures et humidité relative de l'air sous abri pendant différentes saisons (Ouango-Fitini, 1980).

est cependant utilisée pour la vaporisation de l'eau de sorte que les maximums et l'amplitude thermique y sont moindres (tabl. I.1). Le rayonnement solaire est atténué par les poussières, mais aussi par les brouillards, si bien que l'énergie arrivant au sol n'est, selon BONY (1977) que de l'ordre de 43 % de l'énergie extra-terrestre, c'est-à-dire plus faible que dans le nord (tabl. I.2).

La zone B détermine aussi un climat de saison sèche, mais avec présence

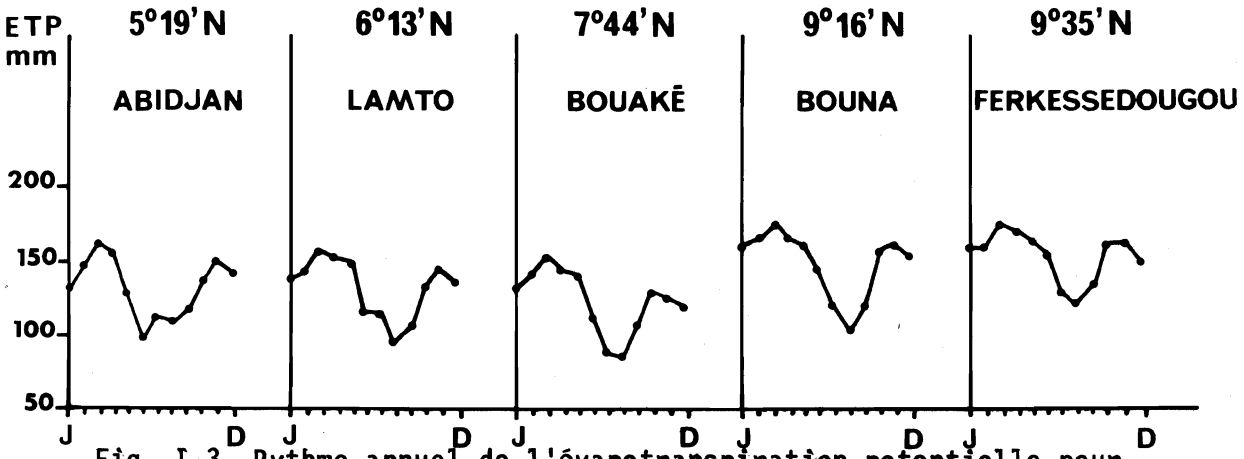


Fig. I.3. Rythme annuel de l'évapotranspiration potentielle pour cinq stations de Côte d'Ivoire (en mm/mois, valeurs de ELDIN, 1971).

de l'air humide de mousson. Cette zone atteint le nord de la Côte d'Ivoire au début et à la fin de la grande saison sèche, en octobre-novembre puis en avril-mai. L'amplitude thermique journalière demeure importante (fig. I.2a et tabl. I.1) et le rayonnement global arrivant au sol est de 60 à 80 % du rayonnement extra-terrestre (MONTENY et al., 1980). Des "coups d'harmattan", annonciateurs du coeur de la saison sèche, peuvent cependant être observés ; ils sont responsables de grandes variations diurnes de l'humidité relative (fig. I.2c). A Lamto, la zone B est présente de décembre à mars avec passage de la zone A en janvier.

TABLEAU I.1.

Ecarts thermiques ($\overline{Tx} - \overline{Tn}$) diurnes moyens pour différentes stations de Côte d'Ivoire.

J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D
ABIDJAN ($\overline{Tx} - \overline{Tn}$)											
8,4	8,2	7,9	7,7	7,4	5,8	5,1	5,2	4,8	4,6	4,8	7,2
Amplitude annuelle : 3,3°C											
Ecart mensuel maximum/écart annuel : 2,55											
LAMTO ($\overline{Tx} - \overline{Tn}$)											
13,2	13,4	12,6	11,8	11,0	9,2	8,7	8,7	9,5	10,4	11,3	11,5
Amplitude annuelle : 3,1°C											
Ecart mensuel maximum/écart annuel : 4,32											
BOUAKE ($\overline{Tx} - \overline{Tn}$)											
12,3	12,0	11,2	9,9	9,2	8,0	6,9	6,9	7,8	8,7	9,7	10,7
Amplitude annuelle : 3,6°C											
Ecart mensuel maximum/écart annuel : 3,42											
FERKESSEDOUGOU ($\overline{Tx} - \overline{Tn}$)											
19,6	17,6	14,5	11,6	10,8	9,8	8,5	7,9	9,2	11,5	14,4	18,3
Amplitude : 4,2°C											
Ecart mensuel maximum/écart annuel : 4,67											

TABLEAU I.2.

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

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

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

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

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

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

* Rayonnement global journalier calculé par la formule de Black

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

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

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

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

N = durée moyenne du jour, en heures

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

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

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

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

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

La saison des pluies est liée à la présence de la zone C. Dans le nord de la Côte d'Ivoire, elle est annoncée en avril-mai puis terminée en octobre par des intersaisons que caractérisent de fortes pluies orageuses. De plus la somme du rayonnement global au sol est importante car, à cette époque, le lessivage des poussières atmosphériques par les orages provoque une diminution du trouble atmosphérique. Centrée sur août-septembre, la saison des pluies proprement dite présente une forte nébulosité.

A Lamto, la saison des pluies s'annonce et se termine de la même manière par une intersaison à orages en mars-avril puis en octobre. Elle est entrecoupée en août par une petite saison sèche qui correspond au passage de la zone D, caractérisée par une très forte nébulosité et une forte occultation du rayonnement solaire (34 % seulement de l'énergie extra-terrestre arrive au sol en août selon BONY, 1977, contre environ 50 % pour le reste de la saison des pluies).

2. Les principaux éléments du climat

En un point donné les divers éléments du climat déterminent les conditions de vie des organismes bien davantage par leurs variations que par leur moyenne. Leur périodicité règle en effet le rythme biologique de la biocénose et leurs valeurs extrêmes y limitent le développement de certaines espèces.

Les rythmes saisonniers se caractérisent par leur périodicité et par l'amplitude de leur variation annuelle. A Lamto, par exemple, on peut mettre en évidence une périodicité de douze mois pour chacun des éléments climatiques considérés, mais celle-ci est plus ou moins nettement marquée. Les précipitations ont ainsi la périodicité la moins accusée et, à l'inverse, la température et l'insolation le rythme le plus net (fig. I.4 et tabl. I.3). Par ailleurs l'amplitude de la variation annuelle des précipitations est, à Lamto, nettement supérieure à celle des autres éléments ; les amplitudes des températures moyennes et de l'humidité relative sont en revanche faibles (tabl. I.4). Parmi toutes les composantes du climat les précipitations apparaissent comme le facteur le plus variable, tandis que les températures sont les plus constantes. Comme dans toutes les régions intertropicales les variations diurnes des températures sont supérieures aux variations annuelles (TROLL, 1964). Elles atteignent 13,4°C en janvier, soit 4,3 fois l'amplitude annuelle. L'amplitude de l'écart thermique diurne augmente cependant avec la latitude ; elle est par exemple de 8,4°C à Abidjan, soit 2,4 fois l'amplitude annuelle et de 19,6°C à Ferkéssédougou soit 4,7 fois l'amplitude annuelle (tabl. I.1).

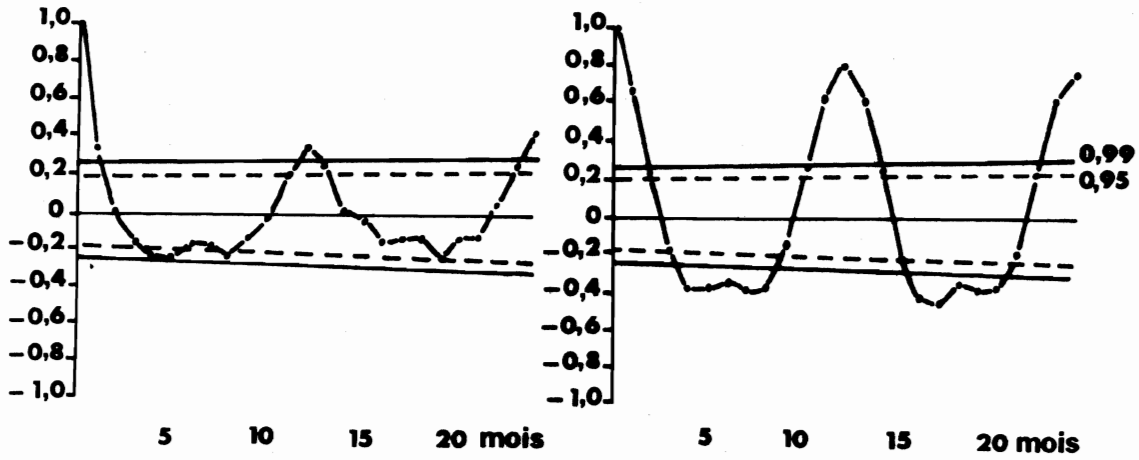


Fig. I.4.

a. Corrélogramme des pluviosités (Lamto, 1972-1981).

b. Corrélogramme de l'insolation (Lamto, 1972-1981).

TABLEAU I.3.

Périodicité des principaux facteurs climatiques à Lamto (1972-1981). Valeurs du coefficient de corrélation (auto-corrélation) pour un décalage de douze mois.

	R
Précipitations	0,352
Insolation	0,816
Humidité relative	0,741
Température	0,856
Evaporation (Piche)	0,748
Nombre de jours de pluie	0,636

TABLEAU I.4.

Importance relative des variations annuelles pour différents éléments du climat à Lamto (a) et à Ferkéssédougou (b). (Moyennes des années 1962-1972 d'après LECORDIER (1974) pour Lamto et données ASECNA, moyennes des années 1961 à 1970 pour Ferkéssédougou).

	a. Maxi.	Mini.	Moyenne	Variation %	b. Maxi.	Mini.	Moyenne	Variation %
Précipitations (R en mm)	204,2	22,1	106,7	171	276,0	0,3	111,7	2 000
Températures ($\overline{T}$ en °C)	28,3	25,2	26,7	12	29,7	25,5	27,1	16
Ecart thermique ($\overline{Tx} - \overline{Tn}$ en °C)	13,4	8,7	10,9	43	19,6	7,9	12,8	91
Humidité relative ($\overline{U}$ en %)	84,0	72,2	78,8	15	83	44	67	58
Evaporation Piche (EV en mm)	87,4	43,8	61,94	70	149,2	38,7	86,3	128
Insolation (S en heures)	219,0	106,1	178,0	63	281,4	151,5	231,7	56

A Ferkéssédougou* l'amplitude annuelle de l'humidité relative, celle de l'évaporation, ainsi que celle des écarts thermiques diurnes sont nettement plus élevées qu'à Lamto (tabl. I.4).

La pluviosité est donc l'élément le plus changeant du climat. C'est ainsi qu'à Lamto, les valeurs annuelles extrêmes enregistrées entre 1962 et 1983 sont de 1 689 mm en 1968 et de 796,9 mm en 1983 pour une moyenne de 1 218 mm. A Ferkéssédougou on note entre 1961 et 1981 un maximum de 1 630 mm en 1963 et un minimum de 866 mm en 1977 pour une moyenne de 1 341 mm, soit dans les deux cas des valeurs variant du simple au double (fig. I.5).

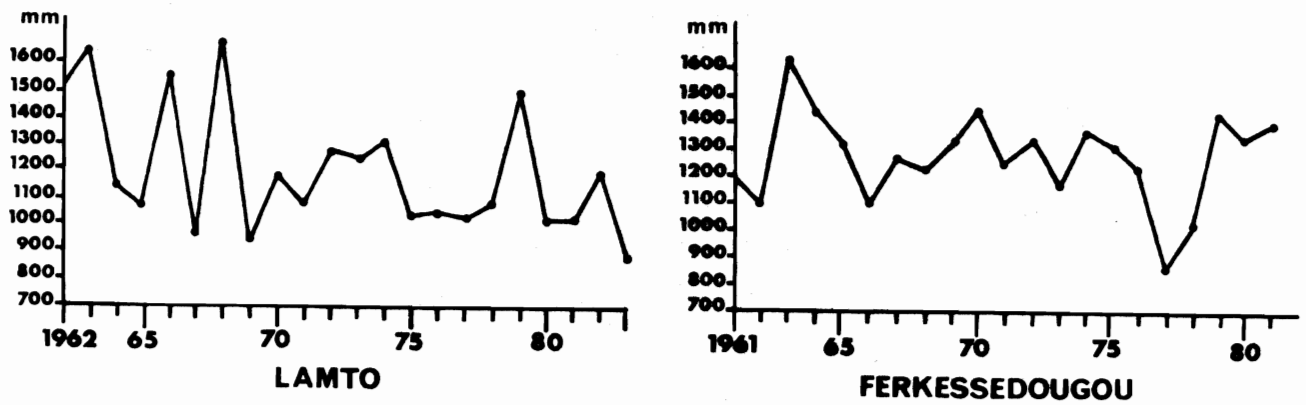


Fig. I.5. Evolution des pluviosités annuelles durant deux décennies à Lamto et à Ferkéssédougou.

Les expériences sur la chute des feuilles et des litières menées à Lamto en 1972 et 1973 bénéficièrent d'une pluviosité proche de la moyenne. Celles qui furent mises en oeuvre en 1980 coïncidèrent avec une année au total pluviométrique proche de la moyenne à Ouango-Fitini (fig. I,6) mais nettement inférieur à Lamto (cf. Chap. VI). La valeur moyenne des précipitations pour la décennie 1972-1981 (1 160 mm) -pendant laquelle fut suivie et analysée la croissance radiale des arbres (cf. Chap. V)-, est sensiblement inférieure à celle de la décennie précédente (1 280 mm). La dif-

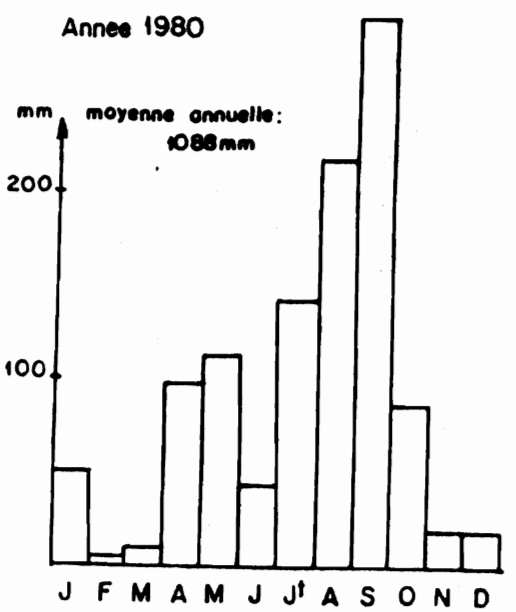


Fig. I.6. Hauteurs pluviométriques mensuelles à Ouango-Fitini (1980).

*La station de Ouango-Fitini, où ont été réalisées les études pour le nord de la Côte d'Ivoire, ne possède pas de poste météorologique complet. Pour illustrer les caractéristiques climatiques de la région nous présentons donc les données de Ferkéssédougou, localité située à la même latitude que Ouango-Fitini et pourvue depuis de nombreuses années d'un poste d'observation ASECNA.

férence n'est cependant pas significative étant donnée la grande variabilité des valeurs entre 1962 et 1971. (Le coefficient de variation des hauteurs annuelles des précipitations est de 23 % pour cette décennie et de 14 % pour la suivante). Fait plus important, à partir de 1975 se succèdent plusieurs années peu arrosées, interrompues par une seule année pluvieuse et par une autre année à pluviosité légèrement supérieure à la moyenne. Cette succession d'années sèches est probablement responsable des feux de brousse violents qui, en 1981 et les années suivantes, pénétrèrent profondément les marges forestières.

Plus que leur quantité, la régularité des pluies est probablement l'élément déterminant pour la vie de la biocénose. La courbe du nombre de jours de pluie est, comme la courbe des pluviosités, unimodale à Ferkéssédougou et bimodale à Abidjan où la diminution du nombre de jours de pluie pendant la petite saison sèche est bien marquée. A Lamto, comme à Bouaké, l'absence de parrallélisme entre courbe des pluviosités et nombre de jours de pluie se traduit par un affaissement caractéristique de la pluviosité moyenne journalière durant la petite saison sèche où les pluies sont donc fréquentes mais relativement fines (fig. I.7).

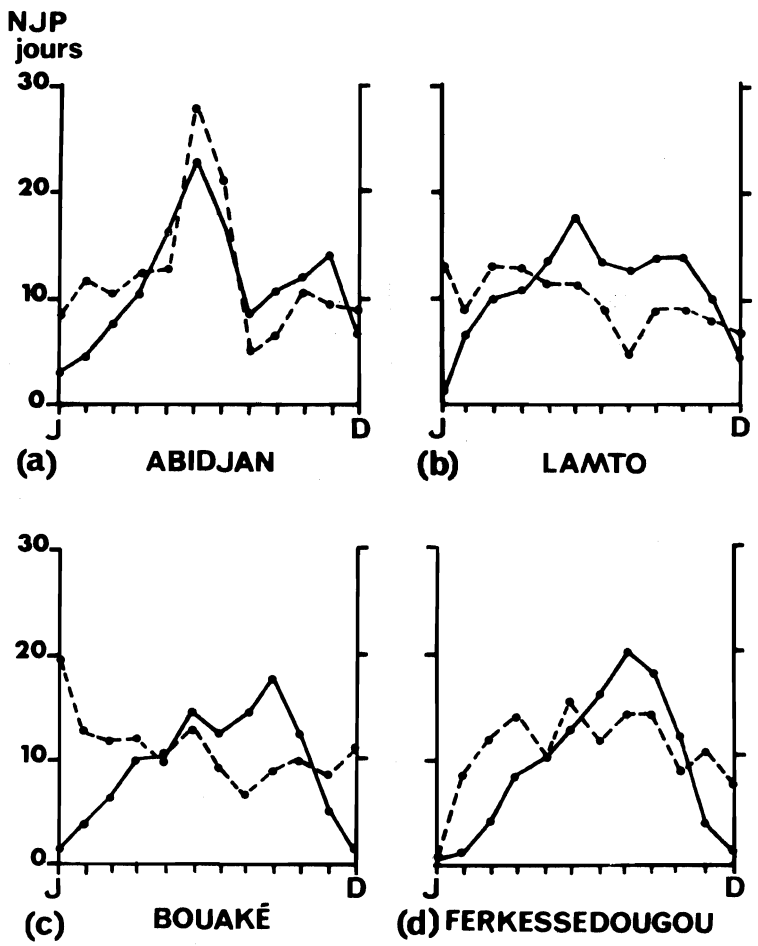


Fig. I.7. Moyennes mensuelles du nombre de jours de pluie et des pluviosités journalières moyennes pour quatre stations de Côte d'Ivoire, a, c, d, d'après ASECNA (1961-1970) ; b, d'après LECORDIER (1962-1972) (en trait plein : nombre de jours de pluie, en tiretés : pluviosités journalières moyennes).

A Lamto et à Bouaké les pluies de début de saison pluvieuse (mars-avril), ou même de saison sèche (janvier), correspondent à de grandes chutes d'eau. Les pluies de la seconde saison pluvieuse (septembre-octobre) sont en revanche généralement moins importantes, mais réparties sur de nombreux jours.

A Ferkéssédougou, les moyennes mensuelles des pluviosités journalières sont assez variables de mars à novembre mais dans l'ensemble relativement plus élevées que dans les autres stations. Ceci traduit l'existence d'averses fortes et le caractère relativement discontinu de la pluie dans cette région.

3. Définition des périodes climatiques

L'évolution des éléments du climat crée les saisons qui peuvent être définies comme des périodes de l'année où se retrouvent certaines combinaisons d'états des facteurs du climat. Pour opérer des partitions judicieuses, prenant en compte le plus grand nombre possible de variables climatiques, FORGE (1982) a récemment réalisé une analyse multivariable du climat de Lamto. Dans cette étude l'humidité relative apparaît comme le facteur le mieux corrélé au premier axe. En d'autres termes son "profil"*, qui présente des maximums de juin à septembre, est celui qui s'écarte le plus du "profil moyen". Ce dernier en effet, du fait des éléments climatiques pris en compte, se caractérise par des valeurs estivales faibles (fig. I.8). Le second axe est déterminé principalement par la pluviosité. Ce résultat est très semblable à celui obtenu au chapitre V du présent mémoire, lors de l'étude des relations entre croissance radiale des arbres et facteurs climatiques. Il met en évidence l'organisation des différentes périodes climatiques autour de deux principaux groupes de facteurs relativement indépendants entre eux. Ce sont d'une part la pluviosité et les variables qui lui sont liées, d'autre part les variables liées à l'humidité de l'air, à son pouvoir évaporant et au bilan radiatif.

L'étude menée par FORGE montre la grande variabilité interannuelle du climat : "(entre 1963 et 1980) il n'existe guère deux années semblables". Elle apporte aussi certaines précisions sur les différentes périodes climatiques. C'est ainsi que le climat des mois précurseurs de la saison des pluies est clairement défini : il s'agit "de mois à forte pluviométrie mais à faible humidité". De plus l'auteur confirme la division en deux grandes saisons annuelles proposée par LECORDIER (1974) pour le climat de Lamto.

Si une telle analyse permet une délimitation fine des périodes climati-

*voir chapitre III.

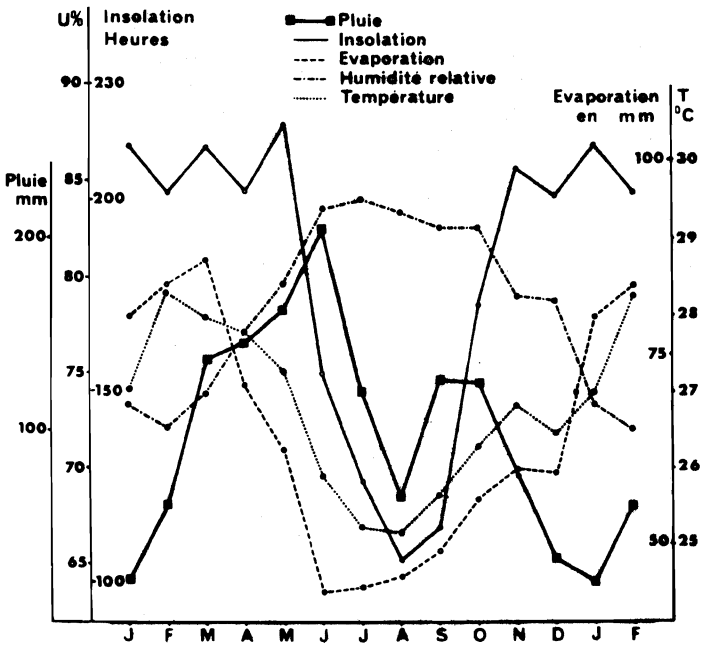


Fig. I.8. Schéma récapitulatif du climat de Lamto : variations saisonnières moyennes des principaux éléments établies sur la période 1962-1972) (évaporation : 1963-1972) (d'après LECORDIER, 1974 ; données de J.L. TOURNIER).

ques, les variables qui y prennent le plus de poids ne sont en revanche pas nécessairement les plus déterminantes pour la vie de la biocénose. De plus, en région tropicale, les données climatiques ne sont souvent pas disponibles en assez grand nombre pour qu'une telle analyse multivariable puisse être mise en oeuvre. C'est pourquoi des représentations simples, qui s'appuient de manière même empirique sur la signification biologique des facteurs climatiques, gardent tout leur intérêt. C'est le cas du classique diagramme ombrothermique de GAUSSEN fondé sur la notion de sécheresse.

LECORDIER (1974), en s'inspirant du système de MORAL (1964), propose une représentation plus nuancée. La limite fondamentale P = 2T entre le sec et l'humide est maintenue, mais six classes allant de "aride" à "pluvieux" sont définies. Cette représentation appliquée aux régimes pluviothermiques de Lamto et de Ferkéssédougou, met bien en évidence le caractère plus contrasté du climat de la station septentrionale et, dans les deux cas, la grande variabilité interannuelle (fig. I.9 et I.10).

A Ferkéssédougou 5 mois, de novembre à mars, peuvent être considérés comme très secs. Seul, un mois de novembre sur dix peut être humide et, un mois de mars sur quatre, classé comme sub-humide. Juillet, août et septembre sont pratiquement toujours des mois pluvieux. Le passage de la saison pluvieuse à la saison sèche se fait sans transition : octobre est un mois humide, no-

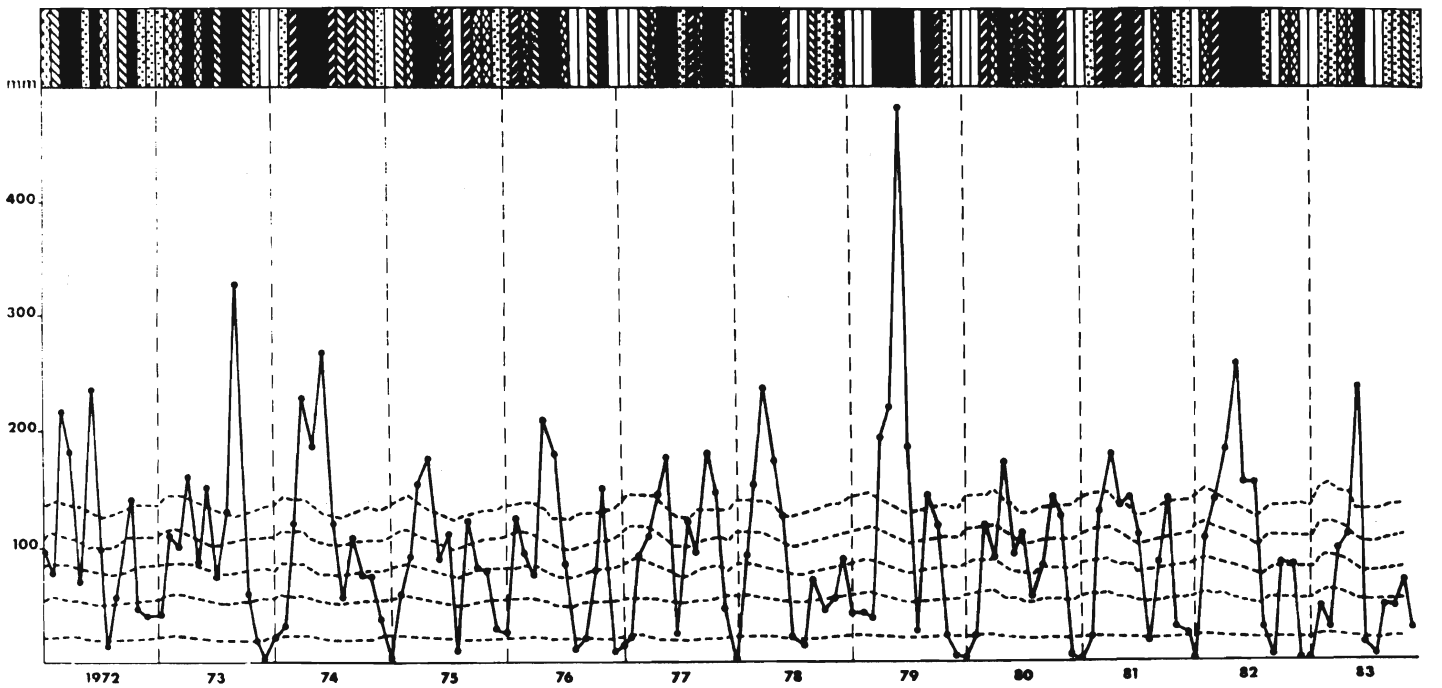


Fig. I.9. Diagrammes ombrothermiques de 1972 à 1983 à Lamto (mêmes légendes que fig. I.10).

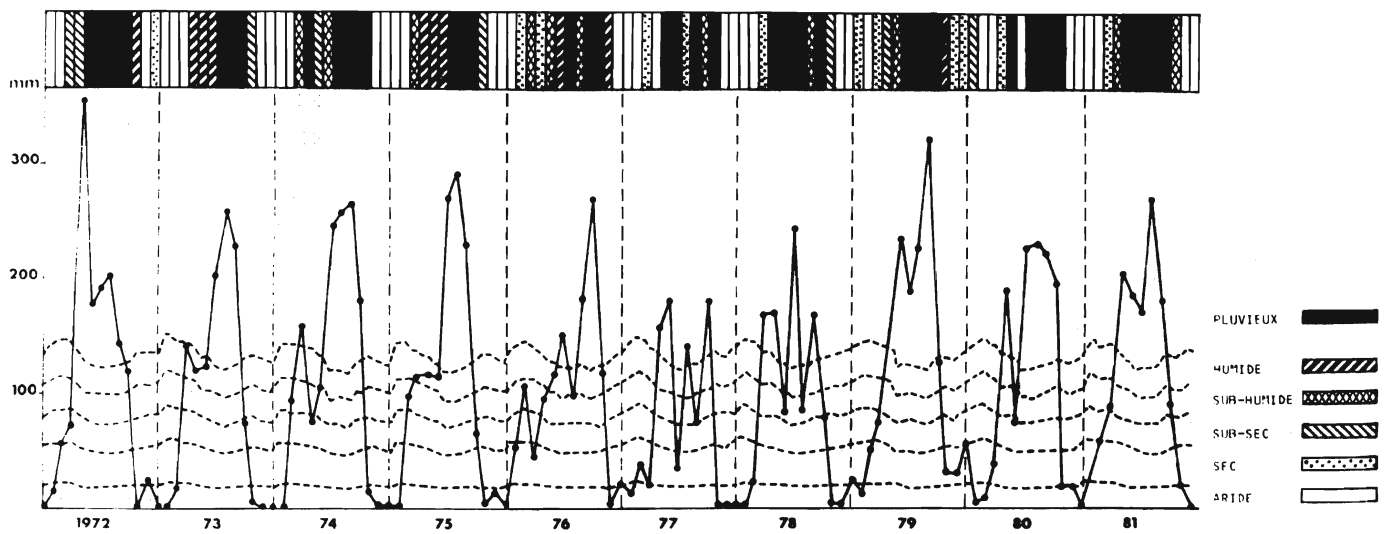


Fig. I.10. Diagrammes ombrothermiques de 1972 à 1981 à Ferkéssédougou.

vembre un mois sec. Seul avril est plus variable et se partage d'une manière relativement équitable entre les différents types pluviothermiques (fig. I.11).

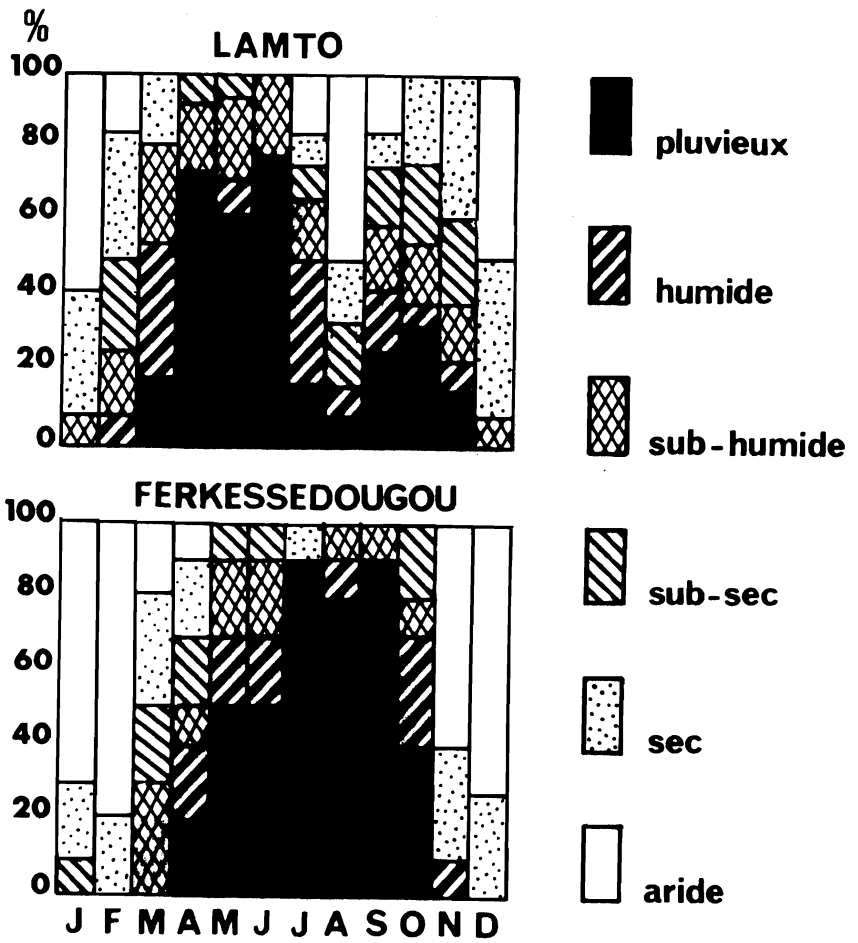


Fig. I.11. Fréquence des types pluviothermiques à Lamto (1972-1983) et à Ferkéssédougou (1971-1981).

A Lamto, décembre, janvier et février sont des mois généralement secs. Toutefois, un mois de février sur quatre est plutôt humide et seuls décembre et janvier forment le coeur de la saison sèche. Avril, mai et juin sont le plus souvent pluvieux. L'affaissement pluviométrique d'août est bien marqué. C'est, du seul point de vue ombrothermique, un mois généralement sec. Il convient cependant de considérer, comme l'ont souligné LECORDIER puis FORGE, que l'humidité relative de l'air est alors forte. Cela a conduit ces auteurs à inclure août au sein d'une unique saison des pluies allant de mars à novembre.

La figure I.11 indique néanmoins que le risque d'un défaut d'approvisionnement hydrique aux alentours d'août n'est pas négligeable. Un mois de juillet sur quatre et un mois de septembre sur trois se rattachent en effet à des types pluviothermiques secs. Comme l'écrit LECORDIER "La clémence (du mois

d'août), ou sa rigueur, est fonction, en dehors de sa constitution propre, de ce qui le précède comme de ce qui le suit et qui aura fourni ce qui est nécessaire à le franchir...". Le mois d'août paraît en effet généralement peu ressenti par la végétation ligneuse, comme en témoignent, globalement, les distributions mensuelles des accroissements en surface terrière (DEVINEAU, 1981, et ce travail, chapitre V).

Selon la rigueur de la pluviométrie pendant les mois voisins, août peut néanmoins prendre un relief particulier. C'est ainsi qu'en 1972, à la suite d'un mois de juillet moins humide qu'à l'ordinaire, d'un mois d'août particulièrement sec et d'un mois de septembre "sub-sec" (fig. I.9), plusieurs espèces d'arbres forestiers ont présenté, dès la fin août, des défeuillaisons précoces, liées à un faible taux d'humidité du sol (DEVINEAU, 1976, et ce travail, chapitre VI).

B. LES SOLS

1. Les principaux types de sols

De la Côte d'Ivoire préforestière à la Côte d'Ivoire subsoudanaise le substrat géologique est constitué de trois types de roches mères. Les granites et les gneiss ont la plus large extension ; leur altération conduit à des sols à dominante sableuse. Les schistes sont disposés en minces bandes d'orientation sud-ouest - nord-est ; ils produisent des sols riches en éléments argileux et en sables fins. Les roches vertes basiques sont plus localisées ; leur altération donne des sols riches en éléments fins à texture argileuse et limono-argileuse (fig. I.12). L'importance de la roche mère apparaît ainsi liée essentiellement à la quantité d'argile qu'elle peut libérer car cette quantité influe directement sur la capacité de rétention en eau des sols et, de ce fait, sur la répartition de la végétation.

Les sols ferrallitiques moyennement ou fortement désaturés sont les plus étendus. Leur fertilité et leur texture sont très variables. Les sols ferrugineux tropicaux, d'extension moindre, sont sableux et peu fertiles. Les sols bruns eutrophes, plus localisés, sont liés aux roches basiques ; leur fertilité dépend essentiellement de la profondeur du sol (fig. I.13).

Les sols hydromorphes de bas-fonds ont une structure peu développée et sont d'une texture généralement assez grossière en moyenne Côte d'Ivoire, mais plus fine, souvent argileuse, dans le nord.

Le long des cours des grands fleuves ou rivières, lorsque l'extension des

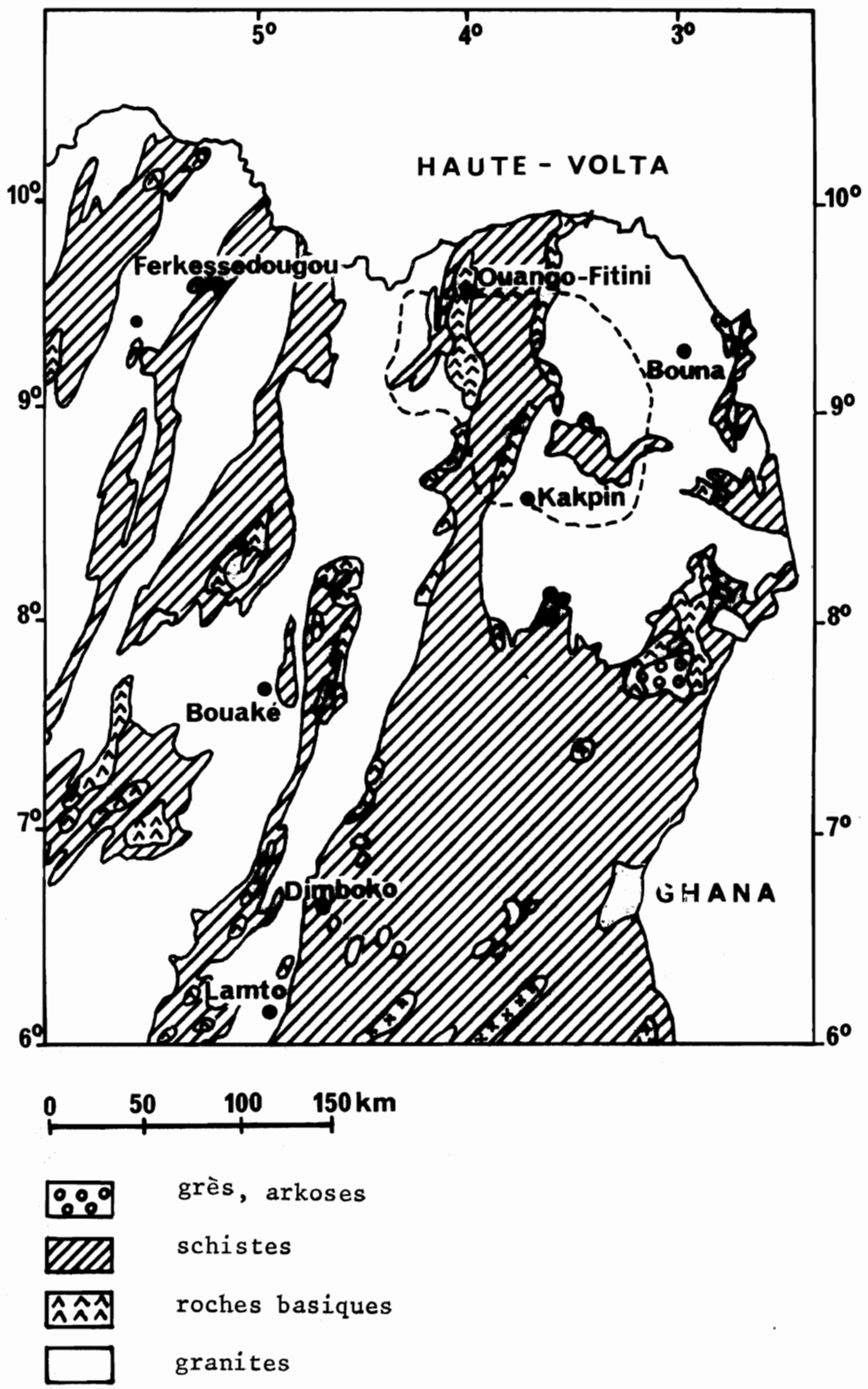


Fig. I.12. Carte géologique du centre et du nord-est de la Côte d'Ivoire (d'après ARNAUD, Atlas Jeune Afrique, Côte d'Ivoire, 1983).

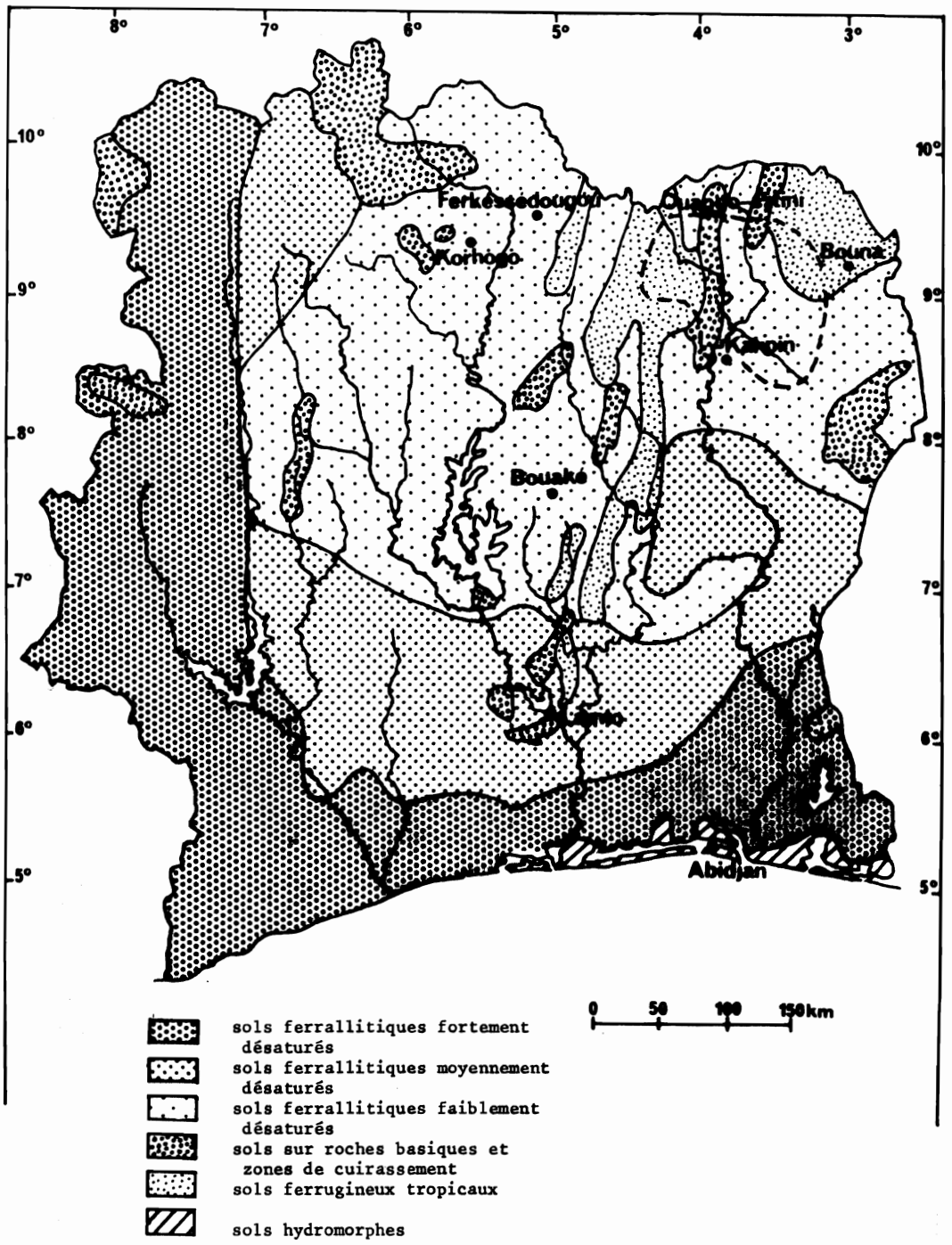


Fig. I.13. Carte des sols de la Côte d'Ivoire (d'après MONNIER, in Atlas Jeune Afrique, Côte d'Ivoire, 1983).

plaines alluviales est suffisante, on observe la présence de terrasses. Ce sont, s'étageant depuis le fleuve :

- le bourrelet de berges, qui est une terrasse récente de texture sableuse ;
- la basse terrasse inondable à texture argilo-limoneuse ;
- la terrasse moyenne à texture plus équilibrée et qui présente une hydromorphie à moyenne profondeur ;
- la haute terrasse à texture sableuse.

Les crues sont liées aux régimes hydrographiques des cours d'eau. Plusieurs régimes ont pu être reconnus, qui dépendent de la pluviosité. On y retrouve deux pics de crue pour le régime équatorial, un seul pour le régime tropical. Les crues de septembre-octobre sont néanmoins presque toujours les plus fortes, comme c'est le cas par exemple pour le Bandama ou la Comoé (fig. I.14).

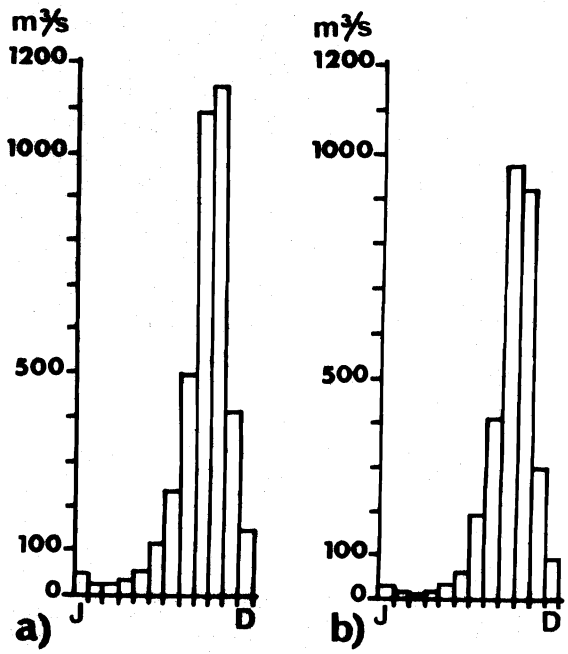


Fig. 1.14. Régimes hydrographiques.
a) du Bandama à M'Brimbo,
b) de la Comoé à Aniassué,
(d'après Monnier, 1983).

Le gradient nord-sud du régime des pluies agit principalement sur trois caractères du sol : le taux de saturation en bases échangeables, la nature des matières organiques des horizons humifères et l'induration des horizons d'accumulation (PERRAUD, 1971 ; LEROUX, H., 1980).

Seul le climat de basse Côte d'Ivoire, avec des précipitations supérieures à 1 600 mm et un déficit hydrique cumulé faible, est assez actif pour provoquer une forte désaturation des sols. Ailleurs les sols sont moyennement ou faiblement désaturés. On peut cependant rencontrer aussi des sols

fortement désaturés dans la région nord-est, où ils sont liés aux schistes et témoignent de l'intensité très forte de la ferrallitisation des climats humides anciens (PERRAUD, op. cit.).

Les caractéristiques de l'horizon humifère semblent aussi très liées au volume et à la répartition des pluies. Dans la zone très humide de la forêt dense sempervirente les horizons humifères sont peu épais, pauvres en matière organique et acides. Sous forêt dense semi-décidue et dense sèche ils demeurent relativement peu épais mais sont plus riches en matière organique et moins acides. Sous savane les teneurs en matière organique des horizons humifères sont nettement plus faibles.

La nature des matières organiques contenues dans les horizons humifères varie, elle aussi, avec le climat. Les acides humiques sont faiblement polymérisés dans la zone humide, moyennement à fortement polymérisés en forêt semi-décidue. Dans le nord, les alternances répétées et brutales de périodes sèches et humides et la durée de la saison sèche, augmentent encore la proportion des acides humiques gris et leur polymérisation.

L'induration qui se manifeste dans les horizons les plus riches en hydroxydes de fer est d'autant plus intense que la saison sèche est plus longue. Elle apparaît surtout dans les sols issus de schistes, plus riches en fer que les sols issus de granites. Elle est responsable avec l'érosion, des sols cuirassés.

A Lamto, les sols sont en majorité issus de granites. Sous forêt, RIOU (1974) les classe dans le type ferrallitique moyennement désaturé, groupe remanié, sous-groupe induré. La texture est sablo-argileuse, le pH des horizons supérieurs est de 4,8. La somme des bases échangeables est faible (S = 0,83), le taux de saturation (V = 11 %) et le rapport SiO_2/Al_2O_3 = 1,5 traduisent "une évolution ferrallitique extrême". RIOU souligne par ailleurs que "le système actuel conduit à une pédogenèse ferrallitique sous couvert forestier".

Dans les bas-fonds, le long des thalwegs, domaine de la forêt-galerie, les sols présentent généralement un horizon supérieur sableux, localement enrichi en éléments fins selon les conditions de drainage. On peut noter aussi un enrichissement en éléments fins d'amont en aval d'une forêt-galerie ; ce phénomène s'accentue dans les zones touchées par les crues du Bandama.

En quelques endroits, des roches basiques du groupe des amphibolites engendrent, en rapport avec un mauvais drainage, des "terres noires" argileuses à montmorillonite.

Sur arène granitique les sols sont, en savane, du type ferrugineux tropical.

Le modelé de la région de Lamto est encore celui de la Côte d'Ivoire forestière. L'ensemble est assez monotone, les dénivellements sont faibles entre les hauts de versants et les zones de bas-fonds. Les accidents sont rares : dômes cristallins (inselberg), chaînes de collines, buttes cuirassées. Aux environs de la station les pentes assez fortes du bassin versant du Bandama et la proximité du mont Taabo donnent cependant plus de vigueur au paysage.

A Ouango-Fitini, les sols sont en majorité issus de schistes, quelques-uns de roches vertes.

Sur schistes les sols sont du type ferrallitique faiblement ou moyennement désaturés, le plus souvent remaniés modaux ou indurés en haut de pente. Pour un sol de haut de pente sur schistes, en savane, PERRAUD (1971) indique une somme des bases échangeables et un taux de saturation élevés (S = 5,2 ; V : 81), un pH de 6,4 et un rapport SiO_2/Al_2O_3 de 1,8. En bas de pente les sols sont plus désaturés (S = 1,2 ; V = 44 ; pH = 6,2). Selon cet auteur, aux environs de Téhini ville voisine de Ouango-Fitini, un autre sol du type brun eutrophe issu d'amphibolite possède les caractères suivants : S = 22,8 ; V = 100 ; pH = 6,7 ; SiO_2/Al_2O_3 = 2,4.

Dans les parcelles que nous avons étudiées à Ouango-Fitini, le sol se caractérise par un horizon supérieur riche en éléments grossiers. Il s'agit de sols ferrallitiques remaniés modaux avec induration à faible profondeur. Nous avons pour les horizons supérieurs noté un pH de 5,1.

Le paysage de la région est constitué d'une superposition de plans bien individualisés, marqués par des niveaux de cuirasse plus ou moins démantelée. Le rebord du plateau cuirassé (bowal) est une corniche souvent très nette qui s'éboule en blocs. L'évolution de ces rebords a été souvent décrite, car la zone de cuirasse éboulée, plus humide et aussi plus argileuse, est soulignée par une végétation ligneuse plus dense, parfois véritable lambeau de forêt sèche (AVENARD, 1971).

L'encaissement des vallées est généralement modeste, mais les planchers alluviaux sont souvent amples, la rivière s'y enfonce de quelques mètres entre des berges abruptes.

Aux environs immédiats de Ouango-Fitini le relief est accidenté par la présence de barres rocheuses (mont Wabélé) qui correspondent aux alignements de roches vertes.

2. Le régime hydrique des sols

L'eau qui provient des précipitations suit plusieurs voies en arrivant au sol. Une partie ruisselle en surface, une autre percole à travers le profil, soit verticalement soit obliquement, une autre est utilisée par la végétation et évapotranspirée, une autre enfin est destinée à l'alimentation du stock d'eau du sol. Les divers éléments de ce bilan hydrique varient en fonction du climat et des saisons. Le ruissellement et le drainage oblique sont plus liés au couvert végétal qu'au climat et sont faibles sous couvert naturel. Le drainage vertical diminue en revanche du sud au nord à mesure que les précipitations diminuent et que le pouvoir évaporant de l'air augmente (ROOSE, 1980).

L'eau qui percole ainsi verticalement va réalimenter le stock d'eau du sol. Les variations annuelles de ce stock constituent une des données essentielles du bilan hydrique. L'importance de la réserve d'eau après l'arrêt des pluies, au début de la saison sèche, conditionne le prolongement de la période de croissance de la végétation (fig. I.15). De mesures ponctuelles de l'humidité du sol sous savane réalisées en 1980 à Ouango-Fitini illustrent bien ce rôle du stock d'eau qui maintient une certaine humidité du sol en novembre et en décembre, alors que les pluies ont cessé (fig. I.16 et I.6).

Le régime hydrique d'un sol est déterminé par les différents termes du bilan hydrique ainsi que par sa capacité de rétention et sa position topographique. Les mesures hebdomadaires d'humidité du sol réalisées à Lamto en 1972-1973 mettent bien en évidence les différences profondes qui existent entre les régimes hydriques des divers sols forestiers (fig. I.17) : dans certains sols sableux clairs de bas-fonds l'eau est disponible pour la végétation tout au long de l'année, alors que certains sols de forêt de plateau ou de galerie forestière présentent des périodes de sécheresse plus longues que sous savane (tabl. I.5).

La topographie et la texture des sols qui déterminent à l'intérieur d'une zone climatique les régimes hydriques des sols, sont à l'origine de la répartition de la végétation. C'est ce qu'explique ROUGERIE (1960) à propos des toposéquences sur granites en pays Baoulé."Si l'on étudie les profils pédologiques suivant les différentes positions, on voit que les sols des sommets d'ondulations et de pentes sont fortement ferruginisés, plus finement texturés et, au total, plus compacts ; ceux des bas de pente et des bords des vallons sont essentiellement constitués d'arène meuble et perméable ; les axes sont enrichis d'éléments limono-argileux. La seule évolution

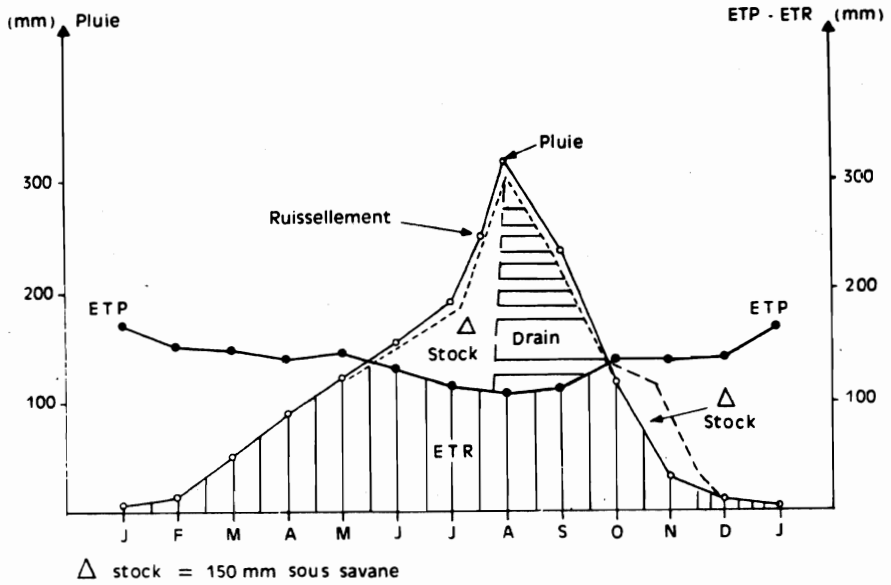


Fig. I,15. Schéma de bilan hydrique pour la région de Korhogo. Savane soudanienne (d'après ROOSE, 1980). Pluie = ruiss. + drain. + ETR ± stock

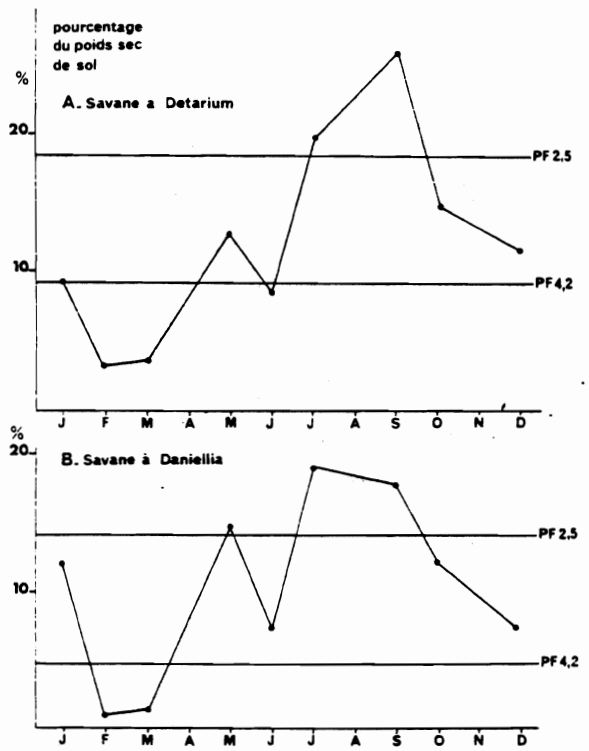


Fig. I,16. Mesures ponctuelles de l'humidité du sol pour la couche 0-10 cm dans deux savanes de Ouango-Fitini, 1980 (extrait de FOURNIER, 1982).

pédologique différentielle, suivant les situations topographiques, et les dissemblances qui en résultent à l'égard de la rétention d'eau, suffisent à expliquer la diversité du paysage végétal". Dans le nord du pays, sur schistes, "le haut des versants est jonché de débris de cuirasse, par-dessus des sols assez fortement argileux en rapport avec la roche-mère ; plus bas, le matériel devient plus finement sableux et le dispositif réalisé sur granite se retrouve dans ses grandes lignes... La forêt s'est installée, parmi ces formes, là où la nature du sol assure une humidité suffisamment stable".

TABLEAU I.5

Périodes de saturation et de sécheresse écologique dans divers sols à Lamto au cours de l'année.

a. Sols forestiers, 40-50 cm de profondeur (août 1972-août 1973).

Milieu	Groupement floristique*	Saturation pF ⩾ 4,2 (jours)	Sécheresse pF ⩽ 2,5 (jours)
Forêt de plateau (P1)	*Celtis zenkeri* *Celtis prantlii* *Chaetacme aristata*	80	144
Forêt de plateau (P2)	*Celtis zenkeri* *Celtis prantlii* *Chaetacme aristata*	256	64
Bosquet de bas-fond (VG)	*Afzelia africana* *Pseudospondias microcarpa*	360	0
Galerie forestière -amont- (TR6)	*Elaeis guineensis* *Napoleona vogelii* *Lonchocarpus sericeus*	216	8
Galerie forestière -cours moyen- (TR4)	*Cynometra megalophylla* *Mimusops kummel*	240	72
Forêt de bas-fond sur terres noires (MS)	*Raphia hookeri* *Cleistopholis patens* *Palisota barteri*	224	0
Forêt-galerie -aval- (TR2)	*Cynometra megalophylla* *Mimusops kummel*	8	88
Forêt riveraine (BD)	*Cynometra megalophylla* *Mimusops kummel*	8	104

b. Sols de savane (30-40 cm de profondeur) (année 1972, d'après LAVELLE, 1978).

Savane herbeuse à *Loudetia*	210	12
Savane arbustive à Andropogonées	207	36
Savane arbustive protégée des feux	141	57

*cf. chapitre III.

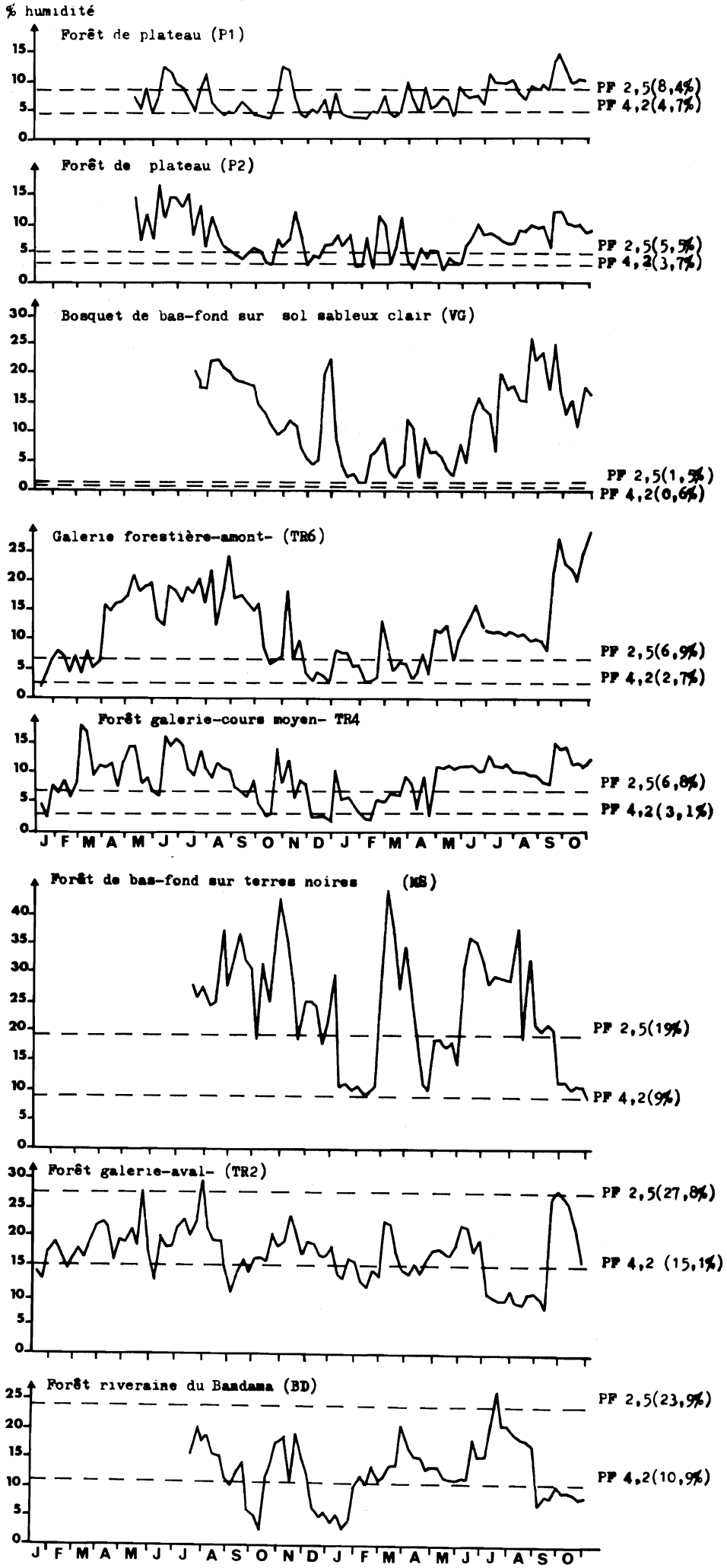


Fig. I.17. Evolution hebdomadaire de l'eau du sol entre 40 et 50 cm de profondeur sous divers types forestiers, en 1972 et 1973.

LATHAM et DUGERDIL (1970) ont ainsi montré que les réserves hydriques sous forêt de plateau étaient supérieures à celles trouvées sous savane : "l'alimentation hydrique pourrait donc se faire... pendant un mois et demi à deux mois de plus sous forêt que sous savane" (tabl. I.6).

TABLEAU I.6

Réserve hydrique des sols drainés sur granite et schistes, sous différents types de végétation dans le "V Baoulé" (en mm) (d'après LATHAM et DUGERDIL, 1970).

	Savane arbustive	Savane boisée	Forêt dense
50 premiers centimètres	32	37	52
Total	81	136	232

Des contradictions demeurent cependant entre les résultats et les interprétations de divers auteurs (AVENARD, 1971 ; BONVALLOT, 1968). PELTRE (1977) souligne que "les conclusions des études sur l'eau dans le sol à la pointe du "V Baoulé" diffèrent sensiblement de celles que l'on peut tirer dans l'ouest de la zone de contact", et que "les exceptions restent trop nombreuses pour que l'on puisse attribuer la répartition des forêts et savanes [au seul régime hydrique des sols], qui de plus ne traduit lui-même que la résultante d'une série de caractères propres à chaque type de sol".

C. LA VEGETATION

Forêts et savanes se partagent le territoire ivoirien. Les deux termes ont été définis par les spécialistes réunis à Yangambi en 1956. Les forêts sont des formations fermées où les couronnes des arbres et des arbustes se touchent ; elles peuvent être sous la dépendance principale du climat (formations zonales), ou sous la dépendance principale du sol (formation édaphiques). Les savanes, elles, appartiennent, ainsi que les forêts claires, à la catégorie des formations mixtes forestières et graminéennes (tabl. I.7). Le recouvrement des arbres y est très variable, mais reste toujours assez clair pour qu'une strate herbacée, composée principalement d'espèces graminéennes, se développe.

TABLEAU I.7

Classification des formations végétales selon la recommandation des spécialistes réunis à YANGAMBI (1956).

I - FORMATIONS FORESTIERES FERMEES

- A - Formations forestières climatiques
  - 1 - Forêts de basse et moyenne altitude
    - a - Forêt dense humide
      - a.1) Forêt dense humide sempervirente
      - a.2) Forêt dense humide semi-décidue
    - b - Forêt dense sèche
    - c - Fourré
  - 2 - Forêts de montagne
    - a - Forêt dense humide de montagne
    - b - Forêt dense sèche de montagne
    - c - Fourré arbustif de montagne
    - d - Fourré de bambous
- B - Formations forestières édaphiques
  - 1 - Mangrove
  - 2 - Forêt marécageuse
  - 3 - Forêt périodiquement inondée
  - 4 - Forêt ripicole

II - FORMATIONS MIXTES FORESTIERES ET GRAMINEENNES ET FORMATIONS GRAMINEENNES

- A - Forêt claire
- B - Savane
  - 1 - Savane boisée
  - 2 - Savane arborée
  - 3 - Savane arbustive
  - 4 - Savane herbeuse
- C - Steppe
  - 1 - Steppe arborée et/ou arbustive
  - 2 - Steppe arbustive épineuse
  - 3 - Steppe buissonnante
  - 4 - Steppe succulente
  - 5 - Steppe herbacée et/ou graminéenne
- D - Prairie
  - 1 - Prairie aquatique
  - 2 - Prairie marécageuse
  - 3 - Prairie altimontaine

1. Les forêts

a. Formations zonales

a.1. La forêt dense humide

Il s'agit, selon la définition donnée à Yangambi, d'un peuplement fermé pluristrate où certains arbres peuvent dépasser 40 mètres. Il n'y a pas de Graminées sur le sol, sauf dans les endroits clairs où se trouvent alors des espèces à larges feuilles (Olyra, Commelinidium). D'une manière générale la strate herbacée est discontinue, sauf parfois dans les forêts à Mapania (GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971).

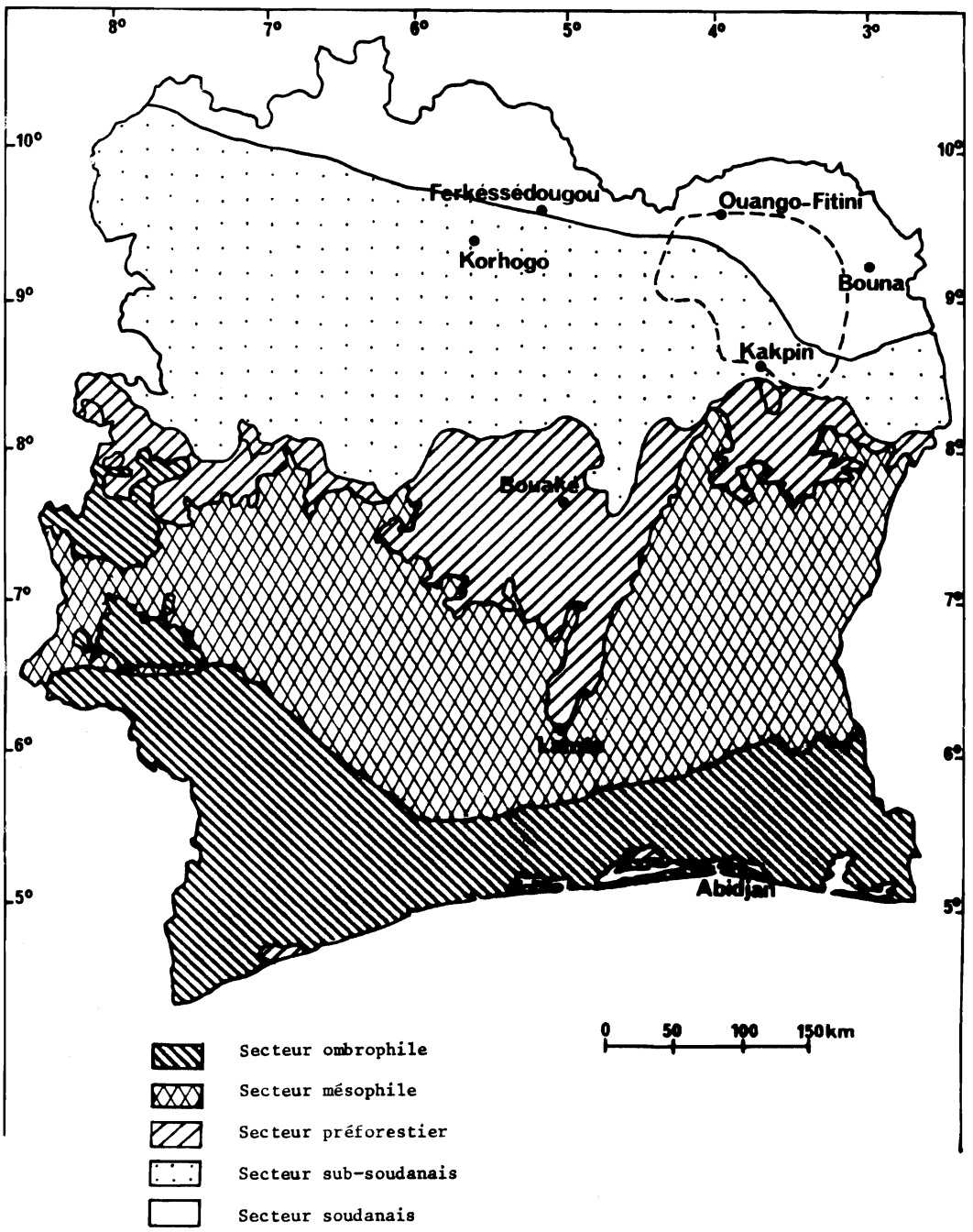


Fig. I.18. Carte de la végétation de la Côte d'Ivoire (d'après GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971).

Deux types fondamentaux de forêts ont été distingués, fondés sur le critère de défeuillaison : la forêt dense humide sempervirente, où la majorité des arbres gardent leurs feuilles toute l'année, et la forêt dense humide semi-décidue (ou semi-caducifoliée), dont une forte proportion d'arbres restent défeuillés une partie de l'année.

Le premier de ces types correspond à la *tropical rain forest* de RICHARDS (1952) -le *tropische Regenwald* de SCHIMPER (1898, 1903)- et aussi aux expressions *pluviisylva, evergreen rain forest* ou encore forêt ombrophile (AUBREVILLE, 1936).

Le second de ces termes est équivalent à la *deciduous forest* des auteurs anglo-saxons, à la "forêt tropophile" d'AUBREVILLE, ou à la "forêt mésophile" (MANGENOT et al., 1948 ; SCHNELL, 1949, 1950, 1976).

Pour AUBREVILLE (1932, 1938), la forêt sempervirente (forêt ombrophile) occupe les régions au climat le plus humide, à pluviosité annuelle supérieure à 1 600 mm et à saison sèche atténuée. Elle appartient au Secteur ombrophile du Domaine Guinéen au sens de GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971) ou encore au District ombrophile du Domaine forestier ouest-africain au sens de SCHNELL (1976), inclus dans une vaste Région guinéenne (CHEVALIER et EMBERGER, 1936 ; LEBRUN, 1947). Les forêts semi-décidues (forêts tropophiles) s'étendent sous des climats à saison sèche plus marquée (2 à 3 mois) et à pluviosité annuelle comprise entre 1 350 et 1 600 mm. Elles appartiennent, selon GUILLAUMET et ADJANOHOUN, au Secteur mésophile du Domaine guinéen, qui comprend aussi une zone de savanes préforestières (District mésophile du Domaine forestier ouest-africain de SCHNELL) (fig. I.18).

La richesse spécifique élevée de ces forêts est cependant moindre en forêt semi-décidue qu'en forêt sempervirente. Leurs spectres biologiques se caractérisent par la dominance des phanérophytes. En moyenne, selon TROCHAIN (1980), 52 % des espèces sont des arbres ou des arbrisseaux et 32 % des lianes ligneuses ; parmi les arbres 9 % sont des individus de première grandeur (de hauteur supérieure à 30 mètres). Les spectres biologiques peuvent présenter certaines différences selon les régions ou les types de végétation inventoriés, mais les hémicryptophytes, les géophytes et les thérophytes sont toujours faiblement représentés, parfois même absents (fig. I.19).

SCHNELL (1976) souligne que "la distinction physionomique, basée sur la chute des feuilles, de ces types forestiers fondamentaux est cependant imprécise". De même pour AUBREVILLE (1959), la forêt dense semi-décidue "se distingue à peine physionomiquement de [la forêt dense sempervirente], sauf pen-

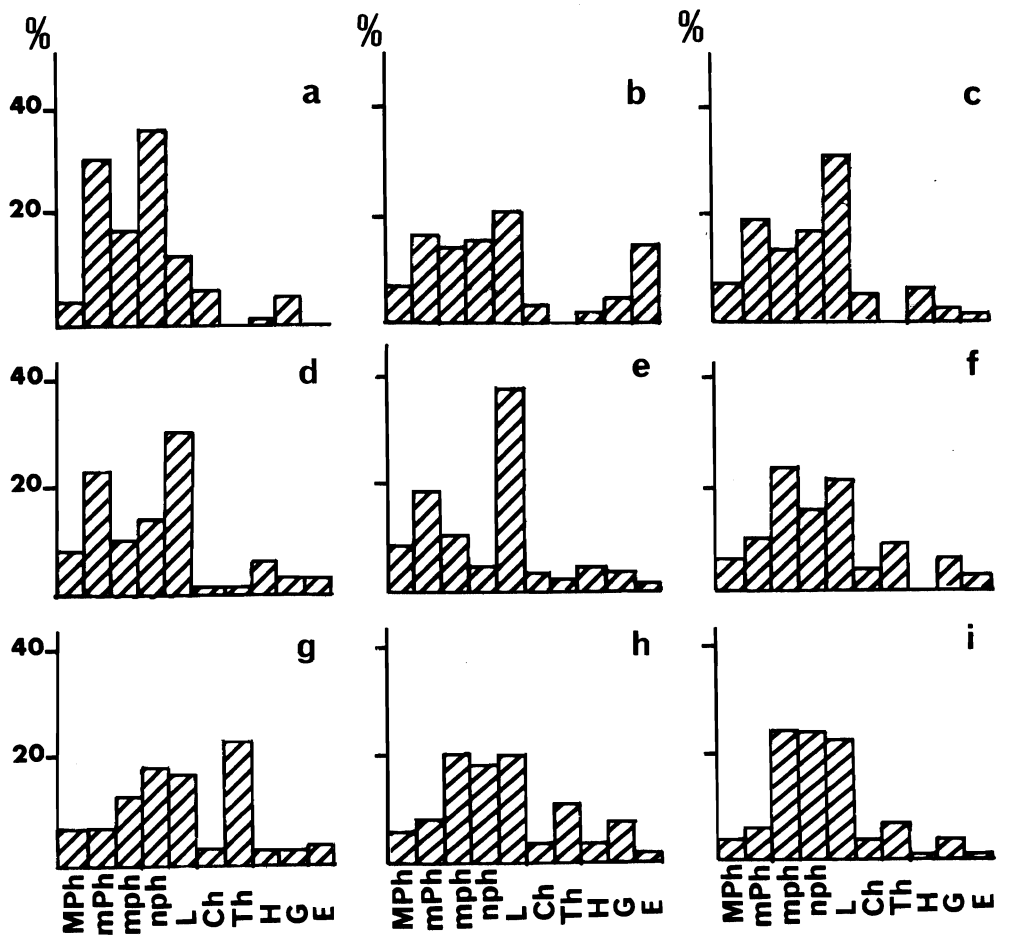


Fig. I.19. Spectres biologiques bruts pour différents types de formations forestières africaines.

a : forêt dense humide sempervirente sur granites, région du Cavally, Côte d'Ivoire (d'après GUILLAUMET, 1967) ; b : forêt dense humide sempervirente sur schistes, région du Cavally, Côte d'Ivoire (d'après GUILLAUMET, 1967) ; c : forêt dense humide sempervirente, Makokou, Gabon (d'après FLORENCE, 1981) ; d : forêt dense humide sempervirente, trouée de 15 ans, Makokou, Gabon (d'après FLORENCE, 1981) ; e : forêt dense humide sempervirente, trouée de 2 ans 1/2, Makokou, Gabon (d'après FLORENCE, 1981) ; f : forêt dense humide semi-décidue, Pobé, Bénin (d'après MONDJANNAGNI, 1969) ; g : forêt dense humide semi-décidue très dégradée, Attogon, Bénin (d'après MONDJANNAGNI, 1969) ; h : forêt dense humide semi-décidue dégradée, Houezounmé, Bénin (d'après MONDJANNAGNI, 1969) ; i : forêt dense sèche, La Lama, Bénin (d'après MONDJANNAGNI, 1969).

dant une courte période en saison sèche où une partie des grands arbres de l'étage supérieur sont défeuillés".

Il existe néanmoins des différences floristiques nettes entre forêt sempervirente et forêt semi-caducifoliée.

En Côte d'Ivoire GUILLAUMET et ADJANOHOUN distinguent des espèces propres à la forêt sempervirente, des espèces propres à la forêt semi-décidue, et des espèces communes aux deux types. Pour ces auteurs "il n'y a pas de grands arbres communs aux différentes forêts climaciques sur sol drainé du domaine guinéen. Par contre, il en existe dans les différentes formations forestières édaphiques et secondaires. Une grande partie des arbres des stades dégradés de la forêt sempervirente vient de la forêt semi-décidue : Morus mesozygia, Triplochiton scleroxylon, ...". Certaines espèces de sous-bois sont réparties dans toute l'aire de la forêt dense ; ce sont par exemple, parmi celles citées par MANGENOT (1955) et trouvées à Lamto : Cola caricaefolia, Diospyros heudelotii, Hugonia platysepala, Tiliacora dinklagei, Thonningia sanguinea, ...

MANGENOT et al. (1948) décrivent deux groupements dans la forêt sempervirente de la basse Côte d'Ivoire. Le premier, sur schistes, est caractérisé par Tarrietia utilis, Drypetes mottikoro et diverses Cypéracées telles Mapania spp. et Hypolytrum africanum. Le second, moins hygrophile que le précédent, car se développant sur sables tertiaires, se caractérise par Heisteria parvifolia et Palisota hirsuta. Ces auteurs définissent aussi un groupement correspondant à la forêt semi-caducifoliée, caractérisé par Triplochiton scleroxylon, Mansonia altissima, Mallotus oppositifolius. Par la suite MANGENOT (1955) caractérise les forêts semi-caducifoliées par la présence exclusive d'espèces du genre Celtis (Celtidetalia, qui correspond au Triplochitetalia de SCHNELL, 1952).

GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971) définissent à leur tour divers types dans la forêt dense de Côte d'Ivoire. C'est ainsi qu'ils décrivent deux variantes au sein de la forêt semi-décidue dont le type fondamental est caractérisé par Celtis spp. et Triplochiton scleroxylon. La première variante à Nesogordonia papaverifera et Khaya ivorensis est une forme de transition avec la forêt sempervirente, la seconde à Aubrevillea kerstingii et Khaya grandifoliola, la plus septentrionale, est une forme de transition avec la forêt dense sèche.

HALL et SWAINE (1981), proposent une classification des forêts du Ghana, pays limitrophe de la Côte d'Ivoire, et donnent la concordance avec les groupements proposés par GUILLAUMET et ADJANOHOUN (tabl. I.8). Trois varian-

tes sont distinguées à l'intérieur de la forêt semi-décidue. Elles correspondent partiellement aux divisions établies pour la forêt ivoirienne. Le type le plus méridional, de transition avec la forêt sempervirente, est nommé *moist semi-deciduous*. C'est le faciès le plus humide de la forêt semi-caducifoliée. Il correspond à l'association à Celtis-Triplochiton au sens de TAYLOR (1960) et en partie à la variante à Nesogordonia de GUILLAUMET et ADJANOHOUN.

TABLEAU I.8

Comparaison entre les types de forêts définis par GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1971) pour la Côte d'Ivoire et ceux définis par HALL et SWAINE (1981) pour le Ghana (d'après HALL et SWAINE, 1981).

Types forestiers ghanéens	Types forestiers ivoiriens
Wet evergreen	Forêt à *Diospyros spp.* et *Mapania spp.* Forêt à *Eremospatha* et *Diospyros manii* (en partie)
Moist evergreen	Forêt à *Eremospatha* et *Diospyros manii* (en partie) Forêt à *Turraeanthus* et *Heisteria* Variante à *Nesogordonia* et *Khaya ivorensis*
Upland evergreen	Forêt à *Parinari excelsa*
Moist semi-deciduous	Forêt à *Celtis spp.* et *Triplochiton scleroxylon* (en partie)
Dry semi-deciduous (inner zone)	Forêt à *Celtis spp.* et *Triplochiton scleroxylon* (en partie)
Dry semi-deciduous (fire zone)	Forêt à *Aubrevillea kerstingii* et *Khaya grandifolia*
Southern marginal	
South east Outlier	

Le type *dry semi-deciduous* correspond pour l'essentiel à l'association à Antiaris-Chlorophora de TAYLOR. Il est subdivisé en deux sous-types. Le premier fait suite à la *moist semi-deciduous forest*, c'est le *inner zone subtype*. Le second jouxte les savanes, c'est le *fire zone subtype*. Selon ces auteurs les forêts de cette dernière zone sont occasionnellement perturbées par les feux : *"Neither rainfall nor soil conditions correlate with this distinction, but many of the plots close to Guinea savanna bore signs of fire in the understorey and we receive several reports of ground fire in such forests. We have concluded that occasional ground fires are the major factor determining the nature of these "fire zone" forests"*. Ces auteurs établissent la correspondance entre ce groupement et la forêt à Aubrevillea kerstingii de GUILLAUMET et ADJANOHOUN.

a.2. La forêt dense sèche

Ce type forestier est localisé dans les régions à saison sèche marquée pouvant atteindre 3 à 6 mois. Il s'agit aussi d'un peuplement fermé d'arbres qui sont distribués en strates et dont la taille est généralement moindre qu'en forêt dense humide. De plus les arbres des étages supérieurs sont en majorité caducifoliés.

GUILLAUMET et ADJANOHOUN distinguent ainsi trois strates dans les îlots de forêt dense sèche situés en Côte d'Ivoire, au nord du 8e parallèle. Les arbres les plus hauts peuvent dépasser 30 mètres ; ce sont Ceiba pentandra, Anogeissus leiocarpus, Cola cordifolia, Antiaris africana... La strate arborescente moyenne, de 8 à 15 mètres, comporte des essences de forêt dense humide comme Blighia sapida, Sterculia tragacantha, Trichilia prieureana... Le sous-bois est clair, pratiquement sans Graminées savanicoles. Son caractère le plus notable est la présence d'une manière relativement importante de géophytes (Anchomanes, Haemanthus, Amorphophallus, Nervilia, Urginea...).

La part des lianes est moindre en forêt dense sèche qu'en forêt semi-décidue. Dans les îlots forestiers aux alentours de Ouango-Fitini, elles représentent 21 % des espèces alors que cette proportion est de 35 % dans les forêts semi-décidues de Lamto. Dans ces îlots de la région de Ouango-Fitini, Diospyros mespiliformis, Dialium guineense, Cola cordifolia, Anogeissus leiocarpus sont les espèces les plus fréquentes (DEVINEAU, 1981).

En région soudanienne de tels îlots forestiers ont été décrits en divers endroits. SCHNELL (1971, 1975) en passe en revue un certain nombre. Il cite les forêts à Albizia et Anogeissus, à Parkia et Pterocarpus erinaceus, à Isoberlinia, Uapaca togoensis, Monotes, Anogeissus, décrites par AUBREVILLE, celles aussi signalées par CHEVALIER (1951) "sur les confins du haut Chari et du haut Nil" et que BOULVERT (1980) définit comme des forêts "denses semi-humides" à Anogeissus leiocarpus et Albizia zygia. Leur sous-bois est dense et l'on y trouve Uvaria chamae, Rothmania whitfieldii, Allophylus africanus, Manilkara multinervis, Canthium venosum, Chaetacme aristata, Ochna afzelii O. schweinfurthiana, Harungana madagscariensis...

Au Sénégal, la forêt de Bandia, près de Thiès, comporte Parkia biglobosa, Adansonia digitata, Khaya senegalensis, Celtis integrifolia, Morus mesozygia... Dans ce même pays ADAM (1956) a observé des formations sèches à : Anogeissus leiocarpus, Bombax costatum, Sterculia setigera, Pterocarpus erinaceus, Bauhinia reticulata, Dialium guineense, Terminalia macroptera, Ficus glumosa...

MIEGE (1955), dans l'îlot forestier de Sinématiali, aux environs de Ferkéssédougou, relève les espèces Anogeissus leiocarpus, Antiaris africana, Antidesma venosum, Blighia sapida, Ceiba pentandra, Chlorophora excelsa, Dalbergia saxatilis, Cola cordifolia, Dialium guineense, Diospyros mespiliformis, Fagara xanthochlamys (?), Malacantha heudelotiana, Pithecellobium dinklagei (Samanea dinklagei), Sterculia tragacantha, ainsi que, dans la strate herbacée, Amorphophallus sp., Anchomanes difformis, Bidens bipinnata, Clerodendron polycephalum, Dioscorea abyssinica, D. bulbifera, D. dumetorum, D. preussii, Flabellaria paniculata, Landolphia florida, Leptaulus daphnoides, Mussaenda elegans, Omphalogonus nigritanus, Strophantus hispidus.

JAEGER (1956) décrit en détail deux forêts denses sèches au Mali. Elles se caractérisent toutes les deux par une strate arborescente pratiquement monospécifique. La première à Gilletiodendron glandulosum comporte un sous-bois de 1,50 m à 3 m facilement pénétrable. On y trouve des espèces buisonnantes (Hippocratea indica), des lianes (Saba senegalensis, Combretum tomentosum, Strophanthus sarmentosus), de petits arbres (Maba lancea, Fagara zanthoxyloides, Diospyros mespiliformis, Boscia salicifolia, Spondias mombin, Macrolobium aff. macrophyllum), ainsi que de nombreux jeunes de Gilletiodendron.

La seconde forêt sèche étudiée par JAEGER est dominée par Guibourtia copallifera, la strate arborescente atteint 15 à 20 m, le sous-bois est peu dense, de 1 à 3 m de haut, il est constitué essentiellement de jeunes Guibourtia et d'Erythroxylum emarginatum.

SOBEY (1978) a analysé un îlot forestier se développant sur le site d'un ancien village dans le "Mole National Park" au Ghana. Cet îlot est un peuplement presque pur d'Anogeissus leiocarpus comportant quelques pieds de Burkea africana, Butyrospermum paradoxum, Cassia sieberiana, Piliostigma thonningii, Pterocarpus erinaceus ainsi que localement Afraegle paniculata. La strate herbacée est composée de Sporobolus pyramidalis, Setaria barbata, Wissadula amplissima, Triumfetta pentandra, Abutilon ramosum, Sida urens, Atylosia scarabaeoides, Ruellia (? togoensis), Blepharis maderaspatensis, Aneilema umbrosum, Mariscus alternifolius, Desmodium velutinum, ainsi que des germinations de Securinega virosa, Diospyros mespiliformis, Feretia apodanthera. L'auteur note que les feux épargnent la partie centrale de l'îlot. Par ailleurs le sol y est plus riche que sous la savane environnante, l'horizon humifère plus profond et plus sombre.

MONDJANNAGNI (1969) décrit une forêt dense sèche du Dahomey (actuellement Bénin) où Diospyros mespiliformis est l'élément dominant. Sa flore montre

qu'il s'agit d'un type de transition avec la forêt semi-décidue. On y trouve Cola cordifolia, Dialium guineense, Chlorophora excelsa, Antiaris africana, Ceiba pentandra, Cola millenii, Mallotus oppositifolius, Lonchocarpus cyanescens, mais Triplochiton scleroxylon, Terminalia superba, Piptadeniastrum africanum y sont absents. De plus Anogeissus leiocarpus est présent en lisière.

Entre les forêts denses sèches de transition avec la forêt dense semi-décidue et les forêts denses sèches affines des forêts claires, il semble donc exister une certaine variété des types forestiers. On ne dispose cependant pas actuellement d'étude d'ensemble, analogue à celle réalisée en forêt dense humide, qui seule permettrait une description précise de ces types.

b. Formations édaphiques

Les forêts ripicoles -ou forêts riveraines- bordent les cours des fleuves ou des rivières. Les forêts-galeries -ou galeries forestières-, généralement moins larges, sont plutôt liées à des cours d'eau de moindre importance, permanents ou temporaires ; elles suivent les talwegs et soulignent dans le paysage le réseau hydrographique. A ces deux types de forêts appartiennent les principales formations édaphiques de la région étudiée.

Au sein des savanes soudanaises, dans le nord de la Côte d'Ivoire, les galeries forestières sont le plus souvent réduites à de simples rideaux d'arbres accrochés aux parois abruptes des lits des cours d'eau. Dans les savanes préforestières elles sont au contraire particulièrement développées.

Dans le "V Baoulé", selon PELTRE (1977), "la présence ou l'absence de forêt-galerie dans un bas-fond serait liée à la profondeur de l'incision du collecteur qui conditionne la qualité du drainage des sols à proximité immédiate sur quelques mètres de large de part et d'autre du marigot". Ainsi dans la région de Sakassou "les forêts-galeries sont assez fréquemment interrompues, et chaque interruption correspond à un collecteur mal individualisé, au lit faiblement incisé, qui divague et s'anastomose entre les touffes d'herbe ; lorsque la forêt-galerie est présente, le lit du marigot est au contraire toujours mieux marqué sous la forme d'un petit fossé incisé à plus de 50 cm de profondeur". Bien que cette observation semble assez générale, il existe, à Lamto en particulier, de nombreux bosquets de bas-fonds sur sol sableux clair saturé d'eau pratiquement en permanence, où le collecteur n'est pas incisé (cf. fig. I.17). Sans doute un sol particulièrement profond permet-il alors l'installation d'un peuplement ligneux forestier ?

Les forêts-galeries de la zone des savanes préforestières sont souvent

considérées comme de véritables prolongements de la forêt dense. On y retrouve en effet les traits marquants des forêts tropicales humides : arbres à contreforts, cauliflorie, épiphytes, lianes (DEVINEAU, 1975, 1976). Ces galeries forestières caractérisent un paysage particulier : la mosaïque forêt-savane guinéenne.

Les méso- et micro- phanérophytes y sont les plus largement représentés mais, dans les fourrés de reconstitution ou les trouées, les lianes dominent (fig. I.20), comme c'est fréquemment le cas en forêt dense (fig. I.19). Les épiphytes sont localisés de préférence sur des arbres ayant des structures favorables, souvent sur de vieux individus. Ils se rencontrent surtout sur les basses terrasses de la forêt riveraine et parmi eux les "étrangleurs" (divers Ficus) sont particulièrement abondants.

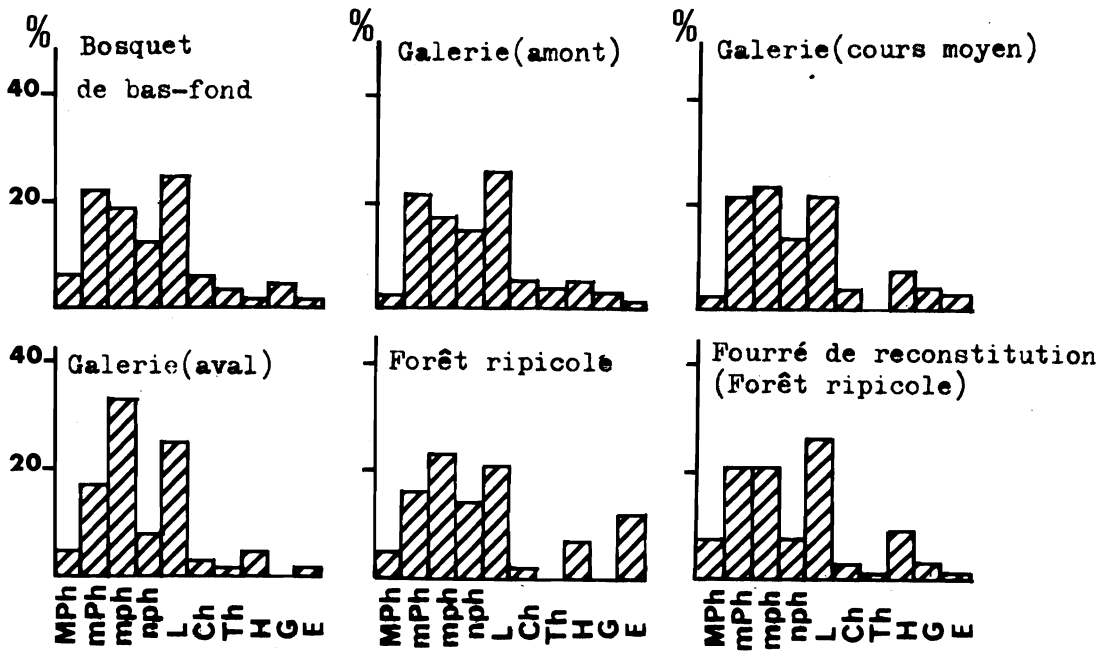


Fig I - 20 Spectres biologiques bruts pour différentes formations forestières à Lamto (d'après DEVINEAU, 1975)

La stratification est analogue à celle généralement reconnue dans les forêts denses avec trois strates. Dans certaines conditions édaphiques particulières la stratification peut cependant être modifiée. C'est le cas dans

la forêt riveraine du Bandama et dans certaines formations sur sol hydromorphe riches en palmiers (Raphia, Calamus) où les strates basses sont particulièrement développées (DEVINEAU, 1975).

Dans ces galeries, la structure du couvert n'est pas différente de celle des lambeaux de forêt semi-décidue voisins. Observées du sol, grâce à des photographies "hémisphériques", la répartition et la taille des trouées ne présentent pas, en effet, de différence significative entre les diverses formations forestières (DEVINEAU, 1981). Dans ces forêts de Lamto le degré de recouvrement (couvert angulaire) est d'environ 90 %, valeur assez semblable, compte tenu de la variabilité inhérente à la mesure, aux 85 % obtenus par HORENT (1977), à l'aide aussi de photographies hémisphériques, en forêt dense sempervirente du Banco.

Les valeurs d'éclairement les plus fréquentes sont du même ordre de grandeur que dans d'autres forêts denses. Néanmoins les valeurs moyennes sont assez élevées ce qui traduit l'importance des trouées et marque le caractère assez perturbé de ces forêts (tabl. I.9 et I.10).

TABLEAU I.9

Luminosité en sous-bois pour différentes galeries forestières à Lamto (mesurée au lux-mètre et exprimée en pourcent de la luminosité en terrain découvert) (d'après DEVINEAU, 1975).

	à 2 m		au sol	
	moyenne	valeur modale	moyenne	valeur modale
Bosquet de bas-fond	10,2	5	4,2	2
Galerie (amont)	7,1	3,5	2,5	2,5
Galerie (cours moyen)	6,8	1,5	4,6	2,5
Galerie (aval)	7,3	3,5	5,0	2,5
Fourré de reconstitution (lisière de la forêt riveraine)	4,5	0,5	2,5	0,5
Forêt riveraine	2,5	1,5	2,3	0,5

TABLEAU I.10

Luminosité en sous-bois dans divers types de forêt dense (exprimée en % de la luminosité en terrain découvert).

Type de forêt	Pays	Auteur	Luminosité
Dense sempervirente	Gabon	FLORENCE (1981)	2,9 % à 2 m
Dense sempervirente	Côte d'Ivoire (Banco)	CACHAN et DUVAL (1963)	1,7 % à 1 m
Dense sèche	Mali	JAEGER (1956)	1,0 % à 1,7 m

Le rôle modérateur du couvert vis-à-vis des facteurs climatiques est toutefois important dans les galeries forestières et reste comparable dans sa nature, sinon dans son amplitude, à celui des autres forêts denses. L'amplitude thermique en saison sèche est ainsi à Lamto d'environ 11°C en forêt-galerie alors qu'elle atteint 18°C et même 25°C après les feux, en savane (MENAGER, 1970). Ces valeurs peuvent être comparées à celles trouvées par JAEGER (1956) dans une forêt dense sèche à Gilletiodendron du Mali où les écarts thermiques journaliers, en saison sèche, sont de 8 à 9°C sous couvert forestier contre 22 à 24°C en terrain découvert. De même les mesures réalisées par CACHAN et DUVAL (1963) en forêt dense humide du Banco, mettent en évidence l'amortissement des écarts thermiques au sein du sous-bois forestier : pour une journée de janvier 1960 l'écart thermique a atteint 5,9°C à 1 mètre du sol et 14,6°C au sommet de la canopée.

Le même "pouvoir tampon" des galeries forestières existe pour l'humidité relative, comme l'a montré MONNIER (1981) lors d'une journée d'harmattan à Lamto. L'affaissement de l'humidité relative y est du même ordre de grandeur qu'en forêt dense humide, mais nettement moins accentué qu'en forêt dense sèche (tabl. I.11).

TABLEAU I.11

Humidité relative minimale en saison sèche pour quelques forêts de l'Ouest africain.

Type de forêt	Pays	Auteur	Humidité relative	
			forêt	découvert
Forêt dense sèche	Mali	JAEGER (1956)	33	23
Forêt ripicole	Côte d'Ivoire (Lamto)	MONNIER (1981)	70(1)	40(1)
Forêt dense humide sempervirente	Côte d'Ivoire (Banco)	CACHAN et DUVAL (1963)	77(1)	32(1)

(1)journée d'harmattan

2. Les forêts claires et les savanes

Les forêts claires et les savanes sont, selon les définitions données à Yangambi, des formations mixtes forestières et graminéennes.

Les forêts claires correspondent à des peuplements ligneux ouverts, aux cimes plus ou moins jointives, mais laissant largement filtrer la lumière. Au sol, le tapis graminéen est relativement peu dense, mais laisse passer les feux.

Les savanes comportent un tapis graminéen dense et continu qui permet le passage des feux. La présence d'arbres ou d'arbustes conduit à distinguer quatre types physionomiques : les savanes herbeuses d'où arbres et arbustes sont absents, les savanes arbustives, où seuls des arbustes sont disséminés dans le tapis graminéen, les savanes arborées, où l'on trouve des arbres (plus de 6-8 m de hauteur) et des arbustes, enfin les savanes boisées, où arbres et arbustes forment un couvert clair.

a. Répartition des savanes en Côte d'Ivoire

MIEGE (1955) distingue en Côte d'Ivoire trois grands groupes de savanes :

- savanes des régions littorales et sub-littorales,
- savanes baoulé et préforestières,
- savanes et forêts claires subsoudanaises et soudanaises méridionales.

La limite sud des savanes subsoudanaises se situe, sur l'axe Abidjan-Ferkéssédougou entre Bouaké et Katiola aux environs du 8e parallèle. Celle des savanes soudanaises et des forêts claires à Isoberlinia doka aux environs du 9e parallèle (ADJANOHOUN et AKE-ASSI, 1967).

Les limites entre ces différents types de savanes ne sont pas nettes et le passage de l'un à l'autre correspond plutôt à un véritable continuum floristique et physionomique.

La zone des savanes préforestières a fait, comme le souligne SCHNELL (1976), l'objet d'interprétations diverses. Cet auteur les inclut dans le District mésophile du Domaine forestier ouest africain, de la Région guinéenne. L'appartenance de ces savanes à la Région guinéenne a été reconnue par divers auteurs (CHEVALIER, 1938 ; AUBREVILLE, 1936, 1959 ; MONOD, 1957 ; LEBRUN, 1947). Elle sous-entend que le climax de ces formations est une forêt dense humide. Néanmoins "le caractère plus ou moins soudano-zambézien de la zone des savanes bordant la forêt dense, justifie que celles-ci aient pu être, au moins en grande partie, rattachées par certains auteurs à la Région soudano-zambézienne. Ici comme ailleurs se pose la question de savoir s'il convient, pour l'interprétation phytogéographique d'un territoire, de tenir compte de sa flore et de sa végétation actuelles, ou de celles que, climatiquement, il a pu porter et porte encore localement (îlots de forêt dense parmi les savanes)" (SCHNELL, 1976).

La partie soudanaise la plus septentrionale de la Côte d'Ivoire est caractérisée par les forêts claires à Isoberlinia, Monotes et Uapaca togoensis. Dans l'ensemble, les formations savanicoles de cette zone sont ainsi plus ar-

borées que leurs homologues guinéennes. Ces dernières possèdent une flore ligneuse très appauvrie en rapport avec le fait qu'elles se trouvent en dehors de l'aire climatique de nombreuses espèces soudanaises.

Les types physionomiques savaniens sont plus liés à la topographie qu'aux zones phytogéographiques. Des savanes herbeuses et des savanes densément boisées existent aussi bien en zone guinéenne qu'en zone soudanaise ; seules les forêts claires sont liées au Domaine soudanais. Partout le paysage savanicole est une mosaïque de formations ordonnées le plus généralement selon des toposéquences et, par conséquent, en relation étroite avec le relief.

Les savanes herbeuses occupent généralement les plateaux cuirassés aux sols peu profonds et les bas de versants aux sols alternativement saturés en eau puis très secs. Le boisement s'accentue ordinairement à mesure que les sols sont plus profonds, mieux drainés et ont une meilleure capacité de rétention en eau.

La densité du tapis herbacé -sa biomasse- ne semble pas pouvoir être reliée d'une manière simple à la densité du peuplement ligneux. En savane guinéenne, comme en savane soudanaise, les plus faibles phytomasses herbacées correspondent d'une part aux forêts claires et aux savanes boisées, d'autre part aux savanes herbeuses de plateau cuirassé ou de bas de pente ; les plus fortes correspondent aux savanes arbustives ou aux savanes de bas fonds humides (fig. I.21 et I.22).

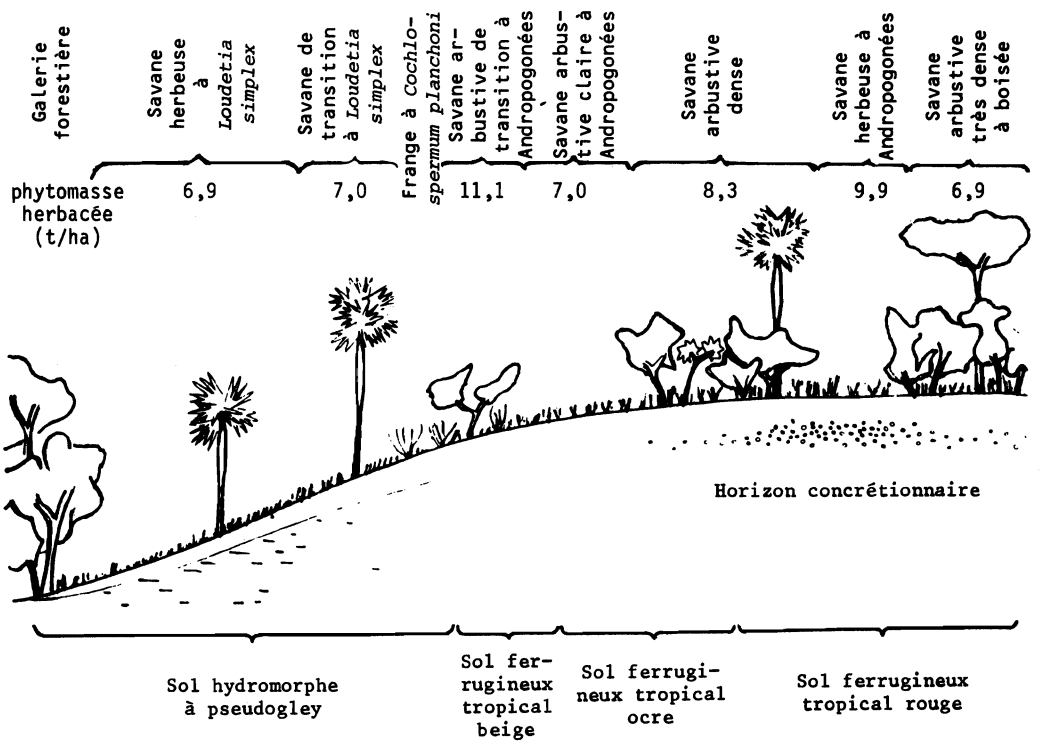
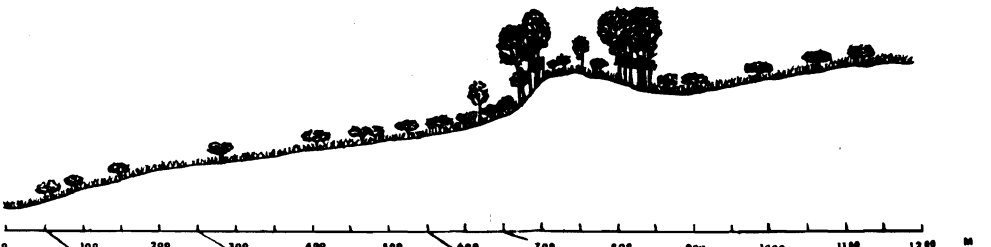


Fig. I.21. Phytomasses maximales herbacées (poids de matière sèche), le long d'une toposéquence en savane guinéenne à Lamto (d'après CESAR et MENAUT, 1974).



	Savane herbeuse de bas-fond à *Cymbopogon giganteus*	Savane herbeuse de bas de versant à *Andropogon schirensis*	Savane arbustive de milieu de versant à *Hyparrhenia smithiana*	Savane arbustive sous rebord de cuirasse à *Hyperthelia dissoluta*	Savane herbeuse de plateau à *Loudetia simplex*
Graminées dominantes	*Cymbopogon giganteus* *Hyparrhenia smithiana*	*Andropogon ascinodis* *Andropogon schirensis* *Schizachyrium sanguineum*	*Hyparrhenia smithiana* *Panicum phragmitoides*	*Hyperthelia dissoluta*	*Hyperthelia dissoluta*
autres herbacées abondantes	*Andropogon schirensis* *Andropogon ascinodis* *Sorgastrum bipennatum*	*Hyperthelia dissoluta* *Monocymbium ceresiiforme* *Hyparrhenia smithiana*	*Andropogon schirensis* *Hyperthelia dissoluta*	*Andropogon schirensis* *Andropogon ascinodis* *Aspilia rudis* *Schizachyrium sanguineum*	*Loudetia simplex* *Scleria bulbifera* *Andropogon ascinodis* *Hyparrhenia smithiana* *Schizachyrium sanguineum* *Andropogon schirensis* *Panicum phragmitoides*
espèces ligneuses caractéristiques			*Syzygium guineense* *Monotes kerstingii* *Uapaca togoensis* *Ostryoderis stuhlmannii* *Burkea africana*	*Parinari curatellifolia* *Parinari polyandra* *Afrormosia laxiflora*	
Recouvrement des ligneux en %	< 5 %	0 %	15 %	45 %	0 %
Importance relative de la fraction grossière (> 2 mm) dans le sol (% en poids)	0 à 10 cm 0,5 % 10 à 20 cm 10 % 20 à 50 cm 15 %	0 à 10 cm 34 % 10 à 20 cm 32 % 20 à 40 cm 21 %	0 à 10 cm 34,5 % 10 à 20 cm 29 % 20 à 50 cm 15 %	0 à 10 cm 38 % 10 à 20 cm 40 % 20 à 40 cm 26,5 %	0 à 10 cm 42 % 10 à 20 cm 35 % 20 à 40 cm 26 %
PHYTOMASSE HERBACEE en t/ha	12,2	6,6	7,3	4,1	7,0

Fig. I.22. Phytomasses maximales herbacées (poids de matière sèche) le long d'une toposéquence en savane soudanaise dans la région de Ouango-Fitini (d'après FOURNIER, HOFFMANN et DEVINEAU, 1983).

b. Les feux de savane

Guinéennes comme soudanaises, les savanes sont régulièrement parcourues par les feux qui détruisent d'une manière brusque une grande part de la phytomasse. Les plantes, cependant, développent certains mécanismes pour résister.

D'une manière générale l'adaptation au feu présente de grandes analogies avec l'adaptation à la sécheresse. Certains des mécanismes qui permettent d'échapper à la sécheresse (plantes annuelles, enfouissement des méristèmes) permettent en effet aussi d'échapper au feu. L'acquisition de structures xéromorphes qui assurent une protection contre la dessication assure aussi une protection contre le feu. C'est ainsi que, chez les arbres, la présence d'une couche subéreuse épaisse, la tropophilie (caractéristique des espèces décidues chez lesquelles, selon SCHIMPER, les parties pérennes sont xérophiles alors que les parties caduques sont hygrophiles), la capacité pour certaines espèces de se comporter comme de véritables hémicryptophytes ou géophytes (GLOVER, 1968 ; SCHNELL, 1971 ; CESAR et MENAUT, 1974), les *geoxylic suffru-*

tices de WHITE (1976), sont autant de caractères qui permettent de résister au feu.

JACKSON (1968, 1974) a mis en évidence un type particulier de germination (cryptogeal germination) où les nouvelles pousses sont enfouies même si la graine germe en surface (germination épigée). La plumule est protégée à l'intérieur d'une cupule ou d'un tube enterrésqui résultent de la fusion des pétioles cotylédonnaires. Ce type de germination a été observé avec diverses variantes chez de nombreuses espèces de savane (Butyrospermum paradoxum, divers Combretum, Gardenia erubescens, Lophira lanceolata, Pterocarpus erinaceus, Piliostigma thonningii, ...). Pour cet auteur il s'agit là d'une véritable adaptation au feu.

Chez les herbacées, les thérophytes et les plantes vivaces sont des formes de résistance au feu. Chez les graminées cespiteuses par exemple les jeunes innovations, à l'abri des bases foliaires et des chaumes se retrouvent intactes après le passage du feu (SCHNELL, 1971 ; FOURNIER, 1982).

La sévérité des incendies de savane et leur effet sur la végétation dépendent, comme le souligne D. GILLON (1983), de divers facteurs liés à l'intensité du feu, à sa fréquence, ainsi qu'au stade phénologique des espèces qu'il atteint.

La période de l'année où les feux surviennent est d'une grande importance. Une expérience menée par KEAY (1952) dans une forêt claire soudanaise à Isoberlinia doka au Nigeria montre que les feux précoces maintiennent Isoberlinia alors que les feux tardifs lui sont néfastes, ce qui favorise une autre espèce (Monotes kerstingii) qui les tolère. La daté du feu agit ici sur la composition floristique du peuplement.

Dans cette même forêt claire une protection complète contre les feux entraîne en premier lieu un développement du couvert dû aux Isoberlinia qui épaississent leur canopée. Les semis ainsi que les rejets de souche des arbres se développent et un sous-bois arbustif se forme. KEAY note qu'un feu accidentel survenu après neuf ans de protection a peu d'effet.

De même, selon FANSHAWE (1959), dans une forêt claire (Miombo) du Congo, les feux tardifs réduisent de manière importante la densité des arbres sensibles au feu (Brachystegia, Isoberlinia, Julbernardia). Seules quelques espèces arborées moins sensibles (Parinari curatellifolia, Erythrophleum africanum, Pterocarpus angolensis) et des espèces arbustives peuvent se maintenir. Ces feux tardifs favorisent en outre nettement la strate graminéenne.

Les feux précoces maintiennent la situation initiale. Une protection complète permet un important développement du sous-bois où apparaissent des espèces sensibles au feu et de nombreuses espèces lianescentes ou sarmenteuses.

A Bouaké, en Côte d'Ivoire, dans des savanes guinéennes septentrionales, trois parcelles, identiques à l'origine, ont été soumises chacune à un traitement différent. La première, protégée intégralement contre le feu, a évolué nettement en formation forestière dense. Dans la seconde, soumise à des feux précoces, la densité de ligneux a sensiblement augmenté. La troisième, traitée en feux tardifs, est restée passablement dégradée et le peuplement ligneux y est très peu dense (MONNIER, 1979, 1981).

Une autre expérience menée dans la savane préforestière de Lamto (VUATTOUX, 1970, 1976 ; MENAUT, 1977 ; DEVINEAU, LECORDIER et VUATTOUX, 1984 et ce travail, chap. III), montre que, protégée des feux, la savane évolue ; la densité et la richesse spécifique du peuplement ligneux y augmentent rapidement. Ici aussi un feu accidentel survenu après quelques années de protection n'a pas modifié sensiblement la tendance évolutive des successions. De plus comme dans la forêt claire étudiée par KEAY, les premières phases de l'évolution correspondent à une extension des espèces de savane.

D'autres expériences sur le rôle des feux en savane préforestière sont citées par KEAY (1959). Ce sont par exemple au Nigéria celles de MAC-GREGOR (1937) à Olokemeji où à la suite d'une protection de 30 ans une savane arbustive (*open savanna*) s'est transformée en une formation forestière dense où les arbres de savane persistent encore, mais ne se régénèrent pas. Les germinations et les jeunes d'espèces sensibles au feu sont en revanche abondantes, ce sont principalement : Diospyros mespiliformis, Holarrhena wulfsbergii (= H. floribunda), Manilkara multinervis, Erythroxylum emarginatum. Ce sont aussi les expériences menées dans l' "Akapaka Forest Reserve" (KEAY, 1951) où après 30 ans de protection un recrû savanicole après culture s'est transformé en formation dense très nettement dominée par des espèces savanicoles (Daniellia, Lophira, Hymenocardia) dont la canopée dense recouvre un sous-bois riche en espèces ligneuses forestières et d'où les espèces graminéennes ont disparu.

Le feu dans tous les cas maintient donc et façonne la savane. En son absence celle-ci évolue, sa flore et sa physionomie se transforment généralement à l'avantage du peuplement ligneux et aux dépens des graminées savanicoles.

Selon KEAY (1959), les savanes préforestières (*derived savannas*) évoluent en forêt dense humide alors que les forêts claires seraient assez semblables à la végétation climacique. Cet auteur insiste par ailleurs sur l'intérêt de la

détermination des végétations climaciques pour l'estimation des potentialités agricoles ou forestières d'une région et plus généralement pour l'aménagement du territoire.

La compréhension des structures des écosystèmes savanicoles et de l'équilibre forêt-savane semble donc liée pour une large part à celle des écosystèmes potentiels (DUVIGNEAUD, 1980) dont ils dérivent. Ceux-ci n'existent peut-être plus guère, mais on peut penser que les grandes lignes de l'évolution de ces biocénoses potentielles sous l'effet du gradient climatique peuvent se retrouver dans les îlots forestiers inclus au milieu des savanes.

*

Chapitre II

LE CONTACT FORÊT-SAVANE

La problématique du contact forêt-savane se rattache à celle, plus générale, des limites entre biocénoses ou entre écosystèmes.

Les théories ou interprétations qui ont été proposées pour rendre compte de la nature et de la dynamique de telles limites sont diverses. Elles diffèrent parfois sensiblement les unes des autres (MARGALEFF, 1968 ; VAN LEEUWEN, 1966 ; VAN DER MAAREL, 1976 ; SAUNDERS, 1980). Certains caractères généraux des limites peuvent cependant être dégagés.

La structure d'une limite entre deux écosystèmes adjacents est déterminée principalement par la nature respective des systèmes et par les relations spatiales et temporelles qui existent entre eux. Ces limites peuvent être graduelles ou au contraire nettes.

Une limite nette -ou écotone- peut avoir une origine exogène c'est-à-dire résulter d'une discontinuité marquée de l'environnement, du substrat par exemple (GIGON, 1971 ; CORRE, 1983). Dans ce cas il n'y a généralement pas de relations dynamiques entre les écosystèmes en présence. Aussi longtemps que la discontinuité persistera, la limite sera spatialement stable. Une telle limite pourra séparer des biocénoses d'égale maturité, mais l'aspect du contact sera néanmoins susceptible de varier en fonction des divers stades de la dynamique de chacune des biocénoses.

Une limite nette de nature endogène peut aussi séparer deux systèmes adjacents de maturités différentes, ayant entre eux des relations dynamiques. Ce serait par exemple le cas de biocénoses végétales se développant

sur un même substrat et appartenant à une même série. Une telle limite est généralement dynamique : au fur et à mesure de l'évolution des successions, une limite déterminée par un ou plusieurs caractères liés à l'état de maturité des biocénoses se déplacera, en effet, de l'écosystème le plus évolué vers le moins évolué. Certaines perturbations correspondant à la destruction d'une grande partie de la biomasse et induisant un rajeunissement global des peuplements, peuvent cependant conduire à la stabilisation de ce type de limite (MARGALEFF, op. cit. p. 38).

Les limites graduelles -ou écoclines- sont généralement liées à des situations de gradient. Des limites nettes peuvent pourtant apparaître le long d'un gradient, alors que par exemple les variations de l'environnement sont régulières. Il est généralement admis en effet que l'existence de valeurs-seuils pour la distribution des espèces est susceptible d'induire des discontinuités dans la composition des communautés le long du gradient. C'est ainsi que, pour rendre compte de l'apparition de limites nettes entre formations herbeuses et ligneuses à partir d'un gradient mésologique -au long duquel, nous le précisons, la biocénogenèse se fait en direction d'une végétation potentielle différente en chaque point- SAUNDERS (1980, p. 104) fait appel à la théorie des catastrophes (THOM, 1972, 1980) et souligne qu'il serait vain dans ce cas de rechercher des relations directes entre la répartition de la végétation et celle des variables du milieu.

Enfin, comme l'indique VAN DER MAAREL (1976), la reconnaissance d'une limite est une question d'échelle. C'est ce qu'illustre BLANC-PAMARD (1979) à propos du contact forêt-savane : "Le contact forêt savane apparaît différemment suivant les échelles auxquelles on l'examine :

- à l'échelle de l'Afrique de l'Ouest, on a une simple ligne de contact ;
- à 1/4 000 000, on a une zone de contact sans que l'on puisse en distinguer les éléments ;
- à 1/500 000, on distingue la distribution des deux formations dont les limites sont nettement tracées ;
- à 1/50 000, apparaît toute l'interpénétration de la forêt et de la savane... ;
- à grande échelle ... n'apparaît plus que le passage entre deux formations localisées, la mosaïque disparaît".

A. STRUCTURE DE LA MOSAÏQUE FORÊT-SAVANE

L'aire de la mosaïque forêt-savane correspond à celle des savanes guinéennes qui s'intercalent entre le massif forestier guinéen et les savanes soudaniennes.

La mosaïque forêt-savane peut être caractérisée par la part respective des deux formations dans la composition des paysages (fig. II.1). C'est sur cette base que P. HIERNAUX (1975) a établi une carte de la végétation du V baoulé, "dont la complexité... prouve la trop grande simplification qui ressort de la formule "indentation de savane dans le bloc forestier", formule utilisée généralement pour caractériser la région (fig. II.2). Le pays baoulé

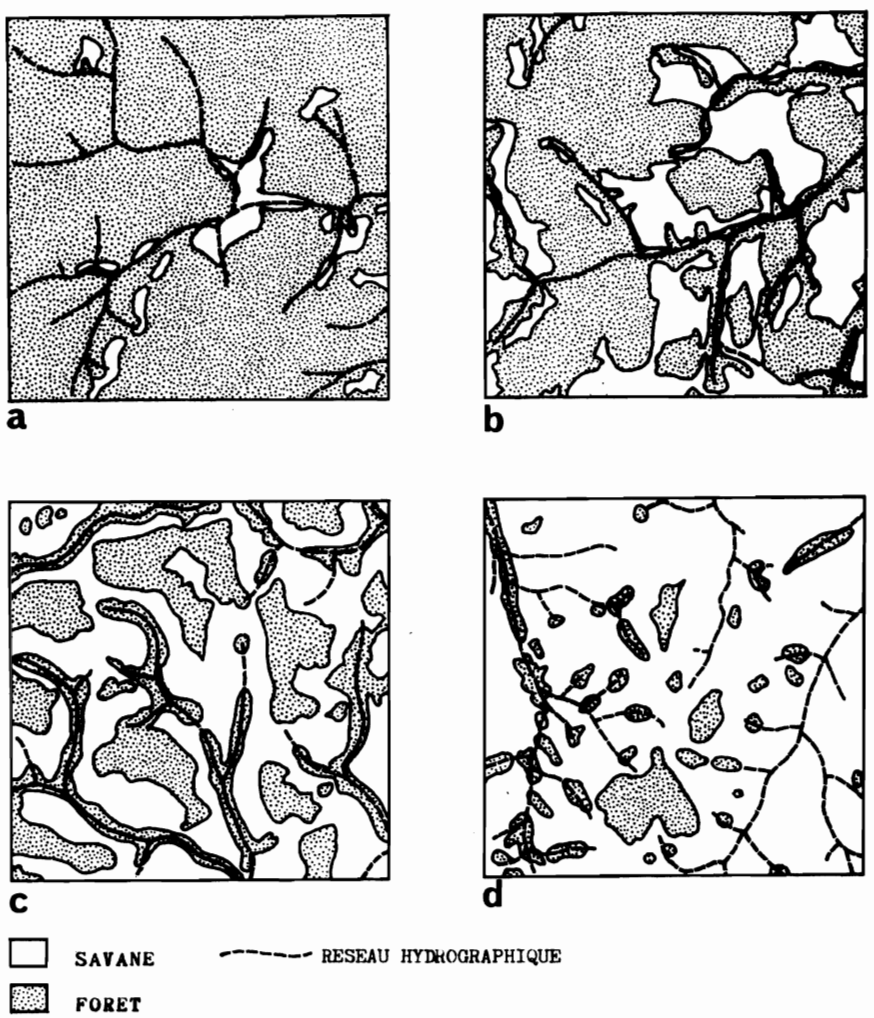
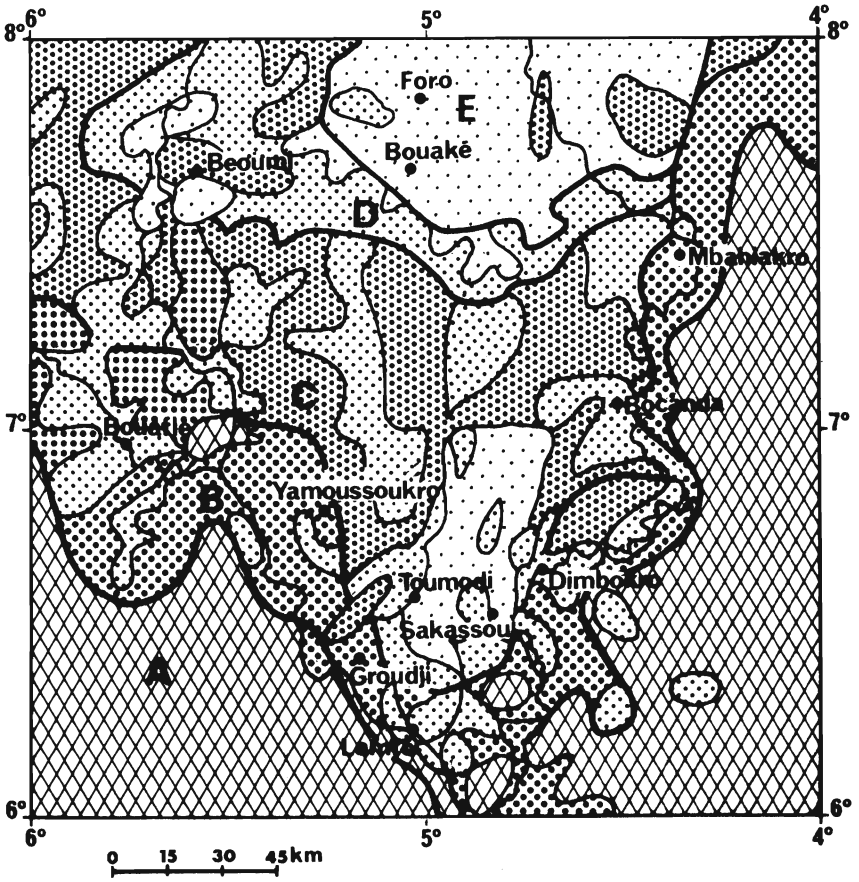


Fig. II.1. Divers aspects de la mosaïque forêt-savane (d'après HIERNAUX, 1975, simplifié). La proportion de surface occupée par les savanes varie de a) 5 % (région de Kakati Kouamekro, secteur B), à b) 32 % (région de Pakobo, secteur C), c) 56 % (région de Abigui, secteur D), d) 86 % (région de Assoumfoué, secteur E). La localisation des secteurs est donnée fig. II.2.

apparaît en fait comme un élargissement de la frange de mosaïque forêt-savane péri-forestière. HIERNAUX (op. cit.) montre que cette mosaïque constitue une véritable transition entre forêt et savane sous la forme d'un gradient au long duquel la part des savanes est croissante depuis le bloc forestier jusqu'à la région subsoudanaise où les forêts ne représentent plus qu'une faible part du territoire. Cette transition apparaît même assez graduelle au niveau de la branche ouest du V baoulé où elle s'étend sur environ 200 kilomètres. Dans la partie orientale en revanche le gradient est bien plus rapide ; la transition brusque peut être mise en relation avec l'existence d'une discontinuité dans la nature du substrat rocheux. Un même



Bloc et massifs forestiers (secteur A)

Surface occupée par les savanes inférieure à 25 % (secteur B)

Surface occupée par les savanes comprise entre 25 et 50 % (secteur C)

Surface occupée par les savanes comprise entre 50 et 75 % (secteur D)

Surface occupée par les savanes supérieure à 75 % (secteur E)

Fig. II.2. Carte des secteurs de la mosaïque forêt-savane du V baoulé (d'après HIERNAUX, 1975, simplifié).

lien entre l'extension de la mosaïque forêt-savane et les facteurs géomorphologiques est aussi clairement mis en évidence par les travaux de AVENARD et al. (1974) dans une autre région (Séguéla-Vavoua). On y retrouve des transitions rapides liées à la remontée de la forêt le long de bandes schisteuses comme entre Goulaonfla et Beziaka, alors qu'en l'absence de telles discontinuités du substrat la mosaïque forêt-savane prend une plus large extension, comme c'est le cas entre Séguéla et la rivière Marahoué.

De même, les multiples inclusions de mosaïque plus ou moins forestée qui perturbent la disposition en auréole de la mosaïque forêt-savane dans le V baoulé semblent le plus souvent pouvoir être mises en relation avec des conditions édaphiques particulières. Il en est ainsi de la "plage de savane méridionale" qui, selon HIERNAUX (op. cit., p. 126) coïncide avec "les niveaux morphologiques les plus récents, souvent sur granites (pauvreté chimique, structure très sableuse, hydromorphie) ou alors avec des terrains alluviaux (hydromorphie), les uns comme les autres peu favorables au développement des ligneux".

A cette échelle, en revanche, aucune corrélation d'ensemble n'apparaît entre la densité du peuplement humain et les différents secteurs de la mosaïque. L'examen des données historiques amène néanmoins HIERNAUX (op. cit., p. 132) à conclure que "si l'on donne à l'influence que peut avoir la densité de population humaine sur la dynamique forestière un rôle complémentaire et secondaire", on peut aboutir à une interprétation de certaines structures régionales de la mosaïque forêt-savane.

Il semble donc que l'on puisse dire avec AVENARD et al. (op. cit.) que, pour l'essentiel, "à petite échelle le contact forêt-savane répond à des critères climatiques modulés par des critères géologiques".

Les cartes dressées par ROUGERIE (1960, p. 28, 88) montrant les liens qui existent entre la limite forêt-savane, la durée de la saison sèche et la géomorphologie, sont, à cet égard, très significatives (fig. II.3).

A l'échelle des versants, la mosaïque forêt-savane et son évolution spatiale résultent pour l'essentiel de l'entrecroisement de deux sortes de gradients : l'un topographique, qui présente de multiples variantes, l'autre climatique.

Les savanes guinéennes, on l'a vu, dérivent d'écosystèmes potentiels qui sont vraisemblablement des forêts. Il convient de remarquer que ces formations forestières ne seraient probablement pas homogènes le long des

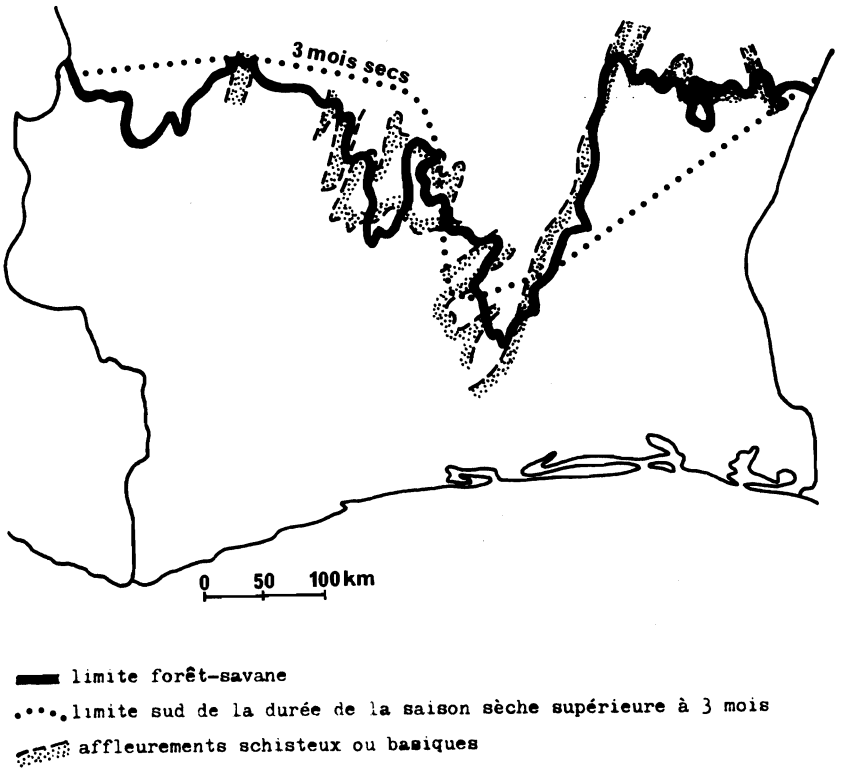


Fig. II.3. Relations entre la limite forêt-savane, la géomorphologie et la durée de la saison sèche (composé d'après ROUGERIE, 1960).

toposéquences. Il est possible de se faire une idée de leur variabilité à partir, par exemple, des chaînes de végétation étudiées par GUILLAUMET (1967) dans le massif forestier du Cavally, région cependant plus humide que celle du contact forêt-savane. Le transect réalisé par cet auteur près de Koléahinou, en région granitique, est assez représentatif de la répartition de la végétation le long de toposéquences à pente faible au sein du massif forestier. Trois types forestiers se distinguent assez nettement : forêt de bas-fond, forêt de pente et forêt de plateau.

Sur plateau les strates supérieures de la forêt sont particulièrement élevées, le sous-bois est dégagé. Du haut vers le bas de la pente la structure et la composition floristique de la forêt se modifient progressivement. L'affinité floristique entre le haut de pente et le plateau est assez forte. Le bas de pente, en revanche, s'en distingue nettement : la forêt est basse, les grands arbres sont généralement absents car ils ne peuvent développer leurs systèmes racinaires, arbrisseaux et lianes dominent. Quelques espèces de sol hydromorphe apparaissent, mais la flore est surtout riche en espèces pélophiles. -Ce terme, dû à MANGENOT (1955) se rapport aux espèces ou groupes d'espèces caractéristiques des sols riches en éléments fins à forte ca-

pacité de rétention en eau. Pour GUILLAUMET (1967) ce seraient, en fait, des espèces sténohydres, selon la terminologie de WALTER (1960), capables de supporter seulement de faibles variations d'humidité-.

Le paysage forestier apparaît ainsi, à l'analyse, comme une véritable mosaïque de types forestiers ordonnés le long des toposéquences. Les forêts de bas-fond ou les forêts de bas de pente sont bien différentes des forêts de plateau ou de haut de versant. Le long des pentes, le plus souvent douces, les transitions entre types forestiers sont cependant généralement progressives et estompent la mosaïque, bien que certaines limites restent nettes. C'est souvent le cas du contact entre la forêt sur sol hydromorphe et la forêt de bas de pente, contact où se produit une véritable rupture de la voûte qui permet l'installation d'espèces héliophiles à la limite des deux formations.

GUILLAUMET (op. cit.) met en évidence dans son travail divers aspects de l'évolution de la forêt sous l'effet d'un certain assèchement climatique. C'est ainsi que les espèces pélophiles réparties sur l'ensemble des toposéquences, en particulier sur schistes, dans l'extrême sud-ouest ivoirien où la pluviosité est supérieure à 2 300 m, se trouvent confinées, en région granitique, et en climat plus sec à pluviosité voisine de 1 700 mm, aux sols sableux de bas de pente où elles trouvent de meilleures conditions d'alimentation en eau que sur les pentes et les plateaux. Il s'agit alors d'espèces arbustives ou herbacées.

Avec l'assèchement climatique le long du gradient latitudinal, l'évolution des divers types forestiers peut présenter de notables différences. Quand le climat devient plus sec, les bas de pente deviennent ainsi des refuges pour diverses espèces sténohydres, signe d'une certaine constance dans l'alimentation hydrique des sols. Cependant, lorsque le climat s'assèche davantage, les conditions écologiques des bas de pente changent totalement. Ces milieux deviennent les plus variables du point de vue hydrique ; engorgés en saison humide, ils restent longtemps secs en saison sèche. Ces conditions sont défavorables aux arbres, comme le souligne BEARD (1953) *"It seems that there are two classes of trees adapted to severe habitat at low elevation in the tropics. Those adapted to withstand dessication of the soil and those adapted to flooding which cannot tolerate dessication"*.

C'est en bas de pente qu'apparaissent la majorité des savanes incluses dans le massif forestier, qui sont disposées en lanières parallèles aux talwegs (fig. II.1a). Le transect réalisé par AVENARD et al. (1974, p. 70) dans la région de Vavoua schématise bien cette disposition (fig. II.4). Le bas-

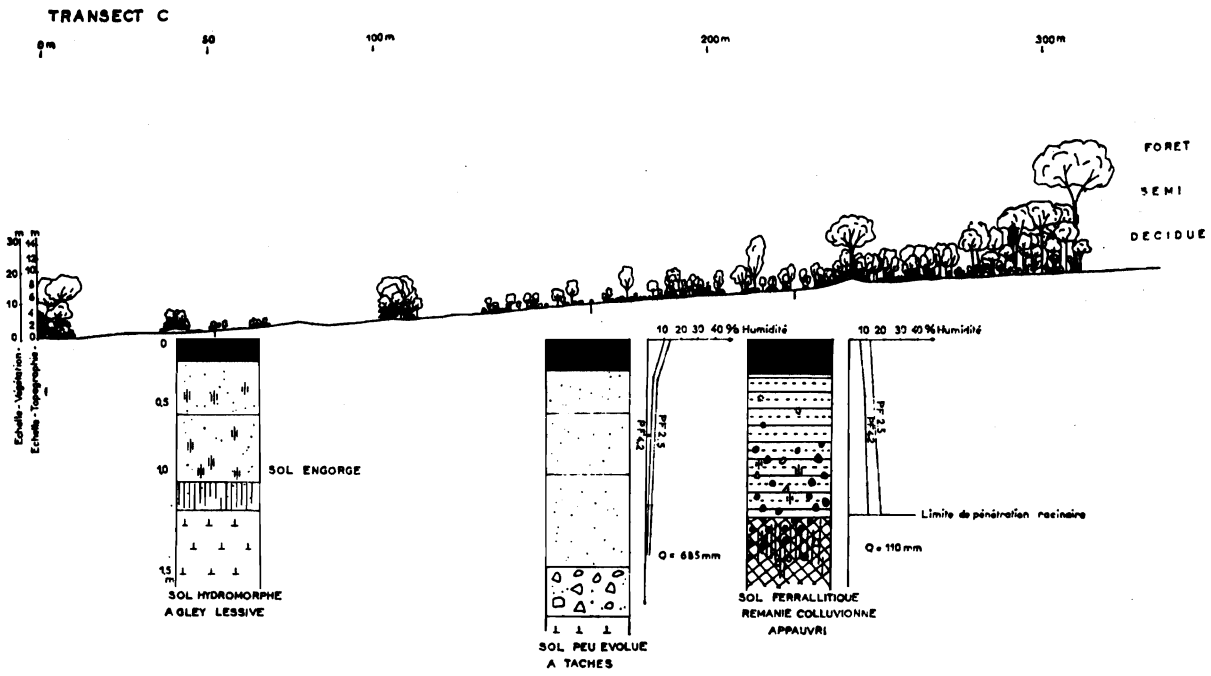


Fig. II.4. Répartition de la végétation le long d'une toposéquence dans la région de Vavoua (Côte d'Ivoire) (d'après AVENARD et al., 1974, partie de la figure présentée p. 70).

fond est occupé par une galerie forestière où sont présentes des espèces typiques de lieux humides (Raphia). Une savane herbeuse occupe le bas de pente "là où le battement de la nappe fait alterner des périodes de fortes dessication avec des périodes de saturation" (AVENARD et al., op. cit. p. 63). Vers le haut de la pente le peuplement ligneux prend progressivement de l'importance. D'abord arbustive, la savane se boise en se rapprochant de l'îlot de forêt semi-décidue qui couvre le plateau.

Une telle répartition des formations végétales correspond au schéma le plus généralement observé dans la zone du contact forêt-savane. HIERNAUX (1976) indique cependant qu'il ne s'agit pas d'une règle absolument générale et que certaines exceptions peuvent être observées ; parfois, en effet, "les savanes arbustives sont comme plaquées au réseau de forêts galeries, quitte à se retrouver par ailleurs au sommet des interfluves, laissant entre ces deux emplacements une bande de savane herbeuse".

B. LES LISIERES ENTRE FORMATIONS FORESTIERES ET FORMATIONS SAVANICOLES

L'aspect des lisières entre forêt de plateau et savane est assez variable. Souvent une ceinture de savane plus ou moins boisée constitue une véritable zone de transition, dont la signification est dynamique, puisque s'y installent des espèces forestières. Ce processus a été bien mis en évidence par SPICHIGER (1977). Il correspond, selon cet auteur, à une "progression indirecte" par "essaimage à longue distance des pionnières (forestières)". Il se crée, à l'abri du couvert des espèces ligneuses savanicoles, des "nodules" de reforestation évoluant en boqueteaux qui éliminent peu à peu la flore savanicole.

C'est le moyen de progression le plus efficace. Il en existe un second qui correspond, selon les termes de SPICHIGER à une "progression directe" liée à l'effet de rive (OLDEMAN, 1972 ; DEVINEAU, 1975). Il est bien moins efficace que le précédent, mais permet la progression des lisières forestières sur les savanes herbeuses.

Dans cette étude des lisières entre les différents types de formations forestières et savanicoles du V baoulé, SPICHIGER (op. cit.) a aussi montré que la progression des formations forestières de plateau aux dépens des ceintures arborées savanicoles est assez générale, même dans la partie septentrionale de la région où la compétition graminéenne est pourtant plus forte que dans le sud.

A Lamto, où les feux tardifs n'existent plus, la dynamique forestière est particulièrement évidente, comme le montre la figure II.5. La présence de rôniers, et en particulier d'un stipe mort, à une cinquantaine de mètres à l'intérieur de la forêt, témoigne de l'avancée rapide de la lisière à cet endroit. Le contact a ici l'aspect "en palier" défini par SPICHIGER (op. cit.). La partie gauche du profil, qui présente une zone d'extension forestière relativement récente, est, en effet, une formation basse. En revanche, sur la droite du profil où l'occupation est plus ancienne, une strate plus haute s'est établie.

Lorsque les feux tardifs sont maintenus, comme dans l'exemple présenté par SPICHIGER (1977) à Sakassou, la dynamique forestière est moins accentuée.

Les lisières entre galeries forestières et savanes de bas de pentes sont en général nettes. Dans la région de Lamto on passe ainsi, le plus souvent sans transition, ou presque, de la savane herbeuse typique des bas

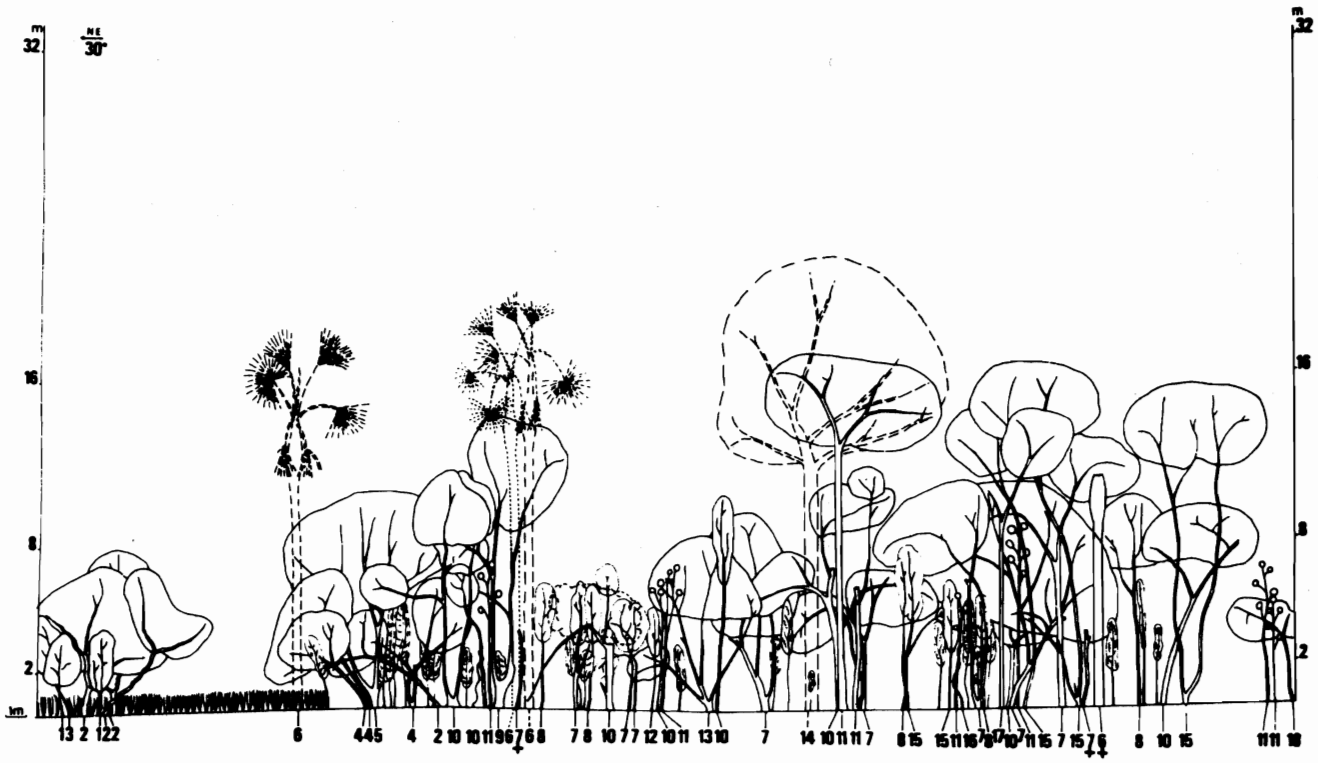


Fig. II.5. Profil réalisé en lisière d'un îlot forestier de plateau -Lamto, Côte d'Ivoire- (d'après DEVINEAU, 1975).

1 *Bridelia ferruginea*
2 *Crossopteryx febrifuga*
3 *Terminalia glaucescens*
4 *Allophylus africanus*
5 *Ficus capensis*
6 *Borassus aethiopum*
7 *Antidesma membranaceum*
8 *Mimusops kummel*
9 *Ficus vogelii*
10 *Pseudospondias microcarpa*
11 *Cola gigantea*
12 *Holarrhena floribunda*
13 *Ehretia cymosa*
14 *Anthocleista nobilis*
15 *Dialium guineense*
16 *Landolphia togolana*
17 *Morus mesozygia*
18 *Bersama abyssinica*

Le signe + placé sous un chiffre indique un individu mort. Les arbres dessinés en pointillés sont situés dans un plan antérieur ou postérieur à celui du profil, mais ils le recouvrent. Les individus ayant leur couronne surchargée ont une tige d'un diamètre inférieur à 5 cm.
Profondeur du profil : 10 m.

de versants au milieu forestier. Généralement, un fourré, dont l'épaisseur est de l'ordre du mètre, donne un aspect fermé et impénétrable à l'abord de la forêt. Il est formé de lianes, d'arbustes et de l'extrémité des branches basses d'arbres forestiers. Parfois cependant, entre la savane et certaines zones de forêt au sous-bois clairsemé, la lisière a un aspect plus ouvert et le fourré disparaît.

La progression des forêts galeries sur la savane est apparemment toujours faible. A Lamto, SPICHIGER (op. cit.) note cependant plusieurs cas d'extension récente de la galerie sur la savane, ce dont témoigne la fréquence assez grande des rôniers inclus en forêt, parfois assez près du marigot. Les figures II.6 et II.7 en donnent un exemple.

Si la détermination de la dynamique forestière à partir de la présence d'individus d'espèces arborées ou arbustives relictes est parfois très démons-

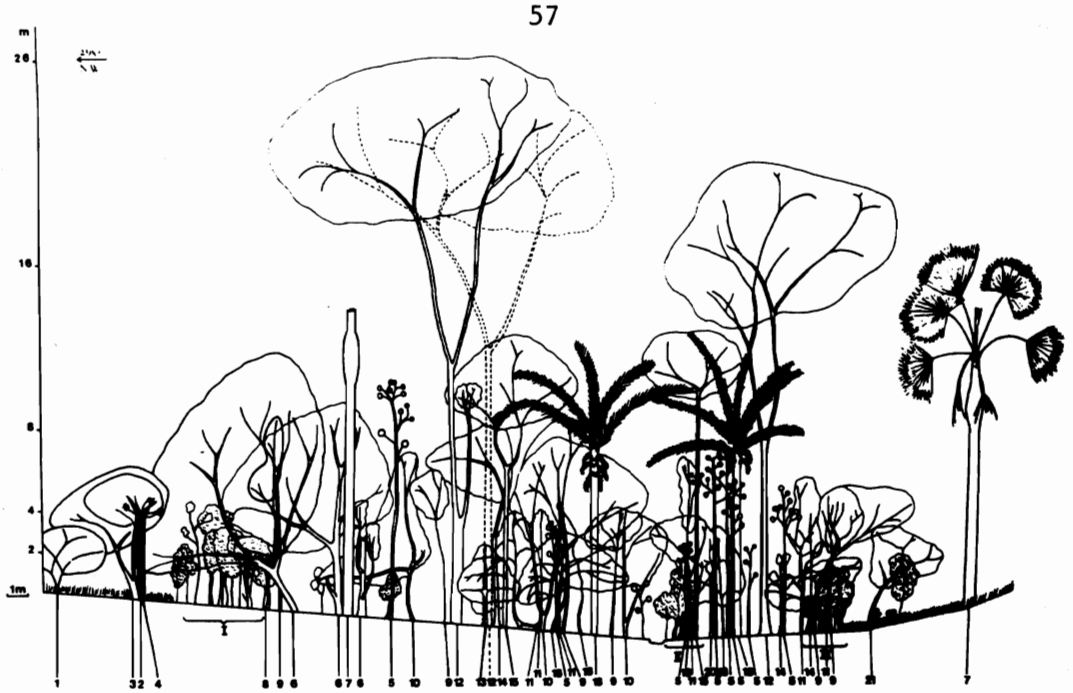


Fig. II.6. Profil transect d'une forêt galerie en amont du cours d'eau -Lamto, Côte d'Ivoire- (d'après DEVINEAU, 1975). Profondeur du profil : 10 m.

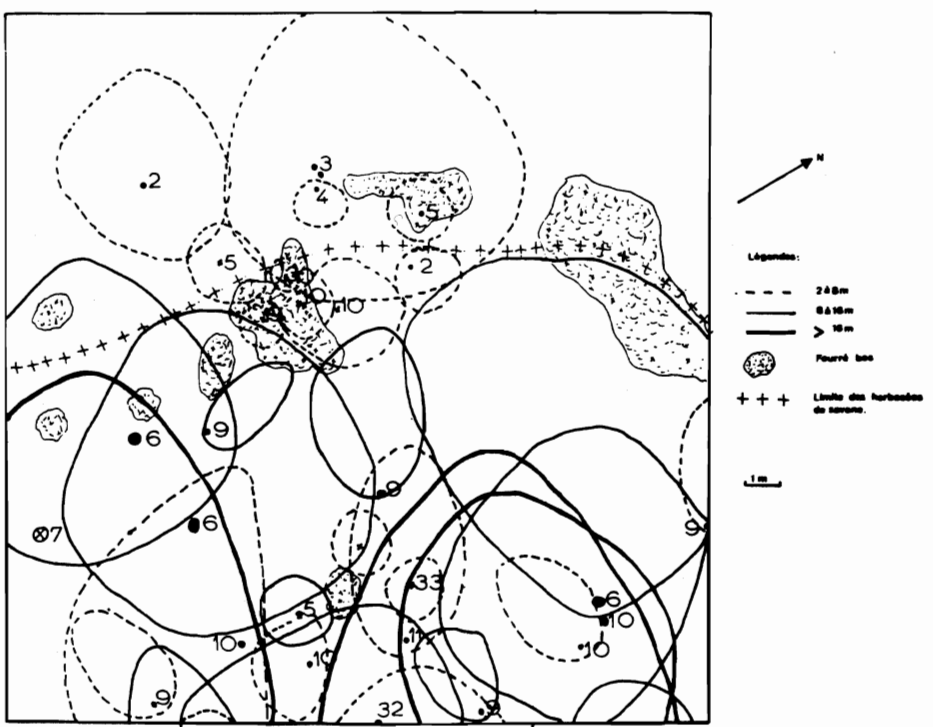


Fig. II.7. Plan d'une zone de lisière -partie gauche de la figure II.6- (d'après DEVINEAU, 1975).

Légendes des figures II.6 et II.7

1 *Nauclea latifolia*	9 *Mimusops kummel*	17 *Uvaria chamae*
2 *Spondias mombin*	10 *Lecaniodiscus cupanioides*	18 *Elaeis guineensis*
3 *Piliostigma thonningii*	11 *Olax subscorpioidea*	19 *Diospyros mespiliformis*
4 *Cussonia barteri*	12 *Lonchocarpus sericeus*	20 *Ixora brachypoda*
5 *Cola gigantea*	13 *Napoleona vogelii*	21 *Ficus capensis*
6 *Antidesma membranaceum*	14 *Pseudospondias microcarpa*	30 *Lannea welwitschii*
7 *Borassus aethiopum*	15 *Holarrhena floribunda*	32 *Dichapetalum guineense*
8 *Lonchocarpus sericeus*	16 *Uvaria ovata*	33 *Albizia zygia*

I : fourré à *Mallotus oppositifolius, Leea guineensis, Lecaniodiscus cupanioides, Uvaria ovata* ; II : fourré à *Mallotus oppositifolius, Lecaniodiscus cupanioides, Cola gigantea, Olax subscorpioidea* ; III : fourré à *Mallotus oppositifolius.*

Les arbres situés dans un plan antérieur ou postérieur à celui du profil, mais le recouvrant, sont figurés en pointillés. Les individus ayant leur couronne surchargée ont une tige d'un diamètre inférieur à 5 cm.

trative, elle n'est cependant pas toujours possible. Une hypothétique progression forestière sur une savane herbeuse ne laissera de ce point de vue que peu de traces. De plus, en cas de régression forestière les arbres de forêt sont assez rapidement détruits par les feux en milieu savanien, alors que, si la forêt progresse, les espèces savanicoles, comme le Rônier, se maintiennent longtemps. Au total, sur le seul critère de la présence de relictes, le bilan entre progression et régression forestière risque d'être faussé.

Il faut de plus considérer que les lisières matérialisent des contacts entre des formations savanicoles et divers stades de reconstitution de phases sylvigénétiques. Chacun de ces stades se caractérise par une structure qui lui est propre et peut, de ce fait, être plus ou moins sensible à l'action des feux. La sylvigenèse se poursuit en effet en lisière où l'on remarque parfois des chablis de grands arbres. Les ouvertures ainsi créées pourraient, avec l'aide du feu, permettre l'installation d'espèces savanicoles qui joueraient un rôle dans la reconstitution forestière, mais ne seraient alors pas véritablement les témoins d'une avancée forestière.

Le terme de lisière est le plus souvent appliqué à la zone de reconstitution qui suit le front forestier (GILLISON, 1970). C'est ce que SPICHIGER (1977) appelle la lisière sensu-lato. La lisière sensu-stricto est, pour cet auteur, le front forestier lui-même, matérialisé par la fin de la dominance des Graminées savanicoles. Une telle limite, si la savane est une savane dérivée -au sens de KEAY-, est par nature dynamique et ne doit son apparente stabilité qu'au passage régulier des feux. Elle sépare en effet, comme nous l'avons indiqué au début de ce chapitre, deux biocénoses de maturités différentes liées par des relations dynamiques. La savane est alors considérée comme une biocénose perpétuellement rajeunie.

Une analyse fine de la structure des lisières a conduit SPICHIGER (op. cit.) à associer à la lisière s. str. la notion de "frange" qu'il définit ainsi : "Une forêt est frangée de part et d'autre de la lisière s. str. par une population souvent homogène de plantes caractéristiques des lisières. Si la frange est dans la zone forestière de la zone de transition, c'est une frange intérieure ; si elle est dans la partie savanienne, c'est une frange extérieure". Ces franges correspondent à la notion d'écotone au sens de VAN LEEUWEN (1966). Le milieu y est instable, la variabilité spatiale faible, la végétation relativement pauvre en espèces dont la plupart sont représentées par de nombreux individus.

Sur la figure II.8 a et b, qui représente la répartition des herbacées et des jeunes arbres ou arbustes le long d'une ligne transect traversant une forêt-galerie, la présence de ces franges est bien visible. C'est en particulier le cas sur la partie droite du graphique où Aspilia helianthoides, Scleria canaliculato-triquetra (S. lagoënsis), Aframomum latifolium, constituent l'essentiel de la frange extérieure, alors que Costus afer, Aframomum sceptrum, Leea guineensis, Oplismenus Burmanii, Asystasia gangetica forment la frange intérieure. On remarque de plus, parmi les pionnières ligneuses ou subligneuses, de nombreuses lianes : Secamone afzelii, Dioscorea bulbifera, Mezoneuron benthiamianum, Grewia carpinifolia, Uvaria ovata, Paullinia pinnata, Cissus arguta, Canthium hispidum, Lonchocarpus cyanescens, ainsi que de jeunes arbres ou arbustes, Bridelia ferruginea dans la frange savanicole et, plus ou moins mêlés à la frange forestière, Mallotus oppositifolius, Spondias mombin, Malacantha alnifolia, Albizia zygia, Cola gigantea, Antidesma membranaceum, Diospyros abyssinica.

Lorsque la lisière est stable, il existe une zone, décelable à l'analyse architecturale et caractérisée par le port ripicole de ses arbres, qui doit être assimilée à une lisière sensu lato.

Lorsque la lisière est dynamique et que la forêt progresse sur la savane, la lisière sensu lato correspond à une zone de reconstitution forestière. Si celle-ci est suffisamment large, elle représente une transition progressive entre les stades forestiers juvéniles du front pionnier et les stades matures. En ce sens il s'agit d'un écocline (VAN LEEUWEN, op. cit.) où la variation (hétérogénéité) dans l'espace correspond à une variabilité dans le temps. La figure II.9 en donne un exemple relatif à l'avancée du front forestier sur une savane soustraite à l'action des feux.

L'utilisation de la méthode des "limites optimales" (GODRON, 1972 ; GODRON et al., 1974 ; THIEBAUT, 1976 ; DAVID et al., 1979 ; DEVINEAU, 1975 a et b pour l'analyse détaillée de l'exemple présenté ici), qui définit en chaque point d'une ligne une valeur (VRL) d'autant plus forte que les segments séparés par ce point sont différents, met bien en évidence l'originalité structurale de la zone de progression forestière en soulignant sa variabilité spatiale (fig. II.10).

Considérée dans son ensemble, la zone de progression forestière présente une richesse spécifique relativement forte liée, au moins partiellement, à son état d'écocline. Sur 400 m^2, en effet, 70 espèces ont été recensées, alors que 30 seulement l'ont été, sur la même surface, dans la forêt riveraine adjacente.

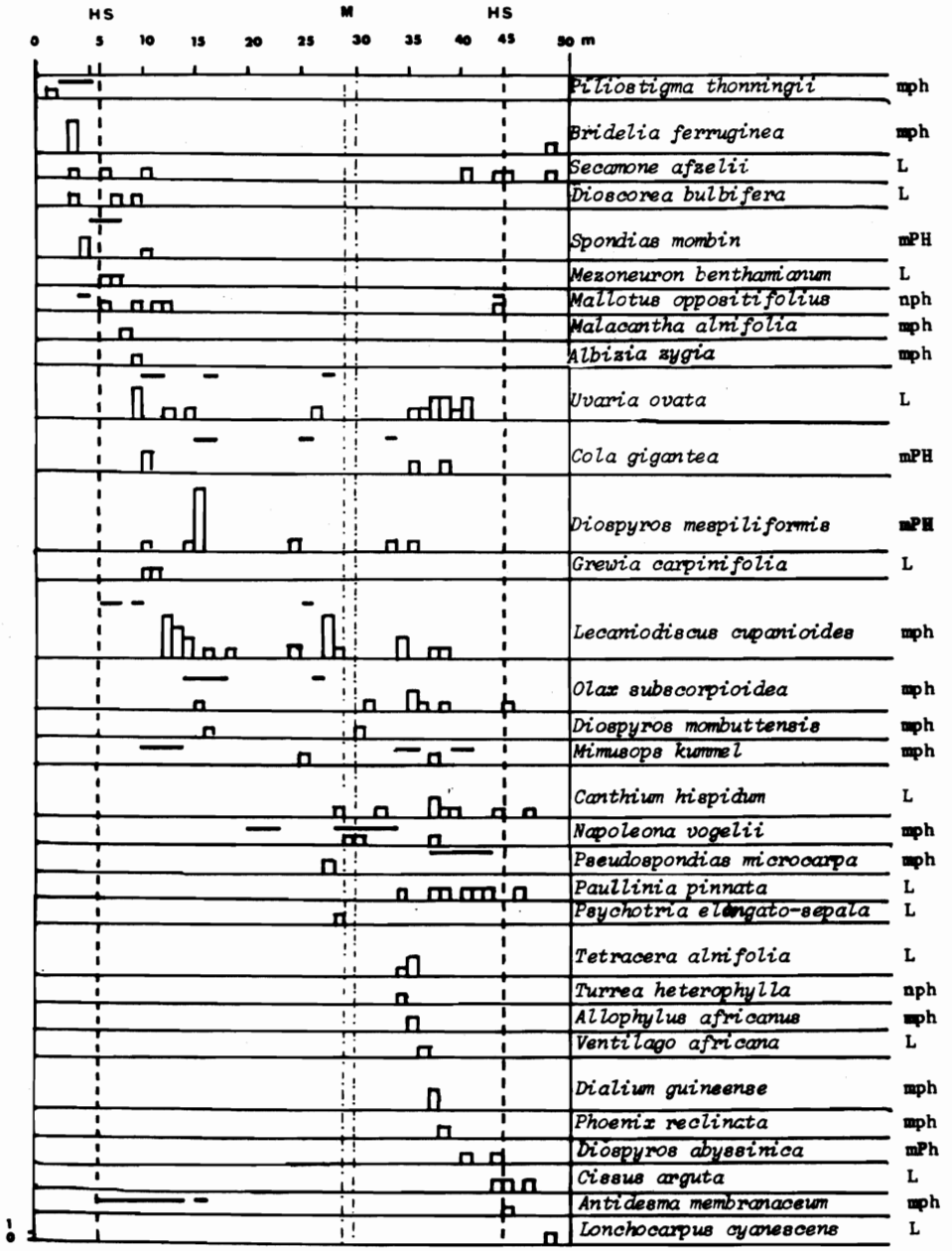


Fig. II.8a. Répartition des jeunes arbres et lianes le long d'une ligne transect, traversant une galerie forestière (représentée fig. II.6) (d'après DEVINEAU, 1975). HS : limites des Graminées de savane.

Deux zones principales y ont cependant été distinguées, qui peuvent être considérées comme deux stades successifs de la reconstitution forestière. Dans la première, située immédiatement à la suite du front forestier, se trouvent plusieurs espèces caractéristiques des franges forestières : Oplismenus Burmanii, Scleria lithosperma, Cyperus diffusus, de plus Allophylus africanus, Mallotus oppositifolius, Landolphia togolana, Baphia pubescens s'y régénèrent préférentiellement. Dans la seconde apparaissent

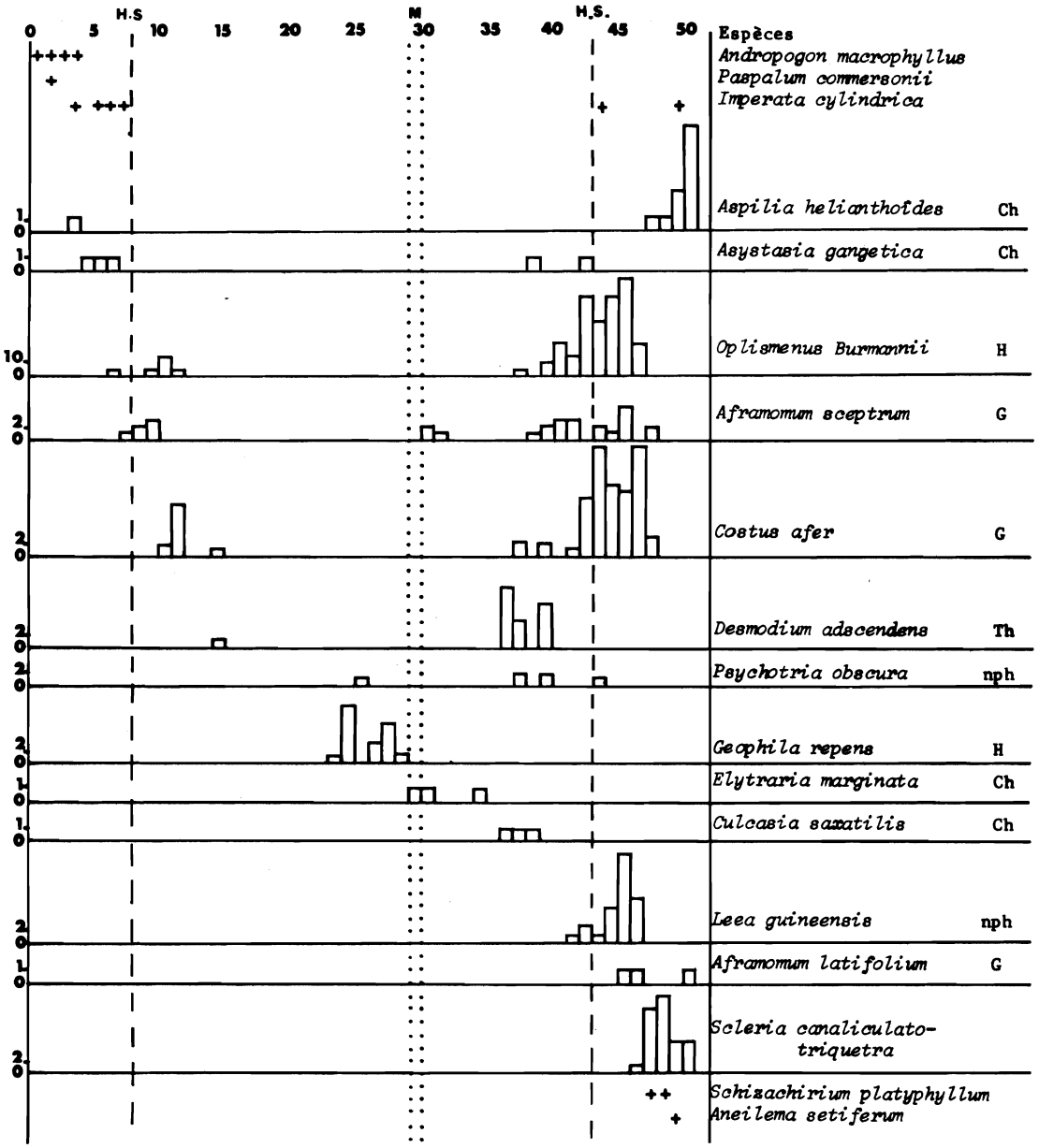


Fig. II.8b. Répartition des herbacées et des suffrutex le long d'une ligne transect traversant une galerie forestière (représentée fig. II.6) (d'après DEVINEAU, 1975). HS : limites des Graminées de savane.

des espèces typiques des sous-bois clairs ou des trouées des forêts semi-décidues : Olyra latifolia, Anchomanes difformis, Centhotheca lappacea, Erythroxylum emarginatum, Teclea verdoorniana (fig. II.11 a et b).

Dans le V baoulé, la progression forestière sur la savane est souvent favorisée par l'implantation de cultures sur les lisières. C'est ce qu'ont bien montré SPICHIGER et al. (1973) et BLANC-PAMARD (1979) : "L'absence de feu sur la parcelle d'abord induite par l'homme pendant les deux années de

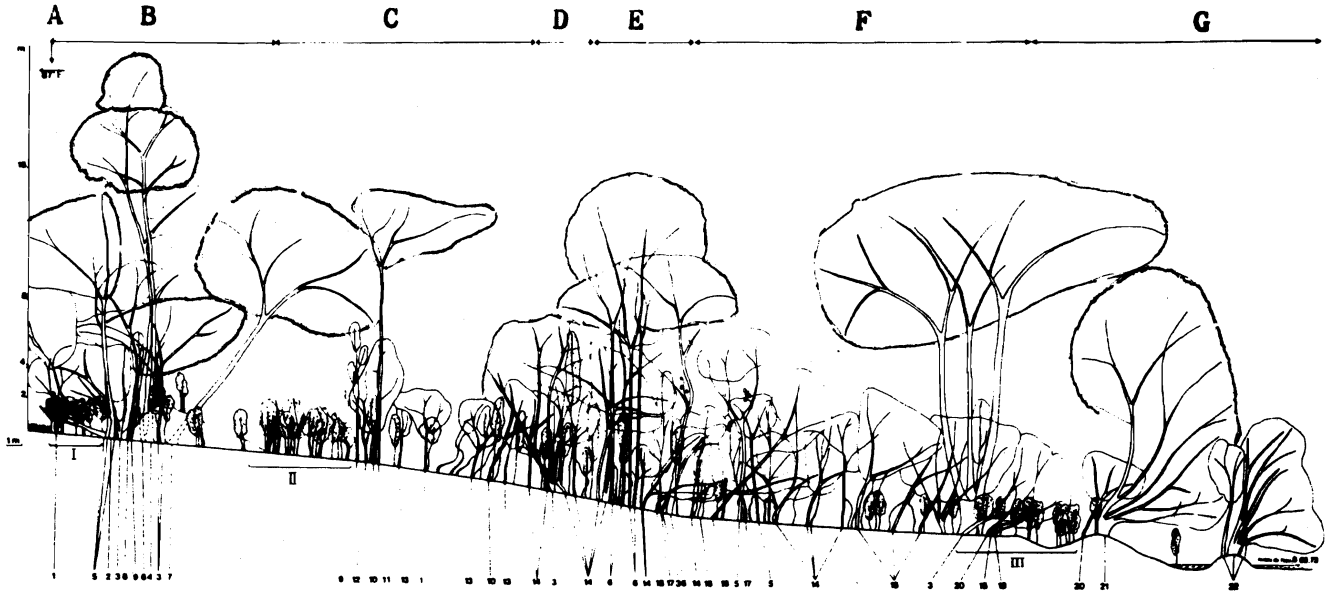


Fig. II.9. Profil transect réalisé sur la forêt riveraine du Bandama -Lamto, Côte d'Ivoire- (d'après DEVINEAU, 1975).

1 *Mallotus oppositifolius*
2 *Lannea welwitschii*
3 *Baphia pubescens*
4 *Cola gigantea*
5 *Mimusops kummel*
6 *Dialium guineense*
7 *Erythropleum guineense*
8 *Malacantha alnifolia*
9 *Diospyros mespiliformis*
10 *Teclea verdoorniana*
11 *Holarrhena floribunda*
12 *Dichrostachys glomerata*
13 *Erythroxylum emarginatum*
14 *Drypetes parvifolia*
15 *Strychnos* sp.
16 *Pancovia bijuga*
17 *Drypetes floribunda*
18 *Cassipourea congoensis*
19 *Cynometra megalophylla*
20 *Morelia senegalense*
21 *Cola laurifolia*
22 *Pterocarpus santalinoides*

I : fourré de lisière à *Mallotus oppositifolius, Elaeis guineensis, Lecaniodiscus cupanioides* ; II : fourré à *Drypetes floribunda, Uvaria ovata, Mallotus oppositifolius, Dialium guineense, Holarrhena floribunda, Allophylus spicatus, Croton nigritanus, Griffonia simplicifolia* ; III : fourré à *Croton scarciesii, Coffea rupestris, Psychotria vogeliana.*

A : lisière *s. st.* forêt-savane (zone protégée des feux depuis plus de dix ans) ; B : ancien bosquet de savane sur butte (termitière ?) ; C : zone de reconstitution forestière sur une ancienne savane de bas-fond à *Dicrostachys* (12). Remarquer la plus grande "jeunesse" des parties externes de cette zone, conséquence d'une reforestation par contact à partir de la lisière ; D : zone présumée de l'ancienne lisière ; remarquer le "comportement ripicole" de certains vieux arbres ; E : zone de reconstitution forestière plus âgée que la précédente (C), sans doute est-ce l'ancienne lisière *s.l.* ? Elle semble pouvoir évoluer vers une architecture à trois strates telle que nous l'avons décrite (DEVINEAU, 1975) ; F : forêt riveraine proprement dite ; remarquer la simplification de l'architecture forestière : une strate principale moyenne ferme l'ensemble forestier, la strate supérieure, très disjointe, n'est constituée ici que d'un *Cynometra* ; G : zone de bord de rive où le comportement ripicole des arbres domine.

Les tiges dont le diamètre est inférieur à 5 cm ont leur couronne surchargée en pointillé .
Profondeur du profil : 10 m.

culture, puis conséquence de l'élimination des graminées par des sarclages répétés, a un effet positif sur les espèces forestières qui n'ont plus à souffrir de la concurrence graminéenne".

Après l'abandon de la culture, la parcelle est d'abord envahie par des rudérales et par des plantules de certaines espèces forestières. Il se constitue ensuite une brousse forestière qui forme généralement un fourré d'environ quatre mètres de haut. La sylvigenèse se poursuit alors et les

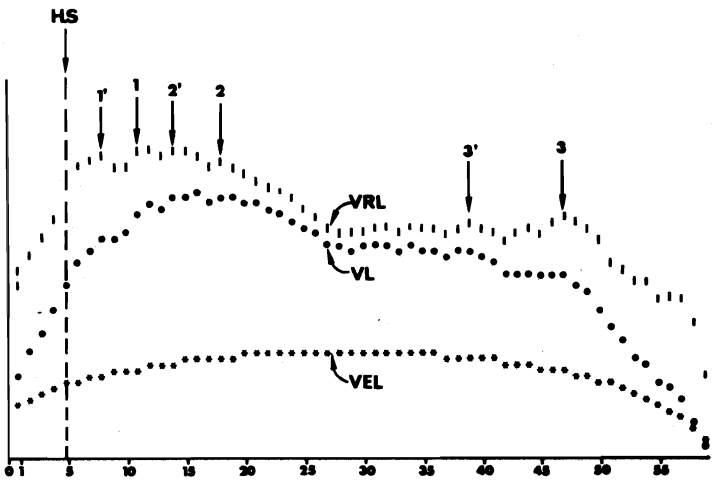


Fig. II.10. Valeurs des "limites optimales" obtenues sur une ligne transect traversant la forêt riveraine du Bandama (représentée fig. II.9) (d'après DEVINEAU, 1975).

Pour chaque espèce la valeur de la limite à une césure est :

$VL = \log_2 C_N^n - \log_2 C_{N1}^{n1} - \log_2 C_{N2}^{n2}$

N étant le nombre total de segments de la ligne ;

n étant le nombre de présences de l'espèce sur la ligne ;

N1 le nombre de segments à gauche de la césure ;

n1 le nombre de présences de l'espèce à gauche de la césure ;

N2 le nombre de segments à droite de la césure ;

n2 le nombre de présences de l'espèce à droite de la césure ;

$\log_2 C_N^n$ représente "l'hétérogénéité" totale relative à l'espèce sur l'ensemble de la ligne ;

$\log_2 C_{N1}^{n1}$ et $\log_2 C_{N2}^{n2}$ représentent respectivement "l'hétérogénéité" relative à la partie gauche et à la partie droite ;

Ve(L) est pour chaque césure la valeur théorique de la limite (espérance mathématique) ;

Vr(L) est le rapport VL/Ve(L) qui est la valeur relative de la limite. C'est la valeur qui est à prendre en considération pour fixer la limite des zones.

HS : lisière *s. st.* (limite des graminées de savane) ; 1, 1', 2, 2', 3, 3' : principales limites.

différents éléments constitutifs de la forêt se mettent progressivement en place. Ce phénomène est particulièrement net sur les lisières des forêts de plateaux, mais existe aussi sur les lisières de galeries forestières (BLANC-PAMARD, op. cit.).

D'un endroit à l'autre des différences peuvent apparaître. Elles concernent essentiellement la vitesse du processus de reconstitution et la dominance plus ou moins marquée de telle ou telle espèce. Ces différences peuvent avoir des causes diverses et en particulier être liées à la richesse des sols. BLANC-PAMARD (op.cit.) décrit ainsi près de Groudji une progression forestière "originale à la fois par son allure et par les espèces du recrû" qui se déroule sur des sols particulièrement riches issus de roches vertes avec

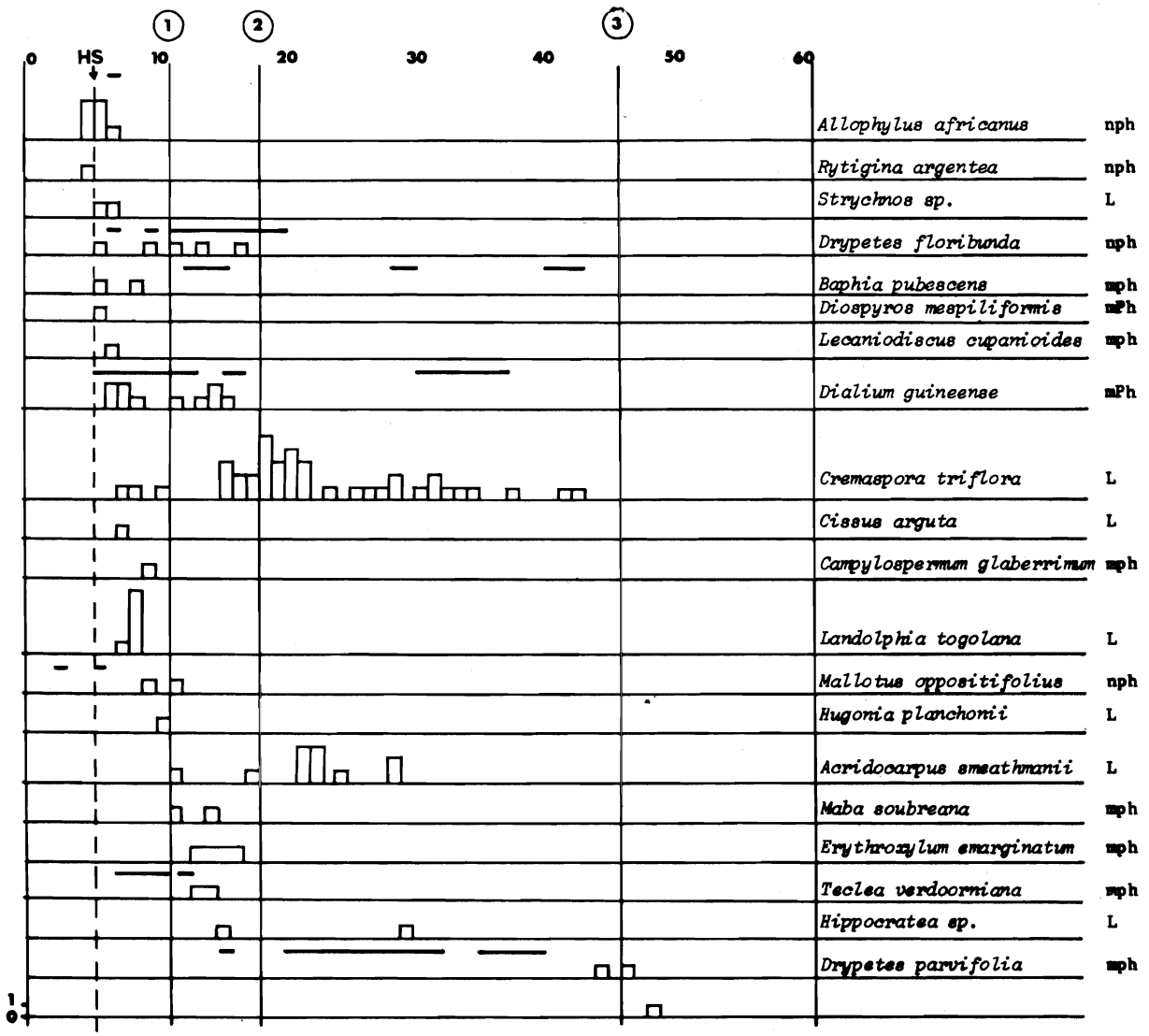


Fig. II.11a. Répartition des jeunes arbres et lianes le long d'une ligne transect traversant la forêt riveraine du Bandama (représentée fig. II.9) (d'après DEVINEAU, 1975). 1, 2, 3' , 3 : place des limites obtenues fig. II.10 ; HS : limite des Graminées de savane.

une nette dominance de l'espèce Ficus capensis.

Cette observation peut être rapprochée de ce qui a été constaté à Lamto sur une parcelle de reconstitution forestière où la richesse du sol semble favoriser les espèces les plus compétitives qui deviennent alors très dominantes (DEVINEAU et al., 1984).

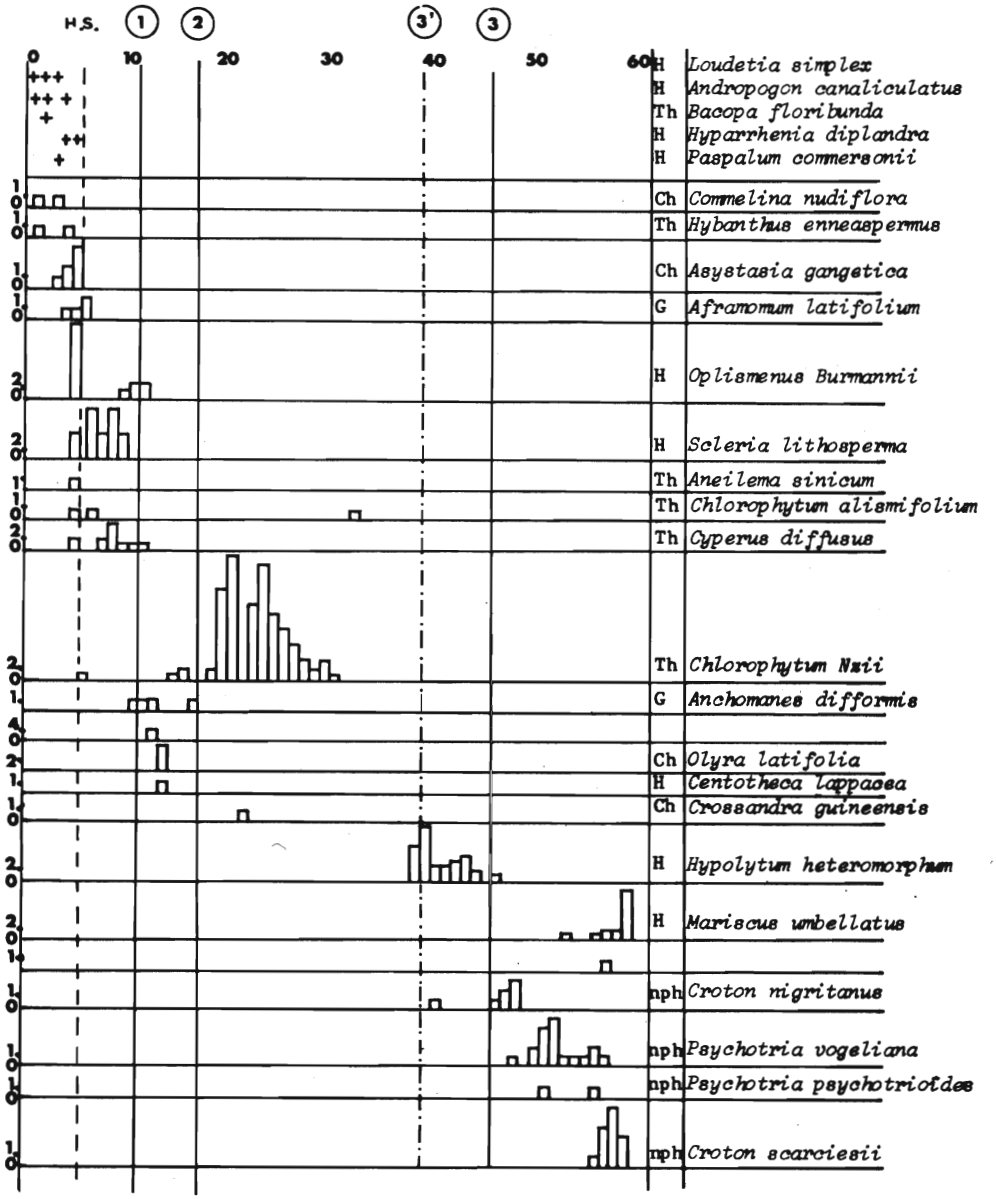


Fig. II.11b. Répartition des herbacées et des suffrutex le long d'une ligne transect traversant la forêt riveraine du Bandama (représentée fig. II.9) (d'après DEVINEAU, 1975). 1, 2, 3, 3' : place des limites obtenues fig. II.10) ; HS : limite des Graminées de savane.

C. EVOLUTION DANS LE TEMPS DE LA MOSAÏQUE FORÊT-SAVANE

SPICHIGER et al. (1981) ont suivi, grâce à des photographies aériennes, les transformations de la végétation entre 1952, 1969 et 1975, près de Béoumi dans le nord-ouest du V baoulé, sur substrat granitique.

Durant la première période (1952-1969), l'extension des brousses secondaires se fait nettement aux dépens des savanes à Pennisetum purpureum. Sur les 2 250 hectares inventoriés, 237 (soit 9 %) viennent ainsi augmenter

la surface des formations forestières de plateau ; le gain annuel moyen est donc de 0,5 %. Pour ces auteurs "ce dynamisme s'explique par un changement de certaines pratiques traditionnelles de chasse et de culture". Ils attribuent ainsi à l'incitation à la culture du caféier et à l'interdiction des feux de brousse faite par l'administration à la fin des années 50 un rôle déterminant dans l'évolution du processus. Les caféiers ont été en effet plantés en forêt et en savane de plateau à Pennisetum. "Profitant de l'éradication du Pennisetum, de l'ombrage et surtout de l'absence de feu, la végétation mésophile a recolonisé les anciennes plantations qui se sont rapidement embroussaillées" (SPICHIGER et al., op. cit.).

Les massifs forestiers se dégradent néanmoins et sont remplacés par des formations secondaires basses. En effet le temps de jachère de 6 à 7 années qui suit les cultures traditionnelles ne permet pas à une véritable forêt de s'installer.

Durant la seconde période (1969-1975) une pression anthropique plus forte et une mécanisation des moyens de culture modifient le sens de cette évolution et, selon les auteurs, "induisent et entretiennent la savanisation".

Les galeries forestières elles-mêmes, stables jusque là, sont attaquées.

HIERNAUX (1975) a réalisé un travail semblable entre 1952, 1962 et 1969 sur le terroir d'Andobo-Alluibo, aux environs de Sakassou dans le sud-est du V baoulé. En 1952, les savanes dominent dans la partie ouest de la zone étudiée, sur granites ; dans la partie est, sur schistes, ce sont les forêts qui dominent.

L'évolution enregistrée est importante. L'estimation en pourcentage que nous en avons réalisée à partir des excellents documents fournis par HIERNAUX (op. cit., p. 107), montre que, sur schistes, 35 % du territoire s'est transformé de savane en forêt entre 1952 et 1969, la progression annuelle étant ainsi de l'ordre de 1,8 %. Si l'on tient compte du fait qu'à l'origine la moitié environ de la zone sur schistes était forestière, il s'agit là, comme l'indique l'auteur, d'une véritable "prise en masse" qui intervient après une fermeture plus ou moins rapide du couvert arbustif savanicole.

Sur granites, l'évolution, bien que nette, est cependant moins spectaculaire. Toujours à l'aide du document établi par HIERNAUX, nous avons estimé à environ 13 % le gain de territoire par les forêts entre 1952 et 1969, soit une progression annuelle de 0,8 %, valeur légèrement supérieure à celle trouvée par SPICHIGER et al. pour la même période dans la région de Béoumi. Il s'agit pour l'essentiel d'une progression de lisière, mais qui touche aussi les galeries forestières.

La dynamique de la végétation se fait dans le seul sens de la savane se transformant en forêt ; c'est aussi l'évolution la plus généralement constatée dans le V baoulé.

Il n'y a pas, sur le terroir d'Andobo-Alluibo, de savanisation à partir de la forêt. D'une manière générale, l'étude menée par HIERNAUX (1975) montre que l'éventualité d'un retour des jachères à la savane se vérifie assez mal dans le V baoulé. Elle semble néanmoins possible si un régime régulier des feux s'installe, surtout si le couvert ligneux est faible. L'observation de SPICHIGER et al. (op. cit.) sur l'évolution possible des jachères en savane après défrichement mécanisé, confirme tout à fait cette dernière hypothèse.

La mise en culture traditionnelle se traduit toujours par une éradication totale des herbes, mais les arbres sont maintenus dans certaines proportions. Il s'ensuit généralement une certaine uniformisation du peuplement car "culture après culture on aboutit à une adaptation progressive de la structure du peuplement ligneux aux modèles culturaux" (HIERNAUX, op. cit.).

En forêt, les jachères qui suivent les défrichements aboutissent à un fourré bas qui s'élève progressivement. De nouveaux défrichements interviennent généralement avant que la forêt ne soit reconstituée, ce qui contribue au maintien des brousses secondaires. Néanmoins les ligneux très hauts sont généralement épargnés. Il en résulte, selon HIERNAUX, que "la pression agricole tend à homogénéiser la valeur du recouvrement des mégaphanérophytes autour d'une moyenne faible".

En savane la pression agricole semble entraîner "une fermeture du peuplement arbustif même si, à court terme, la mise en culture peut se traduire par une régression du peuplement ligneux". Entre 1952 et 1969, en effet, une grande partie des formations savanicoles de la région d'Andobo-ALluibo a présenté une fermeture plus ou moins rapide du couvert.

L'évolution est cependant très variable d'un point à un autre de la zone étudiée et, remarque HIERNAUX (1975), elle se fait par plages, indépendamment du type de formation de départ, ce qui pourrait être lié à la technique de l'agriculture itinérante. Les champs sont en effet "fréquemment groupés et l'on peut penser que les perturbations amenées par l'installation d'un groupe de champs dans un secteur sortent des limites étroites des parcelles mises en culture pour intéresser toute la plage de savane environnante, principalement en ce qui concerne le rythme des feux" HIERNAUX, op. cit.).

Les pratiques culturales traditionnelles ont ainsi en savane un rôle

important dans le déclenchement des processus dynamiques, en particulier parce qu'elles modifient le régime des feux. Néanmoins, le climat et les conditions édaphiques déterminent la vitesse du processus dynamique, ce qui peut expliquer la coïncidence, mentionnée plus haut, entre les limites des grandes unités de la mosaïque, -les secteurs définis par HIERNAUX (1975)-, et celles du substrat édaphique et du climat.

L'évolution d'une mosaïque forêt-savane du sud-Bénin a été décrite par PROFIZI (1982) à partir de photographies aériennes réalisées en 1954, 1968 et 1981. La végétation se compose de savanes et de forêts claires à Lophira lanceolata, ainsi que de forêts, bosquets et fourrés forestiers.

On constate, entre 1954 et 1981, une progression importante des fourrés forestiers aux dépens des formations à Lophira. Le phénomène a été décrit en détail par PARADIS et al. (1978) qui mettent en évidence le rôle des boqueteaux dans la reforestation : "en s'étendant en superficie et en hauteur, ces boqueteaux se rejoignent et forment une forêt basse". L'extension des boqueteaux se fait par leurs lisières comme l'attestent la présence de"Lophira "gênés" en lisière de bosquet" et celle de "troncs de Lophira pourris dans de nombreux boqueteaux" (PARADIS et al., op. cit.).

On constate en outre une faible progression forestière aux dépens des zones cultivées, mais aussi une régression forestière en faveur des cultures. Ce dernier phénomène s'accentue dans la période la plus récente (1968-1981). Le gain des formations forestières, fourrés et forêts, atteint 3,22 % du territoire (soit 0,1 % par an). PROFIZI (1982) indique cependant que cette valeur est sans doute un peu sous-estimée par suite de la régression forestière au profit des cultures.

Dans la même région, mais un peu plus au nord, l'impact de l'action humaine sur la forêt de la Lama a été décrit par PARADIS et al. (1977). Les auteurs mettent nettement en évidence l'extension des cultures à l'intérieur de la forêt et notent que des espèces de savane commencent à s'installer sur certaines parcelles anciennement défrichées. Pour MONDJANNAGNI (1969) cela constitue un cas de savanisation anthropique. Constatant par ailleurs que forêts, fourrés et savanes se trouvent sur les mêmes sols, l'auteur attribue l'origine de ces savanes à l'activité humaine : "partout où celle-ci se poursuit aujourd'hui par les feux annuels et les cultures il y a savane, là où elle a cessé ... s'est mis en place un fourré" (PARADIS et al., op. cit.).

La présence d'Anogeissus leiocarpus dans les stades pionniers, chablis ou lisière, de la forêt de la Lama conduit à considérer celle-ci comme une formation relativement sèche. En Côte d'Ivoire, en effet, la limite méridionale de l'Anogeissus est approximativement la latitude de Bouaké (GUILLAUMET et al., 1971, p. 223).

L'évidence d'une savanisation anthropique semble ainsi d'autant plus nette aux auteurs qu'ils ont étudié des formations plus sèches. Elle ne semble pas faire de doute pour PARADIS et al. (1977) dans une forêt dense sèche de transition avec la forêt semi-décidue. SPICHIGER et al. (1981) en confirment nettement la possibilité, au nord du V baoulé, dans la région de Béoumi sur des jachères intervenant après des défrichements importants. Pour HIERNAUX (1975), en revanche, l'hypothèse d'une savanisation après jachère se vérifie mal dans les forêts plus humides du sud du V baoulé.

Ces observations s'ajoutent à bien d'autres qui avaient permis à R. SCHNELL (1970, p. 224) de conclure, en plein accord avec ce qui vient d'être dit : "ce ne serait que dans les régions plus sèches ou sur des sols très défavorables, que les forêts denses actuelles pourraient après défrichement, être récemment remplacées par des savanes".

L'hypothèse d'une savanisation à partir des formations mésophiles des marges du bloc forestier ne peut cependant pas être écartée. La création de savanes y dépend, comme dans tous les autres cas, de la possibilité d'installation de feux réguliers. C'est pourquoi des variations climatiques même minimes peuvent avoir des conséquences importantes. Nous avons indiqué (DEVINEAU, 1976) que la pénétration des feux par les litières sur les lisières forestières était liée à la présence d'une période sans pluie précédant l'incendie. Un sécheresse plus accentuée peut même entraîner de véritables feux de forêt. Nous avons ainsi constaté à Lamto, en 1981, après une série d'années sèches (cf. chap. I), de nombreux incendies touchant essentiellement des brousses forestières, certaines assez évoluées. Nous n'avons pu, à l'époque, faire une étude précise de l'impact du feu sur les formations forestières, mais nous avons noté sur les marges du bloc forestier, au long de la route menant à Abidjan, entre Lamto et le col des cacaoyers, l'importance exceptionnelle des incendies de brousses forestières. Ces forêts mésophiles du contact peuvent donc brûler lors d'années particulièrement sèches, soit totalement, s'il s'agit de fourrés ou de brousses secondaires, soit seulement en sous-bois, épargnant les grands arbres, s'il s'agit de formations secondaires plus évoluées. HALL et al. (1981) ont d'ailleurs fait de

ces forêts, au Ghana, une *fire zone subtype* de la forêt semi-décidue (cf. chap. I).

Les problèmes posés par le contact forêt-savane en Afrique sont assez universels et se retrouvent sous des formes très voisines à des latitudes très diverses dans d'autres parties du monde. La problématique du contact entre phytocénoses herbacées et phytocénoses forestières reste en effet toujours très semblable. Elle se développe autour de l'origine endogène ou exogène des limites observées.

Les mosaïques de formations caractérisent en effet souvent les transitions entre grands types de végétation. Ainsi le passage de la forêt boréale américaine à la toundra se fait par une large zone de transition qui est une mosaïque de communautés végétales forestières et herbacées, aux limites nettes liées à une mosaïque de conditions édaphiques (MARR, 1948 ; KREBS, 1978).

En Amérique du Sud, la zone de contact entre les forêts tropicales sèches qui prolongent le bloc forestier équatorial amazonien et les cerrados du Mato-Grosso brésilien est une mosaïque forêt-savane où les galeries forestières sont bien développées. Les relations entre végétation et conditions édaphiques y semblent assez complexes. ASKEW et al. (1970, 1971) indiquent que la forêt tropicale sèche est ici proche de sa limite climatique. La texture du sol, par l'influence qu'elle a sur le régime hydrique, affecte la localisation précise des lisières. Néanmoins, l'étude de l'évolution annuelle du niveau de la nappe et celle de l'humidité du sol ont montré qu'il existe un large chevauchement des tolérances des phytocénoses adjacentes aux régimes hydriques des sols. ASKEW et al. (op. cit.) en concluent que le caractère abrupt des lisières est dû à des facteurs autres que le régime hydrique du sol. De plus, d'après ces auteurs, les lisières seraient dans ce cas dynamiques, la forêt se développant aux dépens du cerrado. De ce fait les relations observées entre localisation de la forêt et caractères édaphiques seraient temporaires.

De nombreux autres exemples pourraient être cités où un lien semble apparaître entre les limites morphopédologiques et celles de la couverture végétale. C'est le cas du Chaco argentin, mosaïque de galeries forestières, de forêts sèches et de savanes qui fait la transition entre la pampa ou les formations xérophiles du Monte et la forêt tropicale (HAUMAN, 1931 ; BARTHELEMY et al., 1970), ou encore le cas de la mosaïque forêt-savane des Llanos vénézuéliens (SILVA et al., 1971 ; BLANCK, 1976).

Souvent, le rôle des feux et du pâturage par la faune sauvage est envisagé (KREBS, 1978 ; LOOMAN, 1977), ainsi que le rôle de l'homme. HOOK (1971) met par exemple en évidence un effet favorable des cultures en lisière sur la reforestation de savanes d'Amérique du Sud. Souvent aussi le maintien de formations herbacées sous des climats propices à une végétation forestière amène à considérer le rôle des fluctuations paléoclimatiques. Il en est ainsi de certaines faciès de la prairie américaine (KREBS, 1978 ; LOOMAN, 1977) ou pour les cerrados du Brésil inclus dans la forêt amazonienne et qui sont considérés comme des témoins de périodes climatiques plus sèches (LEMEE, 1967).

L'hypothèse d'une telle origine paléoclimatique des savanes africaines a été solidement étayée par divers auteurs, elle se fonde en particulier sur l'existence bien établie d'une période sèche coïncidant avec le refroidissement et la baisse du niveau des océans, liés à l'apogée de la dernière période glaciaire il y a 18 à 20 000 ans (BERNARD, 1962 ; AUBREVILLE, 1964). Depuis, le climat est devenu progressivement plus humide.

Cette dynamique climatique a induit une dynamique des formations végétales qui s'est traduite par une transgression forestière, comme le montrent, par exemple, les travaux de GUILLAUMET (1967).

La dynamique forestière observée actuellement en Afrique de l'Ouest correspond-elle à cette transgression ou se situe-t-elle sur une autre échelle de temps ? PELTRE (1977), tentant de répondre à cette question, en souligne toute la difficulté. Les études sur la mosaïque forêt-savane citées ci-dessus indiquent cependant que la progression forestière est rapide actuellement. Même la plus faible valeur de progression forestière donnée par PROFIZI (1982), pour des formations relativement sèches, indique qu'au rythme actuel le territoire étudié par cet auteur serait reforesté en moins de dix siècles. Il ne faudrait alors qu'un peu plus d'un demi-siècle pour que la partie sur schistes du terroir d'Andobo-Alluibo étudié par HIERNAUX (1975) soit totalement conquise par des formations forestières ! Certes, ce dernier exemple est tout à fait extrême. De plus, il n'est pas certain qu'ailleurs la forêt puisse s'installer dans toutes les positions topographiques, en particulier en bas de pente. Néanmoins la vitesse des évolutions constatées ne semble pas compatible avec celle d'une transgression forestière régulière depuis 20 000 ans. Peut-être est-elle liée à une oscillation climatique de période plus courte favorable à la forêt. Peut-être, comme certains l'envisagent, cette dynamique est-elle le résultat de l'activité hu-

maine, soit directement par ses cultures, soit indirectement par la modification du régime des feux ou même la destruction des grands herbivores qui, lorsqu'ils sont présents, peuvent contribuer au maintien des formations herbacées. Une telle hypothèse a été faite pour certains biotopes (prairie américaine) ; de plus, HIERNAUX (1975) a indiqué dans son travail sur le V baoulé que le pâturage pouvait avoir des effets voisins de ceux du feu sur le maintien des savanes. Dans le cas des troupeaux domestiques, une action favorable à l'apparition de brousses secondaires a cependant été montrée par divers auteurs (CESAR, 1975 ; BOUDET, 1966 ; BLANC-PAMARD, 1979).

Enfin les divers résultats que nous avons présentés indiquent que, si la progression forestière se fait à partir des lisières, il ne faut pas considérer qu'elle se réalise à partir des seules marges du bloc forestier. Elle concerne aussi des îlots forestiers déjà présents en savane, ou même des bosquets ou boqueteaux néoformés.

*

Chapitre III

COMPOSITION FLORISTIQUE ET STRUCTURE DES FORMATIONS FORESTIÈRES D'UNE MOSAÏQUE FORÊT-SAVANE EN ZONE GUINÉENNE (LAMTO 5°02'W ,6°13'N)

Il est généralement admis qu'à la suite d'une perturbation -c'est-à-dire d'un mécanisme qui limite la phytomasse végétale en causant sa destruction totale ou partielle (GRIME, 1979)- la végétation se reconstitue -en une évolution souvent qualifiée de linéaire- par une série de stades successifs plus ou moins clairement individualisés et caractérisés chacun par leur flore et leurs structures spatiales et spécifiques.

Les espèces présentes à chacun de ces stades modifient les conditions du milieu à l'origine favorables à leur implantation. Si le nouvel environnement ainsi créé ne permet pas la régénération des espèces en place, celles-ci sont remplacées par des espèces mieux adaptées et la végétation évolue. Finalement la succession aboutit en l'absence de nouvelle perturbation à un peuplement où les espèces en place pourront se régénérer : la composition floristique y sera désormais stable et principalement déterminée par le climat (climax). Les seules évolutions qui pourront s'y produire seront cycliques et la variabilité spatiale y sera liée à l'existence de phases (voir par exemple GOUNOT, 1969).

Il s'agit là en fait de "biocénoses potentielles" (DUVIGNEAUD, 1980) qui déterminent une tendance évolutive, car la végétation réelle que l'on observe dans une région géographique donnée résulte de l'interaction entre cette tendance et de continuelles perturbations de nature et de fréquence variées. Cette végétation réelle est donc le plus souvent une mosaïque de sta-

des et de phases dont l'analyse doit révéler la signification dynamique.

OLDEMAN (1978, 1979 et in HALLE et al., 1978) précise ces notions dans le cas des forêts tropicales dont il décrit la sylvigenèse. Ce terme désigne le processus par lequel l'architecture forestière est mise en place, que le point de départ soit un sol nu ou au contraire une ouverture créée par un chablis dans une forêt déjà existante.

Les cycles de la sylvigenèse sont complexes. Ils se caractérisent par des successions de phases qui peuvent être en état de croissance, de maturité ou de sénescence. HALLE et al., (1978, p. 366) remarquent qu'entre un stade jeune et un stade mature d'une phase, les différences floristiques sont minimes. "*Sylvigenesis includes a range of phenomena, for instance, the processes which lead from a recently established, though architecturally unstable forest, to the mature homeostatic forest which may include the same species, in the same proportions, but not at the same development stage*".

Cela se conçoit bien surtout si l'on ne s'intéresse qu'au peuplement ligneux, car le développement d'une phase correspond à la croissance, à la maturité et à la sénescence des arbres qui la composent. Un tel développement correspondra donc à une évolution importante de l'architecture et de la biomasse forestière alors que l'évolution floristique sera faible. Le point est important car il montre que la prise en compte des critères architecturaux est nécessaire dans l'approche synchronique des successions forestières.

On peut cependant penser qu'une analyse floristique très poussée incluant notamment les herbacées, les Mousses, les Fougères et les épiphytes, réactifs du milieu forestier interne, pourrait permettre une analyse assez fine de l'évolution des phases sylvigénétiques, Néanmoins le couplage analyse floristique-analyse architecturale nous semble plus aisé à mettre en oeuvre en forêt tropicale et est probablement plus efficace, surtout dans des forêts relativement "sèches" où le microclimat forestier peut être peu différencié.

L'analyse architecturale ne suffit cependant pas à établir des relations dynamiques entre les différents stades car, comme le souligne GOUNOT (1969, p. 112) "il est nécessaire de démontrer que le milieu exogène correspondant aux différentes communautés est identique". A cet égard, on peut penser avec GUINOCHET (1978, p. 98) que la composition floristique globale est le meilleur témoin des conditions du milieu. Il faut cependant remarquer, comme le souligne cet auteur (op. cit., p. 164), que la précision de l'analyse phytosociologique est telle que l'on obtient de bons résultats -un bon classement des relevés- même si l'on ne prend en compte qu'une partie significative du peuplement.

Dans la présente étude, afin d'assurer une bonne cohérence entre les résultats, les groupements de relevés de l'analyse floristique sont établis à partir des individus ligneux de plus de deux mètres de haut, les seuls pris en compte dans l'analyse architecturale. Par la suite, la recherche des espèces caractéristiques, herbacées comprises, est faite sans que les groupements -établis sur la base du peuplement ligneux seul- soient remaniés.

Finalement, c'est la confrontation entre analyse floristique et analyse architecturale qui va permettre de classer les communautés étudiées et de les ordonner en séries dynamiques.

A. CARACTERISATION DES DIVERS GROUPEMENTS FORESTIERS

1. Technique : l'analyse factorielle des correspondances

L'analyse factorielle des correspondances est une méthode maintenant largement usitée. C'est pourquoi la présentation que nous pensons utile d'en faire a pour projet de définir, aussi simplement que possible, les termes qui seront employés dans la suite du texte, plutôt que d'être une présentation mathématique rigoureuse.

L'analyse factorielle est destinée à l'analyse des tableaux de contingence, mais son usage peut être étendu à d'autres types de tableaux, par exemple des tableaux logiques, forme sous laquelle certaines données seront disposées. Pour simplifier, cependant, nous ne présenterons que l'exemple d'un tableau de contingence en nous fondant essentiellement sur l'ouvrage de VOLLE (1981) et sur le document ronéoté d'un cours sur l'analyse des données (J.P. et F. BENZECRI, 1978).

Soit un tableau qui répartit les individus d'une population E d'effectif total k entre deux caractères I et J (tabl. III.1).

$k_{(i,j)}$ est l'effectif de la case (i, j) ;

$k_i = \sum_{j=1}^{n} k_{(i,j)}$ le total de la ligne i ;

$k_j = \sum_{i=1}^{m} k_{(i,j)}$ le total de la colonne j ;

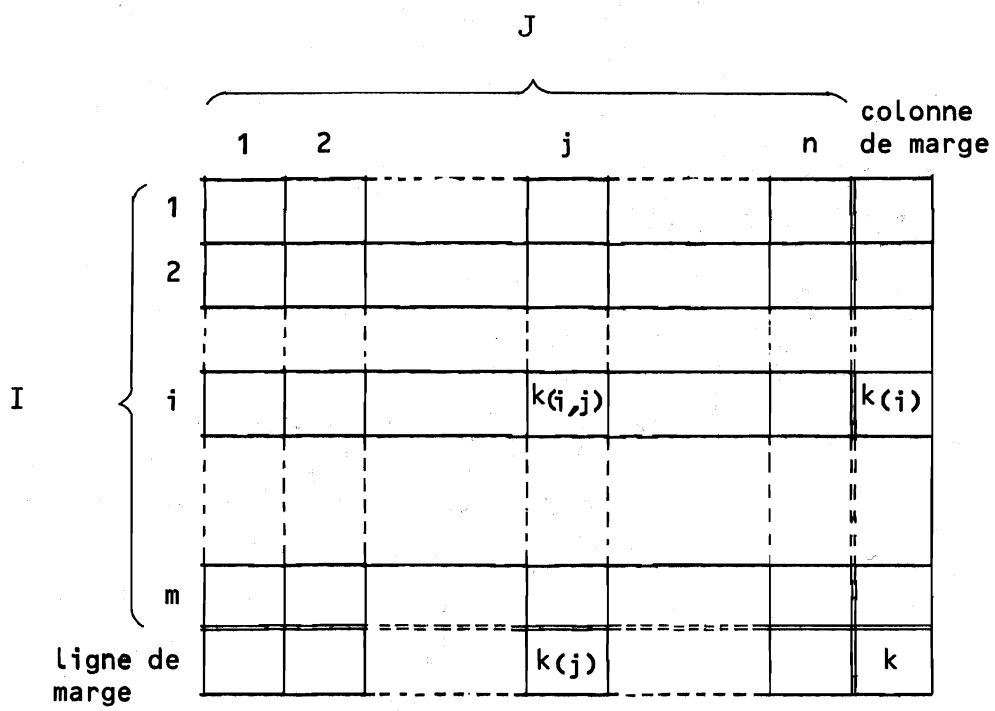
$k = \sum_{j=1}^{n} k_{(j)} = \sum_{i=1}^{m} k_{(i)}$ le total général.

On appelle fréquence relative ou masse de i la valeur $f_{(i)} = k_{(i)}/k$,

masse de j la valeur $f_{(j)} = k_{(j)}/k$ et fréquence relative du couple ij la valeur $f_{(ij)} = k_{(ij)}/k$.

TABLEAU III.1

Définition des termes d'un tableau de contingence.



Le profil d'une ligne (profil de I sur J ou f_J^i) ou d'une colonne (profil de J sur I ou f_I^j) est déduit de la ligne brute de total $k_{(i)}$ en divisant chaque terme $k_{(i,j)}$ par le total de la ligne $-k_{(i)}-$ ou de la colonne $-k_{(j)}-$. Un profil est également défini pour les lignes (f_J) et les colonnes (f_I) de marge.

En représentation spatiale, I sera représenté dans l'espace des profils sur J, et J dans l'espace des profils sur I. On peut donc concevoir deux nuages $N_{(I)}$ et $N_{(J)}$.

Dans le nuage $N_{(I)}$, par exemple, chaque ligne i est représentée par son profil f_j^i auquel on attache la masse de i. Selon les données analysées le nuage sera plus ou moins dispersé autour de son centre de gravité f_J (profil de la ligne de marge ou profil moyen), cela en fonction des distances des différents f_J^i (profil de la ligne i) au profil moyen f_J.

Cette dispersion peut se mesurer par l'inertie du nuage qui s'écrit, si l'on utilise la métrique du χ^2 centrée sur le centre de gravité f_J :

$$I_p(N) = \sum_{ij} \frac{\left(f_{ij} - f_i f_j\right)^2}{f_i f_j}$$

VOLLE (1981) indique que cette expression donne une mesure approchée de l'information apportée par le tableau étudié, et montre le lien qui existe entre inertie et information mutuelle.

L'analyse factorielle a pour objet d'extraire les axes principaux d'inertie de $N_{(I)}$ et, pour chaque axe, l'inertie du nuage le long de l'axe. Le premier axe factoriel est une droite le long de laquelle l'inertie du nuage est maximale, le deuxième axe factoriel est parmi toutes les droites perpendiculaires au premier axe celle le long de laquelle l'inertie du nuage est maximale.

Ces quelques définitions permettent d'exploiter les aides à l'interprétation données par les programmes utilisés et auxquelles nous ferons souvent référence. Ces aides à l'interprétation sont :

- Phi-deux, ou inertie totale du nuage ;
- le tableau et l'histogramme des valeurs propres, qui représentent la part d'inertie relative à chacun des axes ;
- le programme donne ensuite les tableaux des facteurs sur l'ensemble des individus (J sur I) et le tableau des individus sur l'ensemble des facteurs (I sur J). Ces deux tableaux s'interprètent de la même manière. Pour chaque individu (ou facteur) on possède divers renseignements.

Nous retiendrons :

- CPF (α_i), contribution relative du point i à l'inertie expliquée par l'axe ;
- COS2, indique le carré du cosinus de la direction du point (par rapport à l'origine) avec l'axe. Cette valeur permet d'estimer le plus ou moins bon alignement du point sur l'axe ;
- Y, coordonnée de i sur l'axe ;
- $F_{(I)}$ ou $F_{(J)}$ indique la masse à la ligne i -ou à la colonne j- $f_i = k_{(i)}/k$ de l'individu i ;
- PHI2 est l'inertie relative de i (ou de j) par rapport au centre de gravité.

Lorsque des éléments -individus ou modalités- perturbent trop une analyse, s'ils sont par exemple trop excentriques par rapport au nuage, on les met en "éléments supplémentaires". "Ces éléments supplémentaires figurent au tableau brut comme les autres éléments, mais on les exclut des calculs des totaux de lignes et de colonnes, ainsi que de celui du total général... Dans l'analyse, les éléments supplémentaires n'interviennent pas par leur masse,; bien que le total de la ligne et de la colonne correspondante ne soit pas nul.

L'analyse est d'abord faite sans eux, en tenant compte exclusivement des autres éléments de I et de J, dits éléments principaux. Puis dans les résultats ainsi obtenus on insère les éléments supplémentaires" (J.P. et F. BENZECRI, 1978).

Dans la suite de ce travail, les analyses factorielles des correspondances ont été réalisées grâce au programme YAGOL disponible au CIRCE (Centre Inter-régional de Calcul Electronique, Orsay) ; pour traiter les tableaux hétérogènes nous avons préalablement codé les données à l'aide de l'option RECODE du programme POTABLES du logiciel OSIRIS, puis utilisé pour transformer le tableau recodé en tableau logique le programme CODLOG mis au point par Ph. CIBOIS (Maison des Sciences de l'Homme, Paris).

2. Les groupements phytosociologiques

L'analyse floristique des formations forestières de Lamto porte sur une centaine de relevés de 300 m^2 où ont été recensés les individus ligneux de plus de deux mètres de haut. La surface de 300 m^2 répond à la nécessité de définir des zones à architecture homogène car il est difficile de trouver, dans les formations étudiées, des surfaces plus grandes où ce critère puisse être respecté. Elle correspond de plus au début du plateau de la courbe aire-espèce (fig. III.1 et DEVINEAU, 1977). Cette aire minimale ne se rapportebien

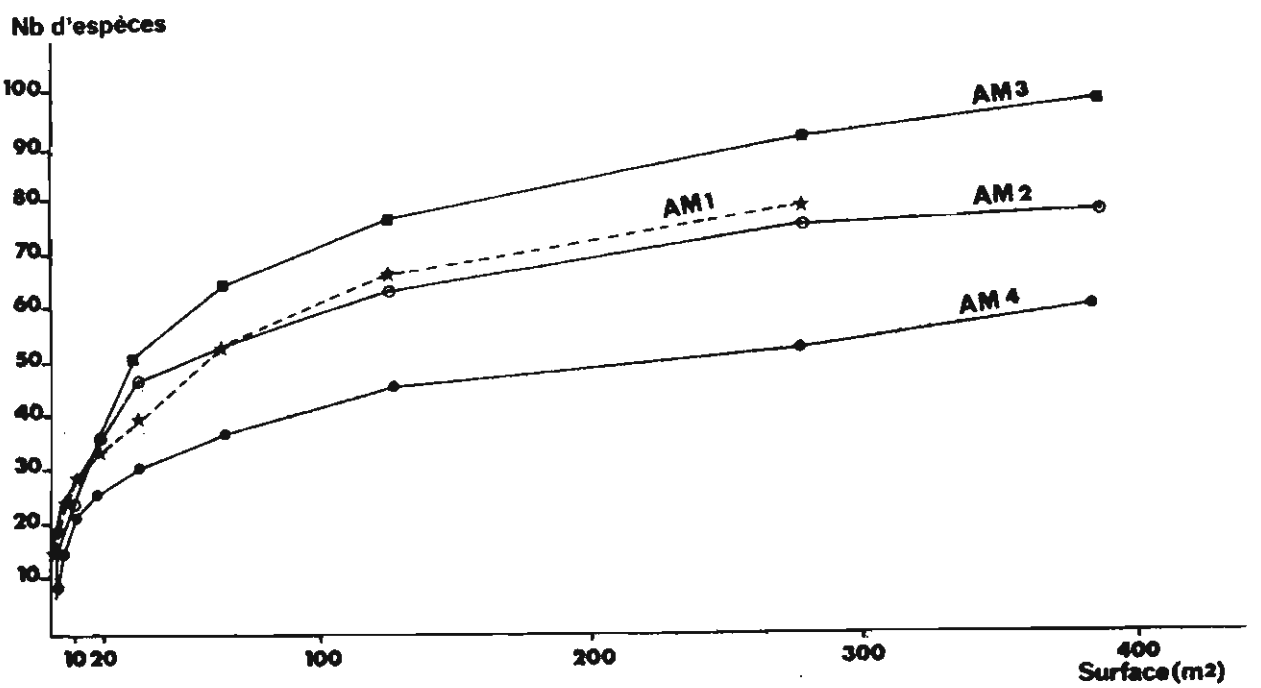


Fig. III.1, Courbes "aires-espèces" en forêt à Lamto. AM1 : forêt de plateau (Yao blé Boka) ; AM2 : îlot forestier (nord de la Réserve) ; AM3 : forêt de plateau (nord de la Réserve) ; AM4 : île du Bandama. (Courbes établies sur l'ensemble du peuplement ligneux et herbacé).

entendu pas à la richesse floristique du groupement forestier dans son ensemble, mais à celle d'une de ses phases. Il s'agit probablement en effet d'un premier plateau. Le nombre d'espèces devrait augmenter ensuite au passage dans une nouvelle phase de la mosaïque forestière car les courbes données pour les forêts tropicales sont généralement ascendantes jusqu'à des surfaces dépassant un hectare (RICHARDS, 1952 ; MANGENOT, 1955 ; HALL et al, 1981 ; ...).

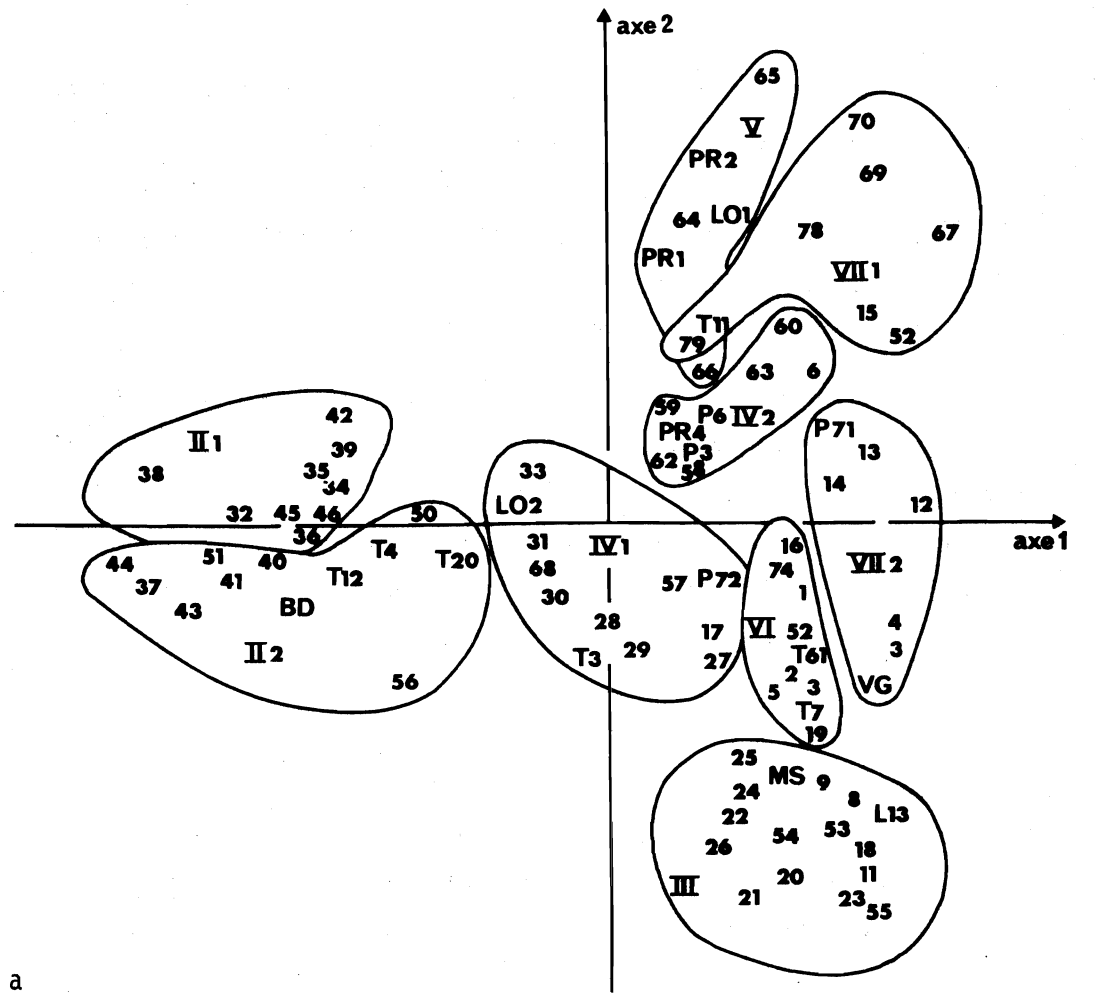
Quatre analyses factorielles successives ont permis d'individualiser sept groupements floristiques principaux. Chacune de ces analyses -hormis la première- a été réalisée en mettant "en supplémentaires" les relevés appartenant aux groupements extraits de l'analyse précédente. C'est ainsi que les deux premières analyses ont permis d'individualiser deux groupes de relevés très excentriques par rapport au nuage : le groupement I et le groupement VII3.

Les relevés appartenant à ces groupements sont mis "en supplémentaires" et une nouvelle analyse est réalisée. Elle isole nettement du côté négatif de l'axe 1 un groupe de relevés (II) qui s'opposent à l'ensemble des autres relevés, presque tous situés du côté positif de cet axe (fig. III.2a). Le graphique des axes 3 et 4 permet de subdiviser le groupe II en deux sous-groupes II1 et II2 (fig. III.2b).

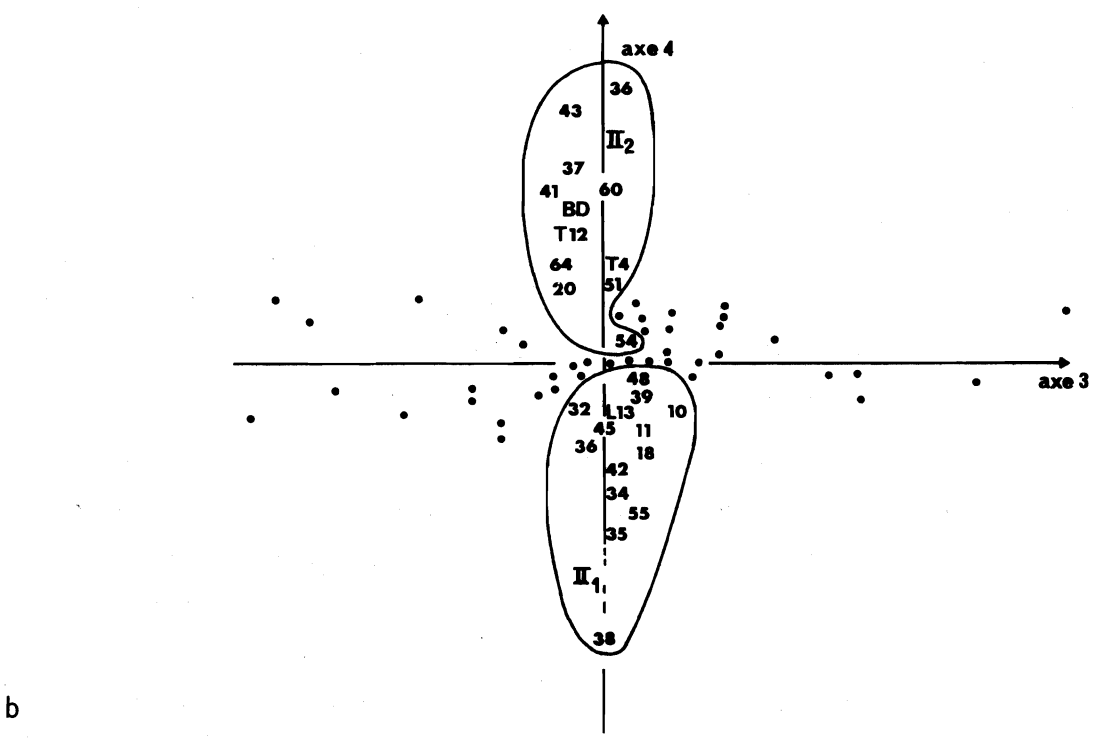
Une nouvelle analyse est réalisée en mettant en supplémentaires les relevés appartenant au groupe II, afin d'avoir une représentation plus claire des relations spatiales entre les autres relevés. Le graphique de la projection du nuage dans le plan des axes 1 et 2 permet de définir cinq nouveaux groupements : III, IV (comprenant deux sous-groupes IV1 et IV2), V, VI, VII (subdivisé en VII1 et VII2) (fig. III.3).

Les tableaux III.2 à III.6 permettent de préciser les relations entre ces groupements floristiques et, successivement, les types de formations auxquelles ils appartiennent, la localisation topographique et l'architecture des communautés étudiées, la texture des sols sur lesquels ils se développent.

Les relations entre type de formation -ou topographie- et groupement floristique sont claires. Les groupements I et II correspondent principalement à la forêt ripicole, le groupement III à des galeries forestières ou à des bosquets de bas-fond. Les groupement IV2 et V appartiennent à la forêt de plateau. Le groupement VII est lié aux formations de savane protégée des feux et à des bosquets secs, le groupement II1 correspondant nettement à une situation de bas de versant et le groupement VII2 à une situation de haut ou de moyen versant.



a



b

Fig. III.2. Analyse factorielle des correspondances. Projection des relevés en fonction des caractères floristiques.
a : dans le plan des axes 1 et 2 ; b : dans le plan des axes 3 et 4.

TABLEAU III.2

Répartition des relevés par types de formations et par groupements floristiques.

Formation	Groupement floristique										
	I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
Forêt ripicole	3	9	7		1						
Forêt galerie			3	10	7			2			
Bosquet de bas fond				7	1			2			
Bosquet sec					1	1		5		6	
Forêt de plateau					2	8	6	1			
Savane protégée									6	2	6

TABLEAU III.3

Répartition des relevés en fonction de la topographie et des groupements floristiques.

Position topographique	Groupement floristique										
	I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
Haut de versant et plateau					1	9	6	5		6	2
Moyen versant										1	3
Bas de versant				1	2				6		
Dépression ouverte			2	10	6			3			
Dépression fermée				5				2			1
Terrasses riveraines		9	8		1						
Berges du fleuve	3										

TABLEAU III.4

Répartition des relevés par types architecturaux et par groupements floristiques.

Surface d'inversion morphologique	Groupement floristique										
	I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
Non discernable, très fragmentée			1	1	1	3	5	2	3	7	4
Perturbée, moyennement perturbée	2	4	5	7	7	3		3	3	1	1
Bien constituée 4-8 m		2		1						1	1
Bien constituée 8-16 m	1	3	3	2	3	3		5			
Bien constituée 16-32 m			1	5							

TABLEAU III.5

Distribution des relevés en fonction de la texture des horizons supérieurs du sol et des groupements floristiques.

Texture	Groupement floristique										
	I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
Sableuse			1	5	2	3	2	2		6	
"Equilibrée" sablo-limono-argileuse		6	2	6	7	3	1	5	3	2	2
Argilo-sableuse et argilo-limoneuse	1	3	4	2					2		1
Argileuse	2		1	1							2

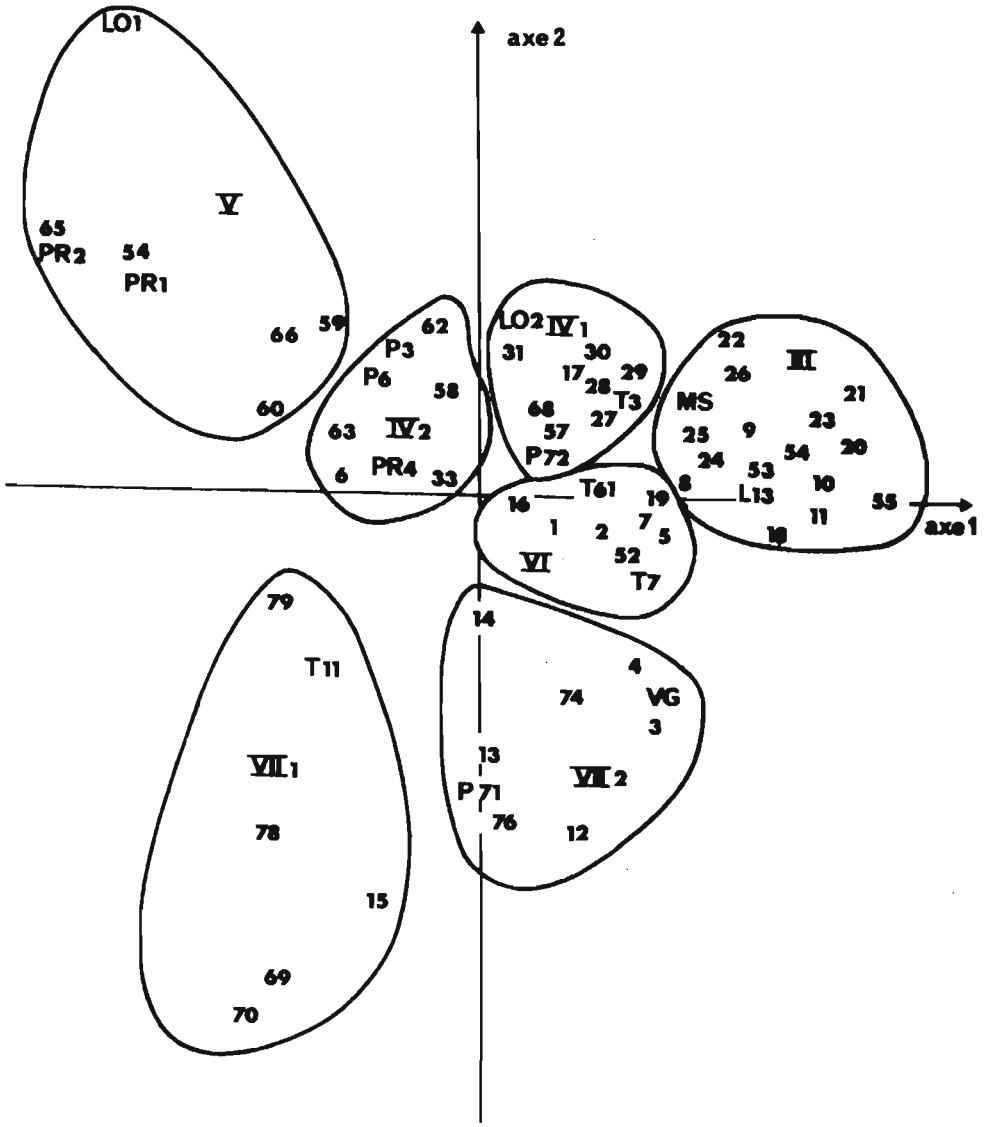


Fig. III.3. Analyse factorielle des correspondances. Projection des relevés en fonction des caractères floristiques dans le plan des axes 1 et 2. Les relevés appartenant au groupe II étant mis en supplémentaires.

Les groupements IV1 et VI sont les plus largement distribués dans l'ensemble des formations. Le groupe IV1 est cependant plutôt un groupement de bas de pente et traduit donc des milieux relativement humides, alors que le groupement VI caractérise des formations peu étendues incluses en savanes (bosquets, galeries étroites, lisière de forêt de plateau) et probablement plus fréquemment perturbées par les feux de brousse que les autres formations forestières.

TABLEAU III.6

Distribution des relevés en fonction de la texture des horizons inférieurs du sol et des groupements floristiques.

Texture	Groupements floristiques										
	I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
Sableuse				8	4	1		1		2	1
"Equilibrée"sablo-limono-argileuse		1	2	2	2	1	1	3	2	4	1
Argilo-sableuse et argilo-limoneuse		7	3	2	1	2	1	3	2	2	
Argileuse	3	1	3	2	1	2	1	1	1		3

Pour la majorité des groupements il n'existe pas de relations entre architecture et composition floristique. Un même groupement peut, en effet, comme cela a déjà été signalé, correspondre à divers stades d'évolution d'une phase sylvigénétique. Seul le groupement V correspond strictement à des communautés dont l'architecture est peu évoluée. Il s'agit donc de stades pionniers, de composition floristique relativement éphémère.

On remarque aussi que, dans les groupements II1, III et VII, certaines voies de la sylvigenèse conduisent à des formations basses, caractérisées par une surface d'inversion morphologique bien constituée entre 4 et 8 mètres. Enfin le groupement III et dans une moindre mesure le groupement II2 peuvent évoluer pour donner les formations les plus hautes de la dition prospectée.

Les groupements I et II sont portés par des sols relativement argileux. Le groupement III se rencontre souvent sur des sols sableux profonds, alors que les groupements IV, V et VI se trouvent sur des sols sableux en surface mais souvent plus argileux en profondeur. Les trois subdivisions du groupement VII correspondent à des caractéristiques édaphiques différentes. Le groupement VII2 est caractérisé par des sols très sableux en surface et enrichis en éléments fins en profondeur. Dans le groupement VII1 la texture des horizons supérieurs est plus "équilibrée", enfin le groupement VII3 est fréquemment rencontré sur des terrains très argileux (il s'agit, dans la poche de savane protégée, de terrres noires).

L'analyse de la répartition des espèces dans l'ensemble des groupements permet de caractériser chacun de ceux-ci. Une espèce sera caractéristique d'un groupement si sa fréquence -rapport du nombre de présences de l'espèce au nombre de relevés d'un groupement- y est significativement plus forte que dans les autres groupements.

Certaines espèces sont constantes dans l'ensemble des groupements (tableaux en annexe). Si l'on exclut le groupement de berges (I) et le groupement VII3 qui représente, en savane protégée, des communautés peu évoluées à flore encore très savanicole, ce sont :

Dialium guineense, est constante dans tous les groupements avec une fréquence forte. Mimusops kummel est très fréquente aussi, sauf dans les groupements V et II1. Cola gigantea, Lecaniodiscus cupanioides, Olax subscorpioidea, sont très fréquentes dans tous les groupements autres que ceux de la forêt riveraine. Diospyros mespiliformis l'est aussi mais cette espèce est de plus absente du groupement V. Pseudospondias microcarpa et Elaeis guineensis, assez largement répandus, sont cependant peu fréquents dans les groupements IV2 et VII1 ; Holarrhena floribunda, assez constant lui aussi, est surtout fréquent dans les groupes IV2 et VII1.

Parmi les herbacées, Olyra latifolia, Aframomum sceptrum et parmi les lianes Uvaria ovata, Landolphia togolana, Cremaspora triflora, Griffonia simplicifolia, Triclisia subcordata, Hugonia platysepala sont les espèces les plus fréquentes. Dalbergiella welwitschii, Tetracera alnifolia, Landolphia hirsuta, Cissus populnea sont fréquentes dans la plupart des groupements autres que ceux de la forêt riveraine.

Le groupement I est un groupement de bord de berges ; sa composition floristique est la suivante :

- espèces caractéristiques

Cola laurifolia, Manilkara lacera, Morelia senegalensis, Pterocarpus santalinoides, Croton scarciesii, Parinari congensis, Coffea rupestris (élective*) ainsi qu'un *Combretum* et un *Cleistanthus* non déterminés au rang spécifique ;

- espèces préférantes

Cassipourea congensis ;

- principales espèces compagnes

Pancovia bijuga, Salacia sthulmanniana, Psychotria vogeliana, Majidea fosteri, Cathormion altissimum, Myrianthus serratus ;

- plantules fréquentes ou caractéristiques

Cola laurifolia, Dialium guineense, Diospyros mespiliformis, Dichapetalum

*Reynaud-Beauverie, 1936.

guineense, Diospyros ferrea, Manilkara lacera, Cathormion altissimum, Cola gigantea, Pterocarpus santalinoides, Myrianthus serratus, Coffea rupestris, Cassipourea congensis, Parinari congoensis, Christiana africana...

Le groupement II est un groupement ripicole, sa composition est la suivante :

- espèces caractéristiques

Cynometra megalophylla, Lasiodiscus mildbraedii, Hymenostegia afzelii, Rinorea braeviracemosa, Dracaena arborea, Hypolytrum heteromorphum, Dracaena surculosa ;

- espèces préférantes

Drypetes parvifolia, Strychnos usambariensis, Pancovia bijuga, Diospyros soubreana, Salacia sthulmaniana, Flagellaria guineensis, Commelinidium nervosum, Majidea fosteri ;

- principales espèces compagnes

Dialium guineense, Drypetes floribunda, Baphia pubescens, Uvaria ovata Mallotus oppositifolius, Sorindeia warneckei, Cremaspora triflora, Dichapetalum guineense, Landolphia owariensis, Rhabdophyllum affine, Campylospermum glaberrimum, Hymenocardia lyrata, Salacia erecta, Christiana africana, Ritcheia duchesnei...

Ce groupement peut être subdivisé en deux sous-groupes. Le premier (II1) possède comme espèces différentielles :

Erythroxylum emarginatum, Chlorophora excelsa, Memecylon cinnamomoides, Elaephorbia grandifolia, Nesogordonia papaverifera, Dichapetalum guineense, Trachyphrynium braunianum, Chassalia kolly, Chlorophytum nzi, Crossandra guineensis ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques :

Dialium guineense, Dichapetalum guinense, Cynometra megalophylla, Antiaris africana, Lecaniodiscus cupanioides, Baphia pubescens, Drypetes floribunda, Erythroxylum emarginatum, Hymenostegia afzelii, Dracaena arborea...

Le second (II2) se différencie par :

Mimusops kummel, Coffea rupestris, Strychnos afzelii, Commelina capitata.

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Dialium guineense, Cynometra megalophylla, Antiaris africana, Lecaniodis-

cus cupanioides, Diospyros soubreana, Baphia pubescens, Sorindeia warneckei, Drypetes floribunda, Hymenostegia afzelii, Lasiodiscus mildbraedii, Dennetia tripetala, Dracaena arborea.

Le groupement III se rencontre dans des galeries forestières ou des bosquets de bas-fond, le plus souvent sur sols sableux profonds. C'est le groupement le plus hygrophile, sa composition est la suivante :

- espèces caractéristiques

Raphia hookeri, Cleistopholis patens Palisota barteri (exclusives), *Ixora brachypoda, Xylopia aethiopica, Calamus deeratus* (électives) ;

- espèces préférantes

Napoleona vogelii, Smeathmannia pubescens, Afzelia africana, Diospyros monbuttensis, Anthonotha macrophylla, Raphiostylis beninensis, Cuviera macroura, Palisota hirsuta, Cephaelis peduncularis, Culcasia saxatilis ;

- principales espèces compagnes

Dialium guineense, Mimusops kummel, Cola gigantea, Lecaniodiscus cupanioides, Olax subscorpioidea Diospyros mespiliformis, Pseudospondias microcarpa, Elaeis guineensis, Dalbergiella welwitschii, Sorindeia warneckei, Rothmannia longiflora, Diospyros ferrea, Garcinia Afzelii, Adenia cissampeloides, Tetracera alnifolia, Vitex doniana, Isolona campanulata, Rhabdophyllum affine, Psychotria psychotrioides, Aframomum sceptrum, Floscopa africana, Agelea obliqua, Leea guineensis, Marantochloa purpurea, Marantochloa cuspidata, Cremaspora triflora, Acridocarpus smeathmanii, Strychnos afzelii...

C'est aussi le groupement le plus riche en Fougères telles : *Pteris acanthoneura, Phymatodes scolopendria, Cyclosurus dentatus, Nephrolepis bisserata.*

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Cola gigantea, Mimusops kummel, Dialium guineense, Diospyros mespiliformis, Lecaniodiscus cupanioides, Sorirdeia warneckei, Elaeis guineensis, Napoleona vogelii, Diospyros monbuttensis, Holarrhena floribunda, Erythropeleum guineense, Pseudospondias microcarpa, Xylopia aethiopica...

On retrouve dans ce groupement les principales espèces du groupe à *Calamus deeratus* décrit par SCHMIDT (1973).

Le groupement IV possède la composition floristique suivante :

- espèces caractéristiques

Celtis prantlii, Chaetacme aristata ;

- espèces préférantes

Erythroxylum emarginatum, Calycolobus heudelotii, Trachyphrynium braunianum ;

- principales espèces compagnes

Dialium guineense, Mimusops kummel, Cola gigantea, Lecaniodiscus cupanioides, Olax subscorpioidea, Diospyros mespiliformis, Olyra latifolia, Aframomum sceptrum, Streptogyne gerontogea, Antiaris africana, Antidesma membranaceum, Mallotus oppositifolius, Rothmannia longiflora, Sterculia tragacantha, Chlorophora excelsa, Trichilia prieureana, Hugonia platysepala, Sansivieria liberica, Turrea heterophylla, Agelea obliqua, Cremaspora triflora, Landolphia togolana, Griffonia simplicifolia, Acridocarpus seathmanii, Cissus populnea, Alafia barteri...

Ce groupement peut être subdivisé en deux sous-groupes bien caractérisés (IV1 et IV2).

- espèces différentielles du groupe IV1

Sapium guineense, Cephaelis abouabouensis qui sont caractéristiques ; *Dennetia tripetala, Eugenia salacioides, Campylospermum glaberrimum,* qui sont préférantes. Les autres espèces différentielles sont :

Pseudospondias microcarpa, Drypetes floribunda, Drypetes parvifolia, Garcinia afzelii, Elaeis guineensis, Napoleona vogelii, Diospyros abyssinica, Rhabdophyllum affine, Raphiostylis beninensis, Afzelia africana, Psychotria elongatosepala, Chassalia kolly, Flagellaria guineensis, Acridocarpus smeathmanii, Landolphia owariensis ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Dialium guineense, Sorindeia warneckei, Elaeis guineensis, Teclea verdoorniana, Campylospermum glaberrimum, Napoleona vogelii, Trichilia prieureana, Detarium senegalense

- espèces différentielles du groupe IV2

Spondias mombin, Motandra guineensis, Dracaena mannii, Ricinodendron heudelotii sont des espèces préférantes, les autres espèces différentielles étant : *Holarrhena floribunda, Ceiba pentandra, Celtis zenkeri, Milletia ze-*

chiana, Malacantha alnifolia, Allophylus africanus, Trichilia prieureana, Blighia sapida, Ficus exasperata, Spathodea campanulata, Entada manii, Albizia adianthifolia, Canthium hispidum, Bombax buonopozenze ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Dialium guineense, Diospyros mespiliformis, Antiaris africana, Lecaniodiscus cupanioides, Malacantha alnifolia, Celtis prantlii, Bombax buonopozenze.

Ces deux sous-groupes -bien qu'appartenant manifestement à une même classe phytosociologique caractérisée par les deux Ulmacées Celtis prantlii et Chaetacme aristata- sont donc nettement différenciés. Le premier (IV1) est, on l'a vu, localisé préférentiellement en galerie forestière et en position topographique basse. Le second (IV2) appartient typiquement aux formations de plateau ou de haut de versant qui représentent la végétation zonale.

La répartition des groupements sur les graphiques des analyses factorielles (fig. III.2a et III.3) indique que le groupement IV1 correspond à une transition entre les groupements des formations édaphiques (forêt ripicole, forêts hygrophiles de bas-fonds) et ceux de la formation zonale.

Le groupement V est un groupement de plateau ou de haut de versant ; il correspond à des formations pionnières caractérisées par une architecture très perturbée (fourrés post-culturaux).

- espèces caractéristiques

Microdesmis puberula, Newbouldia laevis, Diospyros heudelotii, Platysepalum hirsutum, puis *Ficus exasperata, Blighia unigujata, Parquetina nigrescens, Caloncoba gilgiana, Cola caricaefolia, Triplochiton scleroxylon, Phyllanthus muellerianus, Bridelia artroviridis ;*

- espèces préférantes

Baphia pubescens, Dalbergiella welwitschii, Mallotus oppositifolius, Trichilia prieureana, Lannea nigritana, Milletia zechiana, Dichapetalum guineense, Blighia sapida, Celtis zenkeri, Morus mesozygia, Spathodea campanulata, Albizia adianthifolia, Acacia pennata, Exolobus patens ;

- principales compagnes

Dialium guineense, Lecaniodiscus cupanioides, Olax subscorpioidea, Antiaris africana, Ceiba pentandra, Ficus capensis, Antidesma membranaceum, Rothmannia longiflora, Afzelia africana, Diospyros monbuttensis, Sterculia tragacantha, Anthonotha macrophylla, Adenia cissampeloides, Allophylus africanus, Diospyros abyssinica, Landolphia owariensis, Motandra guineensis, Hu-

gonia platysepala, Ricinodendron heudelotii, Cnestis ferruginea, Combretum racemosum, Deinbollia pinnata, Grewia carpinifolia, Lannea welwitschii, Mezoneuron benthamianum, Cordia senegalensis, Paullinia pinnata, Secamone afzelii, Solanum torvum, Mikania cordata, Agelea trifolia, Agelea obliqua, Oplismenus hirtellus, Costus afer, Trachyphrynium braunianum, Olyra latifolia, Aframomum sceptrum... ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Dichapetalum guineense, Morus mesozygia, Antiaris africana, Elaeis guinensis, Microdesmis puberula, Acacia pennata, Diospyros heudelotii...

Le groupement VI est assez mal individualisé, car il comporte peu d'espèces caractéristiques. Son originalité réside en ce qu'il possède des espèces caractéristiques de milieux forestiers plutôt humides et des espèces de milieux à forte affinité savanicole. Parmi les premières on note : *Elaeis guineensis, Ixora brachypoda, Landolphia owariensis, Napoleona vogelii, Dalbergiella welwitschii, Mezoneuron banthamianum, Palisota hirsuta, Agelea obliqua* ; parmi les secondes : *Erythrophleum guineense, Lannea kerstingii, Lonchocarpus sericeus, Phoenix reclinata, Fagara zanthoxyloides, Sansevieria liberica, Oplismenus burmannii,* toutes espèces résistant bien au feu, comme en témoigne -sauf pour la dernière- leur présence fréquente en savane. Il s'agit donc bien, comme l'hypothèse en a été faite précédemment, d'un groupement caractéristique de milieux forestiers fréquemment perturbés par les feux de brousse.

- espèces préférantes

Lonchocarpus cyanescens, puis *Entada mannii, Ficus congensis, Phaulopsis falcisepala ;*

- principales espèces compagnes

Erythrophleum guineense, Dialium guineense, Mimusops kummel, Cola gigantea, Lecaniodiscus cupanioides, Olax subscorpioidea, Diospyros mespiliformis, Pseudospondias microcarpa, Holarrhena floribunda, Elaeis guineensis, Erythroxylum emarginatum, Ceiba pentandra, Dalbergiella welwitschii, Ficus capensis, Napoleona vogelii, Antidesma membranaceum, Mallotus oppositifolius, Sorindeia warneckei, Lannea nigritana, Milletia zechiana, Smeathmannia pubescens, Malacantha alnifolia, Diospyros monbuttensis, Ixora brachypoda, Sterculia tragacantha, Diospyros ferrea, Garcinia afzelii, Anthonotha macrophylla, Allophylus africanus, Vitex doniana, Phoenix reclinata, Adenia cissampeloides, Tetracera alnifolia, Landolphia owariensis, Uvaria ovata, Paul-

linia pinnata, Secamone afzelii, Uvaria chamae, Mezoneuron benthamianum, Sansivieria liberica, Psychotria obscura, Agelea obliqua, Palisota hirsuta, Leea guineensis, Oplismenus burmannii ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Cola gigantea, Antiaris africana, Malacantha alnifolia, Olax subscorpioidea, Anthonotha macrophylla, Holarrhena floribunda, Erythrophleum guineense, Raphiostylis beninensis, Clausena anisata.

Le groupement VII caractérise une savane protégée contre les feux de brousse. Les relevés ont été réalisés après quinze ans de protection.

- espèces caractéristiques

Cussonia barteri, Bridelia ferruginea, Piliostigma thonningii, Borassus aethiopum, Imperata cylindrica ;

- espèces préférantes

Lannea kerstingii, Commelina nudiflora, Dioscorea smilacifolia ;

- compagnes principales

Ficus capensis, Mimusops kummel, Cola gigantea, Olax subscorpiodea, Diospyros mespiliformis, Chassalia kolly, Uvaria ovata, Antidesma membranaceum, Lannea nigritana, Malacantha alnifolia, Allophylus africanus, Erythrophleum guineense, Afzelia africana, Paullinia pinnata, Psychotria vogeliana, Sansevieria liberica, Turraea heterophylla, Oplismenus burmannii, Desmodium adscendens, Phoenix reclinata, Aspilia rudis...

Trois sous-groupes ont pu être distingués : VII1, VII2 et VII3.

- espèces différentielles du groupe VII1

Mallotus oppositifolius, Sorindeia warneckei, Milletia zechiana, Lonchocarpus sericeus, Parquetina nigrescens, Cremaspora triflora, Oncoba spinosa, Griffonia simplicifolia, Baphia pubescens, Commelinidium nervosum, Sapium guineense, De plus *Holarrhena floribunda, Allophylus africanus, Acridocarpus smeathmannii* et *Haemanthus multiflorus* y sont plus fréquentes que dans les deux autres groupes ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques

Dialium guineense, Diospyros ferrea, Cola gigantea, Cassipourea congoensis, Lecaniodiscus cupanioides, Malacantha alnifolia, Erythroxylum emarginatum, Sterculia tragacantha, Mallotus oppositifolius, Teclea verdoorniana, Holarrhena floribunda, Clausena anisata, Spondias mombin ;

- espèces différentielles communes aux groupes VII2 et VII3

Crossopteryx febrifuga, qui est caractéristique de ces deux groupes, *Antiaris africana*, *Tetracera alnifolia*, *Vitex doniana*, *Fagara zanthoxyloides*, *Nauclea latifolia*, *Aframomum latifolium*, *Leea guineensis*, *Psychotria obscura*, *Adenia cissampeloides*, de plus *Afzelia africana* y est plus fréquent que dans le groupe VII1 ;

- espèces différentielles du groupe VII2

Dialium guineense, *Pseudospondias microcarpa*, *Diospyros mespiliformis*, *Olax subscorpioidea*, *Lecaniodiscus cupanioides*, *Anthonotha macrophylla*, *Garcinia afzelii*, *Smeathmannia pubescens*, *Uvaria ovata*, *Elaeis guineensis*, *Uvaria chamae*, *Landolphia hirsuta*, *Strophanthus sarmentosus*, *Rynchosia pycnostachya*, *Psychotria calva* ;

- plantules les plus fréquentes ou caractéristiques dans le groupe VII2

Dialium guineense, *Antiaris africana*, *Cola gigantea*, *Elaeis guineensis*, *Sterculia tragacantha*, *Erythrophleum guineense*, *Trichilia prieureana*, *Holarrhena floribunda*, *Raphiostylis beninensis*, *Chlorophora excelsa*, *Antidesma venosum*, *Malacantha alnifolia*, *Mimusops kummel* ;

- espèces différentielles du groupe VII3

Terminalia glaucescens, *Annona senegalensis*, *Psorospermum febrifugum*, *Vismia guineensis*, *Nephrolepis biserrata*, de plus *Borassus aethiopum*, *Lannea kerstingii*, *Piliostigma thonningii*, *Crossopteryx febrifuga*, *Psychotria psychotrioides*, *Eupatorium odoratum*, y sont plus fréquentes que dans les deux autres groupes. Ce groupe se différencie en outre par diverses espèces herbacées savanicoles : *Schizachirium platyphyllum*, *Aloe barteri*, *Cochlospermum planchonii*, *Loudetia simplex*, *Scleria canaliculato-triquetra (= S. lagoënsis)*, *Hyparrhenia diplandra*, *Aneilema setiferum*... ;

- plantules fréquentes ou caractéristiques dans le groupement VII3

Dialium guineense, *Olax subscorpioidea*, *Bridelia ferruginea*, *Allophylus africanus*, *Holarrhena floribunda*, *Cassipourea congoensis*, *Erythroxylum emarginatum*, *Ixora brachypoda*, *Bersama abyssinica*, *Ficus capensis*, *Annona senegalensis*, *Anthocleista nobilis*.

La poche de savane mise en protection paraît donc évoluer, dans son ensemble, vers une formation de type semi-décidu relativement hygrophile par rapport à la formation zonale.

C'est ainsi que le groupement VII2, qui succède à des formations arbustives ou arborées de versant, possède une assez forte affinité floristique avec les groupements les plus hygrophiles (III, VI). Les principales espèces communes sont : Pseudospondias microcarpa, Elaeis guineensis, Tetracera alnifolia, Vitex doniana, Landolphia hirsuta, Uvaria chamae, Leea guineensis, Afzelia africana. De plus, comme dans ces groupements, les plantules de Cola gigantea, Elaeis guineensis, Mimusops kummel, Erythrophleum guineense, Raphiostylis beninensis, Afzelia africana sont fréquentes.

Le groupement VII3 présent lui aussi sur des sites de savane arborée, a les mêmes affinités, mais est encore largement dominé par les espèces de savane. Pourtant protégée depuis la même époque que les groupements VII1 et VII2, sa flore a beaucoup moins évolué. Ce groupement, comme on l'a vu, se rencontre préférentiellement sur terres noires. Cela confirme les observations réalisées par VUATTOUX (1976) sur diverses parcelles où l'étude diachronique de l'évolution de la diversité depuis la mise en protection a montré que la parcelle sur terres noires -au sol relativement riche- se caractérise, dans les premiers temps de la succession, par une très nette accentuation de la dominance des espèces savanicoles les plus compétitives (DEVINEAU et al., 1984).

Curieusement le groupement VII1 qui occupe généralement les positions topographiques les plus basses sur le versant -il succède le plus souvent à des formations herbeuses de bas de pente à Loudetia simplex- a des affinités floristiques assez nettes avec des groupements moins hygrophiles apparentés à la flore de la formation zonale (IV et V). On y notera en particulier la présence, comme dans ces groupements, de Spondias mombin, Mallotus oppositifolius, Holarrhena floribunda, Allophylus africanus, Milletia zechiana. Ce sont toutes des espèces héliophiles, caractéristiques des trouées importantes en forêt ou des jachères post-culturales, alors que les espèces forestières qui apparaissent dans les groupements VII2 et VII3 préfèrent un ombrage léger (PONCE DE LEON-GARCIA, 1982).

Ce sont ces pionnières forestières héliophiles qui donnent au groupement sa tonalité "sèche". Néanmoins la présence d'espèces telles que Sapium guineense, Sorindeia warneckei, Acridocarpus smeathmannii indique que le groupement VII1 évolue vers une formation relativement hygrophile affine du groupement IV1.

3. Affinités des groupements mis en évidence à Lamto avec ceux décrits ailleurs en Afrique occidentale

La fréquence du Dialium guineense et sa constance dans tous les groupements forestiers caractérisent les forêts de Lamto.

Cette espèce a une aire vaste qui s'étend de la Casamance au Nigeria.

Selon AUBREVILLE (1959) elle suit surtout les berges des grands fleuves. Pour SCHNELL (1970, p. 181), sans être exclusive des termes les moins hygrophiles de la forêt à Celtis, elle y est particulièrement abondante. Elle est en effet fréquente dans les îlots de forêt des marges septentrionales du bloc forestier, sur les terrains alluviaux, mais elle est aussi souvent un des éléments principaux des forêts et fourrés littoraux.

En Côte d'Ivoire GUILLAUMET et al. (1971, p. 198) font du Dialium une espèce caractéristique des forêts périodiquement inondées du secteur mésophile. A Lamto son amplitude écologique est manifestement plus vaste. Les relevés de DUGERDIL (1970) et de SPICHIGER (1977) montrent aussi que le Dialium est présent dans de nombreux îlots forestiers du contact forêt-savane. Il semble cependant moins abondant dans les îlots les plus septentrionaux étudiés par ces auteurs.

Au Bénin (ex Dahomey) MONDAJANNAGNI (1969) indique que "le Dialium s'est largement échappé des forêts riveraines et est partout présent, il représente l'élément constitutif le plus remarquable de nombreux fourrés forestiers sur terre de barre comme sur les sols sableux plus ou moins hydromorphes du cordon littoral". Le travail de cet auteur montre de plus que le Dialium est particulièrement abondant dans les jachères arbustives sur sols alluviaux des forêts semi-décidues les plus septentrionales (région d'Athieme par exemple). Il abonde aussi dans la forêt de la Lama, située dans la partie méridionale du pays en zone de mosaïque forêt-savane (PARADIS, 1977).

Au Ghana, HALL et SWAINE (1981) indiquent que ce Dialium est caractéristique des forêts côtières (*southern marginal*) et est fréquent dans les forêts du contact forêt-savane (*fringing forests*).

En Casamance, il est un des principaux éléments constitutifs des forêts à Parinari excelsa et Erythrophleum guineense (DOUMBIA, 1966), affines des forêts côtières à Parinari excelsa décrites par SCHNELL (1952).

A Lamto, dans les formations zonales on retrouve les espèces du Celtidetalia de MANGENOT (Triplochitetalia de SCHNELL). Néanmoins le nombre des espèces de Celtis y est moindre que dans le type fondamental, on y rencontre

principalement Celtis prantlii et Celtis zenkeri. De plus ou y trouve des espèces caractéristiques du type le plus septentrional de la forêt semi-décidue : Chaetacme aristata, Malacantha alnifolia, Diospyros mespiliformis, Sterculia tragacantha, Cola gigantea, Spondias mombin, ces dernières espèces font partie des caractéristiques du *fire zone subtype of dry semi-deciduous forest* de HALL et SWAINE l'équivalent de la forêt à Aubrevillea kerstingii et Khaya grandifoliola de GUILLAUMET et ADJANOHOUN (le Triplochito-Afzelio-Africanae de SCHNELL). Cependant toutes les espèces caractéristiques de ce type, le plus sec de la forêt semi-décidue, ne sont pas présentes. Les formations de Lamto sont donc intermédiaires entre le type fondamental de la forêt semi-décidue et son type le plus sec.

Afzelia africana, Erythrophleum guineense (E. suaveolens)sont aussi données comme caractéristiques des forêts semi-décidues les plus sèches. Ce sont des espèces à large extension septentrionale, on les retrouve dans les forêts claires du nord de la Côte d'Ivoire. Elles sont présentes dans les forêts de Lamto où elles préfèrent les groupements les plus hygrophiles. Le régime hydrique très contrasté des sols qui portent ces groupements peut expliquer peut-être la présence de ces espèces. Il offre en effet une certaine analogie avec celui qui prévaut dans les sols du domaine des forêts claires : il voit succéder au cours du cycle annuel une période de saturation et une période de sécheresse marquée.

La forêt riveraine est caractérisée par des espèces typiques des rives des fleuves du domaine mésophile (Cynometra megalophylla, Manilkara obovata, Parinari congensis) et par des espèces appartenant à un type plus méridional de la forêt semi-décidue. Ainsi au Ghana, Dracaena arborea et Hymenostegia afzelii font-ils partie des caractéristiques du *dry semi-deciduous forest inner zone subtype* de HALL et SWAINE.

Les forêts de bas-fond (groupement III) s'apparentent aux forêts marécageuses à Pseudospondias décrites par DOUMBIA (1966) en Casamance. Ces derniers étant à rattacher selon leur auteur au Mitragyno-Raphietalia de SCHNELL (1952).

4. Apport de l'analyse de la structure à la compréhension de la dynamique des peuplements

La distribution des arbres par classes de circonférence ou de diamètre est un paramètre très généralement utilisé pour rendre compte de la dynamique des peuplements forestiers (PARDE, 1961 ; ROLLET, 1974).

Assimilées à des classes d'âges pour une espèce ou pour un peuplement donnés, les distributions des circonférences ont été ajustées à des lois diverses : exponentielle (MEYER, 1952 ; LENGER, 1959 ; ROLLET, 1969), hyperbolique (PIERLOT, 1968), log-normale (LECACHEUX, 1955), distribution beta (ZÖHRER, 1969-1970).

L'interprétation démographique de ces lois, justifiée et satisfaisante pour des peuplements monospécifiques ou peu diversifiés, se trouve limitée en forêt tropicale naturelle où classes de circonférences et classes d'âges ne coïncident pas de manière satisfaisante. Ces forêts sont en effet pluristratifiées et riches en espèces. Outre qu'évidemment une même circonférence n'a pas la même signification pour une espèce de l'étage supérieur que pour une espèce de l'étage bas ou moyen, le taux de croissance d'une espèce est susceptible de varier de manière importante d'une strate à l'autre. OLDEMAN (1972), par exemple, décrit "l'effet de libération" dû au passage des individus d'une strate pauvre en énergie lumineuse où la croissance des arbres est faible, à une strate plus riche en énergie lumineuse où la croissance des arbres est plus forte.

Le taux de croissance des individus peut aussi varier en fonction des conditions lumineuses au sein de la mosaïque forestière. ALEXANDRE (1977) en donne un bon exemple relatif à Turraeanthus africana dont la croissance en hauteur des jeunes plants, relativement faible sous couvert continu (2,5 cm/an) est plus forte dans les éclaircies sous forêt (10 à 30 cm/an) et peut atteindre 2 mètres par an dans de petites trouées. Dans de grandes trouées en revanche, les plants se dessèchent et meurent. L'auteur indique que cette espèce sciaphile peut-être sensible à de très faibles différences des conditions lumineuses en sous-bois. On peut donc penser que même dans des conditions apparemment homogènes, les différents individus de cette espèce sont susceptibles d'avoir des taux de croissance très différents.

Par ailleurs, la dynamique des populations des diverses espèces ne peut souvent pas être étudiée à l'échelle d'une seule phase sylvigénétique, mais sur des ensembles plus vastes déterminés en fonction des stratégies propres à chaque espèce. C'est ainsi, par exemple, que la dynamique des populations des grandes espèces héliophiles -les nomades de Van STEENIS- ne peut être comprise que si l'on considère l'ensemble des phases où elles sont susceptibles de s'implanter et de croître. On rejoint là la notion de milieu parcellaire développée par LECORDIER (1975) dans son étude des "nomocénoses" de Carabiques des pieds de Rôniers dans la savane de Lamto.

Les histogrammes de la distribution des individus par classes de circonférence, réalisés en regroupant les espèces en fonction de leur appartenance aux différents ensembles structuraux, permettent néanmoins une bonne approche de la dynamique des peuplements. La comparaison de ces histogrammes pour un ensemble de relevés relatifs à divers peuplements peut être réalisée grâce à l'analyse factorielle des correspondances (BRIANE, 1975).

Pour pratiquer cette analyse nos données ont été réunies en un tableau à double entrée ayant une colonne par relevé et une ligne par classe de circonférence. Nous nous sommes limités, comme pour l'analyse floristique, aux individus de plus de deux mètres de haut et nous avons distingué les espèces qui appartiennent ordinairement à l'ensemble structural supérieur de celles qui appartiennent aux ensembles structuraux bas et moyens, ces deux derniers ensembles étant réunis pour simplifier l'analyse. Chaque relevé est ainsi caractérisé par deux histogrammes, l'un représentant la distribution des espèces de l'ensemble structural supérieur, l'autre la distribution des espèces des ensembles structuraux bas et moyens.

Les trois premiers axes de l'analyse factorielle expliquent à eux seuls environ 50 % de l'inertie du nuage (axe 1, 23 % ; axe 2, 16 % ; axe 3, 11 %).

L'axe 1 est déterminé du côté négatif essentiellement par des peuplements très riches en petites tiges (5-10 cm) des ensembles structuraux bas et moyens, alors que du côté positif de cet axe se trouvent des peuplements relativement riches en tiges petites et moyennes de l'ensemble structural supérieur.

L'axe 2 est déterminé du côté négatif par des peuplements relativement riches en tiges moyennes (15-50 cm) des ensembles structuraux bas et moyens, et du côté positif par des peuplements riches en très jeunes tiges (5-10 cm) d'essences appartenant à l'ensemble structural supérieur.

Sur l'axe 3 s'opposent des peuplements riches en tiges moyennes ou grosses des ensembles structuraux bas et moyens à des peuplements riches en tiges moyennes ou grosses de l'ensemble structural supérieur. L'analyse factorielle traduit ainsi un certain antagonisme entre l'ensemble structural supérieur et les ensembles structuraux bas et moyens dans la réalisation de l'architecture forestière.

A partir de leur position sur les trois premiers axes, les relevés ont pu être classés en onze groupes notés : A, B, C, M, J, I, N, H, F, D et E (fig. III.4a). Pour chacun de ces groupes l'histogramme moyen des distributions des circonférences a été établi (fig. III.4b). De plus, leurs relations avec les types de formation et avec les groupements floristiques précédemment

décrits ont été analysés (fig. III.4a et tabl. III.7).

TABLEAU III.7

Répartition des relevés en fonction des groupes floristiques et des groupes structuraux.

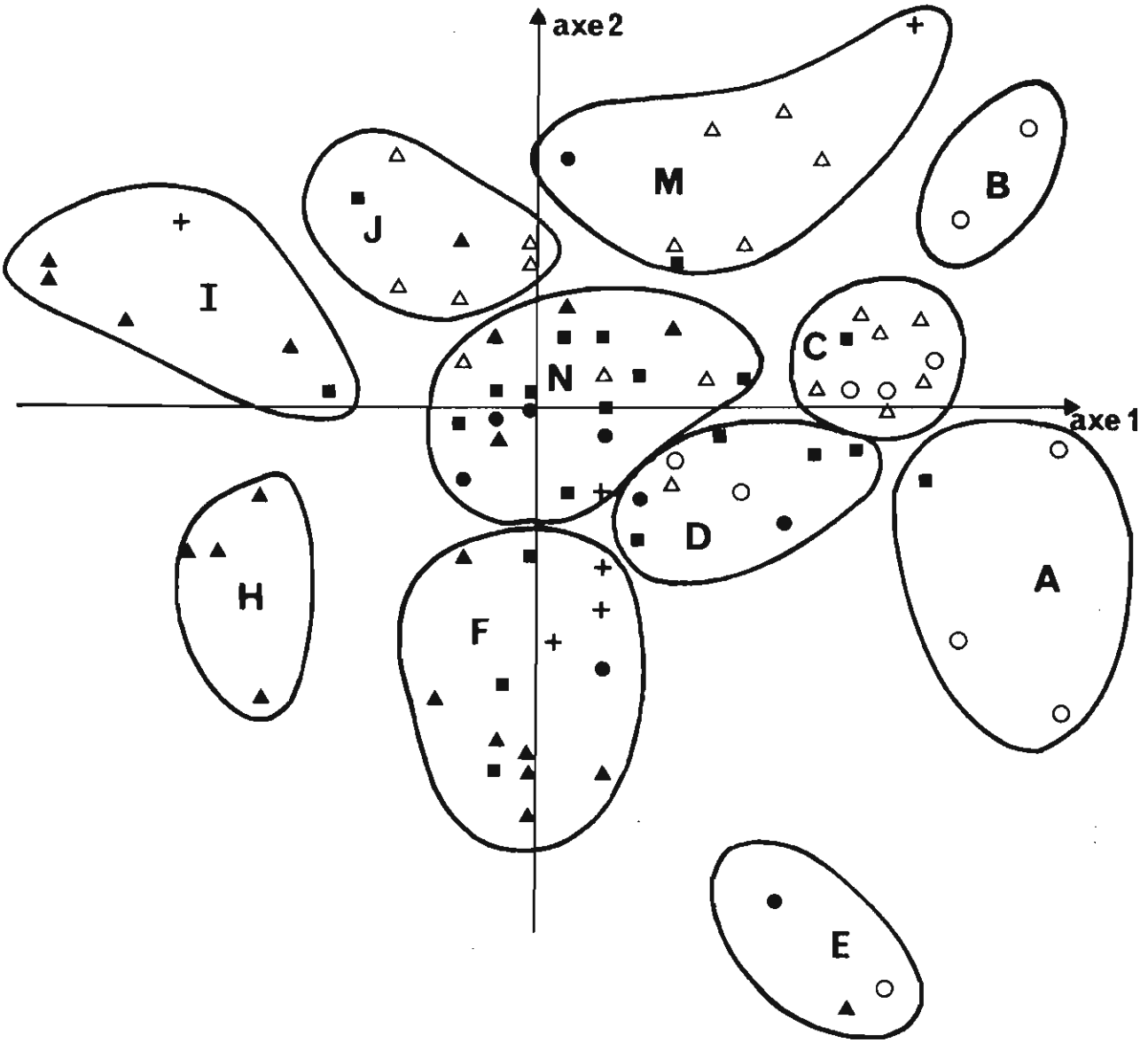
Groupes structuraux	Groupements floristiques										
	I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
M					1	3	1	1	2	1	
B								2			
I	2	1	1						2		
J		1	1	1			4	1	1		
N		3		6	6	1		1		2	1
C				1	3	4		3			
A								2		2	
D		1		4	1					2	
H	2		2								
F		1	7	3					1	2	5
E		1		1						1	

On met ainsi immédiatement en évidence l'existence de différences importantes entre les structures des formations sur sol convenablement drainé (forêt de plateau, bosquets secs), où les ensembles structuraux bas et moyens sont peu développés, et celles des formations sur sol périodiquement inondé ou hydromorphe (forêt riveraine, forêts de bas-fonds) où ces ensembles sont au contraire très développés (fig. III.4 a et b). Il existe donc un lien net entre l'architecture des forêts et la nature de leur sol ou leur position topographique.

Les formations de plateau ou de haut de pente -qui sont les formations zonales- appartiennent principalement, on l'a vu, aux groupements floristiques IV2 et V ainsi que, moins typiquement, aux groupements VI et VII2.

Le groupement V, correspond assez strictement au type J des distributions des circonférences (tabl. III.7). Ce type possède un ensemble arbustif très dynamique qui n'empêche pas une bonne reconstitution des grands arbres (fig. III.4b). Les plus fortes classes de circonférences sont représentées de façon très hétérogène par quelques individus qui proviennent des formations antérieures au défrichement et qui sont maintenus par les cultures traditionnelles. Ce groupe "floristico-structural" J-V caractérise les groupements arbustifs pionniers post-culturaux en forêt de plateau à Lamto.

Il apparaît ensuite nettement que le type M des distributions des circonférences constitue la voie d'évolution de ces peuplements pionniers. Ainsi les groupes M-V puis M-IV2 viennent-ils à la suite de J-V dans les succes-



▲ forêt riveraine
△ forêt de plateau
■ forêt galerie
○ bosquets secs
● bosquets de bas-fond
+ Recrû forestier en zone de savane protégée de l'incendie.

Fig. III.4a. Analyse factorielle des correspondances. "Distribution des individus par classes de circonférences". Projection des relevés dans le plan des axes 1 et 2.

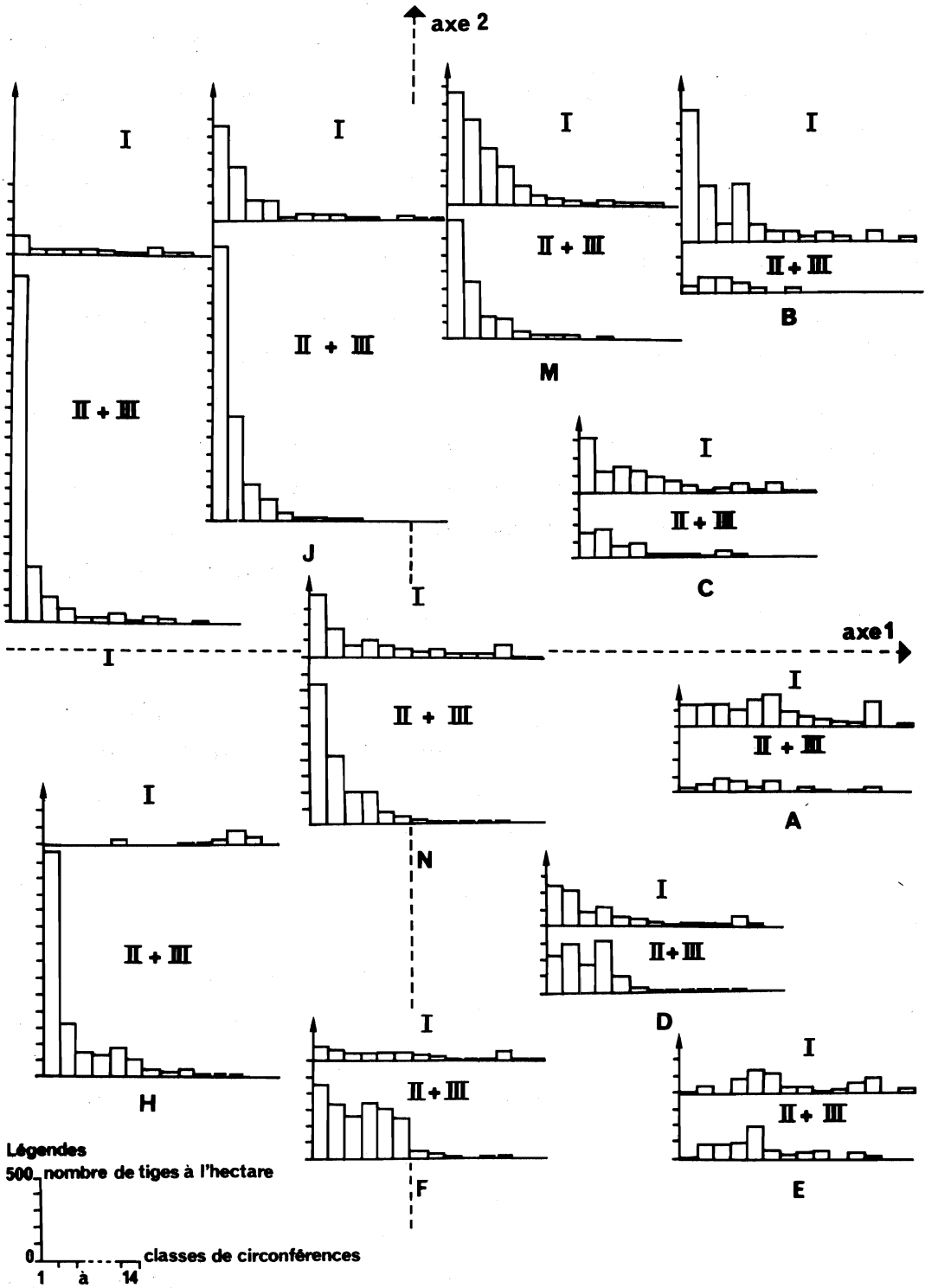


Fig. III.4b. Histogrammes moyens des distributions des individus par classes de circonférences pour chacun des groupes de relevés mis en évidence par l'analyse factorielle des correspondances. I : espèces de l'ensemble structural supérieur ; II + III : espèces des ensembles stucturaux bas et moyens.

sions en forêt de plateau. Dans ces deux groupes les espèces de l'ensemble structural supérieur dominent le peuplement et sont très dynamiques. Les ensembles arbustifs moins importants que dans le groupe J-V se régénèrent néanmoins encore très bien. Il s'agit de formations post-pionnières jeunes.

Le groupe C-IV2 dont l'histogramme des distributions des individus par classes de circonférences est très irrégulier et comporte peu de petites tiges, correspond à des formations peu dynamiques et perturbées (tabl. III.7 et fig. III.4a). Il représente le terme de l'évolution de ces formations post-pionnières caractéristiques des îlots forestiers de plateau.

Le groupe C-VI, dont l'affinité savanicole de la flore est plus marquée, correspond à des formations analogues, mais plus fréquemment perturbées par les feux de brousse. Il rassemble des peuplements de bosquets secs, auxquels correspondent aussi les groupe A-VI et A-VII2 ainsi que le groupe B-VI. Ce dernier se caractérise par sa richesse en jeunes tiges d'essences de l'ensemble structural supérieur alors que les deux premiers correspondent à des peuplements pauvres en cette catégorie de tiges et donc peu dynamiques. Dans ces bosquets secs les ensembles structuraux bas et moyens sont particulièrement peu importants.

Les distributions des circonférences des faciès les plus hygrophiles des formations à Celtis (groupe floristique IV1) sont essentiellement du type N. Celui-ci correspond à un meilleur équilibre entre l'ensemble structural supérieur et les ensembles structuraux bas et moyens, comme en témoigne sa position centrale dans le plan des deux premiers axes de l'analyse factorielle (fig. III,4 a et b).

Le type N se trouve aussi dans les formations les plus hygrophiles appartenant au groupe floristique III. Dans ce groupe les distributions des circonférences sont aussi fréquemment des types F et D qui traduisent l'importance relativement plus grande des ensembles structuraux bas et moyens (fig. III.4b).

Dans la forêt riveraine (groupements floristiques I, II1 et II2) les distributions des circonférences des stades pionniers appartiennent principalement aux types I ou H, celles des phases matures aux types F ou N et celles des phases peu dynamiques ou perturbées aux types D ou E. Elles traduisent toutes la prédominance des ensembles structuraux bas et moyens et la difficulté de mise en place de l'ensemble structural supérieur dans ces formations au sol périodiquement inondé.

5. Diversité spécifique

a. Méthodes

La présence d'une espèce dans un environnement donné dépend de son affinité avec les conditions mésologiques existantes, de sa capacité de résistance à la concurrence des autres espèces et aussi, évidemment, de la possibilité qu'ont ses diaspores d'atteindre le site.

Si le groupement prospecté est assez étendu, on considère généralement que l'on y rencontre la majorité des espèces susceptibles d'y subsister. La liste des taxons sera donc caractéristique du milieu. Les interactions entre espèces et la distance relative des porte-graines (en fonction de l'efficacité de la dispersion des diaspores) auront en revanche un effet surtout sensible sur l'abondance et le nombre des espèces. L'analyse des distributions des abondances spécifiques apparaît ainsi complémentaire de l'analyse phytosociologique

Pour rendre compte des distributions d'abondance, de très nombreux indices et modèles mathématiques ont été proposés (C. DA FONSECA, 1966, 1969 ; DAGET, 1976 ; FRONTIER, 1976, 1983). Nous avons retenu pour ce travail quelques-uns de ceux, présentés dans DAGET (1976), qui sont d'un usage particulièrement courant :

- la *richesse spécifique* (N), qui représente le nombre total d'espèces de la distribution observée ;

- l'*indice de diversité de SHANNON* (ISH), qui s'écrit : $ISH = \sum_{i=1}^{N} \frac{q_i}{Q} \log 2 \frac{q_i}{Q}$, où q_i est l'effectif de l'espèce i et Q l'effectif total $\left[Q = \sum_{i=1}^{N} q_i \right]$;

- l'*équitabilité* (EQ), qui correspond au rapport entre la diversité observée et la diversité maximale possible du nombre d'espèces N, $EQ = \frac{ISH}{\log_2 N}$;

- le *modèle I de MAC-ARTHUR*, où l'espèce de rang i à partir de la plus abondante a pour effectif $q_i = \frac{Q}{N} \sum_{r=1}^{r=N+1-i} \frac{1}{N-r+1}$. Il correspond au modèle du bâton brisé qui traduit une répartition aléatoire des espèces. Il semble assez généralement admis que ce modèle correspond à une distribution relativement égalitaire d'une ressources principale entre les différentes espèces d'une communauté (DA SILVA, 1979 ; DAGET, 1976) ;

- le *modèle de MOTOMURA* (diagramme rang/log. de l'abondance), où, sur la représentation graphique, les points correspondants aux espèces ont comme abscisses les rangs i et comme ordonnées les logarithmes des abondances. Il correspond au cas où les logarithmes des abondances sont alignés sur une droite de pente a, $\log q_i = a(i - 1) + \log q_1$, avec $a = \log m$; le nombre m est appelé constante de milieu de MOTOMURA. Les abondances des espèces forment alors une progression géométrique de raison m.

Pour AMANIEU et al. (1981) ce modèle convient à l'analyse de communautés "dans lesquelles les relations interspécifiques sont élémentaires, la compétition étant éventuellement limitée au niveau d'une ressource, par exemple l'espace physique". Ce serait le cas des communautés pionnières ;

- le *modèle log-normal de PRESTON* (diagramme probit du rang/log de l'abondance), où les logarithmes des abondances sont distribués au hasard autour de leur moyenne, $m = \frac{\Sigma \log q_i}{N}$. Sur un diagramme rang/log abondance (pour le modèle de PRESTON on utilise le logarithme de base 2), une distribution log-normale donne une courbe sigmoïde de GAUSS. A l'aide d'une transformation probit ces courbes deviennent des droites (droites de HENRY). Les valeurs théoriques du modèle sont alors données par $\log q_i = \sigma P_i + b$, où $b = m - 5\sigma$ et P_i est le probit du rang (% cumulé).

Pour AMANIEU et al. (1981) ce modèle correspond à des communautés "où la majorité des espèces sont moyennement abondantes... l'effet de la compétition n'étant plus unidirectionnel comme dans le cas du modèle log-linéaire, mais au contraire beaucoup plus diffus". Pour DAGET et al. (1972) "ce modèle implique que les effectifs des espèces dépendent tous d'un même ensemble de facteurs biotiques ou abiotiques".

Divers auteurs sont cependant réservés quant à l'utilisation des distributions log-normales pour définir des communautés homogènes car "l'addition de plusieurs communautés distribuées de manières très diverses : série géométrique, log-normale, MAC ARTHUR, etc., produit toujours une distribution log-normale" (DA SILVA, 1979).

Des critiques plus générales ont aussi été faites sur l'utilisation des diagrammes rang-fréquence et leur modélisation. Pour certains auteurs les modèles observés sont des artefacts (MAC ARTHUR, 1960 ; MAY, 1975). LECORDIER et al. (1982) montrent cependant qu'il n'en est rien ; effectuant des tirages au hasard dans une série uniforme de valeurs recouvrant la gamme des abondances observées dans les populations qu'ils étudient, ils constatent

que l'ajustement au modèle qu'ils utilisent (MOTOMURA) ne peut se faire que dans 32 % des séries tirées au hasard alors que tous les peuplements naturels qu'ils étudient sont motomuriens. De plus, ce qui est important, les paramètres des modèles des séries tirées au hasard diffèrent nettement de ceux des peuplements naturels ;

- le *modèle de PARETO* (diagramme log du rang/log de l'abondance), complète la série des métriques utilisées précédemment et garde comme principe de base l'ajustement linéaire (GOURBAULT et LECORDIER, 1984 ; ARNOLD, 1983 ; voir aussi ROLLET, 1974, qui l'applique à l'étude des distributions des circonférences en forêt tropicale).

On attribue généralement à l'économiste V. PARETO (1897) la constatation empirique que, si l'on considère les revenus des personnes d'une société, le nombre des personnes Q_i dont le revenu est supérieur à i est donné par l'équation $q_i = q_0 i^{-\gamma}$ qui est une droite en coordonnées log-log.

Nous avons gardé la présentation généralement utilisée pour ce modèle (ALLEN, 1964 ; PACE et al., 1968) : les données sont ainsi classées en notant le nombre d'espèces ayant un effectif égal ou supérieur à un effectif donné (tabl. III.8 et fig. III.5).

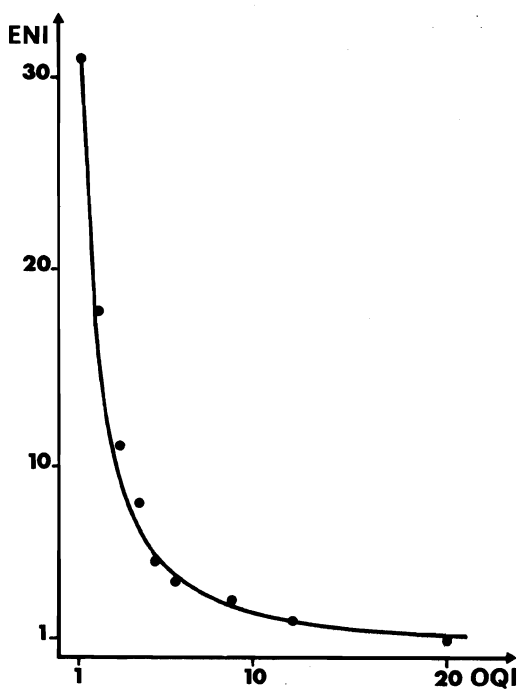


Fig. III.5. Distribution observée (.) et courbe ajustée au modèle de PARETO pour un peuplement de forêt de plateau à *Celtis*. (Données, tabl. III.8). ENI : nombre d'espèces dont l'abondance est supérieure ou égale à une valeur donnée (OQI) ; OQI : abondance spécifique. L'équation de la droite de PARETO s'écrit ici $\log EN_i = \log EN_0 - \gamma \log OQ_i$.

TABLEAU III.8

Exemple d'analyse de la diversité dans un peuplement de forêt de plateau à *Celtis*. (relevé de 300 m^2). QI, OQI : effectifs observés ; THQI, THOQUI : effectifs théoriques ; AJQI, AJOQI : effectifs ajustés ; PKI : probit.

Richesse spécifique : 31 — Indice de Shannon : 4,259
Effectif total de la population : 98 — Equitabilité : 0,860

Ajustement au modèle de MOTOMURA.

Rang	QI(I)	THQI(I)	AJQI(I)
1	20,000	7,197	8,414
2	12,000	6,687	7,748
3	9,000	6,102	7,134
4	6,000	5,619	6,569
5	5,000	5,174	6,049
6	4,000	4,764	5,570
7	3,000	4,387	5,128
8	3,000	4,039	4,722
9	3,000	3,719	4,348
10	3,000	3,425	4,004
11	3,000	3,153	3,687
12	2,000	2,904	3,395
13	2,000	2,674	3,126
14	2,000	2,462	2,878
15	2,000	2,267	2,650
16	2,000	2,087	2,440
17	2,000	1,922	2,247
18	2,000	1,770	2,069
19	1,000	1,629	1,905
20	1,000	1,500	1,754
21	1,000	1,382	1,615
22	1,000	1,278	1,487
23	1,000	1,171	1,369
24	1,000	1,079	1,261
25	1,000	0,993	1,161
26	1,000	0,914	1,069
27	1,000	0,842	0,984
28	1,000	0,775	0,906
29	1,000	0,714	0,835
30	1,000	0,657	0,769
31	1,000	0,605	0,708

Pente de la droite de régression : -0,083
Ordonnée à l'origine : 2,056
Coefficient de corrélation : -0,918

χ^2 : 23,318
Probabilité : 0,999

Ajustement au modèle de PARETO.

OQI(I)	EN(I)	THOQI(I)	AJOQI(I)
20,000	1,000	21,044	20,875
12,000	2,000	11,593	11,500
9,000	3,000	8,179	8,113
6,000	4,000	6,386	6,335
5,000	5,000	5,271	5,288
4,000	6,000	4,506	4,470
3,000	11,000	2,675	2,654
2,000	18,000	1,751	1,737
1,000	31,000	1,097	1,088

Pente de la droite de régression : -1,163
Ordonnée à l'origine : 3,542
Coefficient de corrélation : -0,995

χ^2 : 0,183
Probabilité : 0,004

Ajustement au modèle de MAC-ARTHUR.

Rang	QI	THQI
1	20,000	12,731
2	12,000	9,570
3	9,000	7,989
4	6,000	6,936
5	5,000	6,145
6	4,000	5,513
7	3,000	4,986
8	3,000	4,535
9	3,000	4,139
10	3,000	3,788
11	3,000	3,478
12	2,000	3,185
13	2,000	2,981
14	2,000	2,678
15	2,000	2,458
16	2,000	2,241
17	2,000	2,044
18	2,000	1,858
19	1,000	1,682
20	1,000	1,516
21	1,000	1,358
22	1,000	1,207
23	1,000	1,064
24	1,000	0,926
25	1,000	0,794
26	1,000	0,668
27	1,000	0,546
28	1,000	0,429
29	1,000	0,316
30	1,000	0,207
31	1,000	0,102

χ^2 : 6,681
Probabilité : 0,649

Ajustement au modèle de PRESTON.

Rang	QI	KI	P(KI)	THQI	AJQI
1	20,000	0,969	6,863	9,628	11,154
2	12,000	0,938	6,534	7,351	8,517
3	9,000	0,906	6,318	6,156	7,132
4	6,000	0,875	6,150	5,365	6,215
5	5,000	0,844	6,010	4,781	5,539
6	4,000	0,813	5,887	4,322	5,007
7	3,000	0,781	5,776	3,946	4,572
8	3,000	0,750	5,674	3,629	4,205
9	3,000	0,719	5,579	3,356	3,888
10	3,000	0,688	5,488	3,116	3,610
11	3,000	0,656	5,402	2,902	3,363
12	2,000	0,625	5,318	2,710	3,140
13	2,000	0,594	5,237	2,535	2,937
14	2,000	0,563	5,157	2,374	2,751
15	2,000	0,531	5,078	2,226	2,578
16	2,000	0,500	5,000	2,087	2,418
17	2,000	0,469	4,922	1,957	2,268
18	2,000	0,438	4,843	1,835	2,126
19	1,000	0,406	4,763	1,719	1,991
20	1,000	0,375	4,682	1,608	1,862
21	1,000	0,344	4,598	1,501	1,739
22	1,000	0,313	4,512	1,398	1,620
23	1,000	0,281	4,421	1,298	1,504
24	1,000	0,250	4,326	1,200	1,391
25	1,000	0,219	4,224	1,104	1,279
26	1,000	0,188	4,113	1,008	1,168
27	1,000	0,156	3,990	0,911	1,056
28	1,000	0,125	3,850	0,812	0,941
29	1,000	0,094	3,682	0,708	0,820
30	1,000	0,063	3,466	0,593	0,687
31	1,000	0,031	3,137	0,452	0,524

Pente de la droite de régression : 0,321 (Base 2 = 1,184)
Ordonnée à l'origine : -3,367 (Base 2 =-4,857)
Coefficient de corrélation : 0,917

χ^2 : 12,032
Probabilité : 0,983

GOURBAULT et LECORDIER (1984) indiquent que la loi parabolique -qui est de la même forme que la loi de PARETO- exprime la compétition à l'intérieur d'un système. Le modèle de PARETO traduit donc une certaine complexité -ou maturité- des systèmes écologiques.

Diverses approches théoriques de ce modèle ont été faites. BERTALANFFY (1968, 1980) l'assimile à une fonction puissance d'allométrie, alors que SIMON (1955) en propose une explication fondée sur la théorie des probabilités. MANDELBROT (1953) voulant justifier des alignements remarquables de la fréquence des mots d'une langue en diagramme log-log en propose une approche fondée sur la théorie de l'information. La loi rang fréquence s'écrit alors $q_i = q_0(i + \beta)^{-\gamma}$. On voit que la droite de PARETO correspond au cas où $\beta = 0$.

Le modèle de MANDELBROT est assez fréquemment utilisé en écologie (MARGALEF, 1957 ; FRONTIER, 1976 ; DEVAUX, 1980, AMANIEU et al., 1981). La signification des paramètres β et γ reste cependant assez confuse (DEVAUX, 1980). De plus la modélisation non linéaire de ce modèle est complexe et paraît poser actuellement encore certains problèmes (GONZALEZ, 1979 ; AMANIEU et al., 1981) (*). C'est pourquoi il nous a semblé préférable d'en rester dans ce travail à l'utilisation d'un modèle fondé sur la régression linéaire, s'intégrant bien ainsi dans la série des autres modèles utilisés.

L'emploi de la régression linéaire dans le cas des diagrammes rang-fréquence est cependant souvent contesté car le coefficient de corrélation entre les rangs et les fréquences n'a pas réellement de valeur statistique. Il est néanmoins très généralement utilisé comme une estimation commode du plus ou moins bon alignement des points.

Pour comparer les distributions réelles à la distribution théorique nous avons choisi un test χ^2, couramment utilisé à cet effet. D'autres distances lui sont cependant parfois préférées (AMANIEU et al., 1981).

La signification d'une distribution d'abondance, et par conséquent de la diversité, dépend de l'échelle à laquelle elle est observée. Ce point a été largement développé par divers auteurs et FRONTIER (1983) en fait un excellent exposé. Cet auteur indique que les systèmes vivants sont hiérarchisés et peuvent être considérés comme des emboîtements de sous-systèmes dont la délimitation est "parfois délicate et avant tout pragmatique ou heuristique, liée à une technique de perception".

Un indice de diversité comme un modèle de distribution d'abondance doivent

(*) T. LAM HOAI et al. (1984), dans un travail récent, proposent cependant une méthode simplifiée d'ajustement au modèle de MANDELBROT.

donc toujours se référer à un niveau de perception choisi, car en changeant d'échelle on change de phénomène (FRONTIER, 1976).

On peut ainsi concevoir plusieurs niveaux de perception dans l'étude des écosystèmes forestiers. Le plus fondamental est sans doute celui de la phase sylvigénétique. Celle-ci possède cependant une surface définie qui est souvent faible et peut ainsi ne pas permettre l'expression de tout le potentiel floristique. Cela est clairement perçu si l'on se réfère aux premiers stades de reconstitution après chablis, généralement nettement délimités dans la forêt. La surface du chablis peut n'être pas suffisante pour que toutes les espèces susceptibles de s'y implanter puisse le faire. Du point de vue phytosociologique cela constitue un fragment d'association. On conçoit cependant que l'organisation structurelle des distributions d'abondance spécifiques à l'échelle du chablis -ou de la phase sylvigénétique- ait un sens dans la mesure où elle traduit et conditionne la dynamique du peuplement.

Si l'on admet ainsi que tous les stades identiques des diverses phases sylvigénétiques -comme par exemple les stades de reconstitution après chablis- appartiennent à une même entité phytosociologique, on peut concevoir qu'ils constituent un milieu parcellaire, au sens de LECORDIER (1975), qui peut être caractérisé par sa diversité.

Il existe aussi une diversité à l'échelle de la mosaïque forestière qui peut s'appréhender en réalisant des spectres de diversité au sens de MARGALEF (1956).

La diversité peut encore s'envisager par strates ou ensembles structuraux (PEET, 1978), ou même en considérant séparément les espèces appartenant, à l'état mature, aux différents ensembles structuraux.

b. Résultats

L'analyse de la diversité présentée ici a été effectuée à partir des données utilisées pour l'analyse phytosociologique et pour l'analyse des distributions des circonférences. Elle concerne les individus de plus de deux mètres de haut présents au sein d'une même phase sylvigénétique.

Sur l'ensemble des peuplements étudiés, le meilleur ajustement est, dans 69 % des cas, le modèle de PARETO, dans 13 %, le modèle de MAC ARTHUR, dans 6 %, le modèle de MOTOMURA. Le modèle de PRESTON n'apparaît jamais comme la meilleure solution et 12 % des peuplements étudiés ne correspondent à aucun des modèles utilisés (tabl. III.9, III.10 et III.11).

Le modèle de PARETO est donc celui qui rend le mieux compte des distributions d'abondances spécifiques dans les forêts de Lamto. L'examen des fréquences des différents modèles dans les divers groupes floristiques et structuraux définis précédemment permet cependant de nuancer cette appréciation (tabl. III.10 et III.11)(*).

Le modèle de PARETO apparaît en effet sensiblement moins fréquent dans les groupes structuraux F, D et E que dans les autres groupes. Les modèles de MOTOMURA et de MAC ARTHUR sont plus fréquents dans les groupes D et E alors que dans le groupe F la proportion de peuplements ne s'ajustant à aucun des modèles utilisés est particulièrement forte (tabl. III.10). Or ces trois groupes correspondent soit à des peuplements fréquemment perturbés, soit à des peuplements où les ensembles structuraux bas et moyens dominent (fig. III.4). Ils caractérisent une grande partie des relevés effectués dans la forêt riveraine, dans les forêts de bas-fond et en savane protégée des feux.

La réalisation du modèle de MOTOMURA est relativement fréquente dans certains groupements de la savane protégée des feux. Ceci est conforme à ce qui a été observé lors de l'étude diachronique des successions dans ce milieu où ce modèle a été retenu pour caractériser les premiers stades de la reconstitution forestière (DEVINEAU et al., 1984). Au fur et à mesure de l'évolution de la succession, l'ajustement au modèle de PARETO devient cependant meilleure (fig. III.6).

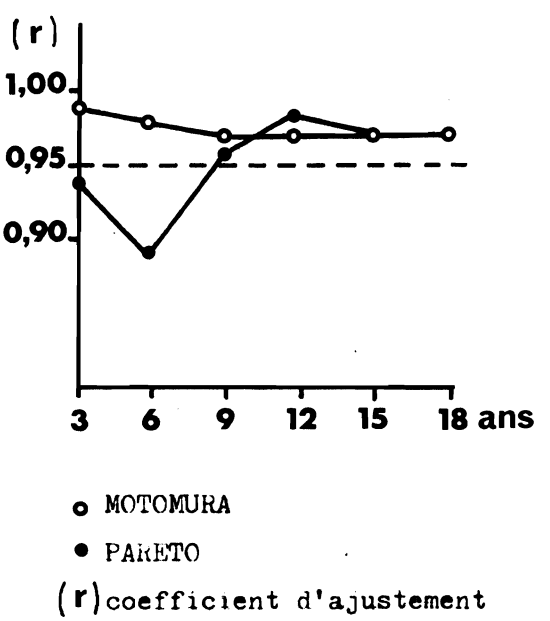


Fig. III.6. Evolution au cours du temps des coefficients d'ajustement aux modèles de MOTOMURA et de PARETO pour le peuplement ligneux d'une savane protégée des feux à Lamto (d'après DEVINEAU, LECORDIER et VUATTOUX, 1984 : tab. IV, parcelle 3).

(*) Bien que le nombre total de relevés réalisés pour ce travail soit relativement important, le découpage en groupements floristiques et structuraux abaisse trop les effectifs de ces différents groupes pour que des tests statistiques (χ^2) puissent être valablement effectués sur les tableaux de répartition des peuplements en fonction des modèles et des groupements. La structure de ces tableaux apporte cependant une information qui, si elle est cohérente, permet une bonne approche des relations entre les caractères étudiés, à défaut de conclusions absolues.

TABLEAU III.9

Valeurs des indices de diversité et ajustements à différents modèles pour l'ensemble des peuplements étudiés.
RS : richesse spécifique ; ISH : indice de SHANNON ; EQ : équitabilité ; |r| : valeur absolue du coefficient d'ajustement ; $P(\chi^2)$: probabilité pour que la distribution théorique et la distribution observée soient différentes.

No. relevé	Groupe structural	RS (300 m^2)	ISH	EQ	MAC-ARTHUR $P(\chi^2)$	PRESTON |r|	PRESTON $P(\chi^2)$	MOTOMURA |r|	MOTOMURA $P(\chi^2)$	PARETO |r|	PARETO $P(\chi^2)$	PARETO Pente
Groupement I : bords de berges à *Cola laurifolia, Manilkara lacera, ...*												
A47	I	6	1,829	0,708	0,823	0,948	0,659	0,937	0,953	0,986	0,135	-0,623
A48	I	12	2,793	0,779	0,986	0,914	0,774	0,897	1,000	0,989	0,122	-0,814
A49	J	8	2,512	0,837	0,065	0,918	0,999	0,929	0,112	0,979	0,230	-0,906
Groupement II1 : forêt riveraine à *Cynometra megalophylla, Erythroxylum emarginatum, ...*												
A32	I	20	3,708	0,858	0,041	0,945	0,153	0,957	0,378	0,973	0,547	-1,021
A38	J	12	2,635	0,735	0,996	0,961	0,983	0,963	0,975	0,972	1,000	-0,653
A34	N	29	3,490	0,718	1,000	0,880	1,000	0,863	1,000	0,985	0,873	-0,837
A35	N	24	3,559	0,776	1,000	0,893	1,000	0,884	1,000	0,990	0,465	-0,951
A36	N	20	3,017	0,698	1,000	0,896	1,000	0,883	1,000	0,986	0,718	-0,739
A39	F	12	2,820	0,787	0,691	0,956	0,872	0,953	0,891	0,986	0,311	-0,815
A45	D	17	3,464	0,847	0,278	0,897	0,926	0,908	0,765	0,996	0,237	-0,887
A46	E	22	3,886	0,871	0,133	0,950	0,659	0,975	0,029	0,886	1,000	-
A42	E	9	2,818	0,889	0,108	0,982	0,185	0,989	0,076	0,943	0,891	-
Groupement II2 : forêt riveraine à *Cynometra megalophylla, Coffea rupestris, ...*												
A56	I	22	2,984	0,856	1,000	0,860	1,000	0,856	1,000	0,980	0,987	-0,692
A44	I	13	2,603	0,703	1,000	0,958	0,947	0,956	0,997	0,986	0,917	-0,645
A37	H	12	2,599	0,725	0,995	0,895	0,998	0,872	1,000	0,978	0,120	-0,749
A50	F	22	3,886	0,871	0,201	0,903	0,687	0,927	0,206	0,960	0,739	-0,884
A43	F	15	2,413	0,618	1,000	0,840	1,000	0,821	1,000	0,964	0,868	-0,708
A51	F	13	2,927	0,791	0,726	0,957	0,703	0,964	0,673	0,976	0,879	-0,779
A40	F	11	2,908	0,841	0,131	0,950	0,612	0,969	0,168	0,923	0,988	-
A41	F	19	3,356	0,790	0,999	0,896	1,000	0,888	1,000	0,956	0,939	-0,962
T12	F	16	3,051	0,758	0,991	0,974	0,778	0,974	0,990	0,987	0,668	-0,741
T20	F	17	3,388	0,829	0,475	0,959	0,730	0,962	0,904	0,979	0,175	-0,938
Groupement III : forêt-galerie sur sol hydromorphe à *Raphia hookeri, Cleistopholis patens, Palisota barteri, ...*												
A55	J	23	3,663	0,810	0,996	0,912	1,000	0,913	1,000	0,986	0,385	-0,981
A21	N	20	3,376	0,781	1,000	0,901	1,000	0,892	1,000	0,961	0,948	-0,952
A20	N	16	3,250	0,813	0,883	0,946	0,982	0,934	0,998	0,986	0,375	-0,951
A11	N	15	3,528	0,903	0,120	0,945	0,069	0,965	0,056	0,941	0,847	-
A54	N	27	4,300	0,904	0,211	0,937	0,610	0,943	0,814	0,969	0,264	-1,300
A26	N	20	3,626	0,839	0,709	0,946	0,940	0,931	0,996	0,985	0,050	-1,008
A09	N	17	3,109	0,761	0,996	0,911	0,998	0,913	1,000	0,986	0,513	-0,875
LMS	N	18	3,220	0,772	0,938	0,887	0,969	0,893	0,988	0,983	0,718	-0,827
A23	N	13	2,764	0,747	0,998	0,917	0,999	0,895	1,000	0,991	0,308	-0,786
A18	F	18	3,068	0,736	1,000	0,818	1,000	0,802	1,000	0,941	0,846	-
A22	F	19	3,694	0,870	0,039	0,949	0,598	0,955	0,667	0,986	0,237	-1,114
A53	D	26	3,810	0,811	0,944	0,907	0,977	0,912	1,000	0,985	0,132	-0,993
A08	D	18	2,785	0,668	1,000	0,734	1,000	0,700	1,000	0,926	0,880	-
A24	D	24	4,091	0,898	0,069	0,904	0,656	0,920	0,576	0,946	0,916	-
A25	D	25	4,049	0,872	0,093	0,909	0,850	0,918	0,802	0,973	0,573	-1,153
A10	E	18	3,796	0,910	0,006	0,941	0,296	0,947	0,810	0,981	0,415	-1,340

No. relevé	Groupe structural	RS (300 m²)	ISH	EQ	MAC-ARTHUR P(χ²)	PRESTON |r|	PRESTON P(χ²)	MOTOMURA |r|	MOTOMURA P(χ²)	PARETO |r|	PARETO P(χ²)	Pente
					Groupement IV1 : groupement à *Celtis spp., Chaetacme aristata,* faciès humide à *Sapium guineense, Cephaelis abouabouensis, ...*							
A57	C	19	3,862	0,909	0,106	0,902	0,252	0,915	0,242	0,971	0,644	-1,383
P72	C	18	3,657	0,877	1,000	0,778	1,000	0,758	1,000	0,903	0,995	-
A28	M	29	4,178	0,839	0,265	0,929	0,827	0,934	0,952	0,987	0,311	-1,119
A29	N	34	4,714	0,927	0,025	0,897	0,565	0,906	-	0,982	0,133	-1,649
A30	N	34	4,652	0,914	0,099	0,928	0,979	0,917	0,993	0,982	0,190	-1,433
A17	N	33	4,645	0,921	0,066	0,804	-	0,785	-	0,996	0,066	-1,619
A68	N	39	4,446	0,702	0,565	0,920	0,292	0,938	0,946	0,962	0,895	-1,046
A31	N	28	4,191	0,872	0,193	0,920	0,830	0,930	0,959	0,988	0,224	-1,167
A33	N	26	3,581	0,768	1,000	0,916	1,000	0,913	1,000	0,998	0,030	-0,884
LT3	D	16	3,751	0,938	0,552	0,956	0,138	0,935	0,082	0,915	0,814	-
					Groupement IV2 : groupement à *Celtis spp., Chaetacme aristata,* faciès de plateau à *Spondias mombin, ...*							
A62	M	31	4,259	0,860	0,649	0,917	0,983	0,912	0,999	0,995	0,004	-1,163
A06	C	11	3,031	0,876	-	0,546	-	0,922	-	-	-	-
LP4	C	28	4,033	0,898	0,030	0,887	0,882	0,855	0,883	0,965	0,651	-1,329
PR3	C	25	4,033	0,868	0,787	0,890	0,999	0,894	0,999	0,984	0,507	-1,173
LP5	C	24	3,951	0,862	0,083	0,923	0,672	0,935	0,692	0,976	0,692	-1,098
LP6	M	28	4,435	0,922	0,103	0,912	0,023	0,928	0,520	0,922	0,759	-
A63	M	33	4,318	0,856	0,697	0,915	0,985	0,917	0,999	0,994	0,125	-1,140
A60	M	31	4,179	0,844	0,521	0,900	0,935	0,904	0,986	0,977	0,752	-1,057
PR4	N	22	4,084	0,916	0,046	0,924	0,136	0,937	0,706	0,967	0,661	-1,423
					Groupement V : groupement pionnier à *Microdesmis puberula, ...* (forêt de plateau)							
A66	M	40	4,386	0,924	0,993	0,926	0,994	0,925	1,000	0,990	0,611	-1,019
PR1	J	35	4,210	0,821	0,971	0,897	0,996	0,898	1,000	0,993	0,201	-1,039
A64	J	35	4,511	0,879	0,216	0,924	0,930	0,923	0,990	0,988	0,396	-1,233
PR2	J	30	4,360	0,889	0,006	0,929	0,128	0,948	0,165	0,932	0,954	-
A65	J	39	4,783	0,905	0,886	0,990	0,887	0,999	0,999	0,991	0,567	-1,427
					Groupement VI : groupement forestier perturbé à affinité savanicole à *Lonchocarpus cyanescens*							
A19	A	19	3,553	0,836	0,906	0,893	0,999	0,885	1,000	0,981	0,444	-1,097
A02	A	12	2,988	0,834	0,611	0,868	0,959	0,828	0,947	0,985	0,456	-1,046
A05	B	13	3,040	0,822	0,534	0,855	0,826	0,900	0,945	0,994	0,056	-0,947
A07	B	23	3,740	0,827	0,876	0,813	0,977	0,804	0,999	0,945	0,852	-
A16	C	21	3,577	0,814	0,791	0,833	0,991	0,829	0,999	0,992	0,125	-1,072
A01	C	26	4,372	0,930	0,299	0,915	0,090	0,935	0,047	0,968	0,294	-1,303
A52	C	20	3,754	0,869	0,205	0,867	0,795	0,872	0,923	0,975	0,759	-1,168
LT7	M	29	4,290	0,883	0,000	0,934	0,016	0,953	0,094	0,939	0,846	-
A61	J	22	3,287	0,737	1,000	0,910	1,000	0,897	1,000	0,990	0,449	-0,869
T61	N	34	4,028	0,792	0,997	0,901	0,950	0,908	1,000	0,979	0,853	-0,898
					Groupement VII1 : savane protégée, bas de pente							
A78	M	14	2,654	0,697	0,999	0,894	0,996	0,893	1,000	0,991	0,561	-0,708
A79	M	21	3,238	0,737	1,000	0,877	0,999	0,875	1,000	0,982	0,849	-0,773
A69	J	21	3,083	0,702	1,000	0,916	1,000	0,909	1,000	0,986	0,630	-0,805
A70	I	6	2,225	0,556	1,000	0,889	1,000	0,874	1,000	0,979	0,962	-0,653
T11	I	32	4,419	0,884	0,695	0,934	0,996	0,924	1,000	0,977	0,542	-1,263
A74	I	35	4,343	0,847	0,475	0,928	0,647	0,938	0,978	0,976	0,687	-1,066
					Groupement VII2 : savane protégée et bosquets							
A04	A	8	2,542	0,847	0,208	0,867	0,544	0,871	0,336	0,994	0,027	-1,056
A03	A	10	2,571	0,894	0,174	0,868	-	0,858	-	0,995	0,015	-1,306
A76	M	30	4,177	0,851	0,651	0,898	0,967	0,902	0,996	0,985	0,618	-1,085
P71	N	26	4,157	0,884	0,340	0,868	0,901	0,863	0,995	0,982	0,498	-1,279
A67	F	14	3,274	0,833	0,066	0,914	0,459	0,923	0,722	0,991	0,389	-1,089
A14	D	17	3,809	0,932	0,202	0,957	0,191	0,955	0,712	0,966	0,312	-1,451
A15	D	17	3,859	0,944	0,557	0,948	0,121	0,960	0,103	0,940	0,234	-
A12	E	12	3,392	0,946	-	0,820	-	0,831	-	0,985	-	-1,297
A13	F	20	3,586	0,830	0,513	0,905	0,865	0,912	0,924	0,982	0,561	-0,980
					Groupement VII3 : savane protégée peu évoluée							
LS2	N	28	4,003	0,833	0,910	0,888	0,999	0,886	1,000	0,981	0,848	-1,040
A77	F	20	3,545	0,820	0,587	0,877	0,897	0,886	0,927	0,960	0,887	-0,957
A75	F	25	3,859	0,831	0,769	0,932	0,929	0,930	0,991	0,987	0,556	-0,943
A71	F	11	1,552	0,448	1,000	0,822	1,000	0,805	1,000	0,979	0,744	-0,550
A73	F	8	0,952	0,317	1,000	0,734	1,000	0,711	1,000	0,931	0,991	-
A72	F	8	0,870	0,290	1,000	0,778	1,000	0,758	1,000	0,903	0,995	-

TABLEAU III.10

Répartition des modèles ajustés en fonction des groupes structuraux.

a) Fréquences observées

Modèles	Groupes structuraux A	B	C	M	J	I	N	H	F	D	E
MOTOMURA	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2
PARETO	4	1	6	7	6	6	16	1	10	3	1
MAC ARTHUR	0	0	0	1	1	1	2	0	1	2	1
Indéterminé	0	1	0	1	1	0	0	0	6	2	0

b) Ecarts à la valeur théorique sous l'hypothèse d'indépendance.

		A	B	C	M	J	I	N	H	F	D	E
MOTOMURA	signe	-	-	-	-	-	-	-	-	∿	+	+
	c_{ij}*	0,003	0,001	0,004	0,006	0,005	0,005	0,000	0,001	0,000	0,007	*0,156*
PARETO	signe	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
	c_{ij}	0,006	0,001	0,008	0,001	0,000	0,003	0,005	0,001	0,007	*0,015*	*0,014*
MAC ARTHUR	signe	-	-	-	+	+	+	∿	-	-	+	+
	c_{ij}	0,005	0,002	0,007	0,000	0,000	0,001	0,000	0,001	0,005	*0,019*	0,009
Indéterminé	signe	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-
	c_{ij}	0,006	*0,025*	0,009	0,000	0,000	*0,010*	*0,023*	0,001	*0,069*	*0,011*	0,006

$\Sigma c_{ij} = 0,458$

*c_{ij} : contribution des différentes cases à "l'information" apportée par le tableau. La somme des c_{ij} $(\Sigma c_{ij} = I_p^{(N)})$ est une mesure du lien qui existe entre les deux caractères étudiés (VOLLE, 1981 et ce travail, chap. V).

TABLEAU III.11

Répartition des modèles ajustés en fonction des groupes floristiques.

a) Fréquences observées.

Modèles	Groupements floristiques I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
MOTOMURA	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	0
PARETO	2	5	7	9	7	4	4	8	6	8	3
MAC ARTHUR	1	1	0	4	2	2	1	1	0	0	0
Indéterminé	0	1	2	2	1	1	0	1	0	0	3

b) Ecarts à la valeur théorique sous l'hypothèse d'indépendance.

		I	II1	II2	III	IV1	IV2	V	VI	VII1	VII2	VII3
MOTOMURA	signe	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-
	c_{ij}	0,002	*0,050*	0,004	0,000	0,006	0,004	0,003	0,006	0,004	0,006	0,004
PARETO	signe	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+
	c_{ij}	0,000	0,003	0,000	0,004	0,000	0,002	0,001	0,002	0,009	0,006	0,004
MAC ARTHUR	signe	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-
	c_{ij}	*0,010*	0,000	*0,014*	*0,019*	0,004	*0,014*	0,002	0,001	0,009	*0,013*	0,009
Indéterminé	signe	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	+
	c_{ij}	0,004	0,000	0,006	0,000	0,000	0,000	0,007	0,000	0,008	*0,012*	*0,078*

$\Sigma c_{ij} = 0,330$

*c_{ij} : contribution des différentes cases à "l'information" apportée par le tableau. La somme des c_{ij} $(\Sigma c_{ij} = I_p^{(N)})$ est une mesure du lien qui existe entre les deux caractères étudiés (VOLLE, 1981 et ce travail, chap. V).

Ces remarques sont en accord avec l'idée généralement admise que le modèle de MOTOMURA correspond bien à des végétations pionnières (DA SILVA, 1979 ; AMANIEU et al., 1981 ; DE FORESTA, 1981).

La savane protégée des feux n'a néanmoins pas évolué de manière homogène. C'est ainsi qu'à l'époque où les relevés ont été réalisés, la savane avait, par endroits, peu évolué et gardé sa structure et sa flore initiale (groupement VII3). Dans ce cas, comme dans celui des peuplements ligneux de savane régulièrement brûlée, les distributions d'abondance spécifiques ne s'ajustent à aucun des modèles utilisés (DEVINEAU et al., 1984).

Les tableaux III.9 et III.12 indiquent clairement que la pente du modèle de PARETO varie en fonction des groupements floristiques et donc en fonction des types de milieux. Elle a ainsi une valeur moyenne faible -voisine de 0,8- dans les peuplements de la forêt riveraine (groupement I et II) et une valeur moyenne significativement plus grande -voisine de 1,2- dans tous les groupements de la série à Celtis ; c'est le cas dans les groupements V et IV2 ainsi que dans le groupement VII2 qui correspond à une variante appauvrie de bosquets, et même dans le groupement IV1 qui représente un faciès humide.

TABLEAU III.12

Valeurs moyennes des indices de diversité dans les divers groupements forestiers de Lamto, classés par ordre de valeur croissante de la pente du modèle de PARETO. ISH : indice de Shannon ; EQ : équitabilité ; RS : richesse spécifique ; CV % : coefficient de variation.

Groupement floristique	Pente PARETO	CV %	ISH	CV %	EQ	CV %	RS	CV %
I	-0,781	18	2,378	21	0,775	8	9	33
II2	-0,789	14	3,010	15	0,778	10	16	25
II1	-0,843	15	3,266	14	0,798	9	18	35
VII1	-0,878	27	3,327	27	0,737	16	22	51
VII3	-0,885	26	2,464	61	0,590	45	17	53
III	-1,023	17	3,508	13	0,818	9	20	21
VI	-1,050	14	3,663	13	0,834	6	22	31
IV2	-1,160	8	4,066	11	0,873	3	26	26
V	-1,180	16	4,450	5	0,884	4	36	11
VII2	-1,193	14	3,530	15	0,885	5	17	42
IV1	-1,279	20	4,164	11	0,867	9	28	28

Une valeur faible de la pente du modèle de PARETO correspond à une importance relativement grande des espèces les mieux représentées : elle traduit donc un phénomène de dominance et par conséquent une diversité faible. A l'inverse, une pente forte correspond à des distributions allongées riches en espèces peu abondantes et à une diversité forte.

TABLEAU III.13

Caractéristiques des peuplements par types de formation : densité (/ha) des diverses catégories de tiges pour l'ensemble structural supérieur (ES I) et les ensembles structuraux bas et moyens (ES II + III), densité (Q), richesse spécifique (N) et équitabilité (EQ) de l'ensemble du peuplement (EST).

	Type structural	ESI				ES II + III		EST			
		⩾ 5 cm	⩾ 20	⩾ 40	⩾ 80	⩾ 5 cm	⩾ 20	Q	CV %	$\overline{N}$ (300 m²)	$\overline{EQ}$
FORMATION DE PLATEAU											
Friche post-culturale 3 ans(1)	J	1 133	0	0	0	2 098	232	3 231	-	22	0,74
Fourré 10-15 ans	J	1 328	376	73	32	3 107	593	4 435	27	35	0,87
Forêt secondaire jeune	M	1 980	477	147	51	1 419	221	3 399	22	31	0,87
Forêt secondaire âgée	C	1 038	502	298	136	611	209	1 649	28	24	0,87
FORMATION EDAPHIQUES											
Faciès humide de la forêt à *Celtis*	N	1 080	462	283	132	1 804	359	2 884	36	32	0,85
Faciès humide à affinité soudanienne	C	1 038	502	298	136	611	209	1 649	28	22	0,87
Formation sur sol hydromorphe	N	1 080	462	283	132	1 804	359	2 884	36	19	0,83
	D	899	358	198	114	1 171	482	2 070	32	23	0,81
Forêt galerie aval et forêt riveraine	F	419	264	187	89	1 857	806	2 276	26	16	0,79
Forêt riveraine (futaie de bord de berge à sous-bois arbustif dense)	I	374	195	145	84	2 795	223	3 169	20	15	0,78

(1) Exemple du relevé n°61.

La pente du modèle de PARETO semble refléter plus fidèlement que l'indice de SHANNON, l'équitabilité ou la richesse spécifique l'appartenance d'un groupement à un type de milieu. Ainsi les deux groupements de savane protégée des feux (VII1 et VII3) ont des pentes voisines, ce qui n'est pas le cas des indices de diversité.

On met donc ici en évidence des différences importantes dans les structures spécifiques des peuplements des divers types forestiers. Les hiérarchies accusées observées dans les peuplements de la forêt riveraine, ou même dans ceux des forêts de bas-fonds, traduisent des phénomènes de dominance importants qui sont sans doute à l'origine de la richesse spécifique relativement faible du peuplement ligneux de ces milieux.

Ces conclusions sur la diversité ne valent bien entendu que pour les éléments pris en compte dans l'analyse. D'autres synusies peuvent avoir des

structures différentes. On peut ainsi rappeler que la forêt riveraine est le milieu le plus riche en épiphytes (cf. fig. I.20) et que les forêts de bas-fonds du groupement III sont particulièrement riches en Ptéridophytes.

Les phénomènes de dominance peuvent avoir des causes diverses liées à différentes stratégies spécifiques. GRIME (1979) distingue ainsi trois principales stratégies de dominance : celle des espèces rudérales (*ruderal dominant*), celle des espèces à fort pouvoir de croissance qui sont favorisées par des milieux riches et productifs (*competitive dominant*), celle enfin des espèces bien adaptées à de forte contraintes mésologiques (*stress- tolerant dominant*). L'hypothèse de cette dernière éventualité peut être faite pour les peuplements de la forêt riveraine où les espèces dominantes sont probablement bien adaptées à l'alternance annuelle d'une période sèche et d'une période très humide qui peut même comporter des périodes de submersion.

La plus forte richesse spécifique est observée dans le groupement V qui caractérise les formations pionnières de plateau. Ce groupement évolue pour donner, nous l'avons vu, le groupement IV2. Cette évolution correspond à une phase de maturation forestière. Le groupement de forêt mature se distingue du groupement pionnier essentiellement par une richesse spécifique moindre, alors que la pente du modèle de PARETO et l'équitabilité y sont, en moyenne, semblables (tabl. III.12 et III.13).

La maturation forestière entraîne donc une baisse notable de la richesse spécifique alors que la structure du peuplement (le type de hiérarchie observée) reste la même. Elle correspond à la croissance d'une partie des arbres et à la mort de certains autres, phénomène qui est responsable d'une diminution de la densité du peuplement.

Une telle diminution de l'effectif total d'un peuplement se traduit, si la structure hiérarchique de celui-ci se maintient, par une translation descendante de la droite parétienne (fig. III.7b). Cette translation correspond à une diminution exactement dans les mêmes proportions de toutes les classes d'abondance spécifiques. Elle correspond aussi "mathématiquement" à une diminution du nombre total d'espèces. Il s'agit donc là d'un mécanisme responsable d'une baisse de la richesse spécifique qui n'implique pas l'accroissement des phénomènes de dominance.

Ces conclusions tirées d'une étude synchronique n'ont évidemment pas une valeur identique à celles qui peuvent être obtenues grâce au suivi chronologique, en un endroit précis, de l'évolution d'un peuplement. Se référant à un état moyen relatif à l'ensemble d'un groupement elles ne permet-

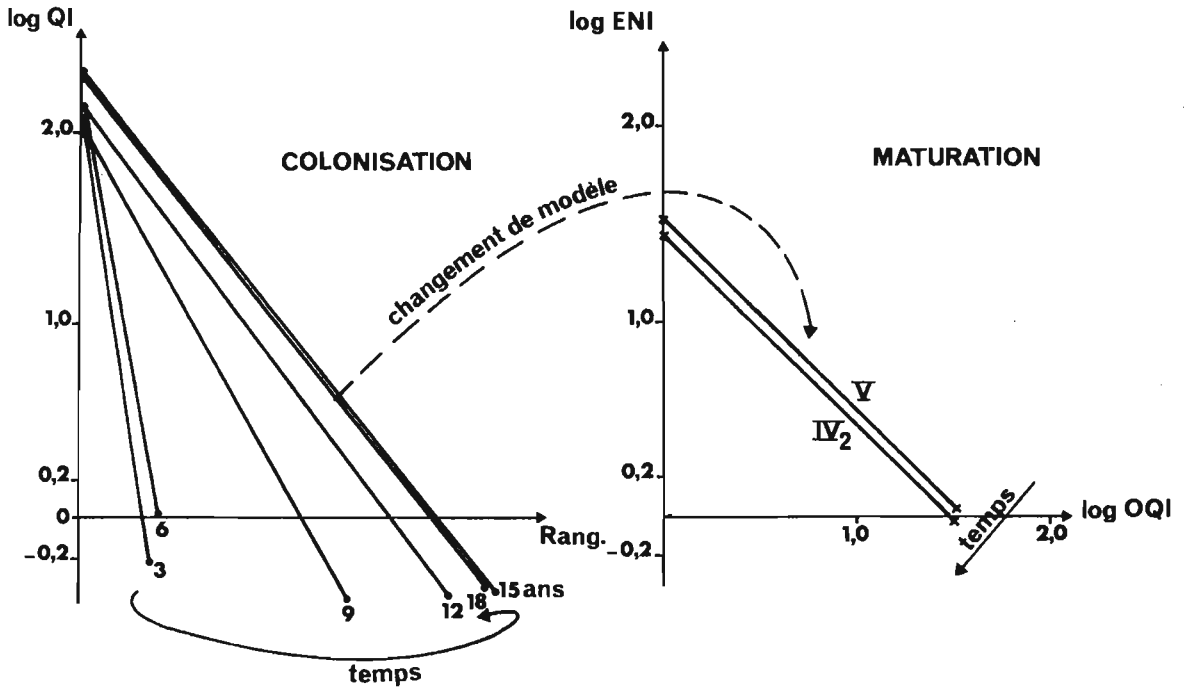


Fig. III.7. Evolution dans le temps des droites d'ajustement à des modèles mathématiques lors de successions forestières.
a) Evolution des droites de MOTOMURA établies à partir d'une étude diachronique de la colonisation forestière dans une savane protégée des feux (d'après DEVINEAU, LECORDIER et VUATTOUX, 1984).
b) Evolution des droites de PARETO établies à partir d'une étude synchronique de la succession forestière en forêt de plateau.
L'ensemble de ces deux figures schématise ce que pourraient être les différentes étapes d'une succession forestière.

tent pas de rendre compte de toutes les nuances de la sylvigenèse. A côté du phénomène principal qu'elles mettent en évidence, des phénomènes secondaires peuvent exister que seule une étude diachronique peut permettre de saisir.

Une telle étude de l'évolution au cours du temps du peuplement ligneux d'une savane protégée du feu a ainsi montré que la période de colonisation forestière pouvait se caractériser par l'acquisition rapide après la mise en protection, d'une hiérarchie de type MOTOMURA. Cette hiérarchie se maintient dans les premiers temps de la succession alors que la densité du peuplement et sa richesse spécifique augmentent (DEVINEAU et al., 1984).

Les translations ascendantes successives des droites ajustées au modèle de MOTOMURA traduisent ce phénomène et peuvent être interprétées comme le résultat d'un flux constant de diaspores. Ce flux est cependant complexe car il comprend les diaspores arrivant sur le site et celles qui font partie du stock du sol.

La transformation progressive du milieu et la mise en oeuvre des stratégies compétitives propres à chacune des espèces se traduisent cependant par une accentuation progressive de la dominance (DEVINEAU et al., 1984) et semble-t-il, à terme, par une modification du type hiérarchique (fig. III.6 et III.7a).

Une diminution sensible de la richesse spécifique et une faible translation descendante des droites de MOTOMURA marquent probablement sur la parcelle étudiée la fin de la période de colonisation et le début de la phase de maturation (fig. III.7a). On peut penser que cette dernière se déroulera dans ses grandes lignes selon un schéma identique à celui établi pour la forêt de plateau, schéma qui correspond pour l'essentiel à une diminution de la richesse spécifique en même temps qu'au maintien de la hiérarchie acquise à la fin de la période de colonisation.

B. DONNEES QUANTITATIVES SUR L'ARCHITECTURE ET LA SYLVIGENESE DES PRINCIPAUX GROUPEMENTS FORESTIERS

Dans sa description des arbres et des forêts OLDEMAN (1972) introduit la notion de *modèle initial*, qui est l'unité architecturale fondamentale. L'ensemble des arbres conformes au modèle initial -ou l'ayant peu réitéré- constitue l'*ensemble d'avenir*, dans lequel subsiste une forte potentialité d'expansion. Les arbres ayant abondamment réitéré leur modèle initial possèdent au contraire une potentialité d'expansion faible et constituent l'*ensemble du présent* (puis du *passé*) lui-même stratifié en ensembles structuraux.

Les premières fourches des arbres marquent des points d'inversion morphologiques au-delà desquels l'arbre réalise son expansion en multipliant le modèle initial. En forêt l'ensemble des points d'inversion permet de caractériser des surfaces d'inversion morphologique.

L'arbre, au cours de sa croissance de l'état de plantule à l'état mature, occupe un volume qu'OLDEMAN (1974) définit comme un *écotope*. Le volume de l'écotope peut être perçu comme une sorte de cône renversé qui représente

l'espace vital qu'un arbre occupe au cours de sa vie et dont il a besoin.

Le destin d'un arbre à venir est déterminé par la façon dont ce volume potentiel est occupé par les organes aériens des essences déjà en place. Au cours de sa croissance un individu percevra ainsi l'architecture forestière en fonction des arbres qui occupent ce qui doit être son écotope.

C'est cet aspect que doit fondamentalement traduire le profil architectural. Une solution approchée pour y parvenir est d'en réaliser le levé le long d'une ligne sans épaisseur et de prendre en compte les individus qui la recouvrent (DEVINEAU, 1980). Une telle solution a de plus l'avantage d'être rapide et d'éviter tout a priori sur la stratification. Elle vaut pour toutes les classes de taille, des semis aux émergents et permet en outre l'analyse statistique. Elle est par conséquent bien adaptée à l'étude des végétations hétérogènes et correspond, dans le cadre de la présente étude, à la nécessité de mener à bien l'analyse architecturale (au sens d'OLDEMAN) dans des milieux divers (forêt dense semi-décidue, forêt dense sèche, forêt claire). C'est pourquoi nous avons abandonné pour réaliser les profils l'utilisation des couloirs de taille variable (DEVINEAU, 1975) au profit d'un levé le long d'une ligne (DEVINEAU, 1980). Cette technique a été utilisée plus récemment par d'autres auteurs travaillant dans d'autres types de forêt (TORQUEBIAU, 1981).

Les diagrammes hauteur-diamètre sont aussi un des éléments du diagnostic architectural. La relation H = 100 D mise en évidence par OLDEMAN (1974) en Guyane pour les arbres conformes au modèle initial peut, semble-t-il, être utilisée en Côte d'Ivoire comme une approximation commode pour l'interprétation des graphiques H/D. Il semble en effet que dans les conditions de réalisation du modèle initial en microclimat forestier la relation H = f(D) soit suffisamment proche de la droite H = 100 D pour que l'on puisse s'interroger sur toute variation importante du rapport au sein d'une formation ou d'une strate forestière.

Pour estimer le volume des arbres, ceux-ci sont souvent assimilés à des volumes simples. Parmi les différentes formules utilisées, celles qui sont fondées sur D^2H sont généralement considérées comme donnant les meilleures estimations (cf. par exemple LESCURE et al., 1983).

Nous avons retenu la formule du paraboloïde, proche de celle établie par DAWKINS (1961) pour les arbres tropicaux : $V = \frac{\pi}{4} D^2H \times 0,555$
où V est le volume aérien total de l'arbre comprenant tronc et branches jusqu'à 4 cm de diamètre ; D, le diamètre à 1,30 m ; H, la hauteur totale.

De plus, pour obtenir un ordre de grandeur de la biomasse nous avons utilisé la densité moyenne à 12 % d'humidité des principales espèces de forêt tropophile d_{12} = 0,65 (calculée d'après les valeurs données dans C.T.F.T., 1978).

La biomasse s'obtient alors par la formule : $B = D^2H \times 0,283$. Bien que divers auteurs aient montré que ce type de formule permet une bonne estimation des biomasses, l'intérêt du calcul n'est évidemment pas dans l'absolu de cette estimation. Il l'est plutôt en permettant d'établir un lien entre la structure des peuplements et leur biomasse. Les calculs sont en effet réalisés à partir des histogrammes moyens des distributions des circonférences et de la relation hauteur/diamètre établis pour chacun des groupements floristico-structuraux définis précédemment.

1. Les formations de plateau et de haut de pente

A Lamto, ces formations peuvent soit faire partie de lambeaux de forêt qui prolongent le bloc forestier, soit constituer des îlots ou des bosquets de faibles dimensions épars en savane. Ces derniers sont qualifiés de "bosquets secs" par opposition aux bosquets de bas-fonds qui prolongent en amont les galeries forestières.

Dans cet ensemble six groupements floristiques ont été reconnus (cf. tabl. III.4). Les groupements V et IV2 sont les plus caractéristiques des forêts de plateau. Ils correspondent l'un à des stades pionniers, l'autres à des stades plus ou moins matures de la forêt à Celtis. Le groupement IV1 représente un faciès humide de cette formation généralement localisé en bas de pente. Il peut être aussi rencontré en haut de pente où il se signale, par exemple, par la présence de Pseudospondias microcarpa.

Les "bosquets secs" appartiennent essentiellement aux groupes IV et VII2. Ils comportent une proportion variable d'espèces à affinité savanicole. Leur flore forestière, généralement assez hygrophile, témoigne cependant de l'humidité édaphique relativement forte qui, localement, a permis leur maintien au milieu des savanes.

a. Friches post-culturales

La structure des tout premiers stades de la reconstitution forestière peut être illustrée par un relevé (n°61) effectué en forêt de plateau sur le site d'une ancienne plantation. La parcelle abandonnée depuis trois ans est maintenant recouverte d'un recrû dense de deux à trois mètres de hauteur

surmonté de quelques grands arbres épargnés par le défricheur.

Dans la strate herbacée Eupatorium odoratum est abondante mais ne domine cependant pas très fortement la soixantaine d'espèces tant herbacées que ligneuses ou lianescentes qui constituent le recrû.

Parmi les individus de plus de deux mètres de haut, vingt-deux espèces ont été recensées. La végétation est dominée par un peuplement d'arbustes pionniers constitué principalement de Trema guineensis (40 % des sujets). Les espèces ligneuses les plus représentées sont ensuite Ceiba pentandra (14 % des individus), Elaeis guineensis (8 %), Milletia zechiana (7 %). La présence d'espèces d'affinité savanicole (Vitex doniana, Pterocarpus erinaceus, Ficus capensis, Terminalia glaucescens, Antidesma membranaceum) conduit à classer ce relevé dans le groupement VI. On y note aussi la présence caractéristique de Musa sp., Carica papaya, Holarrhena floribunda.

La valeur faible de l'équitabilité traduit la dominance assez accentuée du Trema (tabl. III.13). Il existe cependant un assez bon équilibre entre les différentes composantes du peuplement où en effet 53 % des individus sont des ligneux bas ou des subligneux, 14 % de futurs émergents de la forêt secondaire mature, 4 % des essences de l'étage supérieur, 20 % des essences des étages bas et moyen, 3 % des lianes et 6 % des espèces de savane.

TABLEAU III.14

Surface terrière des principaux groupements forestiers à Lamto pour les ensembles structuraux supérieurs (Sup.), moyens (Moy.), bas (Bas), les lianes (Lia.), les ensembles d'avenir (Ave.) et du Passé (Pas.) ainsi que pour l'ensemble du peuplement (Tot.). La valeur du coefficient de variation (CV %) se rapporte à la surface terrière de l'ensemble du peuplement.

m^2/ha	Sup.	Moy.	Bas	Lia.	Ave.	Pas.	Tot.	CV %
FORMATIONS DE PLATEAU (forêt à *Celtis*)								
Friche post-culturale (3 ans) (1)	0	1,80	4,72	0,02	1,06	0,95	5,8 + 2,8 (2)	
Fourré 10-15 ans	1,3 + 13,6 (2)	1,8	2,0	0,5	3,7	0,02	9,3 + 13,6 (2)	37, 118 (2)
Forêt secondaire jeune	8,6	3,6	1,1	0,9	3,2	1,4	18,8	41
Forêt secondaire âgée	16,5	3,3	0,8	0,8	1,9	0,7	24,1	29
FORMATIONS EDAPHIQUES								
Faciès humide de la forêt à *Celtis*	27,7	4,4	2,1	1,8	2,0	0,4	38,3	34
Faciès humide à affinité soudanienne	68,7	12,3	1,5	1,0	2,2	1,2	86,9	97
Formations sur sol hydromorphe (N)	28,4	1,9	4,2	0,6	1,1	1,9	38,1	15
Formations sur sol hydromorphe (D)	17,4	5,5	5,6	0,7	2,8	0,01	31,9	23
Forêt galerie aval et forêt riveraine	20,4	7,6	2,0	0,9	1,3	0,4	32,4	44
Forêt riveraine (futaie de bord de berge à sous-bois arbustif dense)	48,3	8,1	6,7	0,9	1,3	0,01	67,7	41

(1) Exemple du relevé n°61. (2) Individus antérieurs au défrichement.

La surface terrière totale du peuplement ligneux est de 8,6 m^2/ha, mais 2,8 m^2/ha y correspondent à des individus épargnés par le défrichement (tabl. III.14). La surface terrière du recrû proprement dit est donc d'environ 5,8 m^2/ha, surface à laquelle il faudrait ajouter celle des jeunes Elaeis dont la densité est assez importante (270 pieds à l'hectare), mais qui ne peuvent pas, à ce stade de leur développement, être comptabilisés en terme de surface terrière.

La biomasse calculée avec la formule présentée précédemment serait de 11,7 t/ha, dont 10,8 t/ha correspondraient aux ensembles arbustif et arboré bas.

b. Fourré secondaire

Une friche telle que celle qui vient d'être décrite évolue vers dix à quinze ans en un fourré qui atteint six à sept mètres de haut.

Ces fourrés appartiennent au groupement floristique V défini précédemment. Les espèces les plus abondantes sont Microdesmis puberula, Baphia pubescens, Dialium guineense, Antiaris africana, Sterculia tragacantha, Milletia zechiana, Lecaniodiscus cupanioides. La richesse spécifique y est élevée pour la région étudiée et les phénomènes de dominance sont relativement peu accusés (tabl. III.13).

A ce stade 70 % des espèces et 80 % des individus sont de jeunes essences de forêt secondaire. Le peuplement d'arbustes pionniers est réduit (15 % des individus) et constitué de sujets dépérissants. Ce type de fourré correspond donc à un stade post-pionnier jeune.

La structure du fourré n'est pas homogène. Il reste par endroits bas et dense, alors qu'ailleurs il s'élève et que l'architecture forestière se met en place. La figure III.8 réalisée sur un recrû d'une quinzaine d'années illustre ces deux types de structure. Sur la partie gauche du profil, le fourré est resté bas, alors que sur la partie droite il a nettement évolué.

Sur l'ensemble de la parcelle, parmi les tiges de plus de deux mètres de haut, les espèces arborées constitutives de la forêt secondaire sont les plus nombreuses : elles représentent en effet 60 % des individus. Les lianes forment cependant la fraction la plus importante du recouvrement dans la partie basse du fourré à laquelle elles confèrent un aspect dense et enchevêtré (tabl. III.15 et III.16).

a

b

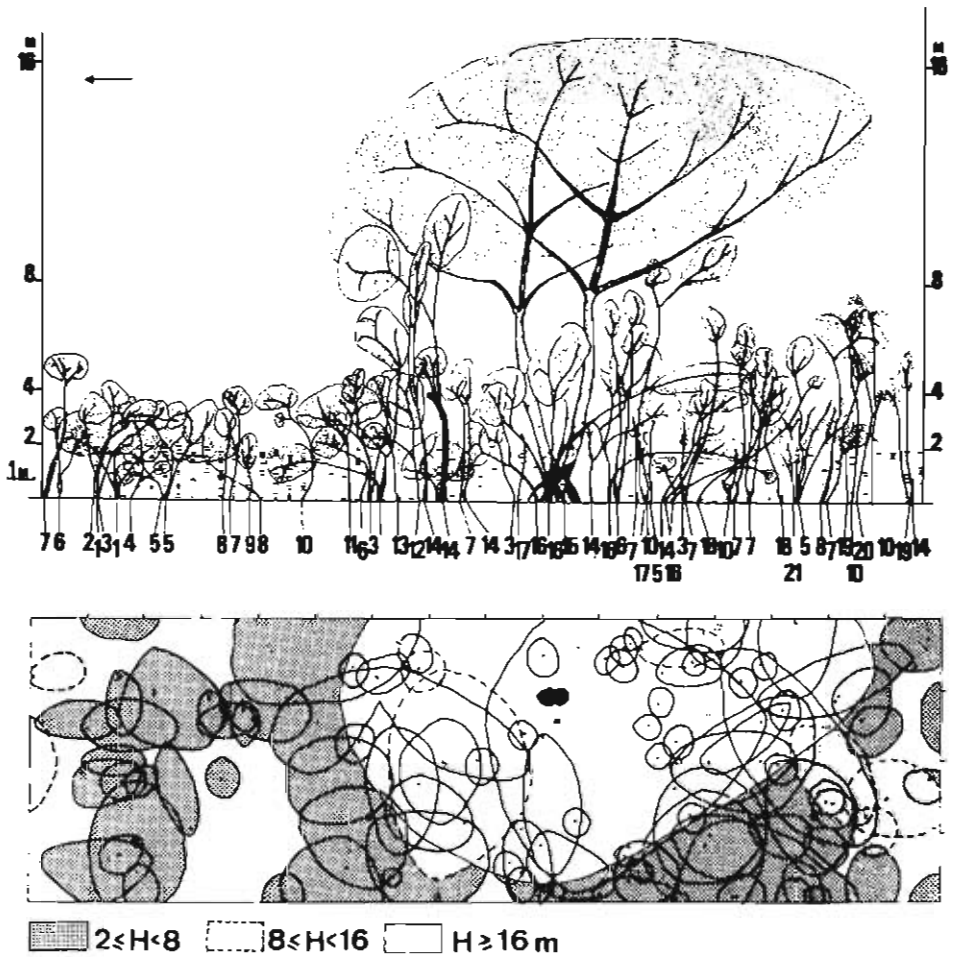


Fig. III.8. Plan (b) et profil (a) réalisés dans un fourré secondaire en forêt de plateau (parcelle PR2, Lamto, Côte d'Ivoire).

1 *Olax subscorpioidea*
2 *Newbouldia laevis*
3 *Baphia pubescens*
4 *Ficus mucuso*
5 *Microdesmis puberula*
6 *Cola caricaefolia*
7 *Antiaris africana*
8 *Lannea nigritana*
9 *Diospyros heudelotii*
10 *Holoptelea grandis*
11 *Malacantha alnifolia*
12 *Antidesma membranaceum*
13 *Milletia zechiana*
14 *Ficus exasperata*
15 *Musanga cecropioides*
16 *Caloncoba gilgiana*
17 *Dialium guineense*
18 *Morus mesozygia*
19 *Ficus capensis*
20 *Albizzia ferruginea*
21 *Mallotus oppositifolius*

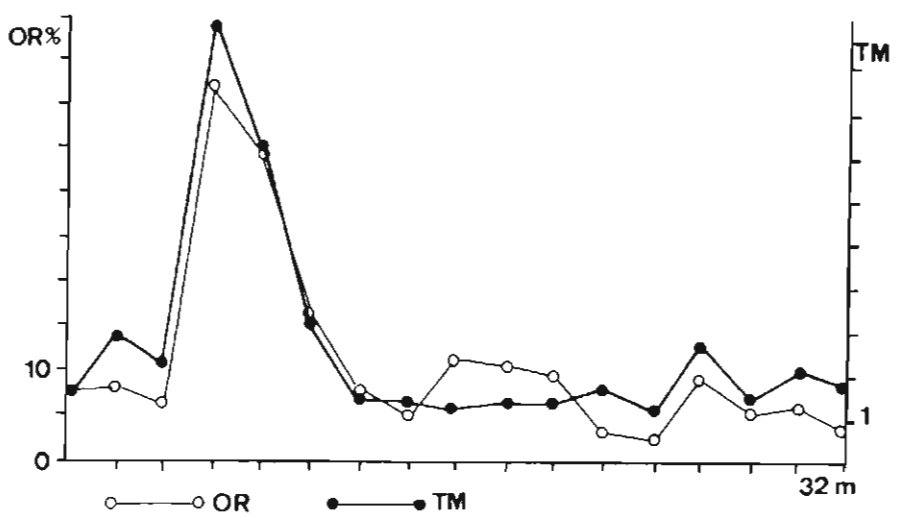


Fig. III.9. Variations de l'ouverture relative de la voûte (OR) et de la taille moyenne des trouées (TM) sous un fourré secondaire en forêt de plateau (d'après DEVINEAU, 1980).

TABLEAU III.15

Composition des strates inférieures à deux mètres dans deux types de fourrés secondaires en forêt de plateau. Entre parenthèses : pourcentage relatif au peuplement ligneux seul ; $D_{(j)}$: densité de jeunes ligneux et de lianes par m^2 ; $D_{(p)}$: densité de plantules de ligneux ou de lianes par m^2.

	h > 2 m	0,25 < h < 2 m			h < 0,25	
	Recouvrement %	Biovolume %	Nb d'individus %		Biovolume %	Nb d'individus %
FOURRE BAS						
Arbustes pionniers	24	33	11	(19)	25	34
Arbres pionniers	0	0	0		0	
Lianes	42	46	36	(62)	63	36
Espèces constitutives forestières	27	10	11	(19)	13	30
Herbacées	7	11	42		0	0
$D_{(j)}$, $D_{(p)}$	-	-	*1,6*			*3,3*
FOURRE EVOLUE						
Arbustes pionniers	9	23	3	(3)	29	2
Arbres pionniers	45	0	0		0	
Lianes	27	56	53	(61)	57	60
Espèces constitutives forestières	18	18	32	(36)	14	38
Herbacées	0	3	13		0	0
$D_{(j)}$, $D_{(p)}$			*1,6*			*3,3*

TABLEAU III.16

Composition du peuplement ligneux dans deux fourrés de reconstitution en forêt de plateau (arbres et arbustes de plus de deux mètres de haut, lianes de plus de cinq centimètres de circonférence).

Espèces appartenant ordinairement aux ensembles structuraux		Densité (300 m^2)	% nb individus	% nb espèces
Parcelle PR1	arbustif	35	26,3	8,6
	moyen	47	35,3	37,1
	supérieur	42	31,6	37,1
	lianes	9	6,8	17,1
Parcelle PR2	arbustif	22	21,0	12,5
	moyen	31	29,5	34,4
	supérieur	51	48,6	50,0
	lianes	1	1,0	3,1

Le recouvrement à deux mètres est très discontinu (fig. III.8b et III.9), ce qui permet le maintien d'une strate herbacée vigoureuse par endroits

Dans le fourré, les strates inférieures à deux mètres sont denses et se caractérisent par l'importance de la matière morte suspendue (fig. III.10).

Là aussi les lianes dominent en volume et en nombre d'individus. Cette dominance reste cependant modérée et les espèces arborées forestières sont relativement bien représentées. Ces dernières sont néanmoins plus abondantes dans la partie la plus évoluée du fourré, où le sous-bois est plus dégagé. La densité des jeunes arbres et lianes est faible et du même ordre de grandeur sur toute l'étendue du profil (tabl. III.15). Il en est de même du peuplement de plantules qui a, de plus, une composition très semblable sous les deux types de fourré. Cette similitude traduit la relative homogénéité des conditions microclimatiques au niveau du sol dans l'ensemble du fourré.

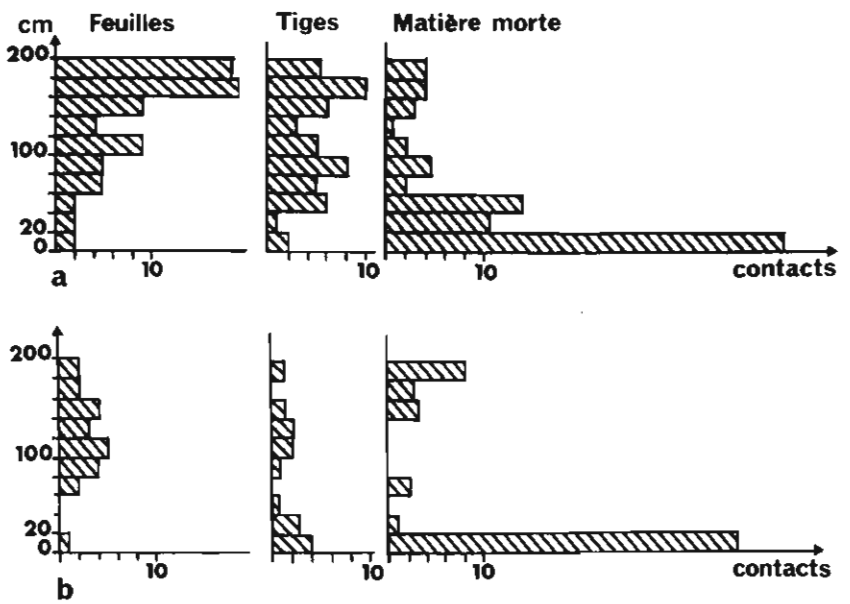


Fig. III.10. Répartition du phytovolume, estimé par la méthode des points-contacts entre le sol et 2 m pour deux stades différents d'évolution d'un fourré secondaire.
a : fourré bas ; b : fourré évolué.

Le diagramme hauteur(*)-diamètre (fig. III.11) montre l'importance de l'ensemble des arbres pour lesquels H > 100 D. Cette relation traduit la prédominance de la croissance terminale sur la croissance cambiale. Lorsque cette prédominance est accentuée, elle est probablement responsable du port courbé qui caractérise une grande partie des individus constituant le fourré.

(*) Dans le cas d'arbres inclinés, c'est la relation longueur de tige-diamètre qui est considérée.

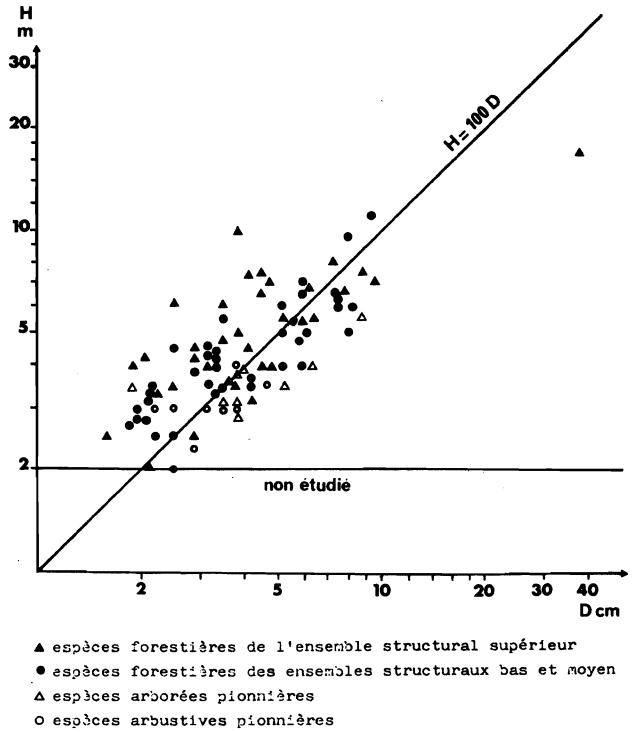


Fig. III.11. Diagramme hauteur-diamètre pour un fourré secondaire en forêt de plateau (profil fig. III.8a).

Pour OLDEMAN (1972) il semble exister une relation entre le métabolisme de l'arbre et sa forme ou, plus précisément ici, le rapport H/D. Le déficit relatif de croissance cambiale serait dû à un défaut des entrées énergétiques.

La mise en évidence d'un ensemble d'arbres présentant un relatif déficit de croissance cambiale est, nous semble-t-il, un élément important du diagnostic architectural. Il peut en effet traduire l'existence, à l'intérieur d'une formation ou d'une de ses strates, d'une contrainte mésologique limitant le flux énergétique soit au niveau des houppiers, soit au niveau racinaire. La viabilité des individus soumis à de telles conditions semble précaire ; c'est ce que souligne souligne OLDEMAN (1976, p. 543) : *"This supressed state often ends with death"*.

Dans ces conditions, la présence d'un important ensemble d'arbres présentant un relatif déficit de croissance cambiale pourrait traduire une certaine instabilité du peuplement forestier.

Nous avions précédemment montré (DEVINEAU, 1975) l'importance de l'ensemble h > 100 d dans des fourrés de reconstitution en lisière de la forêt riveraine. D'autres auteurs ont aussi décrit de tels ensembles dans des milieux variés, comme FLORENCE (1981) en périphérie de certains chablis en forêt gabonaise, ou encore WALTER (1982) dans des forêts de la plaine alluviale d'Alsace où les causes de l'excès de croissance terminale paraissent diverses : effet de densité, étiolement, réaction traumatique.

Dans les fourrés secondaires sur plateau de Lamto, la relation hauteur-diamètre est $H = 191{,}99\ D^{0{,}581}$ pour les essences de l'ensemble structural supérieur et $H = 186{,}69\ D^{0{,}525}$ pour les essences des ensembles structuraux bas et moyen.

En utilisant les hauteurs ainsi calculées et la formule d'estimation présentée plus haut, la biomasse des peuplements de fourré secondaire dont les histogrammes de distribution des circonférences sont du type J, serait de 24,2 t/ha pour ce qui est strictement du recrû, dont 15,6 t/ha correspondant aux essences des étages supérieurs de la forêt et 8,6 t/ha aux essences des étages bas et moyen. Compte tenu des arbres antérieurs au défrichement, la biomasse atteint au total 152 t/ha.

c. *Forêt secondaire*

Dans les jeunes forêts secondaires la distribution des tiges par classes de circonférences est du type M (cf. fig. III.4b), ce qui traduit une forte régénération de tous les ensembles structuraux. Les essences arbustives ou arborées basses sont cependant moins denses que dans les stades précédents et les essences des strates supérieures dominent le peuplement (tabl. III.13). La richesse spécifique et la densité du peuplement sont sensiblement moins élevées que dans le fourré post-cultural. A ce stade l'essentiel du recouvrement est encore réalisé par une strate basse qui atteint cinq à dix mètres de haut. Au-dessus d'elle les ensembles structuraux supérieurs se mettent cependant en place (cf. partie droite du profil fig. II.5 ; fig. III.12).

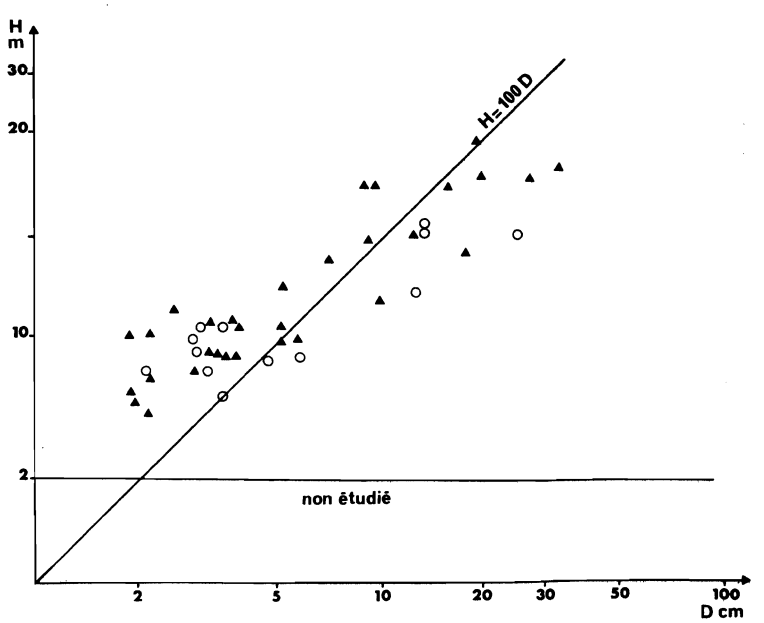


Fig. III.12. Diagramme hauteur-diamètre pour une forêt secondaire jeune (profil fig. II.5)

La relation hauteur-diamètre est : $H = 205,66\ D^{0,629}$ pour les essences des strates supérieures et $H = 179,90\ D^{0,533}$ pour les essences des strates basses et moyennes.

La biomasse estimée est alors de 138,9 t/ha dont 126,6 t/ha pour les espèces de l'ensemble structural supérieur et 10,3 t/ha pour les espèces des ensembles structuraux bas et moyen.

Dans les forêts secondaires plus âgées la distribution des individus par classes de circonférence est du type C (cf. fig. III.4b). Ces histogrammes, assez aplatis, traduisent le faible dynamisme de la régénération forestière. La densité et la richesse spécifique sont par ailleurs nettement moins élevées que dans les formations plus jeunes.

Les émergents dont la hauteur dépasse trente mètres forment un ensemble très disjoint. Ils surmontent trois ensembles structuraux principaux qui constituent ordinairement l'architecture des forêts de Lamto.

L'ensemble structural supérieur atteint 25-30 mètres ; il est aussi généralement très disjoint dans ces formations de plateau qui, à cause de perturbations trop fréquentes, ne semblent que rarement parvenir à une architecture achevée.

L'ensemble structural moyen, d'une quinzaine de mètres de hauteur, est celui qui ferme le plus souvent le milieu.

L'ensemble structural bas est souvent peu discernable et représenté de manière sporadique (fig. III.13, III.14 et III.15).

Au-dessous de deux mètres, la strate des plantules, des jeunes espèces ligneuses et des herbacées est dense. Le tableau III.17 donne à titre d'exemple la composition de cette strate pour deux parcelles de forêt de plateau. Les jeunes lianes dominent dans les deux cas. Cette proportion de liane est notamment très forte sur la parcelle PR3. Elle l'est moins sur la parcelle PR4 où le couvert est moins dense (DEVINEAU, 1981) et où les espèces herbacées sont plus abondantes.

La surface terrière atteinte dans les forêts de plateau (24 m^2/ha) est sensiblement inférieure à celle observée dans les autres formations forestières (tabl. III.14), par suite probablement de la plus forte "secondarisation" de ces forêts de plateau, tandis que les forêts-galeries et les forêts riveraines sont peu souvent cultivées dans la région.

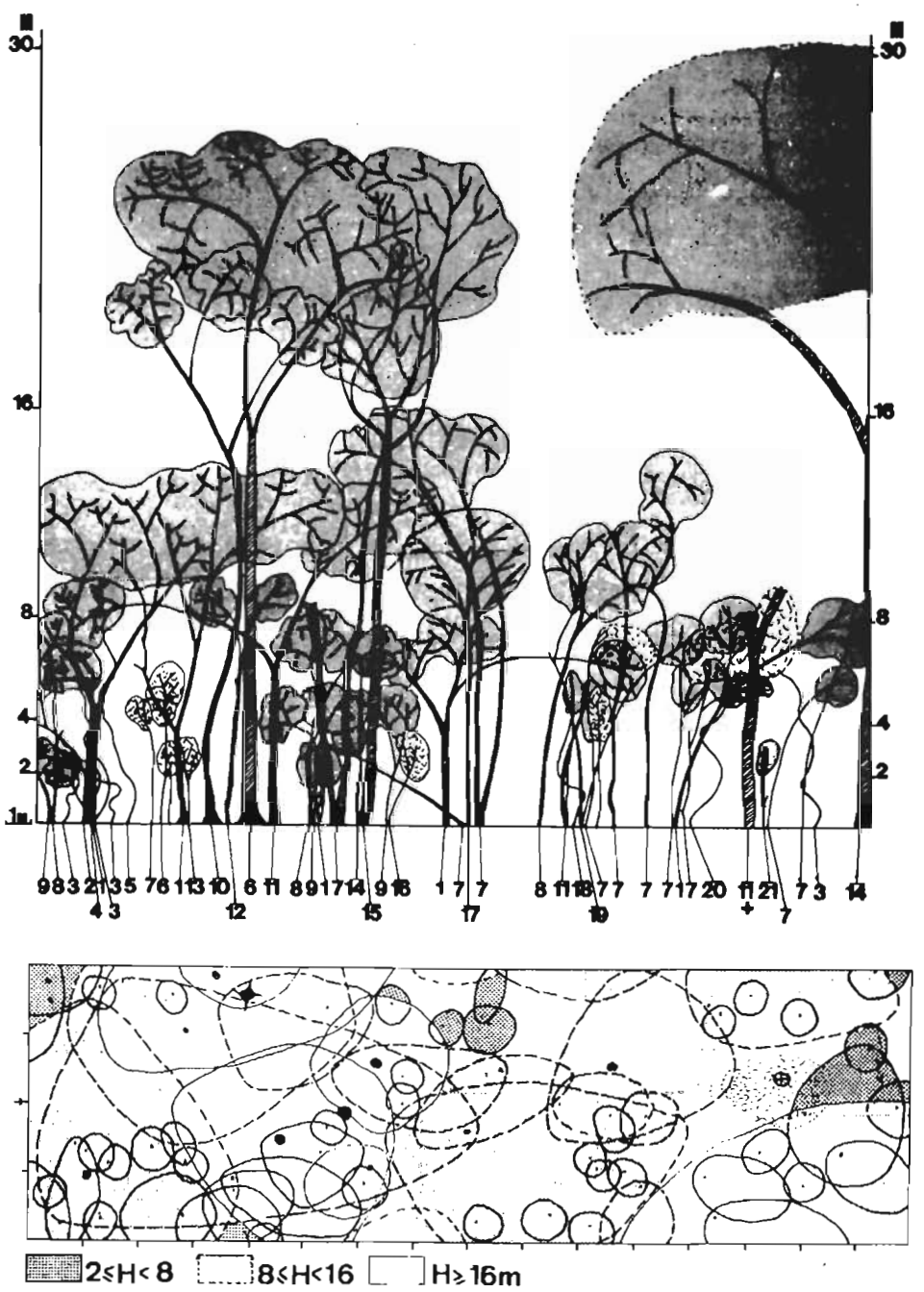


Fig. III.13. Profil (a) et plan (b) réalisés dans une forêt secondaire de plateau (parcelle PR3, Lamto, Côte d'Ivoire).

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

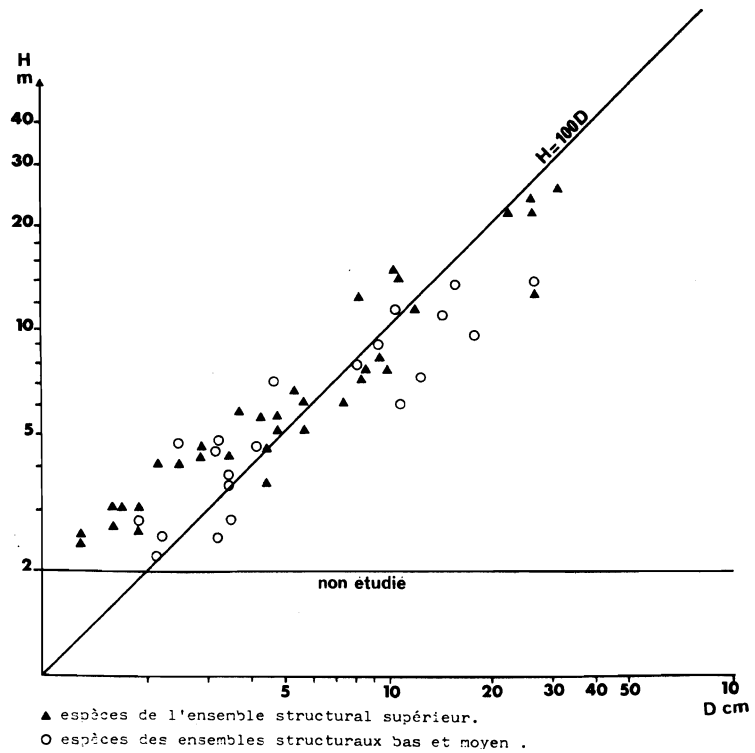


Fig. III.14. Diagramme hauteur-diamètre dans une forêt secondaire de plateau.

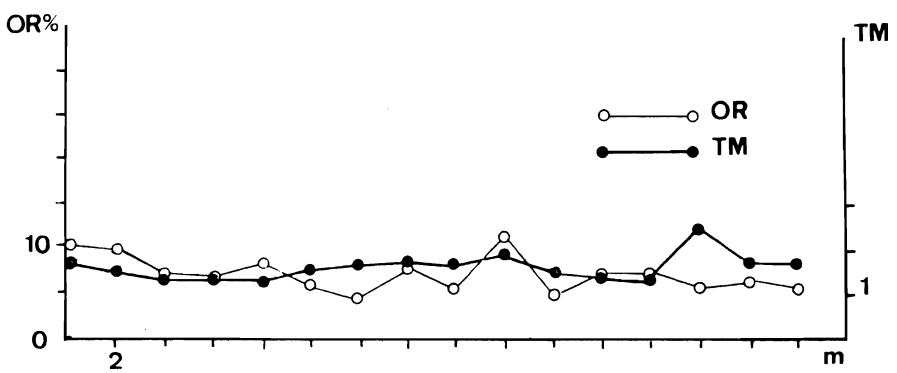


Fig. III.15. Variations de l'ouverture relative de la voûte (OR) et de la taille moyenne des trouées (TM) sous une forêt secondaire de plateau (d'après DEVINEAU, 1980).

TABLEAU III.17

Composition des strates inférieures à 2 mètres sur deux parcelles de forêt de plateau. SUP : espèces appartenant ordinairement à l'étage supérieur ; BM : espèces appartenant ordinairement aux étages bas et moyen ; G : Géophytes ; Ch : Chamaephytes ; Th : Thérophytes.

		Parcelle PR3				Parcelle PR4			
Espèces ligneuses		Arbres SUP	Arbres BM	Lianes	Total	Arbres SUP	Arbres BM	Lianes	Total
0,25 < h ⩽ 2 m	individus/m²	1,5	5,0	10,5	17,0	4,2	3,4	16,0	23,6
	% nb individus	8,8	29,6	61,6	-	17,8	14,4	67,8	
	% nb espèces	23,1	30,8	46,2		22,2	24,4	53,3	
h ⩽ 0,25 m	individus/m²	4,0	1,4	31,0	36,4	0,8	1,1	4,0	5,9
	% nb individus	11,0	3,8	85,2		13,4	18,3	68,3	
	% nb espèces	35,1	16,2	48,5		15,8	34,2	50,0	
Espèces herbacées		G	Ch	Th	Total	G	Ch	Th	Total
	individus/m²	0,7	5,2	-	5,9	2,8	14,9	-	17,7
	% nb individus	11,6	88,4			16,0	84,0		
	% nb espèces	11,1	88,9			36,4	63,6		

La relation H/D est $H = 217{,}35\ D^{0{,}647}$ pour les essences de la strate supérieure et $H = 224{,}34\ D^{0{,}506}$ pour les essences des strates basses et moyennes.

La biomasse estimée est alors de 301,4 t/ha dont 287,8 t/ha pour les espèces de l'ensemble structural supérieur et 13,6 t/ha pour les espèces des ensembles bas et moyens.

Lors des successions forestières en forêt de plateau les structures des fourrés secondaires sont, par certains points, très semblables à celles mises en évidence par KAHN (1982) en forêt sempervirente de Taï pour des successions après cultures traditionnelles. L'ampleur des phénomènes de blocage de la sylvigenèse, par les massifs lianescents, paraît toutefois nettement moindre dans les forêts semi-décidues de Lamto qu'en forêt sempervirente. La comparaison avec la succession observée à Taï et avec les faits établis par DENAMUR (1978) montre en effet que les phénomènes de dominance semblent moins accentués en forêt semi-décidue qu'en forêt sempervirente où un milieu plus productif doit nettement favoriser les espèces à forte potentialité de croissance.

Une autre conséquence de ces évolutions différentes de la dominance est que les plus fortes richesses spécifiques atteintes lors des successions le

sont plus rapidement en forêt semi-décidue qu'en forêt sempervirente. La succession étudiée par DENAMUR (op. cit.) en forêt sempervirente semble en outre plus complexe que la succession étudiée à Lamto (fig. III.16).

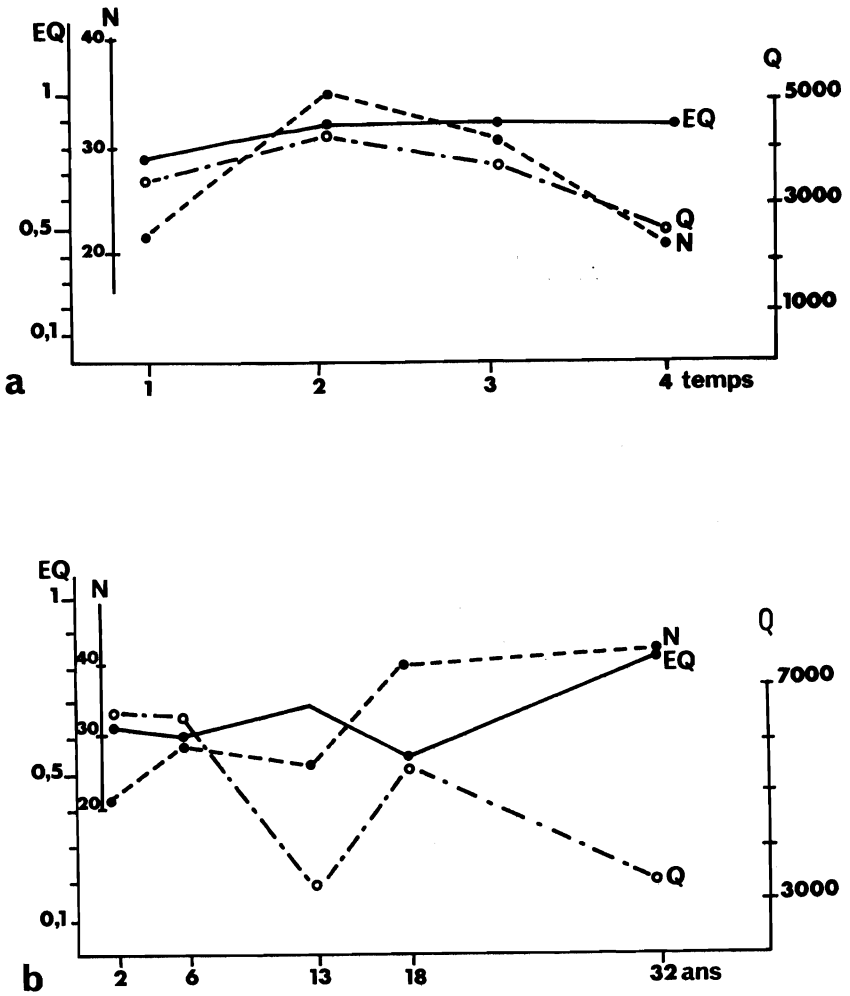


Fig. III.16. Evolutions de la richesse spécifique (N) de la densité (Q) et de l'équitabilité (EQ) du peuplement pour
a) une succession en forêt semi-décidue à Lamto et
b) une succession en forêt sempervirente de Taï (d'après DENAMUR, 1978, fig. 1 p. 212 et tableaux p. 217 à 221).

Si l'on se réfère à l'évolution des modèles ajustés mise en évidence précédemment, il convient en effet de remarquer que l'augmentation, ou le maintien, de la richesse spécifique d'un peuplement alors que sa densité diminue -comme c'est le cas à Taï- implique une modification de la hiérarchie du peuplement, ce qui n'est pas observé en forêt de plateau à Lamto.

2. La forêt riveraine

Trois groupements floristiques principaux (I, II1 et II2) y ont été distingués (cf. tabl. III.2). Les distributions des individus par classes de circonférences y sont principalement des types F, I ou N qui traduisent tous l'importance relativement forte des ensembles structuraux bas et moyens (cf. fig. III.4).

Le type I caractérise des formations où les arbustes dominent. Les essences des étages supérieurs s'y régénèrent mal. Elles sont cependant fréquemment présentes à l'état adulte comme dans certaines "futaies" du bord de berge.

L'analyse détaillée d'un fourré arbustif après chablis (relevé n°44) met bien en évidence la dominance de l'ensemble arbustif (tabl. III.18 et fig. III.17). L'équitabilité ainsi que la richesse spécifique sont faibles (13 espèces seulement ont été recensées sur les 300 m^2 du relevé ; cf. tabl. III.9). La prolifération de l'ensemble arbustif semble bien constituer ici un frein à l'évolution forestière.

TABLEAU III.18

Composition du peuplement ligneux dans un fourré de reconstitution en forêt riveraine (arbres et arbustes de plus de 2 m de haut, lianes de plus de 5 cm de circonférence).

Espèces appartenant ordinairement aux ensembles structuraux	Densité (300 m^2)	% nb individus	% nb espèces
arbustif	75	63,6	23,1
moyen	25	21,2	23,1
supérieur	9	7,6	23,1
lianes	9	7,6	30,8

Les distributions des circonférences des peuplements de la forêt riveraine sont le plus souvent du type F (cf. fig. III.4b). Les ensembles structuraux bas et moyens sont particulièrement développés (cf. fig. II.9 ; fig. III.18). L'histogramme de distribution des circonférences pour les espèces de l'ensemble structural supérieur est en L très aplati, ce qui traduit un taux de régénération faible, mais régulier.

Sur la parcelle présentée dans la figure II.9 (zone F) la composition du peuplement de plantules est assez semblable à celle observée en forêt de plateau. Dans les deux formations la densité est forte et du même ordre de grandeur ; les lianes y dominent (tabl. III.17 et III.19). La proportion

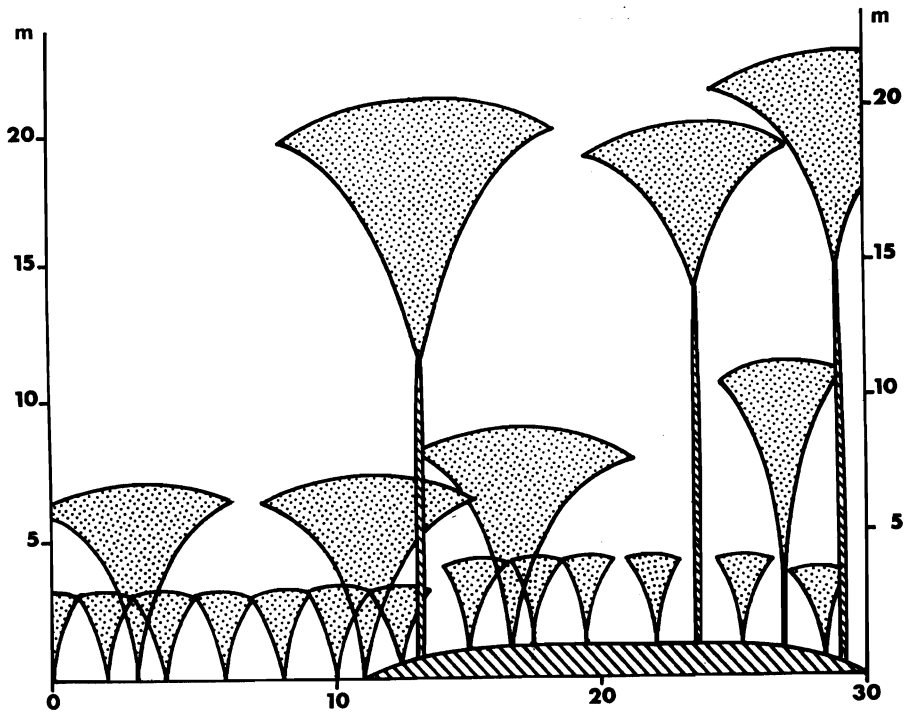


Fig. III.17. Profil schématique d'une formation à fourré arbustif dense sur la forêt riveraine du Bandama (relevé n°44).

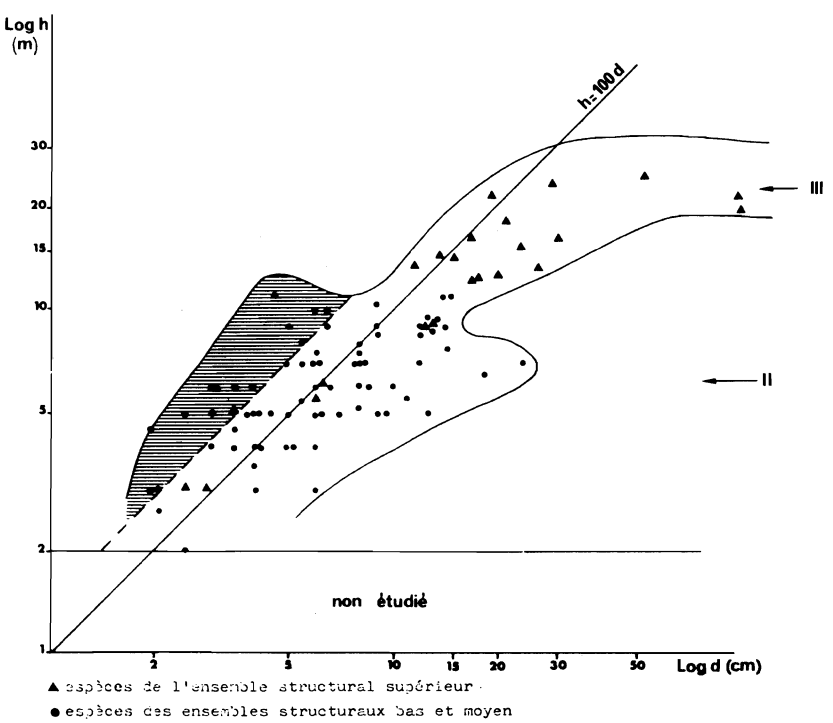


Fig. III.18. Diagramme hauteur-diamètre en forêt riveraine du Bandama (profil fig. II.9, zone F).

de plantules d'arbres des strates supérieures est cependant sensiblement moins élevée dans la forêt riveraine que dans la forêt de plateau ; celle des arbustes et arbres moyens est au contraire plus forte.

TABLEAU III.19

Composition des strates inférieures à deux mètres sur une parcelle de forêt riveraine (parcelle T12). SUP : espèces appartenant ordinairement à l'étage supérieur ; BM : espèces appartenant ordinairement aux étages bas et moyen ; G : Géophytes ; Ch : Chamaephytes ; Th : Thérophytes.

Espèces ligneuses		Arbres SUP	Arbres BM	Lianes	Total
0,25 < h < 2 m	individus/m^2	0,1	0,3	1,2	1,6
	% nb individus	4,9	17,1	78,0	
	% nb espèces	18,8	50,0	31,3	
h < 0,25 m	individus/m^2	1,6	5,7	29,6	37,0
	% nb individus	4,5	15,4	80,1	
	% nb espèces	18,2	54,5	27,3	
Espèces herbacées		G	Ch	Th	Total
	individus/m^2	1,7	2,1		3,8
	% nb individus	45,6	54,4		
	% nb espèces	40,0	60,0		

La relation H/D est de la forme $H = 178{,}01\ D^{0{,}689}$ pour les espèces de l'ensemble structural supérieur et de la forme $H = 273{,}20\ D^{0{,}417}$ pour les espèces des ensembles structuraux bas et moyens.

Les biomasses estimées sont, pour les formations appartenant au type I, des distributions des circonférences de 342 t/ha dont 314 t/ha pour les espèces de l'ensemble structural supérieur. Pour les formations appartenant au type F, la biomasse atteint 300 t/ha dont 268 t/ha pour les espèces de l'ensemble structural supérieur et 32 t/ha pour celles des ensembles structuraux bas et moyens.

3. Les galeries forestières

Quatre groupements floristiques principaux ont pu être distingués au sein des galeries forestières.

Le groupement II2 caractérise les galeries en aval du cours d'eau, près de la confluence avec la forêt riveraine. Le groupement III est un groupement de sol hydromorphe à drainage faible ou mauvais. Le groupement IV2 se trouve sur des sols mieux drainés. Enfin le groupement VI se rencontre dans

des formations perturbées par les feux de brousse ; l'affinité soudanienne de la flore y est assez nettement marquée.

La figure III.19 représente une galerie située en aval d'un "marigot", vers la confluence avec la forêt riveraine. Les ensembles structuraux supérieurs établissent, d'une rive à l'autre du cours d'eau, une continuité architecturale qui caractérise la forêt-galerie et la distingue de la forêt riveraine où cette continuité n'existe pas. On y retrouve, assez nettement individualisés, les trois principaux ensembles structuraux généralement reconnus dans les forêts de Lamto : l'ensemble structural supérieur qui culmine aux environs de ving-cinq mètres, l'ensemble structural moyen dont le plafond se situe vers quinze mètres et l'ensemble arborescent bas qui atteint huit mètres fig. III.20).

Dans la strate inférieure à deux mètres, la densité des jeunes d'espèces ligneuses est assez faible. Les jeunes lianes sont plus abondantes que les jeunes arbres, leur richesse spécifique est en revanche moindre (tabl. III.19). La strate herbacée est, elle, assez dense et se caractérise par un recouvrement pratiquement continu d'Hypolytrum heteromorphum.

Les galeries forestières de ce type appartiennent à des groupements floristico-structuraux de la forêt riveraine et ont les mêmes caractéristiques quantitatives (cf. supra).

Le profil de la figure III.21 représente une formation sur sol hydromorphe. Il s'agit d'une formation haute où l'ensemble structural supérieur est bien constitué, avec cependant la trace d'un chablis partiel. A la faveur de la trouée créée sont apparus de jeunes Elaeis guineensis et de jeunes Cola gigantea qui contribuent à la "cicatrisation" forestière. Sur tout le profil les ensembles structuraux bas et moyens sont particulièrement denses et forment une strate bien individualisée (fig. III.22).

La relation hauteur-diamètre est pour ce type de formation
$H = 213{,}66\ D^{0{,}633}$ pour les espèces de l'ensemble structural supérieur et
$H = 230{,}48\ D^{0{,}459}$ pour celles des ensembles structuraux bas et moyens.

La biomasse estimée, pour les formations dont les distributions des circonférences sont du type N, est de 297 t/ha dont 276 t/ha correspondent aux espèces de l'ensemble structural supérieur et 21 t/ha aux espèces des ensembles structuraux bas et moyens.

Pour les formations appartenant au type D la biomasse serait de 237 t/ha, dont 217 t/ha correspondraient aux espèces de l'ensemble structural supérieur

Fig. III.19. Profil d'une galerie forestière en aval du cours d'eau (Lamto, Côte d'Ivoire).

1 *Piliostigma thonningii*
2 *Allophylus africanus*
3 *Holarrhena floribunda*
4 *Mimusops kummel*
5 *Drypetes parvifolia*
6 *Lecaniodiscus cupanioides*
7 *Dialium guineense*
8 *Cynometra megalophylla*
9 *Eugenia salacioides*
10 *Pancovia bijuga*
11 *Diospyros abyssinica*
12 *Cassipourea congoensis*
13 *Cola laurifolia*
14 *Manilkara obovata*
15 *Antidesma membranaceum*
16 *Lonchocarpus sericeus*

Profondeur du profil : 10 m.

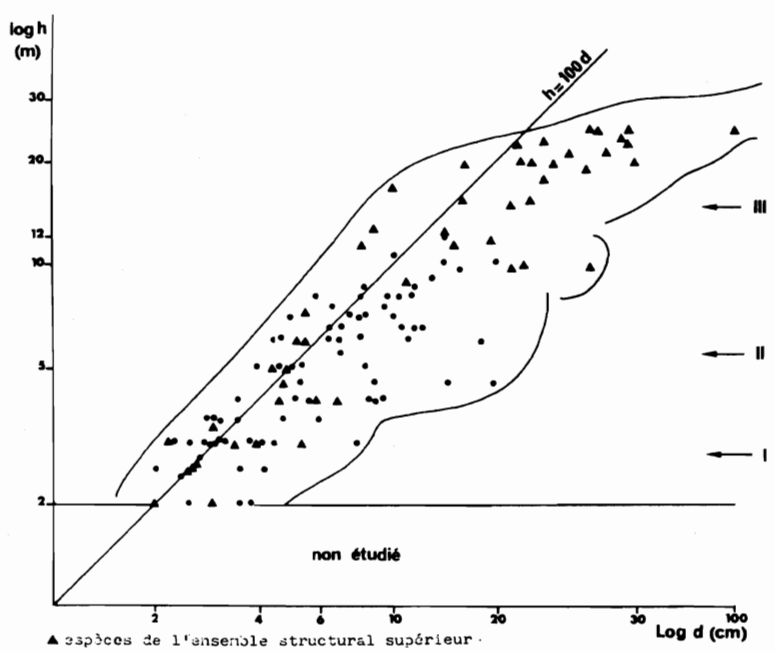


Fig. III.20. Diagramme hauteur-diamètre dans une galerie forestière, en aval du cours d'eau (profil fig. III.19).

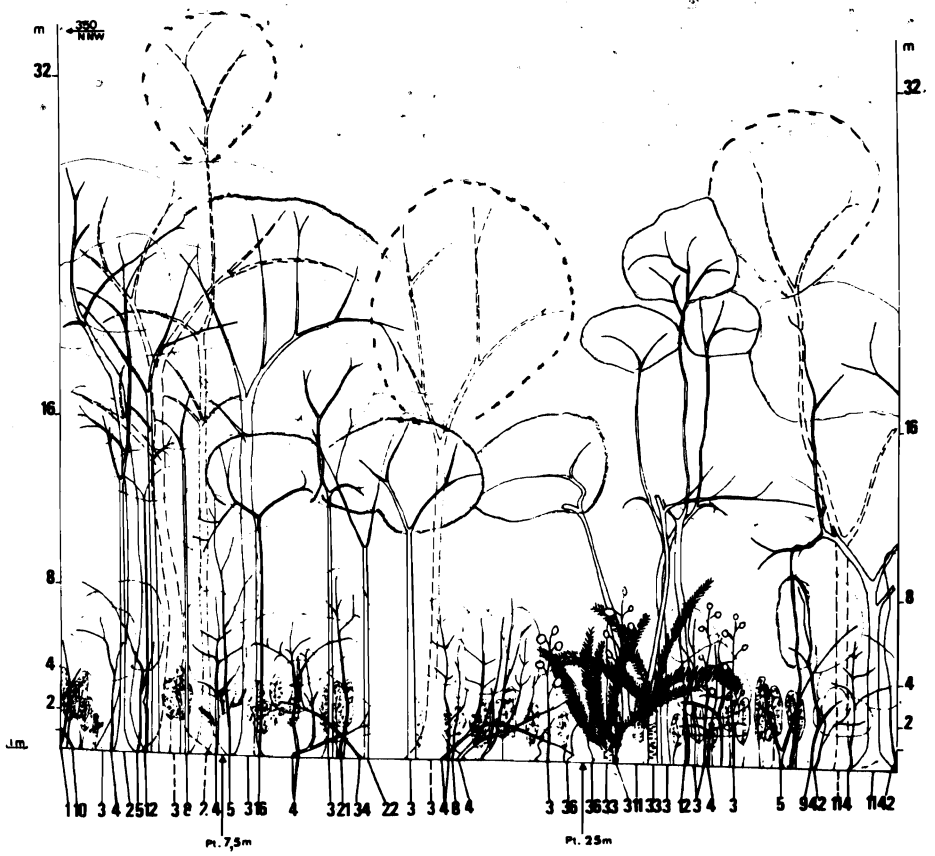
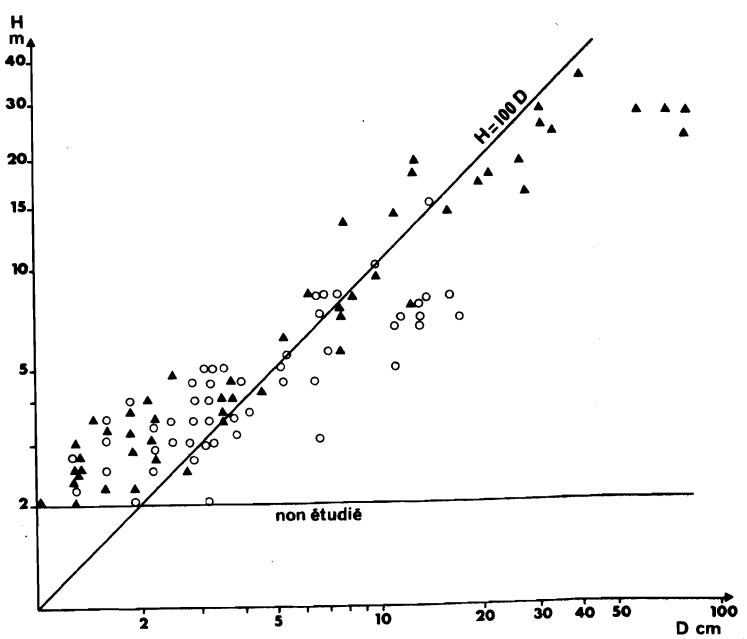


Fig. III.21. Profil d'une forêt de bas-fond sur terres noires hydromorphes ("Marigot salé", Lamto, Côte d'Ivoire).

1 *Dichapetalum guineense*
2 *Anthostema senegalense*
3 *Cola gigantea*
4 *Napoleona vogelii*
5 *Diospyros abyssinica*
8 *Diospyros mespiliformis*
9 *Smeathmannia pubescens*
10 *Dialium guineense*
11 *Pseudopondias microcarpa*
12 *Pancova bijuga*
16 *Cleistopholis patens*
21 *Sterculia tragacantha*
22 *Morus mesozygia*
33 *Elaeis guineensis*
34 *Mallotus oppositifolius*
36 Liane indéterminée
42 *Olax subscorpioidea*

Les arbres représentés en pointillés se trouvent dans un plan antérieur ou postérieur à celui du profil, mais ils le recouvrent.
Les individus dont la couronne est surchargée ont une tige d'un diamètre inférieur à 5 cm.
Profondeur du profil : 10 m.



▲ espèces de l'ensemble structural supérieur.
O espèces des ensembles structuraux bas et moyen .

Fig. III.22. Diagramme hauteur-diamètre pour une forêt de bas-fond sur sol hydromorphe (profil fig. III.21).

et 20 t/ha à celles des ensembles structuraux bas et moyens.

En amont des cours d'eau l'affinité soudanienne de la flore des galeries comme celle des bosquets de bas-fonds s'affirme. Ces formations sont fréquemment perturbées par les feux de brousse et la structure des strates basses est très variable (tabl. III.20 et DEVINEAU, 1975). On retrouve cependant dans ces galeries, plus ou moins clairement exprimés, les trois principaux ensembles structuraux décrits dans les autres formations forestières de Lamto (cf. fig. II.6 ; fig. III.23).

TABLEAU III.20

Composition du peuplement des jeunes arbres et lianes pour diverses stations de galerie forestière (jeunes arbres et arbustes : 0,25 < h < 2 m ; jeunes lianes : circonférence < 5 cm).

Forêt-galerie	Moyenne/m^2			% nb individus		% nb espèces	
	Total	Arbres	Lianes	Arbres	Lianes	Arbres	Lianes
Aval (TR2)	0,8	0,3	0,5	37	63	63	37
Mi-cours (TR3)	1,1	0,7	0,4	62	38	60	40
Amont (TR6)	2,7	1,7	1,0	65	35	58	42
Bosquet de bas-fond (TR7)	3,8	1,8	2,0	46	54	59	41

La relation hauteur-diamètre y est de la forme $H = 135,41\ D^{0,746}$ pour les espèces des étages supérieurs et $H = 148,79\ D^{0,608}$ pour celles des étages bas et moyen.

La biomasse estimée pour les formations où les distributions des circonférences sont du type C est de 281 t/ha dont 269 t/ha pour les espèces des étages supérieurs et 12 t/ha pour celles des étages bas et moyens.

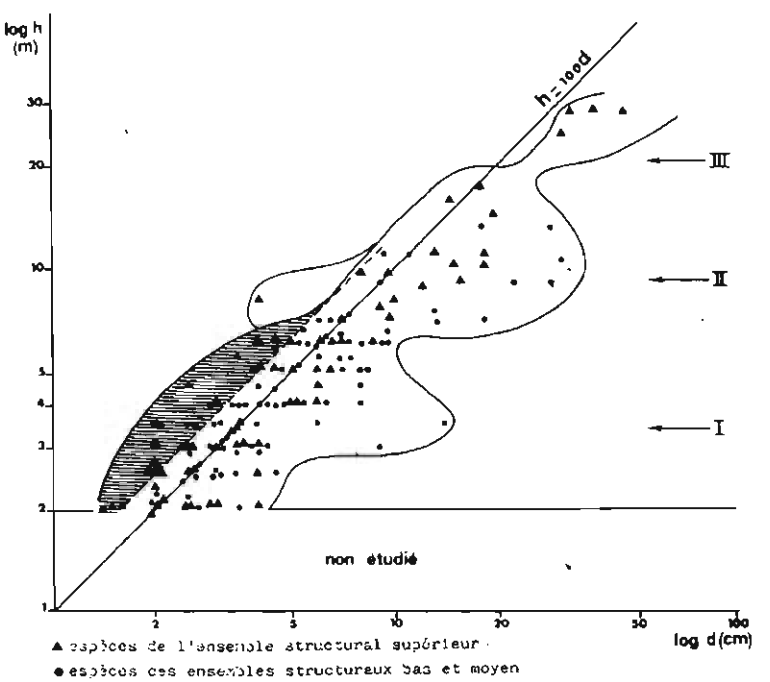


Fig. III.23. Diagramme hauteur-diamètre dans une galerie forestière en amont d'un cours d'eau (Lamto, Côte d'Ivoire).

*

Chapitre IV

COMPOSITION FLORISTIQUE ET STRUCTURE DES FORMATIONS FORESTIÈRES DE LA RÉGION DE OUANGO-FITINI EN ZONE SOUDANIENNE (4°01'W, 9°35'N)

La région étudiée correspond au pays schisteux des environs de Ouango-Fitini. La formation dominante y est la savane arbustive qui occupe environ 70 % du territoire. Les forêts claires n'en occupent que 11 % et les formations forestières denses -îlots forestiers et forêts-galeries- qu'un peu moins de 4 % (C.T.A., 1979).

A. LES PRINCIPAUX GROUPEMENTS FLORISTIQUES

Dans la région de Ouango-Fitini les peuplements forestiers denses sont réduits à quelques îlots de faible superficie situés généralement sous des rebords de cuirasse, parfois en bas-fonds ou encore à proximité de certains villages.

Les galeries forestières et les forêts ripicoles ne forment de peuplements denses qu'au long des cours d'eau d'une certaine importance, tous situés aux confins de la région étudiée (Comoé, Bavé, Iringou) ; elles se réduisent ailleurs à de simples rideaux d'arbres.

Dans ces peuplements forestiers Diospyros mespiliformis et Saba senegalensis sont les deux espèces les plus fréquentes. D'autres espèces, Canthium multiflorum, Cola cordifolia, Dialium guineense, Mimusops kummel, Allophylus africanus, Dichrostachys glomerata, Adenia cissampeloïdes, Baissea multiflora, Cissus rufescens, Secamone afzelii, Monodora tenuifolia, Landolphia owa-

riensis et Hypoestes verticillaris, sont également assez largement répandues dans l'ensemble des peuplements denses.

Les analyses factorielles des correspondances réalisées ont permis d'y distinguer trois principaux groupements floristiques.

Le groupement 1 correspond essentiellement à des îlots forestiers sous rebord de cuirasse. C'est semble-t-il le groupement le moins perturbé par l'activité humaine et il paraît de plus relativement hygrophile. Sa composition est la suivante :

- espèces caractéristiques

Drypetes floribunda, Garcinia afzelii, Mussaenda elegans, Oxyanthus racemosus, Lecaniodiscus cupanioides, Sorindeia juglandifolia ;

- espèces préférantes

Saba senegalensis, Dialium guineense, Monodora tenuifolia, Antiaris africana, Baissea multiflora, Kigelia africana ;

- principales espèces compagnes

Diospyros mespiliformis, Canthium multiflorum, Cola cordifolia, Manilkara multinervis, Mimusops kummel, Malacantha alnifolia, Oncoba spinosa, Adenia cissampeloides, Albizia ferruginea, Celtis integrifolia.

- Autres espèces rencontrées

Blighia unijugata, Canthium henriquesianum, Dennetia tripetala, Holarrhena floribunda, Opilia celtidifolia, Pavetta corymbosa, Rothmannia longiflora, Salacia erecta, Strophanthus hispidus, Strophanthus sarmentosus, Strychnos nigritana, Adansonia digitata, Mezoneuron benthamianum, Lonchocarpus cyanescens, Afraegle paniculata, Dichrostachys glomerata, Allophylus africanus, Albizia zygia.

En sous-bois s'observe la présence fréquente de jeunes *Monodora tenuifolia, Sorindeia juglandifolia, Dialium guineense, Lecaniodiscus cupanioides, Malacantha alnifolia* et parmi les herbacées d'*Olyra latifolia* ainsi que d'*Hypoestes verticillaris*.

Le groupement 2 réunit des peuplements de formations diverses, mais où le plus souvent une activité anthropique, passée ou récente, a pu être décelée. Il s'agit de formations dégradées ou de stades de reconstitution forestière. La composition floristique de ce groupement est la suivante :

- espèces caractéristiques

Anogeissus leiocarpus, Cassia sieberiana, Tamarindus indica.

Ce groupement peut être subdivisé en deux sous-groupes. Le groupe 2.1 présente une forte affinité floristique avec le groupe 1, dont il est une forme de dégradation. Sa composition est la suivante :

- espèces différentielles

Lecaniodiscus cupanioides, Manilkara multinervis, Sorindeia juglandifolia, Antiaris africana, Drypetes floribunda, Kigelia africana ;

- espèces préférantes

Anogeissus leiocarpus, Malacantha alnifolia, Oncoba spinosa, Khaya senegalensis, Tamarindus indica ;

- principales espèces compagnes

Diospyros mespiliformis, Saba senegalensis, Canthium multiflorum, Monodora tenuifolia, Mimusops kummel, Albizia zygia, Dichrostachys glomerata, Celtis integrifolia, Albizia ferruginea, Afraegle paniculata.

- Autres espèces rencontrées

Mezoneuron benthamianum, Ceiba pentandra, Baissea multiflora, Antiaris africana, Adenia cissampeloides, Cola cordifolia, Blighia sapida, Ficus dicranostyla, Spondias mombin.

Le groupe 2.2 se compose de :

- espèces différentielles

Uvaria chamae, Parquetina nigrescens, Fagara zanthoxyloides.

- principales espèces compagnes

Diospyros mespiliformis, Saba senegalensis, Canthium multiflorum, Cola cordifolia, Anogeissus leiocarpus, Cassia sieberiana, Dialium guineensis, Mimusops kummel, Allophylus africanus, Adenia cissampeloides, Spondias mombin.

- Autres espèces rencontrées

Monodora tenuifolia, Dichrostachys glomerata, Oncoba spinosa, Piliostigma thonningii, Baissea multiflora, Kigelia africana, Afraegle paniculata, Cassipourea congoensis, Lonchocarpus cyanescens, Lannea kerstingii, Mezoneuron benthamianum, Erythrophleum guineense, Sterculia tragacantha, Gardenia nitida, Hippocratea africana, Lannea velutina, Nauclea latifolia,

Ochna afzelii, Vitex cuneata, Ziziphus mucronata et, dans la forêt ripicole de la Comoé, *Campylospermum glaberrimum, Christiana africana.*

On note en outre parmi les plantules et jeunes espèces ligneuses ou subligneuses fréquentes ou caractéristiques : *Diospyros mespiliformis, Secamone afzelii, Landolphia owariensis, Paullinia pinnata, Albizia zygia, Tamarindus indica, Dioscorea bulbifera, Flacourtia flavescens, Allophylus africanus,* et parmi les espèces herbacées *Hypoestes verticillaris, Wissadula amplissima, Oplismenus burmanii.*

Le groupement 3 caractérise des peuplements rencontrés sur des sols issus de roches vertes. Il est particulièrement riche en diverses espèces de *Ficus*. Sa composition floristique est la suivante :

- espèces caractéristiques

Ficus capensis, Securinega virosa ;

- espèces préférantes

Ficus exasperata, Cassia sieberiana ;

- principales espèces compagnes

Diospyros mespiliformis, Ficus ingens, Albizia zygia, Allophylus africanus, Dichrostachys glomerata, Acacia polyacantha, Cissus rufescens, Crataeva religiosa, Ficus vallis-choudae, Morinda lucida, Tamarindus indica.

- Autres espèces rencontrées

Saba senegalensis, Monodora tenuifolia, Malacantha alnifolia, Piliostigma thonningii, Antiaris africana, Ceiba pentandra, Lannea kestingii, Lonchocarpus cyanescens, Parquetina nigrescens, Acacia sieberiana, Adansonia digitata, Bridelia ferruginea, Combretum racemosum, Aphania senegalensis.

Les plantules les plus fréquentes sont celles de *Baissea multiflora, Paullinia pinnata, Dioscorea bulbifera, Allophylus africanus, Lonchocarpus cyanescens.* La strate herbacée peut être relativement dense ; on y note en particulier : *Hypoestes verticillaris, Wissadula amplissima, Anchomanes difformis, Dioscorea dumetorum.*

Deux relevés n'appartenant à aucun des groupements précédemment décrits ont été isolés par les premières analyses factorielles. Le premier correspond à un peuplement de bosquet de bas-fond sur sol sableux issu de granites. Il se caractérise par la présence de *Anthonotha crassifolia, Cassia podocar-*

pa, Cola gigantea, Cola laurifolia, Combretum nigricans, Dalbergiella welwitschii, Detarium senegalense, Elaeis guineensis, Mallotus oppositifolius. On y trouve aussi : *Monodora tenuifolia, Ceiba pentandra, Erythrophleum guineense, Sterculia tragacantha.*

Le second est un peuplement de la forêt-galerie de la Bavé qui s'individualise par la présence de *Napoleona vogelii, Canthium vulgare, Salacia pallescens.* On y rencontre aussi : *Diospyros mespiliformis, Canthium multiflorum, Dialium guineense, Lecaniodiscus cupanioides, Mimusops kummel, Oncoba spinosa, Uvaria chamae, Cassipourea congoensis.*

Outre les forêts denses, il existe à Ouango-Fitini des forêts claires (cf. chap. I). Les plus typiques sont constituées d'*Isoberlinia doka*. Leur composition floristique est la suivante :

- espèces très fréquentes, outre l'*Isoberlinia*

Lannea acida, Vitellaria paradoxa, Terminalia laxiflora ;

- espèces fréquentes

Combretum ghasalense, Afrormosia laxiflora, Ximenia americana, Piliostigma thonningii, Detarium microcarpum, Diospyros mespiliformis ;

- espèces moyennement fréquentes

Daniellia oliveri, Crossopteryx febrifuga, Afzelia africana, Pterocarpus erinaceus, Monotes kerstingii, Isoberlinia dalzielii ;

- espèces assez fréquentes

Gardenia erubescens, Bridelia ferruginea, Pseudocedrela kotschii, Burkea africana, Entada africana, Parinari curatellifolia, Lannea kerstingii, Hexalobus monopetalus, Parkia biglobosa, Terminalia glaucescens, Saba senegalensis, Acacia dudgeoni, Gardenia ternifolia.

On rencontre aussi : *Cochlospermum planchonii, Combretum hypopilinum, Entada abyssinica, Maytenus senegalensis, Fagara zanthoxyloides, Ficus capensis, Parinari polyandra, Khaya senegalensis, Combretum molle, Combretum velutinum, Ficus ingens, Vitex doniana, Manilkara multinervis, Strychnos spinosa, Sizygium guineense,* etc.

A Ouango-Fitini, la flore de la forêt claire diffère donc de celle de la forêt dense et se rattache davantage à celle de la savane dont elle constitue l'un des faciès (DEVINEAU et al., 1981).

Dans les formations forestières denses l'élément mésophile est dominant. L'élément soudanien, bien représenté par Diospyros mespiliformis espèce relique des anciennes forêts denses sèches du district préforestier selon AUBREVILLE (1959), est cependant surtout important dans les stades forestiers pionniers ou les formations les plus dégradées. Anogeissus leiocarpus, Saba senegalensis, Tamarindus indica, Khaya senegalensis, sont, avec le Diospyros, parmi les espèces les plus représentatives de cet élément forestier soudanien. Ces espèces sont aussi présentes en savane et en forêt claire, mais d'une façon assez sporadique. Elles y sont souvent liées à des conditions édaphiques particulières (termitières, chaos rocheux, etc.). Les principales espèces de savane n'ont en revanche généralement pas de rôle important dans la dynamique forestière.

Au total, forêts denses et forêts claires constituent encore à Ouango-Fitini, comme le soulignait HIERNAUX (1975) à propos des savanes et des forêts de la zone guinéenne, "deux mondes floristiques distincts".

B. DYNAMIQUE DES PEUPLEMENTS FORESTIERS

Pour comparer la structure de la forêt dense sèche à celle de la forêt semi-décidue, l'analyse des distributions d'individus par classes de circonférences a été réalisée grâce à une analyse factorielle des correspondances regroupant les relevés effectués à Lamto et ceux effectués à Ouango-Fitini. Ces derniers, relativement peu nombreux par suite de la faible extension des formations denses dans la région,se trouvent ainsi situés par rapport aux groupements établis pour Lamto (fig. IV.1).

La signification des axes de l'analyse factorielle est la même que lors de l'analyse des seuls relevés de Lamto (cf. fig. III.4). La localisation de la majorité des relevés de Ouango-Fitini du côté positif de l'axe 1 traduit la faible représentation des ensembles structuraux bas et moyen dans la forêt dense sèche (fig. IV.2 b et c). Ces ensembles structuraux sont cependant mieux représentés dans les groupements les plus humides (fig. IV.2 m et n) et, comme à Lamto, ils sont particulièrement importants dans les groupements de forêt ripicole (fig. IV.2 f).

Ils sont en revanche très réduits dans les peuplements correspondant à la forêt claire (fig. IV.2a). Cette formation se caractérise en outre par une représentation très déficitaire des plus faibles classes de circonférences, ce qui peut être attribué à une forte mortalité des jeunes tiges, due aux

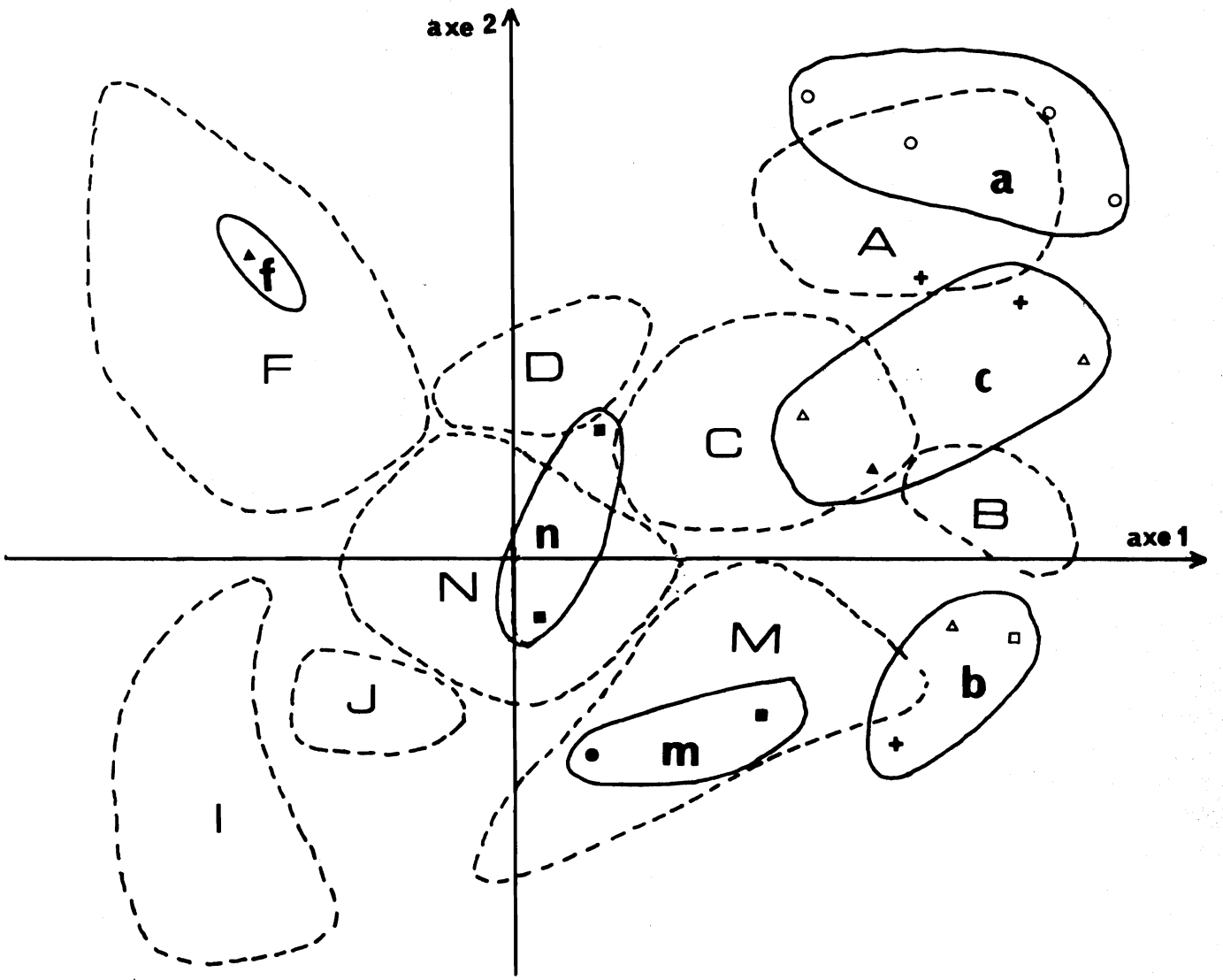
feux. Néanmoins l'aspect "en cloche" très aplatie, -plutôt qu'en L-, de l'histogramme laisse supposer que ce phénomène n'est pas seul en cause. Une forte vitesse de croissance des tiges de petit diamètre pourrait en effet contribuer à "creuser" les classes basses de l'histogramme (cf. chap. V).

Les distributions d'abondances spécifiques s'ajustent le plus souvent au modèle de PARETO. Ce modèle est le meilleur dans 60 % des cas, alors que le modèle de MOTOMURA l'est dans 30 % seulement. Ce dernier modèle semble, comme à Lamto, plus fréquent dans les formations les plus humides et dans les forêts ripicoles (tabl. IV.1).

TABLEAU IV.1

Valeur des indices de diversité pour quelques peuplements forestiers de la région de Ouango-Fitini. Entre parenthèses : l'ajustement au modèle de PARETO peut être accepté, mais n'est pas la meilleure solution.

N° du relevé	Indice de SHANNON	Equitabilité	Pente (PARETO)	Modèle retenu
		Forêt dense sèche faciès humide		
		Groupement floristique 1		
16	3,128	0,694	-0,660	PARETO
2	3,125	0,872	(-0,964)	MOTOMURA
5	2,763	0,747	(-0,741)	MOTOMURA
23	3,760	0,782	-	-
		Forêt dense sèche		
		Groupement floristique 2		
4	2,768	0,748	-0,745	PARETO
3	2,489	0,785	-0,760	PARETO
9	2,336	0,737	-0,822	PARETO
11	3,644	0,898	(-1,132)	MOTOMURA
24	3,778	0,874	-1,023	PARETO
21	2,935	0,718	-0,771	PARETO
25	2,708	0,903	-	-
		Groupement floristique 3		
10	2,633	0,882	-1,194	PARETO
12	2,771	0,664	-0,721	PARETO
		Forêt-galerie		
15	3,064	0,828	-0,927	PARETO
13	2,633	0,761	(-0,681)	MOTOMURA
		Forêt claire		
6	2,470	0,714	-0,807	PARETO
7	3,173	0,857	-0,966	PARETO
8	2,283	0,720	(-0,574)	MOTOMURA
14	3,253	0,720	-0,905	PARETO



A etc. ... groupements de forêt semi-décidue (Lamto);

a etc. ... groupements de forêt sèche (Ouango-Fitini)

▲ forêt ripicole, forêt -galerie;

■ forêt dense sèche (groupement floristique 1);

□ forêt dense sèche (groupement floristique 2-1);

△ forêt dense sèche (groupement floristique 2-2);

✚ forêt dense sèche (groupement floristique 3);

● bosquet de bas-fond

○ forêt claire.

Fig. IV.1, Emplacements relatifs, dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances, des groupements établis à partir des distributions des circonférences pour les peuplements de Ouango-Fitini (a, b, etc., en trait plein) et de Lamto (A, B, etc., en tiretés).

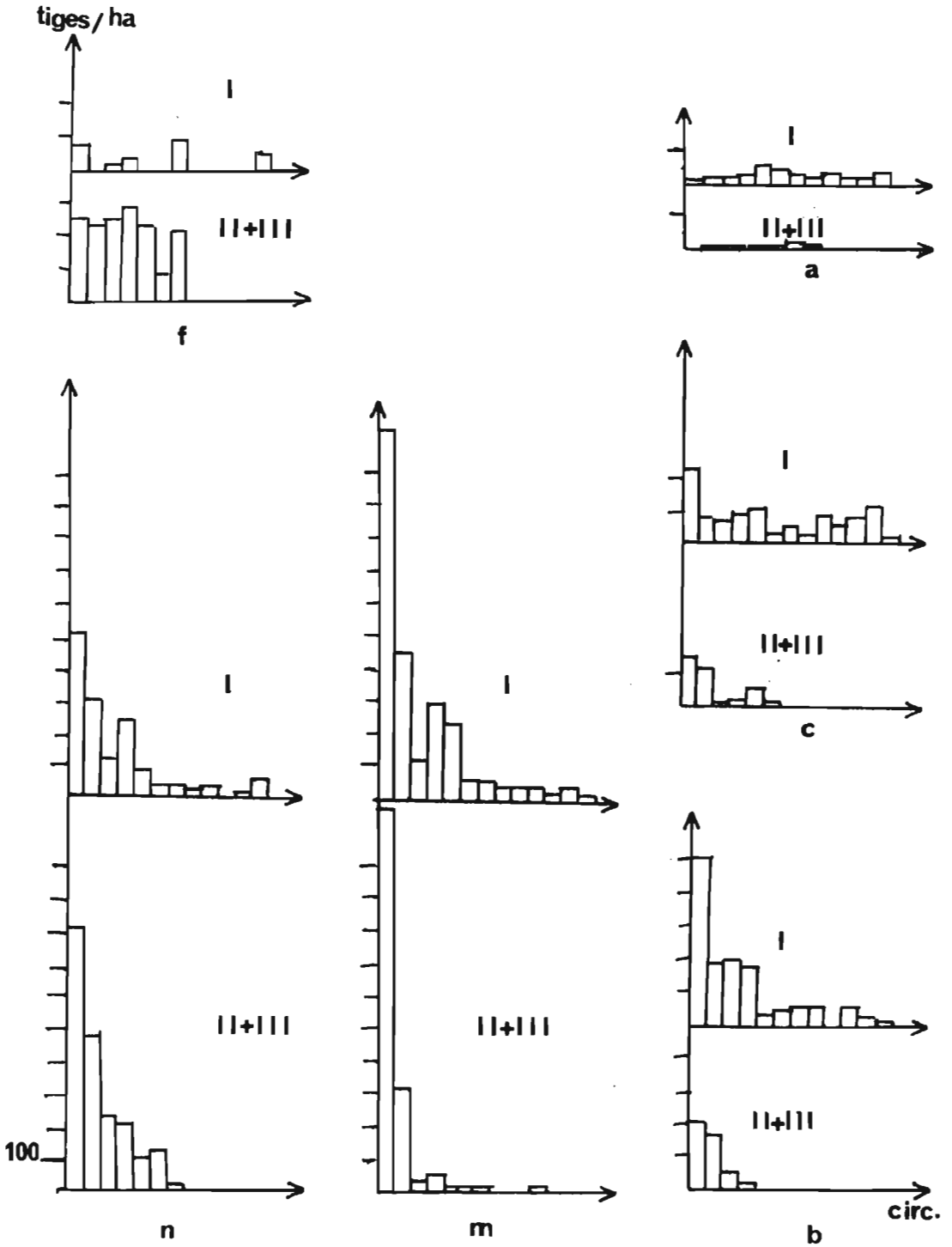


Fig. IV.2. Histogrammes des distributions des individus par classes de circonférence pour les principaux groupements mis en évidence par l'analyse factorielle (fig. IV.1).

La pente du modèle de PARETO est assez variable et aucune différence significative n'apparaît entre les divers groupements de Ouango-Fitini. En revanche, sa valeur moyenne pour la forêt dense sèche (-0,880) est plus faible que celle observée en forêt semi-décidue de plateau. Il en est de même de l'équitabilité (0,800) et de l'indice de SHANNON (2,950). Les phénomènes de dominance paraissent donc plus accentués en forêt sèche qu'en forêt semi-décidue. Comme pour les groupements de la forêt riveraine du Bandama à Lamto, il s'agit probablement d'une dominance due à des espèces particulièrement adaptées à la contrainte climatique.

L'évolution de la végétation sur des sites d'anciens villages ou en des lieux assez fortement perturbés par l'action humaine, puis abandonnés, conduit souvent à des formations embroussaillées qui peuvent se transformer en bosquets forestiers.

Une formation de ce type a été étudiée à Ouango-Fitini. Aux alentours se rencontrent des ruines de cases et de gros baobabs qui signalent un passé anthropique. Elle appartient au groupement floristique 2.2 et au type structural b définis précédemment.

Parmi les individus de plus de deux mètres de haut, les grandes espèces arborées sont les plus nombreuses (69 % des individus, 39 % des espèces), en proportion assez semblable à ce qui est observé dans les premiers stades de reconstitution de la forêt semi-décidue. Les lianes viennent en second (19 % des individus, 39 % des espèces) et enfin les essences pionnières arbustives (12 % des individus, 21 % des espèces).

La richesse spécifique est relativement faible (13 espèces seulement ont été recensées sur les 300 m^2 du relevé), ainsi que l'équitabilité (0,748), ce qui traduit la dominance assez accentuée de Diospyros mespiliformis et d'Anogeissus leiocarpus (fig. IV.3). La valeur faible de la pente du modèle de PARETO (-0,745) observée dans cette formation y traduit elle aussi l'importance relativement forte des phénomènes de dominance au sein du peuplement ligneux. Cette valeur est bien plus faible que celle (-1,180) obtenue à Lamto dans des formations analogues de reconstitution de la forêt semi-décidue.

La strate herbacée, assez peu dense à ce stade de reconstitution de la forêt sèche, ne permet que le passage de feux irréguliers. Parmi les jeunes espèces ligneuses ou sub-ligneuses (H < 2 m), les lianes sont les plus fréquentes (tabl. IV.2). Diospyros mespiliformis demeure cependant l'espèce liée la plus abondante, alors que l'Anogeissus l'est bien moins. Cette dernière

TABLEAU IV.2

Jeunes espèces ligneuses présentes au-dessous de deux mètres dans une parcelle de reconstitution de la forêt dense sèche. L : liane.

Espèce	Fréquence %	
Diospyros mespiliformis	66	
Paullinia pinnata	52	(L)
Baissea multiflora	25	(L)
Secamone afzelii	22	(L)
Allophylus africanus	9	
Saba senegalensis	9	(L)
Oncaba spinosa	6	
Cassia sieberiana	3	
Anogeissus leiocarpus	3	

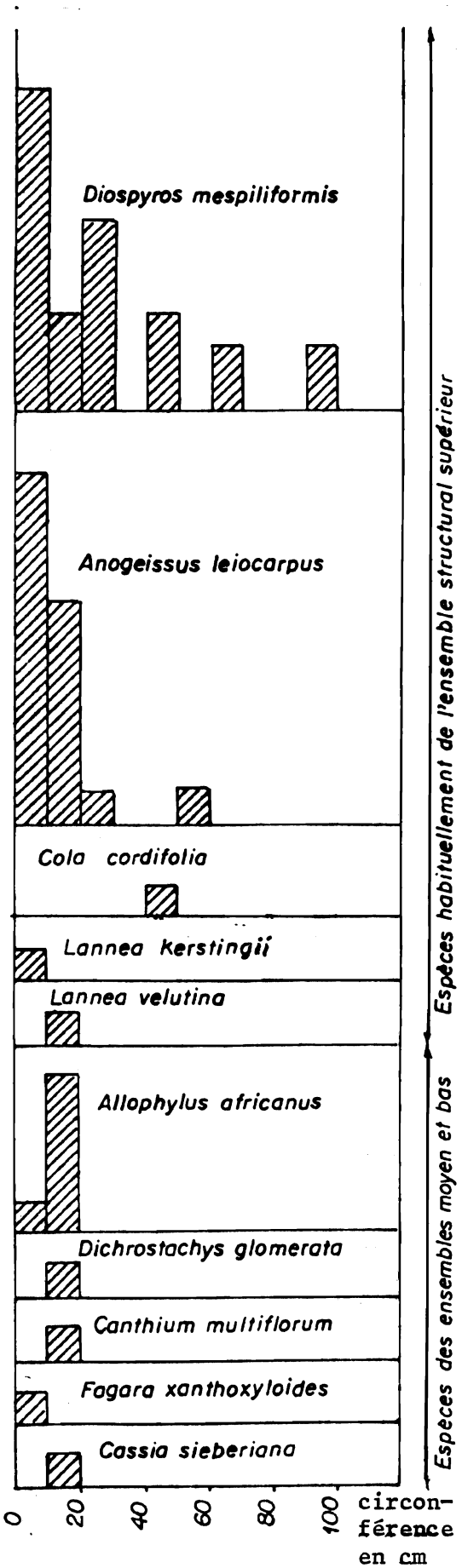


Fig. IV.3. Histogrammes des distributions des individus par classes de circonférences pour les différentes espèces arborées d'une parcelle de reconstitution forestière proche d'un ancien village.

espèce a donc, au cours de la succession forestière, un rôle pionnier plus éphémère que le Diospyros.

Le même phénomène se retrouve d'une manière plus nette encore dans une formation plus structurée qui pourrait constituer une voie d'évolution pour la formation précédente. Le Diospyros, en effet, y régénère bien, alors que l'Anogeissus qui participe de manière importante au recouvrement (fig. IV.4) est moins abondant parmi les tiges de faibles circonférences (fig. IV.5) et est absent au-dessous de deux mètres (tabl. IV.3).

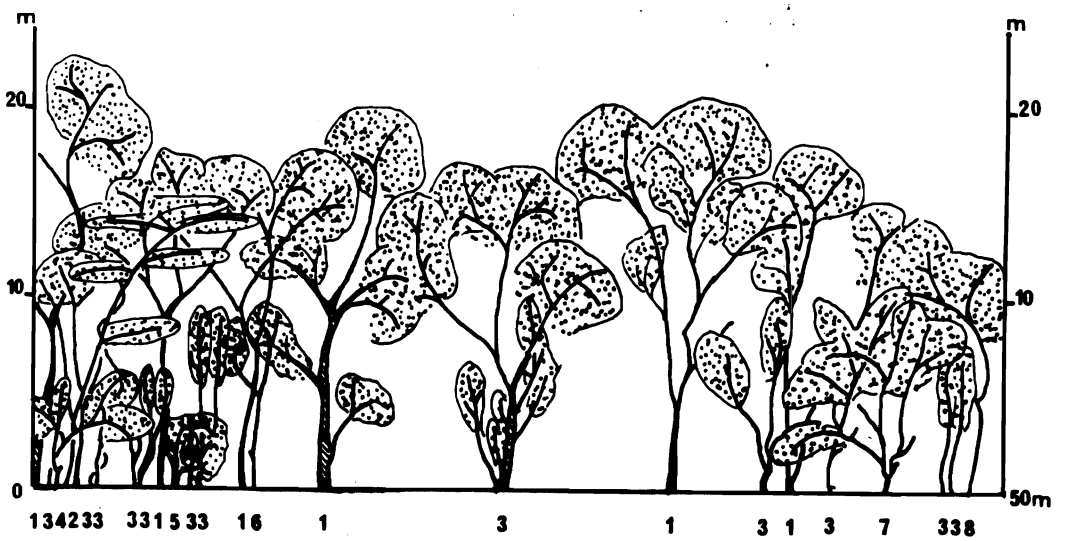


Fig. IV.4. Profil d'une forêt dense sèche secondaire.
1 : *Anogeissus leiocarpus* ; 2 : *Acacia sieberiana* ; 3 : *Diospyros mespiliformis* ; 4 : *Ziziphus mucronata* ; 5 : *Sorindeia warneckei* ; 6 : *Vitellaria paradoxa* ; 7 : *Cassia sieberiana* ; 8 : *Malacantha alnifolia*. Profil réalisé selon la méthode de la ligne.

Le profil (fig. IV.4) et le diagramme hauteur-diamètre (fig. IV.6) montrent que cette forêt possède, comme la plupart des forêts sèches de ce type, un ensemble structural bas (de 2 à 6 m) très disjoint, mais bien individualisé car il comprend des espèces qui lui sont propres. Il est surmonté par deux ensembles structuraux mal différenciés l'un de l'autre, l'ensemble moyen de 6 à 14 m étant très clairsemé. L'ensemble structural supérieur culmine vers 18-20 m ; il apparaît donc nettement moins élevé qu'en forêt semi-décidue. De fait, la comparaison des relations hauteur-diamètre établies pour la forêt semi-décidue et pour la forêt dense sèche montre bien qu'à diamètre égal les arbres de la forêt dense sèche sont moins hauts que ceux de la forêt semi-décidue (fig. IV.7).

TABLEAU IV.3

Jeunes espèces ligneuses présentes au-dessous de deux mètres dans une forêt dense sèche secondaire.
L : liane.

Espèce	Fréquence %	
Paullina pinnata	56	(L)
Adenia cissampeloides	34	(L)
Secamone afzelii	31	(L)
Diospyros mespiliformis	31	
Albizia zygia	31	
Cremaspora triflora	19	(L)
Monodora tenuifolia	13	
Malacantha alnifolia	13	
Sorindeia juglandifolia	9	
Tamarindus indica	6	
Baissea multiflora	6	(L)
Maytenus senegalensis	6	
Fagara zanthoxyloides	3	
Oncoba spinosa	3	

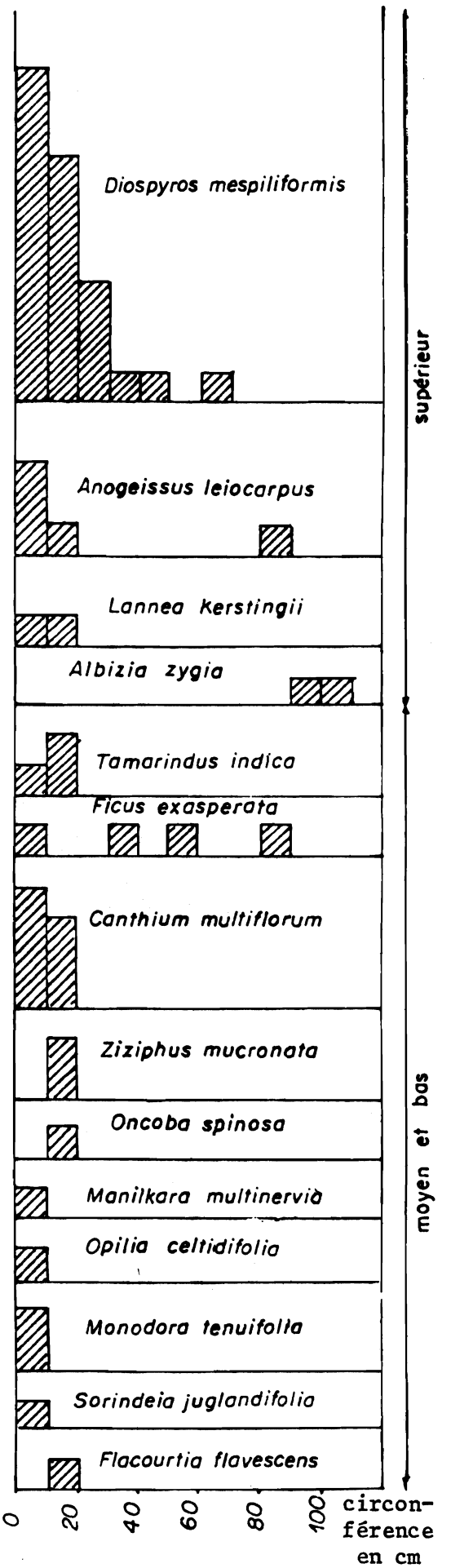
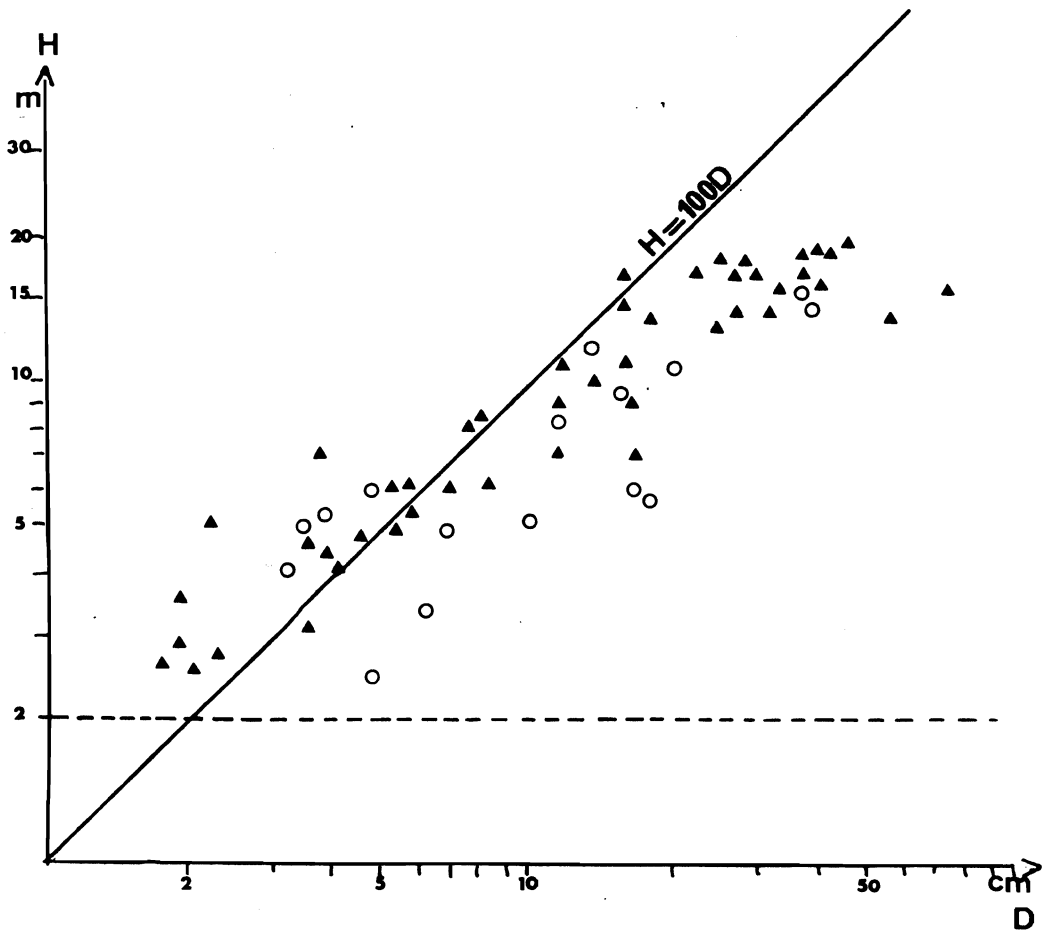


Fig. IV.5. Histogrammes des distributions des individus par classes de circonférences pour les différentes espèces arborées d'une forêt dense sèche secondaire.



▲ espèces de l'ensemble structural supérieur.
O espèces des ensembles structuraux bas et moyen .

Fig. IV.6. Diagramme hauteur-diamètre pour une forêt dense sèche secondaire (profil fig. IV.4).

Pour les formations de forêt dense sèche appartenant au groupement floristique 2.2 la relation hauteur-diamètre est $H = 208{,}33\ D^{0{,}612}$ pour les essences de l'ensemble structural supérieur et $H = 104{,}59\ D^{0{,}872}$ pour celles des ensembles structuraux bas et moyen.

Pour les formations appartenant au groupe b de distribution des circonférences dont la surface terrière moyenne est de 17,5 m^2/ha, la biomasse, estimée par la même formule que celle utilisée à Lamto, est de 94,5 t/ha, dont 93,8 t/ha pour les espèces de l'ensemble structural supérieur.

Pour les formations appartenant au type c des distributions des circonférences, d'une surface terrière moyenne de 34,5 m^2/ha, la biomasse est de 285,8 t/ha, dont 284,8 t/ha pour les essences de l'ensemble structural supérieur.

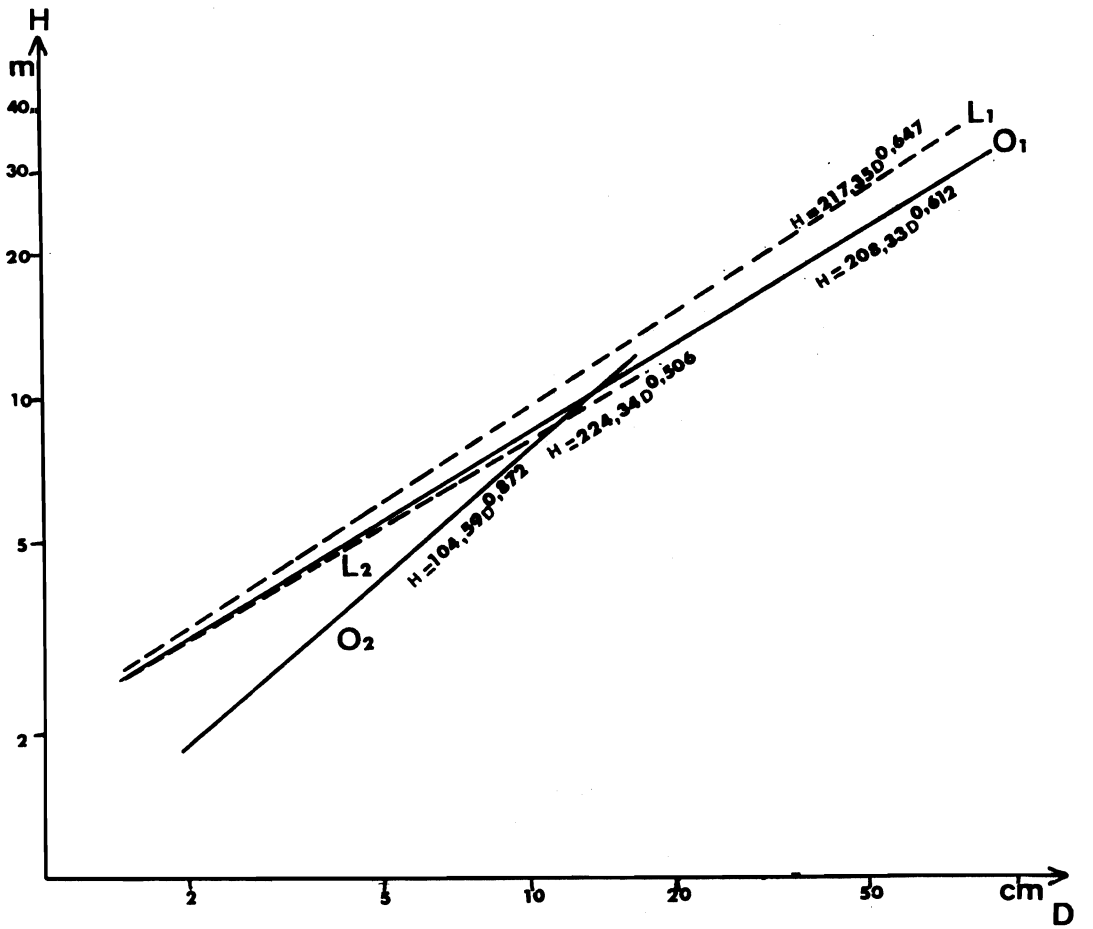


Fig. IV.7. Relations hauteur-diamètre pour les essences de l'ensemble structural supérieur et des ensembles structuraux bas et moyen en forêt semi-décidue à Lamto (respectivement L_1 et L_2) et en forêt dense sèche à Ouango-Fitini (respectivement O_1 et O_2).

La comparaison des relations entre surface terrière et biomasses établies pour la forêt semi-décidue et pour la forêt dense sèche met clairement en évidence qu'à surface terrière égale, la biomasse de la forêt dense sèche est bien moindre que celle de la forêt semi-décidue (fig. IV.8). Cela correspond bien à l'impression intuitive qu'un observateur peut avoir lorsqu'il parcourt les deux formations : la forêt sèche paraît effectivement moins "dense" que la forêt semi-décidue. Surfaces terrières et densités des peuplements, pratiquement identiques dans les deux types de formation, ne rendent cependant pas compte de cette impression (cf. tabl. III.12 et III.13; tabl. IV.4 et IV.5). C'est pourquoi il est utile de traduire en terme de biomasse, même à l'aide d'une formule relative et empirique, la différence entre forêt dense sèche et forêt dense semi-décidue.

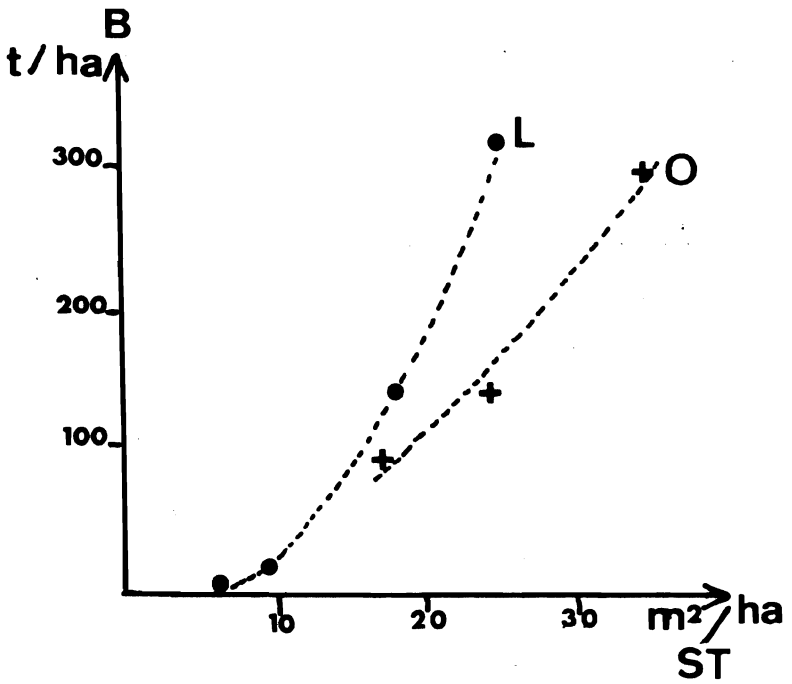


Fig. IV.8. Relation entre surface terrière (ST) et biomasse estimée (B = D^2H x 0,283) des peuplements en forêt semi-décidue de plateau à Lamto (L) et en forêt dense sèche à Ouango-Fitini (O).

TABLEAU IV.4

Densité du peuplement ligneux (tiges/ha) pour divers faciès de la forêt sèche (Ouango-Fitini). E.S. : ensemble structural. (1) : exemple du relevé n°16 ; (2) : exemple du relevé n°13 ; (3) exemple du relevé n°12.

	Type structural	E.S. supérieur				E.S. bas et moyen		Total	CV % (total)
		≥ 5 cm	≥ 20	≥ 40	80	≥ 5 cm	≥ 20		
Forêt dense sèche faciès hygrophile									
- stade jeune ou de régénération(1)	m	2 539	841	314	118	1 565	139	4 104	-
- stade âgé	n	1 435	518	201	84	1 952	451	3 387	48
Forêt dense sèche secondaire									
- stade de reconstitution	m	1 395	495	286	118	417	8	1 812	24
- stade âgé	c	997	615	426	250	239	60	1 236	39
Forêt ripicole(2)	f	274	176	137	59	1 464	722	1 738	-
Recrû à *Ficus*(3) (groupement floristique 3)	m	4 590	860	411	40	1 250	0	5 840	-
Forêt claire	a	310	263	183	67	106	83	416	3

TABLEAU IV.5

Surface terrière (en m^2/ha) des principaux groupements forestiers de Ouango-Fitini. (1) : exemple du relevé n°13 ; (2) exemple du relevé n°12. SUP., MOY., Bas : surface terrière respectivement des ensembles structuraux supérieur , moyen et bas.

	SUP.	MOY.	Bas	Lianes	Avenir	Passé	Total	CV %
Forêt dense sèche faciès humide	14,2	5,7	1,6	0,7	1,8	0,5	24,5	41
Forêt dense sèche secondaire								
- stade reconstitution	11,8	3,4	0,4	0,6	0,9	0,4	17,5	14
- stade âgé	27,8	3,4	0,4	0,7	1,6	0,6	34,5	26
Forêt ripicole(1)	14,8	1,2	9,1	0,1	0,2	0,2	25,6	-
Recrû à *Ficus*(2)	14,6	2,0	0,7	0,2	3,4	1,1	22,0	-
Forêt claire	6,9	2,6	0,5	0	0,3	0,5	10,8	12

Le déficit relatif de croissance en hauteur des arbres est de la même manière marqué dans le faciès le plus humide de la forêt dense sèche (groupement floristique 1). La relation hauteur-diamètre y est : $H = 199{,}73\ D^{0{,}608}$ pour les essences de l'ensemble structural supérieur et $H = 193{,}30\ D^{0{,}668}$ pour les essences des ensembles bas et moyen.

Dans ces formations, pour le groupe n des distributions des circonférences où la surface terrière moyenne est de 24,5 m^2/ha, la biomasse estimée est de 139,8 t/ha dont 119,7 t/ha pour les espèces de l'ensemble structural supérieur, biomasse, à surface terrière égale, est inférieure à celle trouvée en forêt semi-décidue.

Le diagramme hauteur-diamètre (fig. IV.9) et le profil (fig. IV.10) réalisés dans un bosquet forestier appartenant au groupement 1 ou dans un îlot plus secondarisé (fig. IV.11 et IV.12) mettent en évidence l'importance plus grande de l'ensemble structural bas dans ces formations relativement humides.

Le détail de la distribution des circonférences établie pour un autre bosquet appartenant au même groupement floristique montre bien la prépondérance des ensembles structuraux bas et la difficulté de mise en place des ensembles structuraux supérieurs. C'est ainsi qu'à l'histogramme régulier de Lecaniodiscus cupanioides, arbre moyen, s'oppose l'histogramme irrégulier de Dialium guineense arbre de l'étage supérieur (fig. IV.13). Parmi les jeunes (H < 2 m) le Dialium est cependant le plus fréquent ; le Lecaniodiscus est lui aussi bien représenté. Dans l'ensemble, les espèces présentes à

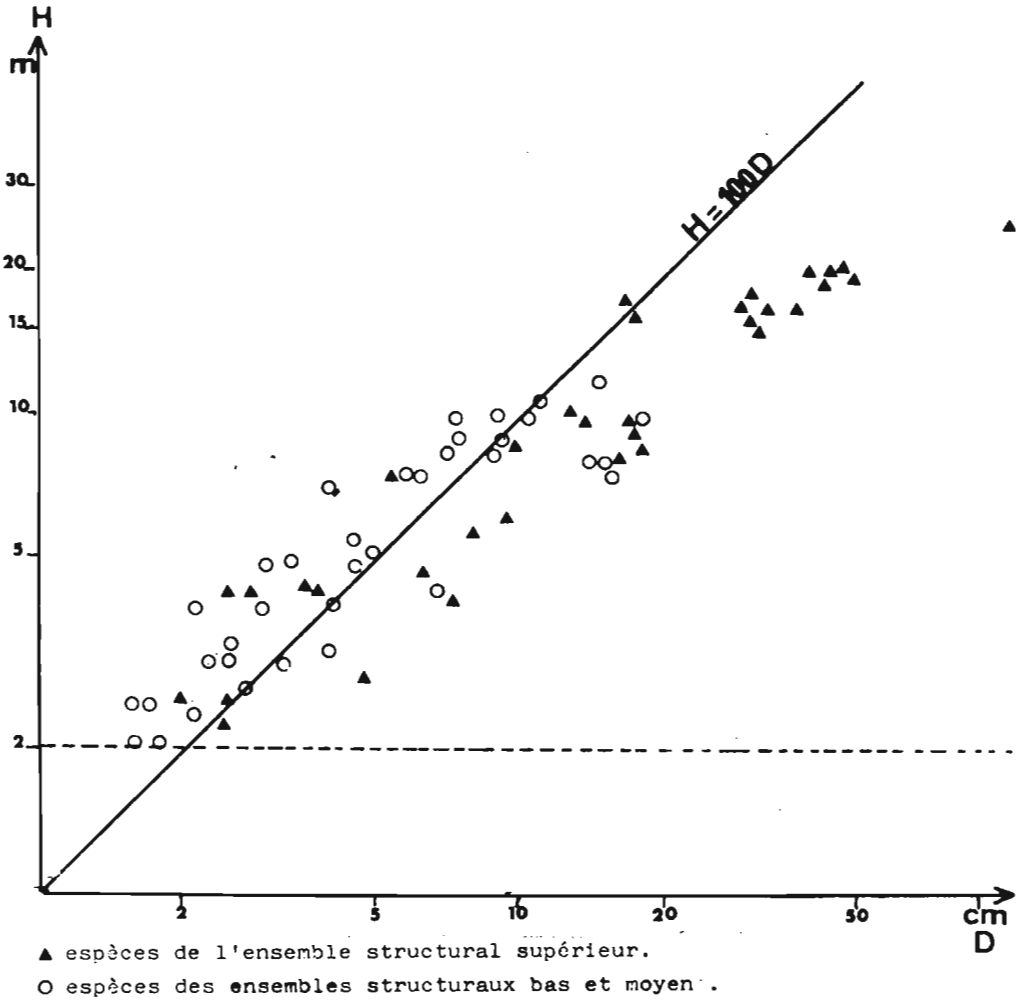


Fig. IV.9. Diagramme hauteur-diamètre pour une forêt dense sèche (profil fig. IV.10).

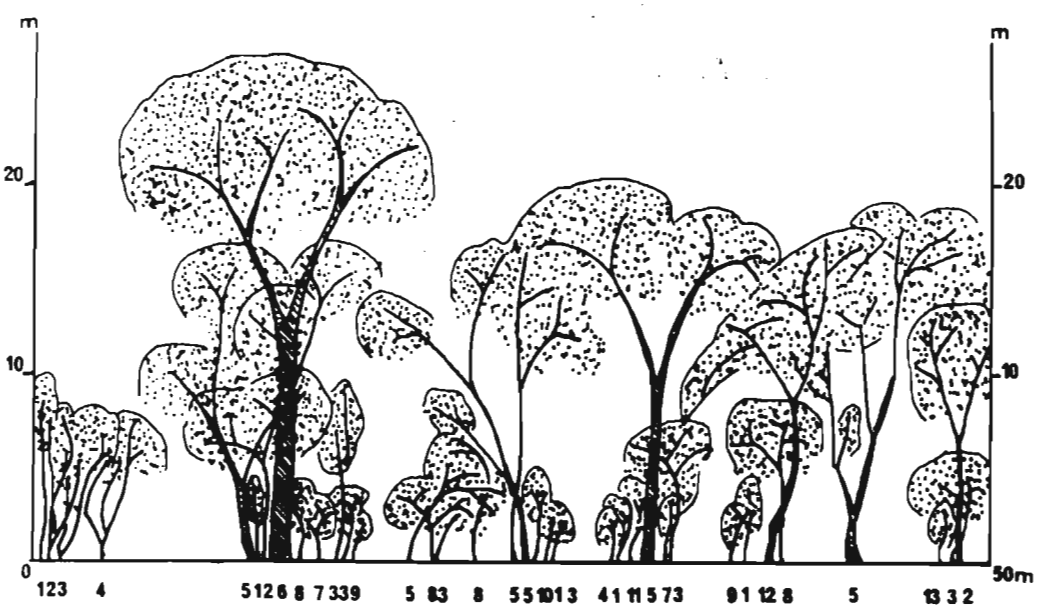


Fig. IV.10. Profil d'une forêt dense sèche faciès humide.
1 : *Diospyros mespiliformis* ; 2 : *Malacantha alnifolia* ; 3 : *Lecaniodiscus cupanioides* ; 4 : *Canthium multiflorum* ; 5 : *Afraegle paniculata* ; 6 : *Khaya senegalensis* ; 7 : *Drypetes floribunda* ; 8 : *Mimusops kummel* ; 9 : *Monodora tenuifolia* ; 10 : *Kigelia africana* ; 11 : *Oncoba spinosa* ; 12 : *Tamarindus indica* ; 13 : *Manilkara multinervis*. Profil réalisé selon la méthode de la ligne.

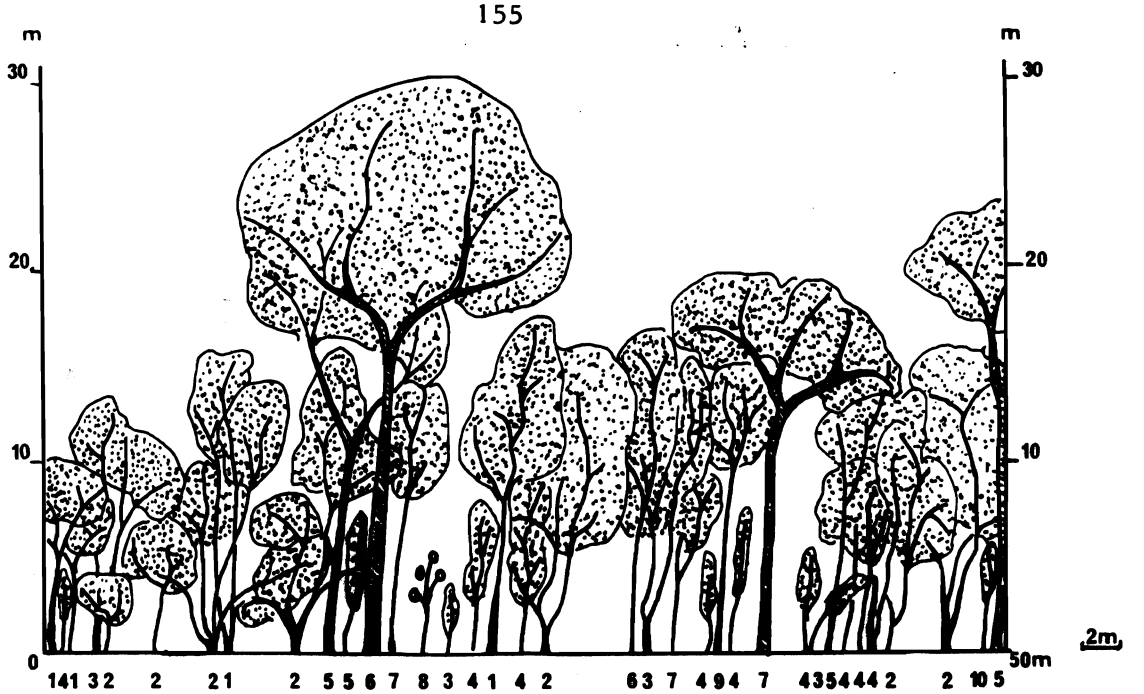
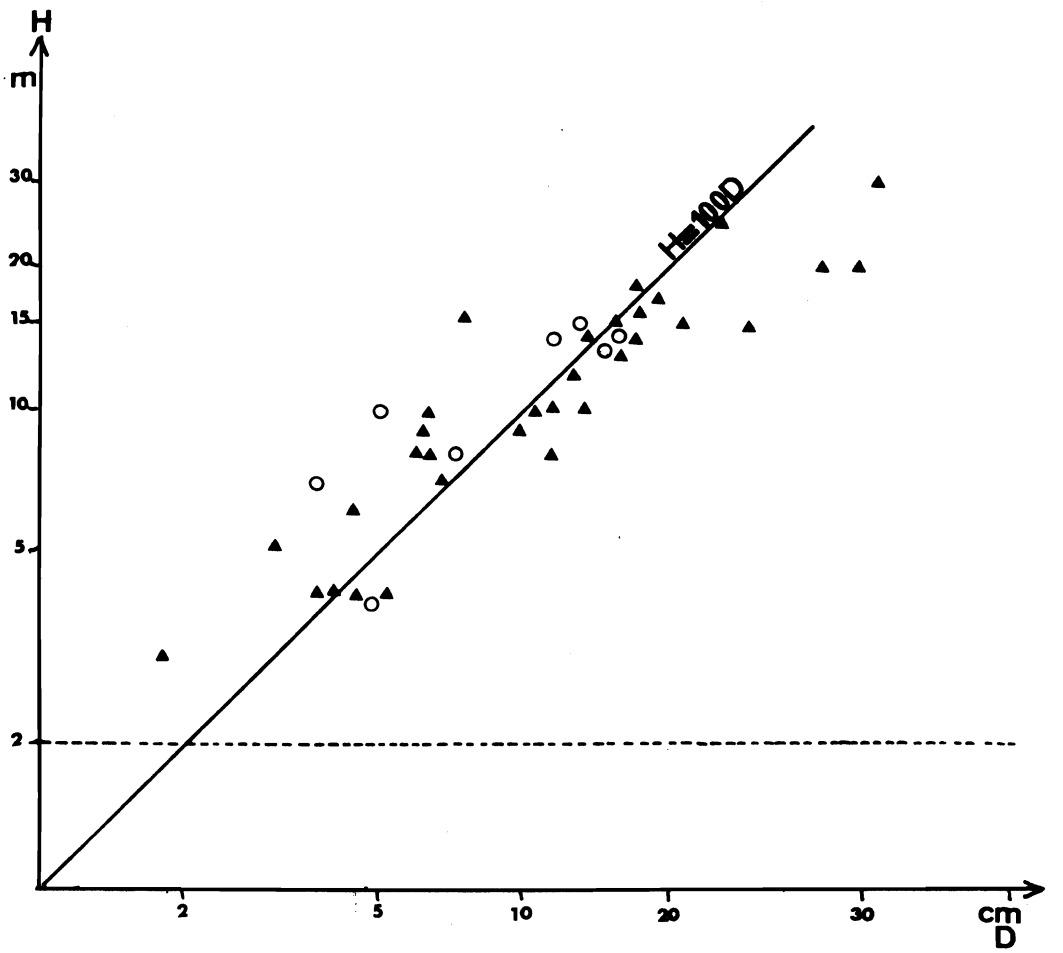


Fig. IV.11. Profil d'une forêt secondaire dans un faciès humide de la forêt dense sèche.

1 : *Spondias mombin* ; 2 : *Lecaniodiscus cupanioides* ; 3 : *Dialium guineense* ; 4 : *Diospyros mespiliformis* ; 5 : *Celtis integrifolia* ; 6 : *Anogeissus leiocarpus* ; 7 : *Blighia unijugata* ; 8 : *Cola cordifolia* ; 9 : *Ceiba pentandra* ; 10 : *Antiaris africana*. Profil réalisé selon la méthode de la ligne.



▲ espèces de l'ensemble structural supérieur.

○ espèces des ensembles structuraux bas et moyen .

Fig. IV.12, Diagramme hauteur-diamètre dans une forêt dense sèche secondaire (faciès humide).

l'état adulte se retrouvent parmi les jeunes, ce qui traduit une certaine stabilité du peuplement (tabl. IV.6).

TABLEAU IV.6

Jeunes espèces ligneuses présentes au-dessous de deux mètres dans un bosquet dense correspondant à un faciès humide de la forêt dense sèche.

Espèce	Fréquence (%)	
Dialium guineense	72	
Lecaniodiscus cupanioides	41	
Baissea multiflora	34	(L)
Uvaria chamae	34	(L)
Mimusops kummel	31	
Saba senegalensis	22	(L)
Monodora tenuifolia	9	
Malacantha alnifolia	3	
Diospyros mespiliformis	3	
Secamone afzelii	3	(L)
Drypetes floribunda	3	
Sorindeia juglandifolia	3	

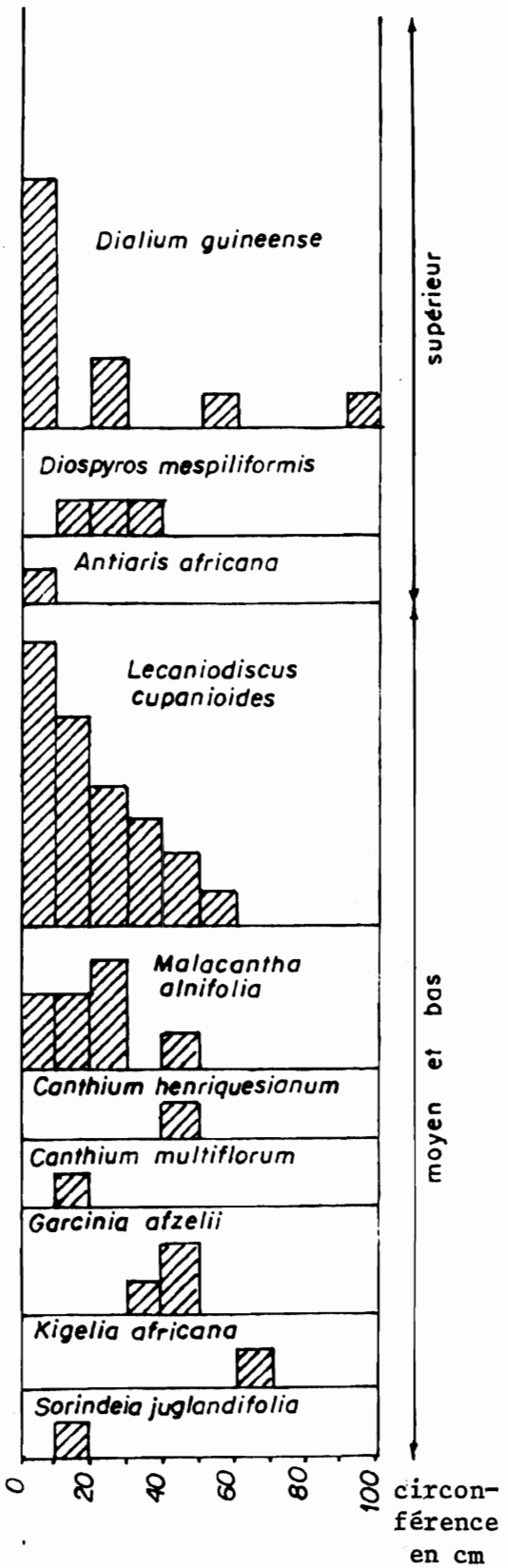


Fig. IV.13. Histogrammes des circonférences pour les différentes espèces arborées d'un bosquet de forêt dense sèche (faciès humide).

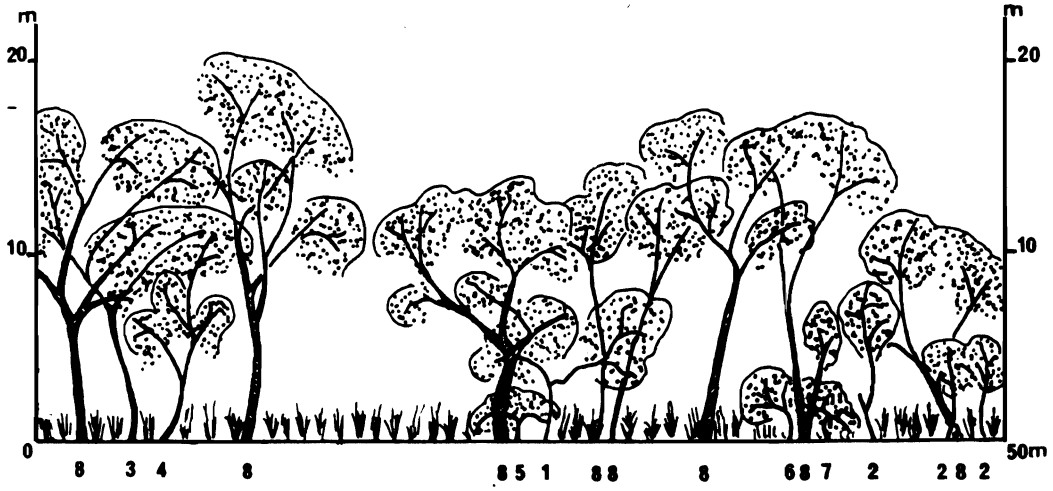


Fig. IV.14. Profil d'une forêt claire (faciès dense),
1 : *Combretum velutinum* ; 2 : *Monotes kerstingii* ;
3 : *Afzelia africana* ; 4 : *Ficus ingens* ; 5 : *Ximenia americana* ; 6 : *Canthium henriquesianum* ;
7 : *Lannea acida* ; 8 : *Isoberlinia doka*.
Profil réalisé selon la méthode de la ligne.

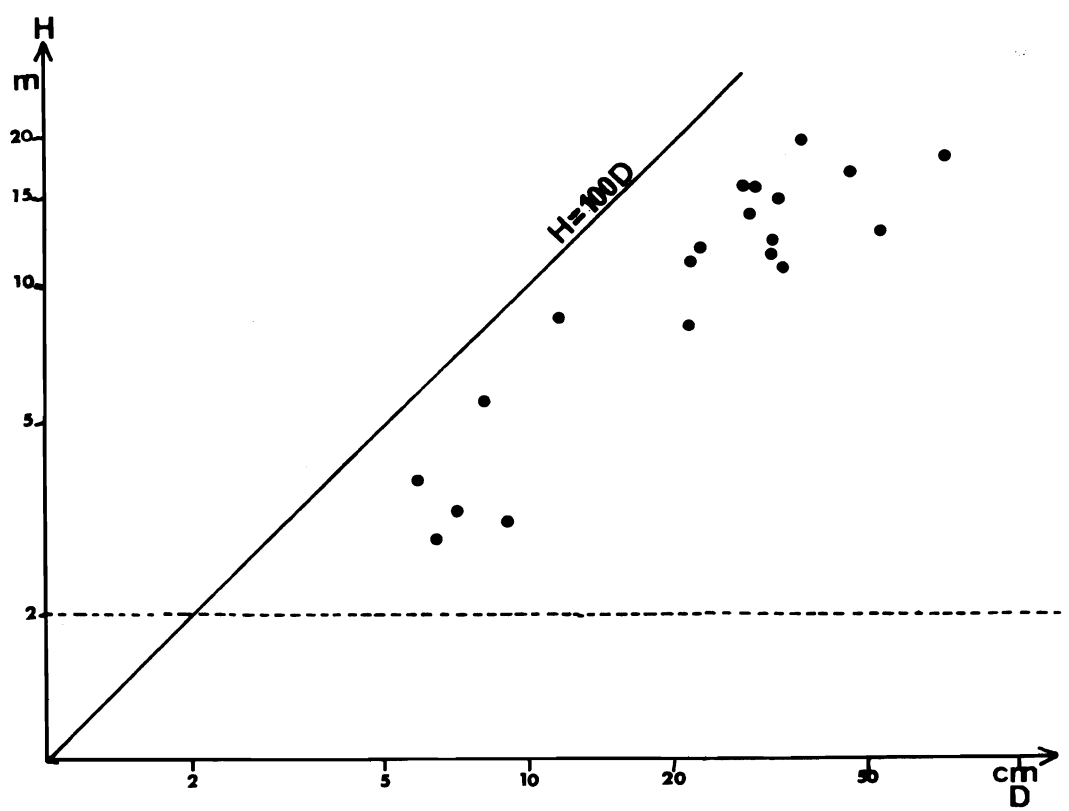


Fig. IV.15. Diagramme hauteur-diamètre dans une forêt claire.

La forêt claire, quant à elle, apparaît, du point de vue architectural, comme une forme appauvrie de la forêt dense sèche (fig. IV.14). Les mêmes éléments architecturaux s'y retrouvent, mais d'une façon plus fragmentaire. La prédominance de l'ensemble structural supérieur y est plus accentuée et la hauteur des arbres relativement moindre (fig. IV.15). En ce sens, la forêt claire peut représenter le terme de l'évolution de l'architecture des forêts sur sol drainé le long d'un gradient à contrainte de sécheresse climatique croissante. Cette évolution se traduit par une simplification de l'architecture ainsi que par un appauvrissement floristique du peuplement ligneux.

Forêts claires et forêts denses sèches se côtoient à Ouango-Fitini, elles ne représentent cependant pas les stades d'une même succession : ces deux formations appartiennent en fait à deux séries de végétation distinctes, correspondant à des degrés de contrainte mésologique différents.

*

Chapitre V

CROISSANCE RADIALE DES ARBRES EN FORÊT SEMI-DÉCIDUE (LAMTO)

Les parcelles d'étude ont été choisies dans des sites où l'architecture est homogène et qui correspondent à une même phase sylvigénétique (HALLE et al., 1978). Tous les arbres de plus de vingt centimètres de circonférence y ont été suivis, sauf dans le cas de la parcelle P1 où seuls les arbres de l'étage supérieur ont été pris en compte.

L'ensemble de l'expérience porte sur 270 individus et 45 espèces, répartis sur neuf parcelles (tabl. V.1). Quatre de ces parcelles (P1, P3, P4, P5) sont situées en forêt de plateau, deux en galerie forestière (T2, T6) et les trois dernières sur des sites de savane protégés des feux depuis 1962 (S2, S3, S4).

Dans les sites P5 et T2 les peuplements sont ceux où l'ensemble structural supérieur est le mieux constitué. A la parcelle P5 correspond la plus forte surface terrière (27,4 m^2/ha pour les tiges de plus de 20 cm de circonférence), surface qui est essentiellement celle de l'étage supérieur car les ensembles structuraux bas et moyens sont très réduits (tabl. V.2). Sur P3, P4 et T6 la surface terrière de l'ensemble structural supérieur est moindre et les ensembles structuraux bas et moyens relativement mieux représentés.

Les parcelles S2 et S3, bosquets en savane protégée des feux, sont caractérisées par un peuplement d'arbres forestiers jeunes ; les ensembles structuraux bas et moyens, où les espèces savanicoles dominent, y constituent la majeure partie de la surface terrière. La parcelle S4 possède un

TABLEAU V.1

Liste des espèces étudiées à Lamto.

	Forêt de plateau				Savane protégée			Forêt galerie	
	P1*	P3	P4	P5	S2	S3	S4	T2	T6
Afzelia africana					+	+			
Albizia adianthifolia			+						
Albizia zygia					+	+			
Allophylus africanus							+	+	
Anthostemma senegalense		+							
Antiaris africana		+	+	+					
Antidesma membranaceum			+						
Baphia pubescens							+		
Bridelia ferruginea						+	+		
Cassia sieberiana			+						
Cassipourea congoensis									+
Ceiba pentandra				+			+		
Celtis prantlii		+	+						
Celtis zenkeri	+	+		+					
Chaetacme aristata			+	+					
Cola gigantea		+	+		+				+
Crossopteryx febrifuga					+				
Cussonia barteri					+	+			
Cynometra megalophylla								+	
Dialium guineense		+	+	+			+	+	
Drypetes parvifolia								+	
Ehretia cymosa		+							+
Eugenia salacioides								+	
Ficus capensis					+	+			+
Griffonia simplicifolia			+						
Holarrhena floribunda		+	+	+			+	+	+
Ixora brachypoda									+
Lannea kerstingii					+	+			+
Lecaniodiscus cupanioides		+							+
Lonchocarpus sericeus						+	+		+
Malacantha alnifolia		+				+			+
Milletia zechiana		+							
Mimusops kummel			+			+		+	+
Napoleona vogelii									+
Olax subscorpioidea						+	+		+
Pancovia bijuga								+	
Piliostigma thonningii					+				
Pseudospondias microcarpa									+
Ricinodendron heudelotii			+						
Rothmannia longiflora		+	+						
Smeathmannia pubescens									+
Spondias mombin		+	+	+					
Terminalia glaucescens					+				
Triplochiton scleroxylon	+								
Vismia guineensis							+		
Lannea nigritana				+					

*sur cette parcelle seuls les arbres de l'étage supérieur ont été cerclés.

peuplement d'arbres forestiers encore plus jeunes et la surface terrière la plus faible (8 m^2/ha).

TABLEAU V.2

Etat des parcelles à l'origine de l'étude.
CMS : circonférence de l'arbre d'aire basale médiane pour les espèces de l'étage supérieur (en cm) ; CMB : circonférence de l'arbre d'aire basale médiane pour les espèces des étages bas et moyens (en cm) ; STS, STB, ST : surface terrière, respectivement des espèces de l'étage supérieur, des espèces des étages bas et moyens et de l'ensemble du peuplement pour les tiges de plus de 20 cm de circonférence (en m^2/ha),

	Forêt de "plateau"			Savane protégée			Forêt galerie	
	P3	P4	P5	S2	S3	S4	T2	T6
CMS	35,5	36,0	61,2	28,0	40,9	30,9	73,5	41,5
CMB	40,0	28,4	25,0	31,0	34,7	23,0	24,8	22,3
STS	12,3	10,7	26,5	6,4	4,8	6,7	15,3	15,9
STB	6,4	3,2	0,9	11,5	5,9	1,4	2,1	1,7
ST	18,7	13,9	27,4	17,9	10,7	8,1	17,4	17,6

VUATTOUX (1976) a montré que, dans la région de Lamto, l'évolution de la savane protégée des feux débute généralement par l'extension du peuplement ligneux savanicole. Cette évolution est particulièrement rapide dans les faciès arborés : autour des espèces de grande taille (Erythrophleum guineense, Cola gigantea, Afzelia africana, etc.) peuvent se former en quinze ans de véritables bosquets. C'est ainsi que, dans les bosquets étudiés (S2, S3), la strate graminéenne a complètement disparu, mais les espèces ligneuses de savane dominent encore nettement le peuplement ; elles constituent 65 % de la surface terrière sur S2 et 53 % sur S3. A l'emplacement d'une savane herbeuse en lisière de galerie forestière, en revanche, seules les espèces forestières s'implantent. C'est le cas de la parcelle S4 dominée par Holarrhena floribunda, où aucune espèce de savane n'est présente.

Les accroissements de la circonférence des arbres, suivis grâce à la technique des rubans dendromètres (LIMING, 1957 ; DEVINEAU, 1974 ; MARIAUX, 1977), résultent de l'activité du cambium et de celle du phellogène, mais la mesure intègre aussi l'état de turgescence des cellules du tronc qui peut entraîner d'importantes modifications de volume.

Le fait que des cellules ou des tissus ne soient pas complètement turgescents indique qu'il existe à l'intérieur de la plante un déficit ou une contrainte hydrique dus soit à une déperdition excessive par transpiration, soit à une absorption défaillante, soit encore à la conjugaison de ces deux phénomènes. L'eau circule dans l'arbre, des racines aux feuilles, grâce à l'appareil vasculaire ; une modification des taux d'absorption ou de déperdition d'eau est donc instantanément répercutée dans l'ensemble du système. Il existe néanmoins un "tampon" formé par les tissus parenchymateux qui fonctionnement comme un réservoir : cédant de l'eau quand la transpiration dépasse l'absorption, ils en accumulent dans le cas contraire (KRAMER, 1969). Les variations saisonnières, et même journalières, de la teneur en eau du tronc qui en résultent peuvent être responsables de modifications de diamètre parfois importantes (SCHROEDER et al., 1956). Ce phénomène est susceptible de masquer, au moins partiellement, les rythmes de la croissance cambiale. Comme cependant les divisions et surtout la croissance cellulaires sont très sensibles à l'état de turgescence des cellules, on peut penser que l'essentiel de la croissance coïncide avec la période de pleine turgescence et que les périodes de moindre turgescence, marquées par des rétractions du bois, correspondent à des croissances nulles ou faibles.

Pour estimer la croissance des arbres on ne prendra donc pas en compte les rétractions et les surfaces terrières, par exemple, seront caculées en gardant pour chaque individu, s'il y a rétraction, les valeurs d'aires basales maximales enregistrées au cours des mois précédents.

A. ACCROISSEMENT EN SURFACE TERRIERE

Pendant la période d'observation, la surface terrière a évolué différemment selon les parcelles. Sur certaines elle est restée pratiquement constante, sur d'autres elle a augmenté, sur d'autres encore elle a diminué (tabl. V.3). Cette évolution résulte de la croissance et de la mort des divers individus. Les accroissements de surface terrière relatifs aux arbres vivants se déduisent donc de l'évolution de la surface terrière totale en tenant compte de la mortalité.

TABLEAU V.3

Evolution de la surface terrière de l'ensemble du peuplement, en m^2/ha. Les valeurs correspondent à la surface terrière de l'ensemble des arbres vivants de plus de 20 cm de circonférence : arbres cerclés + arbres entrant dans la classe > 20 cm ; pour ces derniers, la valeur a été obtenue à partir d'un nouvel inventaire fait en 1980, soit en m^2/ha : T2 = 0,01 ; T6 = 0,13 ; P3 = 0,00 ; P4 = 0,04 ; P5 = 0,04 ; S2 = 0,17 ; S3 = 0,34 ; S4 = 0,44.

	Forêt galerie		Forêt de "plateau" à *Celtis-Triplochiton*			Savane protégée Bosquet		Lisière
	T2	T6	P3	P4	P5	S2	S3	S4
1972	17,4	17,6	-	-	-	-	-	-
1973	17,5	18,2	-	-	-	-	-	-
1974	17,6	19,1	-	-	-	-	-	-
1975	16,8	19,8	18,7	-	-	-	-	-
1976	16,9	20,2	18,9	-	-	-	-	-
1977	17,2	19,7	19,2	13,9	27,4	17,9	10,7	8,1
1978	16,2	19,8	19,2	14,4	27,9	18,4	11,2	9,1
1979	16,5	20,4	19,4	14,9	28,6	17,5	11,4	10,3
1980	16,8	20,3	19,5	15,1	27,6	17,3	11,2	11,2
1981	17,0	20,9	19,4	15,5	28,2	17,2	11,1	12,5

1. Taux de mortalité

Sur S2 et S3, bosquets en savane protégée du feu depuis quinze ans, le taux de mortalité est nettement supérieur à l'accroissement, ce qui correspond au déclin des arbres de savane, tandis que sur S4, formation juvénile, le taux de mortalité est très faible. Sur T6, P3, P4, P5, formations mieux structurées, la surface terrière a légèrement augmenté pendant la durée de l'observation.

Bien que certaines parcelles aient été étudiées durant neuf années, le temps d'observation reste cependant trop court encore pour calculer précisément les taux de mortalité, mais de bons ordres de grandeur peuvent être obtenus (tabl. V.4). C'est ainsi que sur la parcelle T2 en galerie forestière, le taux de mortalité et l'accroissement relatif sont très voisins (tabl. V.4 et V.5). Ces valeurs, ainsi que l'analyse architecturale (DEVINEAU, 1975) et les caractéristiques dendrométriques de la parcelle (tabl. V.2), montrent que cette formation, assez âgée, est probablement en équilibre. Les résultats obtenus sur neuf années conduisent à penser que le taux annuel de renouvellement de la surface terrière y est de l'ordre de 1,5 % (tabl. V.4).

TABLEAU V.4

Mortalité annuelle des arbres des parcelles (en % de la surface terrière).

	Forêt galerie		Forêt de "plateau" à *Celtis-Triplochiton*			Savane protégée Bosquet		Lisière
	T2	T6	P3	P4	P5	S2	S3	S4
1973	0,6	0	-	-	-	-	-	-
1974	6,3	0	-	-	-	-	-	-
1975	0	0,9	0	-	-	-	-	-
1976	0	4,8	0	-	-	-	-	-
1977	6,8	3,3	1,4	0	0	0	1,8	0
1978	0	0	1,2	0	0	7,7	4,6	2,1
1979	0	1,9	0	0,8	5,8	3,0	7,2	0
1980	0	0,5	1,8	0	0	3,0	8,5	0
1981	0	1,2	0	9,1	0	15,5	3,6	0
$\bar{x}$	*1,5*	*1,4*	*0,6*	*2,0*	*1,2*	*5,8*	*4,5*	*0,4*
σ	2,9	1,7	0,7	3,6	2,3	5,4	2,2	0,8

TABLEAU V.5

Accroissements en surface terrière des arbres des parcelles

a) Accroissements relatifs annuels des arbres vivants (en %).

	Forêt galerie		Forêt de "plateau" à *Celtis-Triplochiton*				Savane protégée Bosquet		Lisière
	T2	T6	P1*	P3	P4	P5	S2	S3	S4
1973	0,8	2,7	2,7	-	-	-	-	-	-
1974	1,1	3,9	3,2	-	-	-	-	-	-
1975	2,0	3,5	4,5	-	-	-	-	-	-
1976	0,7	2,2	2,0	1,1	-	-	-	-	-
1977	0,8	1,4	0,8	1,4	-	-	-	-	-
1978	1,3	3,1	0,9	1,7	3,4	1,9	1,6	3,8	7,8
1979	2,1	2,8	1,2	2,4	3,5	2,2	2,5	3,6	10,4
1980	1,9	1,0	0,5	0,4	1,3	2,4	0,7	2,7	5,7
1981	1,1	2,5	0,8	1,3	2,3	1,8	1,2	3,4	8,0
$\bar{x}$	*1,3*	*2,6*	*1,8*	*1,4*	*2,6*	*2,1*	*1,5*	*3,4*	*8,0*
σ	0,6	0,9	1,4	0,6	0,9	0,2	0,7	0,4	1,7
CV	42	36	76	44	34	11	44	12	21

*Sur P1 seuls les arbres de l'étage supérieur ont été cerclés ; tous sont restés vivants pendant la durée de l'expérience.

b) Accroissements annuels moyens (en m^2/ha).

Forêt galerie		Forêt de "plateau" à *Celtis-Triplochiton*			Savane protégée Bosquet		Lisière
T2	T6	P3	P4	P5	S2	S3	S4
0,22	0,51	0,27	0,38	0,59	0,26	0,38	0,82

2. Accroissements annuels moyens

Ils correspondent, comme dans toute la suite du texte, aux accroissements de la surface terrière de l'ensemble des arbres vivants ; ceux-ci sont calculés de la manière suivante :

$$ACC_{i-1 \rightarrow i} = ST_i - \left(ST_{i-1} - M_{i-1}\right)$$

où $ACC_{i-1 \rightarrow i}$ est l'accroissement absolu en surface terrière entre les années i-1 et i, ST_i et ST_{i-1} les surfaces terrières des années i et i-1, M_{i-1} la surface terrière des arbres morts pendant l'année i-1.

L'accroissement relatif se définit comme :

$$\frac{ACC_{i-1 \rightarrow i}}{ST_{i-1} - M_{i-1}} \times 100$$

Les valeurs de l'accroissement relatif annuel moyen diffèrent selon les parcelles (tabl. V.5a et V.6). Les valeurs les plus fortes sont enregistrées sur S4 (8,0 %) et sur S3 (3,4 %), qui sont deux des sites de savane protégée des feux depuis 1962. L'accroissement est plus faible sur S2 (1,5 %) le troisième site de savane protégée des feux, par suite du déclin des espèces de savane parmi lesquelles une forte mortalité a été enregistrée. Sur les parcelles plus typiquement forestières, les accroissements varient de 1,3 à 2,6 % selon les faciès.

TABLEAU V.6

Comparaison des valeurs moyennes des accroissements annuels des arbres vivants des diverses parcelles.
Test de Wilcoxon-Mann-Whitney sur la somme des rangs. ++ : différence observée hautement significative (> 0,990) ; + : différence observée significative (> 0,950) ; - : différence observée non significative (< 0,950).

Acc.	Parcelle	P3	S2	P1	P5	P4	T6	S3	S4
1,3 %	T2	-	-	-	+	+	++	++	++
1,4	P3		-	-	+	+	++	++	++
1,5	S2			-	-	-	+	++	++
1,8	P1				-	-	-	+	++
2,1	P5					-	-	++	++
2,6	P4						-	-	++
2,6	T6							-	++
3,4	S3								++
8,0	S4								

La variabilité interannuelle est importante pour une même parcelle (tabl. V.5a). Il existe en revanche une certaine concordance des valeurs d'accroissement entre les différentes parcelles, mais la synchronisation n'est pas parfaite (tabl. V.7) ; ce résultat est partiellement conforme à l'idée généralement admise d'un lien entre facteurs climatiques et accroissements, mais les divergences constatées laissent penser que d'autres facteurs sont susceptibles de modifier les relations entre climat et croissance.

TABLEAU V.7

Comparaison des rangs des accroissements au sein des diverses parcelles pendant les quatre dernières années (1978-1981). L'utilisation du coefficient de concordance des rangs de Kendall (W) montre que l'hypothèse d'indépendance entre les rangs des accroissements peut être rejetée au seuil de 0,01, mais que la concordance entre les rangs n'est pas parfaite (k = 9 ; N = 4, S = 225, W = 0,556 : SIEGEL, 1956, p. 229 ; p. 286).

	T2	T6	P1	P3	P4	P5	S2	S3	S4
78	3	1	2	2	2	3	2	1	3
79	1	2	1	1	1	2	1	2	1
80	2	4	4	4	4	1	4	4	4
81	4	3	3	3	3	4	3	3	2

On peut aussi noter que la concordance n'est pas non plus parfaite entre le volume total des précipitations annuelles et l'importance des accroissements, comme le montre la faible valeur du coefficient de corrélation de Spearman entre les rangs des pluviosités annuelles et ceux des accroissements : 0,06 dans T2, 0,52 dans T6 et 0,48 dans P1 (le seuil de signification est de 0,60 pour un risque 0,05).

Les accroissements absolus, reflets de la production, indiquent que celle-ci varie de manière importante en fonction des stades évolutifs des diverses formations (tabl. V.5b). Les accroissements mesurés sur les parcelles varient en effet du simple au quadruple entre une forêt âgée comme T2 (0,22 m^2/ha/an) et une formation juvénile comme S4 (0,82 m^2/ha/an).

Au sein d'une même formation des différences importantes existent également entre les diverses phases sylvigénétiques. C'est ainsi que dans P3, P4 et P5, qui font partie du même îlot forestier, les accroissements en surface terrière varient du simple au double : 0,27 m^2/ha/an pour P3, 0,59 m^2/ha/an pour P5. Or P3 représente une phase mature alors que les deux

autres correspondent à des stades de rajeunissement. De même S2, S3 et S4 font partie de la même savane protégée des feux depuis 15 ans, mais S4, où l'accroissement est le plus important (0,82 m^2/ha/an), est un peuplement d'arbres forestiers jeunes à fort taux de croissance, alors que S2, où l'accroissement est le plus faible (0,26 m^2/ha/an), est constitué essentiellement d'un peuplement d'arbres savanicoles sur le déclin (tabl. V.5b).

3. Accroissements par classes de circonférence

On sait que les taux d'accroissement varient en fonction de l'âge des organismes et que la courbe représentant leur évolution au cours du temps est souvent une courbe en cloche.

Chez les arbres, le phénomène est généralement mis en évidence par la comparaison, pour une même espèce, des accroissements par classes diamétriques. L'étude de telles variations de l'accroissement en fonction des classes de circonférence a été faite dans les forêts de Lamto où nous avons regroupé les valeurs des parcelles T2, T6, P3, P4 et P5 de façon à obtenir des effectifs suffisants.

L'architecture forestière présente des différences notables d'une parcelle à l'autre, mais les hauteurs de la surface d'inversion supérieure y sont très voisines. Les parcelles implantées sur les anciens sites de savane (S2, S3, S4) ont été exclues du regroupement, car l'architecture y est très différente de celle des parcelles forestières : en particulier, la hauteur moyenne de la surface d'inversion principale y est moindre.

La forte richesse spécifique des forêts étudiées n'a pas permis d'obtenir, espèce par espèce, un remplissage suffisant des différentes classes de circonférence. Nous avons donc regroupé d'une part les espèces appartenant ordinairement à l'ensemble structural supérieur et d'autre part celles de l'ensemble structural moyen ; l'ensemble structural bas est peu représenté, étant donnée la limite inférieure de 20 cm des circonférences des arbres étudiés.

Les valeurs moyennes d'accroissement des arbres de l'étage moyen ne sont pas significativement différentes d'une classe à l'autre jusqu'à 50 cm de circonférence. Les plus vieux individus, bien que leur nombre soit insuffisant pour en juger avec certitude, paraissent cependant sensiblement moins vigoureux que les plus jeunes (tabl. V.8). Chez les espèces de l'étage supérieur la classe 40-50 cm présente la plus forte valeur moyenne d'accroissement (tabl. V.9). Les arbres de cette classe ont une hauteur moyenne de 15 m,

valeur proche de la hauteur moyenne de la surface d'inversion supérieure. Ces fortes valeurs du taux de croissance correspondent à ce qu'OLDEMAN appelle un effet de "libération", dû ici à la pénétration des arbres dans une strate forestière plus riche en énergie lumineuse, immédiatement au-dessus de l'ensemble structural moyen. Cela confirme la remarque de cet auteur à propos des arbres des forêts guyanaises et de ceux étudiés par SCHULZ (1960) au Surinam : "des productions de bois accélérées peuvent être notées chaque fois que les arbres pénètrent dans une nouvelle couche forestière" (OLDEMAN, 1974).

TABLEAU V.8

Répartition des accroissements par classes de circonférence pour les arbres des étages bas et moyen.

cm	20	30	40	50	60	70	80	90
% accroissement aire basale	1,4	1,8	2,9	3,4			0,9	
	1,2	1,0	3,3	0,3				
	1,3	0,6	0,3	0,1				
	1,0	1,4	0,1	1,1				
	2,0	11,6	0,6	0,1				
	0,9							
	2,1							
	3,1							
	4,9							
	2,9							
	6,3							
	0,5							
	2,5							
	3,6							
	3,6							
	0,4							
	0,9							
	7,3							
	5,6							
	0,5							
	2,5							
	0,8							
	0,0							
$\bar{x}$	2,4	3,3	3,1	1,0			0,9	
σ	2,0	4,7	2,1	1,3				

TABLEAU V.9

Répartition des accroissements par classes de circonférence pour les arbres de l'étage supérieur (a) et comparaison des valeurs moyennes par classe de circonférence par le test de Mann-Whitney (b).
En italique, différences significatives (≥ 0,950 : différence significative ; ≥ 0,990 : différence hautement significative).

a)

cm	20	30	40	50	60	70	80	90	110	150
% accroissement aire basale		0,3	3,2	3,6	4,3	1,0	0,7	3,0	2,2	0,6
		2,2	4,6	7,5	2,1	6,3	0,1	0,1	3,3	2,2
		0,1	1,2	6,2	1,6	2,5	0,5	1,1	0,4	2,1
		3,0	0,8	4,4	6,3	0,5	1,8	1,0	0,8	1,7
		9,1	0,3	5,8	2,5	0,8	1,2	0,6	0,3	1,7
		2,7	4,5	20,7	6,3	7,7	0,6	0,7		2,4
		3,2	1,4	5,8	0,3	2,3	4,0	0,0		4,5
		0,3	1,0	6,5	0,1		0,1	0,8		
		18,0	0,0				0,2	0,1		
		2,5	0,1					0,0		
		3,8	7,5					0,2		
		3,9	5,9							
		1,7								
		7,5								
		3,9								
		6,9								
		11,6								
		2,1								
		1,0								
		2,4								
		3,3								
$\bar{x}$		4,3	2,5	7,6	2,9	3,0	1,1	0,7	1,4	2,9
σ		4,3	2,5	5,4	2,5	2,8	1,2	0,9	1,3	1,5

b)

Classes comparées	Probabilité du test de Mann-Whitney
20-30 , 30-40	0,898
20-30 , 40-50	*0,990*
20-30 , 50-60	0,737
30-40 , 40-50	*0,998*
40-50 , 50-60	*0,986*
50-60 , 60-70	0,635
60-70 , 70-80	*0,968*
60-70 , 80-90	*0,983*
70-80 , 80-90	0,601
80-90 , 90-110	0,903
80-90 , 110-150	*0,995*
90-110, 110-150	0,854

Les classes 70-80, 80-90, et dans une moindre mesure 90-110 cm, ont, en revanche, un taux de croissance relativement faible et la variabilité entre les valeurs y est forte. Certains individus ont une croissance très faible ou nulle, qui traduit la compétition au sein de l'ensemble structural supérieur : l'avantage est aux individus dominants, comme l'indiquent les plus fortes valeurs de l'accroissement qui correspondent à des arbres de plus de 110 cm de circonférence.

On remarque aussi la grande variabilité des accroissements pour la classe 20-30 cm, due principalement à l'hétérogénéité des conditions lumineuses en sous-bois (DEVINEAU, 1981).

En forêt les taux d'accroissements des différentes classes de circonférence paraissent donc aussi largement liés aux conditions énergétiques réalisées au sein des différents ensembles forestiers qu'à l'âge des individus. Le processus de passage à une nouvelle strate forestière a ainsi une incidence directe sur la distribution des effectifs par classes de circonférence. Les classes à fort taux d'accroissement auront en effet des effectifs relativement faibles, car le temps de passage des individus y sera court, alors que les classes à faible taux de croissance auront des effectifs importants du fait d'un temps de passage relativement long.

4. Estimation de la production ligneuse

La différence, pour chaque groupement forestier, entre la biomasse estimée à partir de l'histogramme de distribution des individus par classes de circonférence, établi pour le groupement (cf. chap. III) et la biomasse estimée en tenant compte des taux d'accroissement précédemment calculés donne une estimation de la production ligneuse annuelle.

On peut rappeler que la biomasse de chaque individu est estimée par la formule $B = D^2H \times 0{,}283$. La biomasse relative à l'ensemble des individus d'une classe de circonférence est $B_i = n_i \times D_i^2 \times H_i \times 0{,}283$, où n_i est l'effectif de la classe i, D_i, le diamètre de l'arbre de circonférence médiane pour la classe i, H_i, la hauteur de l'arbre de diamètre D_i (calculée grâce à la relation $H = f(D)$ établie pour le groupement). Si pour une classe de circonférence le taux d'accroissement annuel est α_i, la biomasse de l'ensemble des individus relatif à cette classe est estimée par la formule $B_{i+1} = n_i \times D_{i+1} \times H_{i+1} \times 0{,}283$ où $D_{i+1} = D_i + D_i \times \alpha_i$ et H_{i+1} est la hauteur de l'arbre de diamètre D_{i+1}.

La production ligneuse est alors de 6,7 t/ha/an (dont 6,4 t/ha/an pour les essences de l'ensemble structural supérieur et 0,3 t/ha/an pour les essences des ensembles bas et moyen) pour les formations de forêt de plateau et de 7,4 t/ha/an (dont 7,0 t/ha/an pour les espèces de l'ensemble structural supérieur et 0,4 t/ha/an pour les espèces des ensembles bas et moyen) pour les formations de bas de pente ou de galerie appartenant au faciès humide de la forêt à Celtis.

5. Répartition saisonnière des accroissements

Les histogrammes des distributions mensuelles des accroissements en surface terrière ont la même allure générale que les histogrammes des pluviosités (fig. V.1). On y retrouve en particulier le maximum de juin et le minimum de janvier, avec une variabilité inter-annuelle importante. Cependant l'affaissement d'août, caractéristique du régime pluviométrique, n'apparaît généralement pas, en accord avec l'idée selon laquelle août n'est pas un mois biologiquement sec. Par ailleurs il se produit en janvier, certaines années, des accroissements relativement importants. C'est que, comme l'écrit LECORDIER (1974), "la saison sèche n'est pas absolument intégrale et, par le jeu d'une sorte de précocité de la saison des pluies, d'anomalies de la pluviosité en janvier et d'une arrière saison très mouillée, sa rigueur peut se trouver parfois singulièrement atténuée".

L'aspect des histogrammes des accroissements mensuels moyens diffère néanmoins assez sensiblement d'une parcelle à l'autre. En effet, le rythme saisonnier est particulièrement marqué dans les formations de savane protégées des feux (S4, S3, S2), ainsi que sur la parcelle P1 où seuls les individus de l'étage supérieur ont été pris en compte. La distribution des accroissements est en revanche bien plus étalée sur les autres parcelles plus forestières, probablement parce que les arbres du sous-bois sont moins sensibles aux variations macroclimatiques que les pionniers héliophiles ou que les arbres de l'étage supérieur.

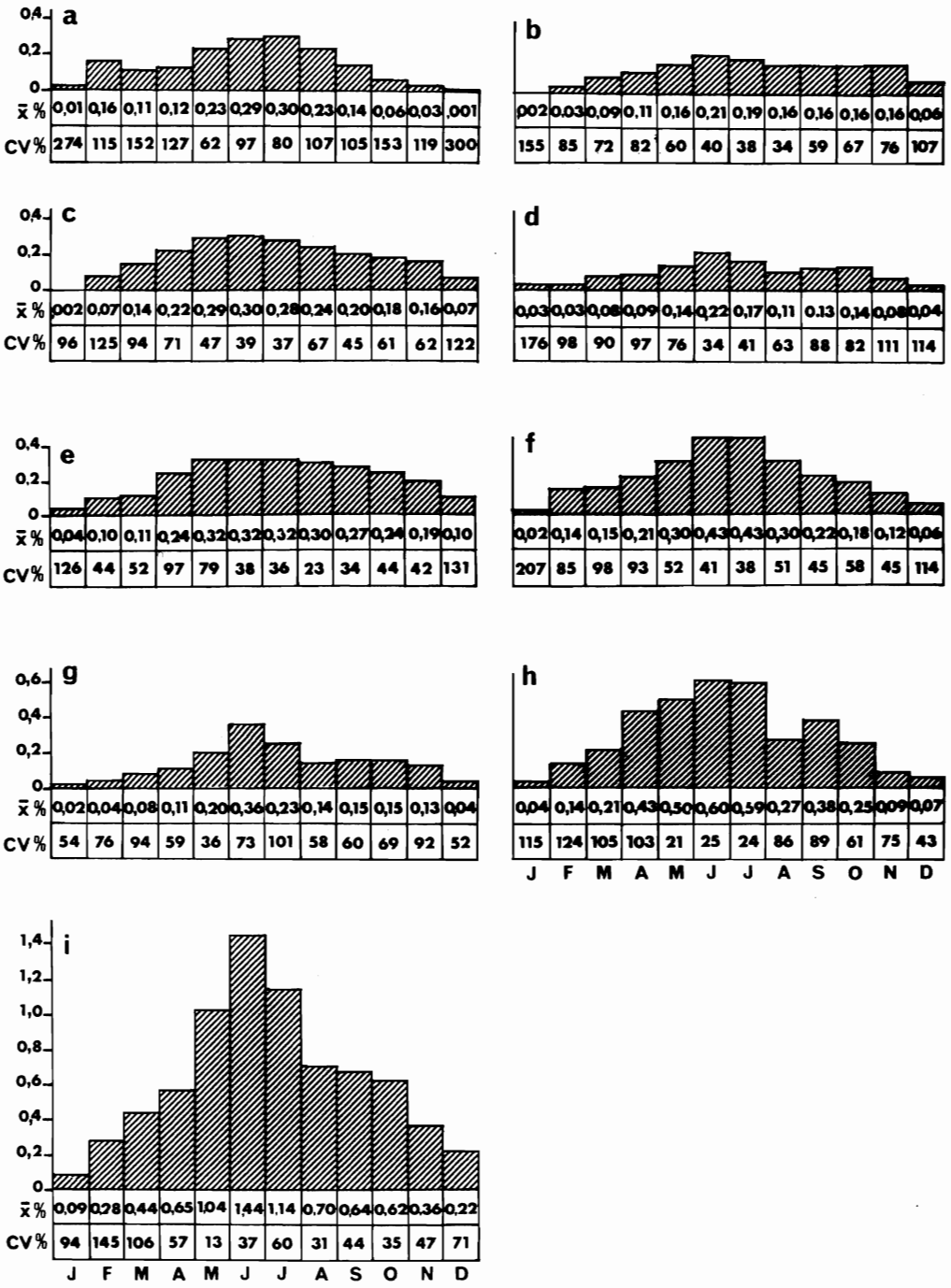


Fig. V.1. Distributions mensuelles des accroissements en surface terrière. a, b, c, e : en forêt de plateau respectivement parcelles P1, P3, P5 et P4 ; d, f : en forêt-galerie, respectivement parcelles T2 et T6 ; g, h, i : en savane protégée des feux, respectivement parcelles S2, S3 et S4.

6. Relations entre accroissements en surface terrière et facteurs climatiques

Compte tenu de la multiplicité des facteurs climatiques susceptibles d'intervenir dans la croissance, c'est par une analyse factorielle des correspondances qu'ont été étudiées les relations entre les taux d'accroissement mensuels de la surface terrière et les divers facteurs climatiques. Seules les trois parcelles pour lesquelles nous disposons de neuf années de mesures ont été prises en compte (T2, T6, P1).

Pendant toute la durée de l'observation, on associe les valeurs de l'accroissement en surface terrière aux caractéristiques climatiques du mois correspondant et à celles des deux mois précédents. Huit variables climatiques sont retenues : précipitations, évaporation mesurée au Piche, durée de l'insolation, nombre de jour de pluie, nombre de jours de brume sèche, déficit hydrique, moyenne des températures minimales et des températures maximales. Ces valeurs, ainsi que celles des accroissements, sont réparties en un certain nombre de classes numérotées par ordre croissant, des plus faibles (classe 1) aux plus fortes (classe 5, 6 ou 7 selon les variables) (tabl. V.10).

TABLEAU V.10

Liste des variables retenues dans l'analyse factorielle des correspondances (relations entre accroissements en surface terrière et facteurs climatiques). Déficit hydrique = ETP - P (ETP : évapotranspiration potentielle ; P : précipitations). ETP, selon ELDIN (1971).

		Nombre de classes
PE1	hauteur des précipitations correspondant au mois de la mesure	5
PE2	" " " du premier mois précédent	"
PE3	" " " du second mois précédent	"
EV1	évaporation (Piche) correspondant au mois de la mesure	6
EV2	" " du premier mois précédent	"
EV3	" " du second mois précédent	"
IN1	durée de l'insolation correspondant au mois de la mesure	5
IN2	" " " du premier mois précédent	"
IN3	" " " du second mois précédent	"
JP1	nombre de jours de pluie du mois de la mesure	6
JP2	" " " " " du premier mois précédent	"
JP3	" " " " " du second mois précédent	"
BS1	nombre de jours de brumes sèches du mois de la mesure	5
BS2	" " " " " " du premier mois précédent	"
BS3	" " " " " " du second mois précédent	"
DE1	déficit hydrique du mois de la mesure	6
DE2	" " du premier mois précédent	"
DE3	" " du second mois précédent	"
TN1	moyenne des températures minimales du mois de la mesure	4
TN2	" " " " du premier mois précédent	"
TN3	" " " " du second mois précédent	"
TX1	" " " maximales du mois de la mesure	7
TX2	" " " " du premier mois précédent	"
TX3	" " " " du second mois précédent	"

L'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances est déterminé par les conditions hydriques du mois qui précède le mois de la mesure (fort déficit hydrique, faible nombre de jours de pluie), ainsi que par des facteurs liés au pouvoir évaporant de l'air pendant le mois de la mesure (fortes températures maximales, du côté positif ; insolation faible, du côté négatif) (tabl. V.11a).

TABLEAU V.11

Liste des points contribuant le plus à la détermination des axes dans l'analyse factorielle des correspondances (relation entre accroissement en surface terrière sur la parcelle T6 et facteurs climatiques).
a : axe 1 : valeur propre = 9,3 % ; b : axe 2 : valeur propre = 5,5 % ;
c : axe 4 : valeur propre = 4,1 %.

a)

Variable	CPF	Y	COS2
DE36	30	1158	431
JP31	27	1524	325
DE26	26	1060	379
JP21	24	1476	289
TX16	23	1237	296
IN11	20	-1004	279
IN21	20	- 971	275
TX17	20	1553	239
BS21	19	- 555	619
BS31	19	- 543	615
TN14	19	1445	230
EV15	18	1384	211
EV24	18	1157	225
TX26	18	1035	235
EV12	17	- 681	305

b)

Variable	CPF	Y	COS2
PE11	51	- 106	459
JP11	47	- 154	343
DE16	43	- 102	374
TN11	37	- 118	291
TN34	35	159	251
TX36	32	1093	246
TX37	30	1542	210
EV35	26	1297	185
PE15	23	1426	158
DE11	23	1269	159
TN24	23	1276	161
PE14	22	915	173
TN21	22	- 929	167
TN32	21	- 599	225
TN13	20	611	194

c)

Variable	CPF	Y	COS2
EV11	50	-1346	262
DE21	46	-1527	231
ACC6	42	-1029	233
IN31	39	868	230
JP35	38	-1128	199
PE25	36	-1514	178
PE22	34	797	204
EV13	30	8854	170
JP24	29	766	170
JP16	28	- 886	150
PE35	27	-1311	134
TX11	25	-1026	128
TX12	23	- 858	124
EV21	23	- 918	122
PE12	22	660	133
JP25	22	- 863	117

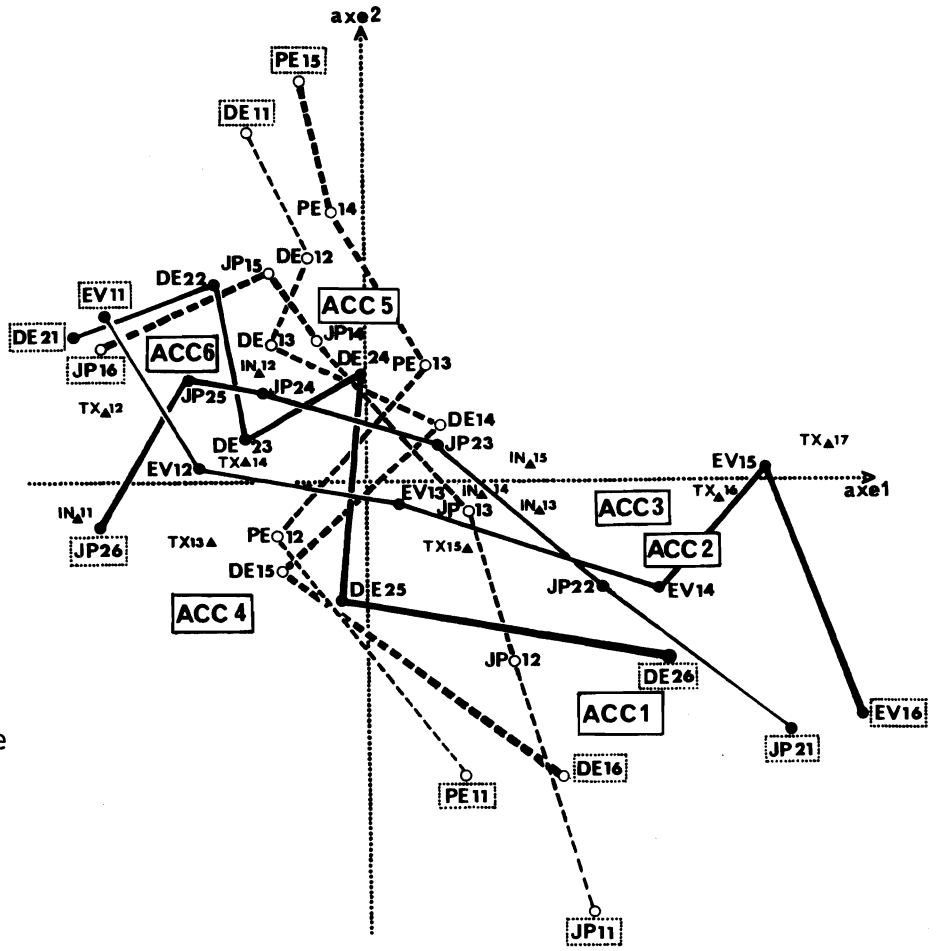


Fig. V.2. Relations entre facteurs climatiques et accroissements en surface terrière dans une galerie forestière (parcelle T6).

Analyse factorielle des correspondances, projection des facteurs dans le plan des axes 1 et 2. ACC1 à ACC6 : classes d'accroissements rangées par ordre croissant. Autres légendes voir tabl. V.10.

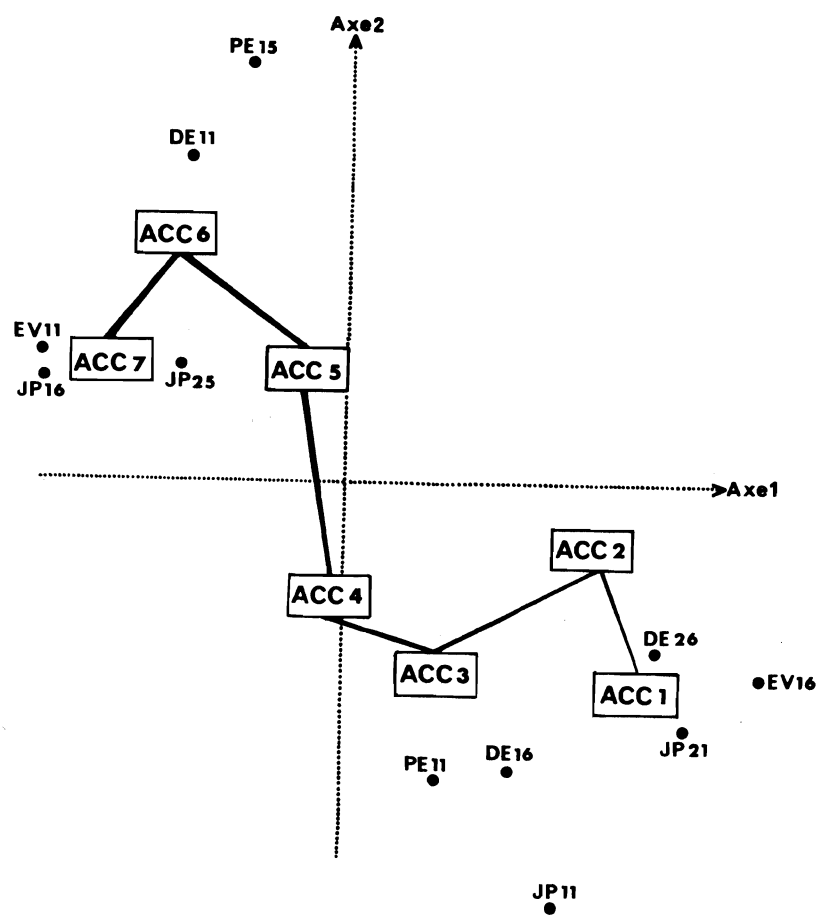


Fig. V.3. Relations entre facteurs climatiques et accroissements en surface terrière dans une galerie forestière (parcelle T2).

Analyse factorielle des correspondances, projection des facteurs dans le plan des axes 1 et 2. ACC1 à ACC7 : classes d'accroissements rangées par ordre croissant. Autres légendes voir tabl. V.10.

L'axe 2 semble pouvoir être défini comme l'axe des pluviosités du mois de la mesure. Il est en effet mis en place du côté négatif par les pluviosités faibles (PE11), les faibles nombres de jours de pluie (JP11), les déficits hydriques forts (DE16) et du côté positif par les pluviosités fortes (PE15) et les déficits hydriques faibles (DE11) (tabl. V.11b).

Sur les projections du nuage factoriel dans le plan des axes 1 et 2, accroissements (ACC4 à ACC6 ou ACC7) et rétractions (ACC1 à ACC3) s'opposent sur l'axe 1 (fig. V.2, V.3 et V.4). De plus, les fortes valeurs de l'évaporation mesurée au Piche (EV14, EV15 et EV16) voisinent, sur le plan factoriel, avec les variables correspondant aux rétractions. Celles-ci semblent donc correspondre à des facteurs climatiques liés à une forte demande évaporative durant le mois de la mesure. Ces rétractions sont d'autant plus accusées (ACC1) que les déficits hydriques du mois (DE16) et du mois précédent (DE26) sont forts.

Les accroissements faibles (ACC4) sont du côté négatif de l'axe 2, mais à la différence des rétractions, ils sont proches des valeurs faibles de l'insolation (IN11) et des températures maximales faibles (TX11).

Des valeurs plus fortes de l'accroissement sont liées à une pluviosité plus forte dans le mois, ainsi que l'indique la localisation dans le plan factoriel des accroissements moyens (ACC5) voisins des pluviosités moyennes (PE13) et bien alignés sur l'axe 2. Les fortes valeurs de l'accroissement (ACC6 ou ACC7) ne correspondent cependant pas aux plus fortes valeurs des précipitations, elles sont en revanche proches de la variable JP16 qui traduit un nombre important de jours de pluie dans le mois ; elles sont aussi à proximité de DE21 et PE25 qui correspondent respectivement à un fort excédent hydrique et à de fortes précipitations durant le mois précédant la mesure. L'infléchissement, pour les fortes valeurs, de la courbe reliant dans l'ordre les classes d'accroissement est très significatif de la "compensation" qui existe entre les facteurs climatiques représentés par l'axe 1 et ceux représentés par l'axe 2.

L'axe 4 met en évidence la variable EV11 (très faible évaporation mesurée au Piche pendant le mois de la mesure) (tabl. V.11c). Sur le plan factoriel des axes 2 et 4 (fig. V.5), ACC6 est proche de EV11, JP16, DE21, PE25 et JP25). Une faible évaporation et un fort étalement des pluies dans le mois, une forte pluviosité répartie sur de nombreux jours et un fort excédent hydrique durant le mois précédent sont donc des facteurs qui favorisent les forts accroissements de surface terrière.

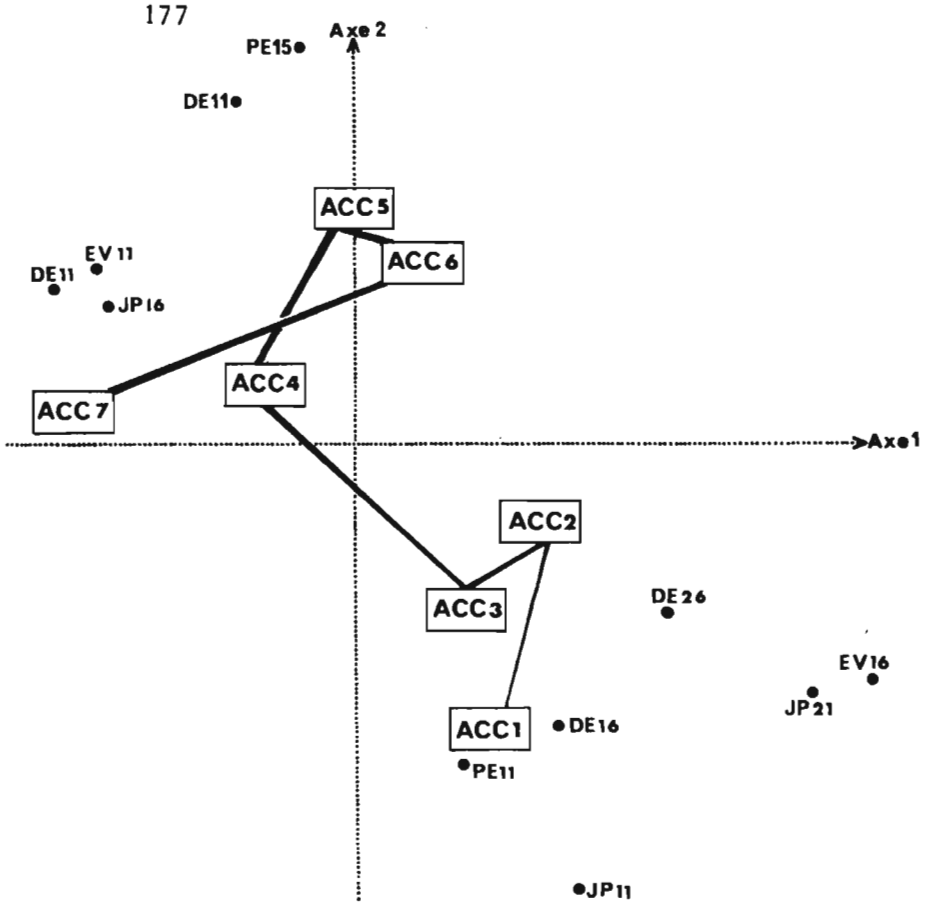


Fig. V.4. Relations entre facteurs climatiques et accroissements en surface terrière sur la parcelle P1 (plan des axes 1 et 2). Mêmes légendes que figure V.3.

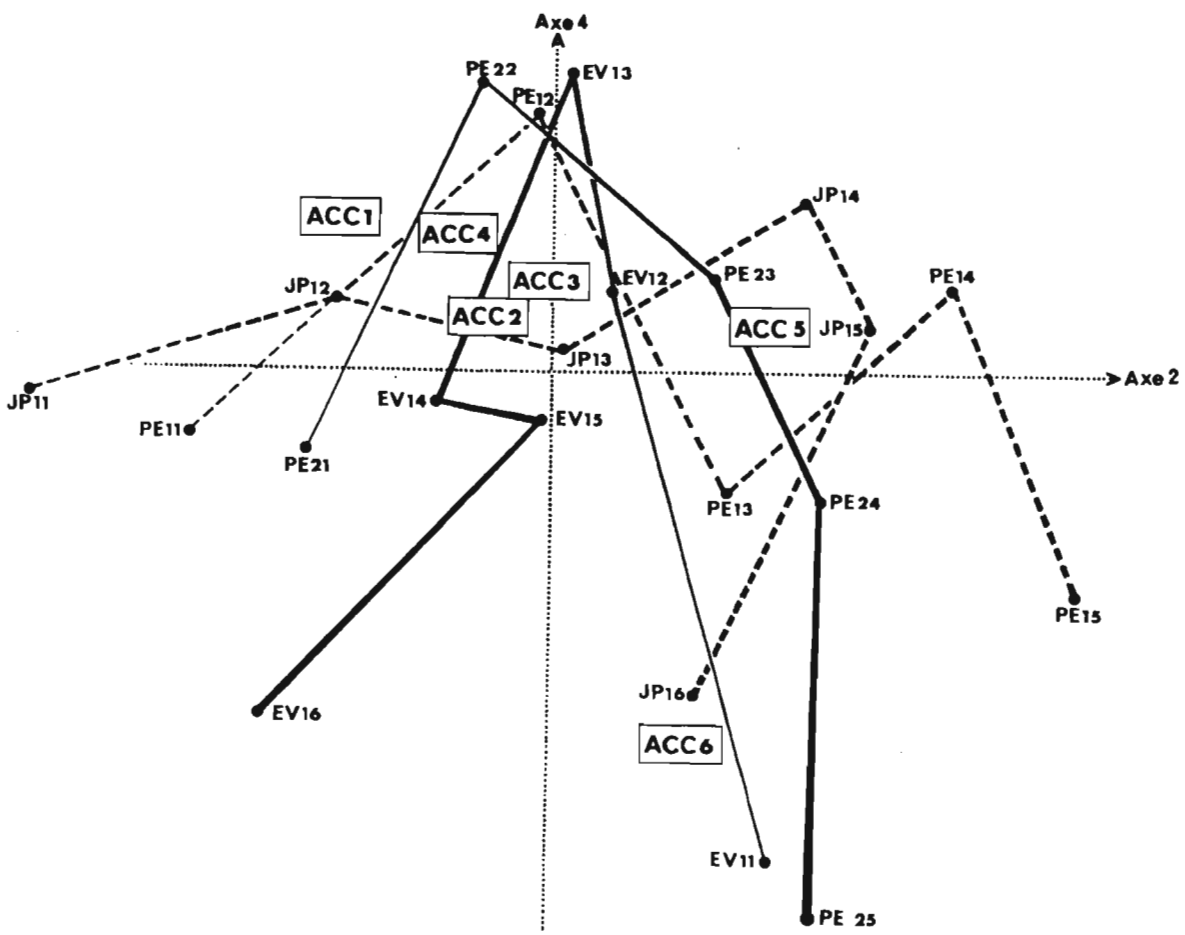


Fig. V.5. Relations entre facteurs climatiques et accroissements en surface terrière sur la parcelle T2 (plan des axes 2 et 4). Mêmes légendes que figure V.3.

Les analyses factorielles montrent donc que si les taux d'accroissements mensuels paraissent bien liés au bilan hydrique, ils ne dépendent pas uniquement du volume des précipitations, mais sont influencés de manière déterminante par la répartition des pluies et le pouvoir évaporant de l'air pendant le mois considéré, ainsi que par le déficit hydrique des mois précédents. C'est pourquoi la variabilité interannuelle des taux d'accroissement ne peut être mise directement en relation avec les variations du volume annuel des précipitations. CESAR (1981) aboutit à des conclusions similaires pour la production des herbacées de savane qui semble très liée non seulement au volume total des pluies mais surtout à leur répartition.

B. RELATIONS ENTRE ARBRES AU SEIN DES PEUPLEMENTS

Il existe deux principaux types d'approche pour analyser les interférences entre plantes au sein d'un peuplement (voir par exemple MEAD, 1968). Le premier prend en compte l'évolution globale des peuplements comme par exemple l'effet de la densité sur le rendement du peuplement ou sur la forme des distributions des biomasses individuelles. La seconde analyse les interférences entre un individu et ses voisins immédiats : par exemple l'influence d'un arbre sur la croissance de son voisin le plus proche. Ces deux approches ont été tentées sur les peuplements d'arbres afin de déterminer les effets de la compétition et d'en mettre en évidence les mécanismes.

1. Distribution des aires basales et des accroissements

Il est généralement admis que dans des peuplements monospécifiques, une distribution gaussienne du poids des individus traduit une faible compétition alors qu'une courbe en "L" correspond à des phénomènes compétitifs d'autant plus marqués que la concavité est accusée (HARPER, 1977). C'est ainsi que KOYAMA et al. (1956) ont montré que des populations de plantes herbacées en faibles densités présentaient une distribution normale du poids des individus, alors que sous de plus fortes densités les courbes devenaient log-normales. Des phénomènes du même ordre ont pu être mis en évidence dans des peuplements forestiers monospécifiques (BLISS et al., 1964 ; JACK, 1971 ; DAGNELIE et. al., 1971).

Dans des peuplements mixtes pluristratifiés comme les forêts tropicales, l'interprétation de ces structures en terme de compétition est plus complexe (voir par exemple ROLLET, 1974). Les distributions des biomasses ou des diverses mesures qui leur sont liées, comme les aires basales, traduisent né-

anmoins des hiérarchies de partage de l'espace entre les divers individus. Les distributions des valeurs liées au métabolisme, comme les taux d'accroissement annuels d'aire basale, traduisent quant à elles des hiérarchies de partage des ressources.

Sur les parcelles étudiées, les distributions des aires basales classées par ordre décroissant s'ajustent soit à une fonction exponentielle (T2, P5), soit à une fonction puissance (T6, P4, S2, S3, S4) soit, moins fréquemment (P3), au modèle log-normal (tabl. V.12). Les distributions des accroissements absolus moyens par individu, classées par ordre décroissant, s'ajustent, elles, dans tous les cas à des fonctions log-normales (tabl. V.13). Les valeurs d'accroissement s'ajustent donc d'une manière plus constante à un même type de loi que ne le font les valeurs d'aire basale.

TABLEAU V.12

Valeurs du coefficient de corrélation pour les distributions des aires basales ajustées à différents modèles.

	T2	T6	P3	P4	P5	S2	S3	S4
Exponentielle (x/log y)	-0,980	-0,932	-0,965	-0,966	-0,978	-0,923	-0,933	-0,923
Logarithmique (log x/y)	-0,974	-0,906	-0,969	-0,904	-0,930	-0,927	-0,872	-0,917
Puissance (log-log)	-0,889	-0,990	-0,926	-0,982	-0,898	-0,979	-0,981	-0,992
log-normal	0,959	0,934	0,970	0,973	0,964	0,936	0,957	0,927

TABLEAU V.13

Valeurs du coefficient de corrélation pour les distributions des accroissements ajustées à différents modèles.

	T2	T6	P3	P4	P5	S2	S3	S4
Exponentielle (x/log y)	-0,989	-0,988	-0,966	-0,976	-0,959	-0,996	-0,977	-0,941
Logarithmique (log x/y)	-0,978	-0,962	-0,941	-0,863	-0,817	-0,850	-0,918	-0,764
Puissance (log-log)	-0,934	-0,901	-0,859	-0,899	-0,910	-0,892	-0,907	-0,941
Log-normal	0,984	0,991	0,977	0,990	0,984	0,991	0,988	0,954

La diversité des distributions d'aire basale est probablement liée au fait que celles-ci intègrent un passé constitué d'évènements contingents. La similitude des distributions d'accroissement suggère alors qu'il existe une certaine régulation du partage des ressources, régulation probablement liée à la "géométrie adaptative" du feuillage (HORN, 1971).

A l'inverse, à partir d'une hiérarchie des accroissements relativement égalitaire (du modèle log-normal), se constitue avec le temps une structure spatiale plus hiérarchisée (principalement des modèles puissance ou exponentiel), avec émergence de phénomènes importants de dominance. Ceci se réalise probablement par le jeu des processus engendrés par la compétition et, en particulier, par celui de la mortalité.

2. Structure horizontale des peuplements étudiés

Il existe diverses méthodes pour étudier les structures horizontales des peuplements. Plusieurs sont fondées sur l'analyse des distances au plus proche voisin (PIELOU, 1959 ; CHESSEL et al., 1973 ; KREBS, 1978). Pour évaluer la plus ou moins forte agrégativité des peuplements, CLARK et al. (1954) proposent la démarche suivante.

Soient r la distance d'un individu à son plus proche voisin, N le nombre de distances au plus proche voisin mesurées et q la densité de la population, c'est-à-dire le nombre d'individus par unité de mesure, cette unité devant être cohérente avec celle de r -c'est-à-dire en m^2 si r est en mètres-. Dans ces conditions,

$\overline{r}A = \frac{\Sigma r}{N}$ sera la moyenne de la distribution observée des plus proches voisins (fig. V.6),

$\overline{r}E = \frac{1}{2\sqrt{q}}$ sera la moyenne de la distribution théorique dans le cas d'une répartition aléatoire,

$R = \frac{\overline{r}A}{\overline{r}E}$ mesurera l'écart de la distribution observée à la distribution au hasard.

R = 0 représente le maximum d'agrégation possible (tous les points au même endroit), R = 1 est réalisé lorsque la distribution observée est aléatoire, et R = 1,249 est le maximum atteint dans le cas d'une équidistance entre les points (distribution régulière).

L'écart entre $\overline{r}A$ et $\overline{r}E$ peut être estimé par la valeur centrée réduite de la variable R :

$e = \frac{\overline{r}A - \overline{r}E}{\sigma_{\overline{r}E}}$ avec $\sigma_{\overline{r}E} = \frac{0,26136}{\sqrt{Nq}}$ (le détail du calcul de ces valeurs est donné dans CLARK et al., 1954).

Cette technique appliquée aux peuplements d'arbres étudiés montre que la répartition des arbres ne diffère généralement pas significativement de la distribution aléatoire (tabl. V.14). Les résultats obtenus indiquent néanmoins une tendance à une plus grande régularité de l'espacement des arbres dans les forêts âgées que dans des milieux en cours de reforestation. Ces résultats sont conformes à ce qui a été observé dans divers autres milieux (voir par exemple LAESSLE, 1965) ; ils suggèrent qu'il existe des interférences entre arbres voisins dont l'effet est de créer au cours du temps une répartition plus régulière des individus.

TABLEAU V.14

Indice d'agrégation (R) pour les arbres cerclés dans les différents peuplements étudiés.
(seuil 0,05, e = 1,96 ; seuil 0,01, e = 2,58).

	Savane protégée			Forêt				
	S2	S4	S3	T2	P4	P3	P5	T6
R	0,89	0,90	0,98	0,999	1,12	1,12	1,15	1,18
e	1,36	0,73	0,12	0,006	1,06	1,17	1,65	1,90

3. Interactions entre arbres voisins

L'étude des interférences entre individus voisins a été abordée par de nombreux auteurs grâce à diverses techniques. On peut citer, outre les méthodes fondées sur l'analyse des distances au plus proche voisin : les variogrammes (BACHACOU et al., 1976), les méthodes fondées sur l'analyse de variance, sur les corrélations ou auto-corrélations (analyse le long de lignes) entre deux ou plusieurs plantes voisines (KIRA et al., 1953 ; HOZUMI et al., 1955 ; YODA et al., 1957 ; SAKAI et al., 1966), les méthodes qui aboutissent à des indices de compétition (TENNENT, 1975 : OTTORINI, 1978) et celles qui utilisent des techniques de simulation ou de modélisation (ADLARD, 1974 ; WEINER, 1982). Dans leur grande majorité ces techniques ont été utilisées dans des peuplements monospécifiques ou pauvres en espèces et l'on trouve peu d'exemples de telles études réalisées en forêt tropicale, milieu multispécifique et pluristratifié. On peut néanmoins citer l'emploi des variogrammes dans des forêts semi-décidues du Sri-Lanka par HLADIK (1979).

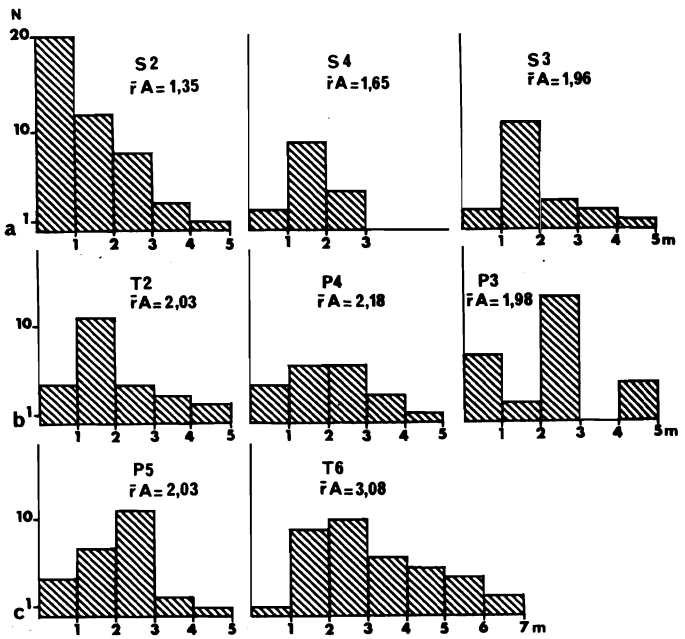


Fig. V.6. Distribution des distances entre plus proches voisins, pour les peuplements d'arbres étudiés. rA : moyenne de la distribution.

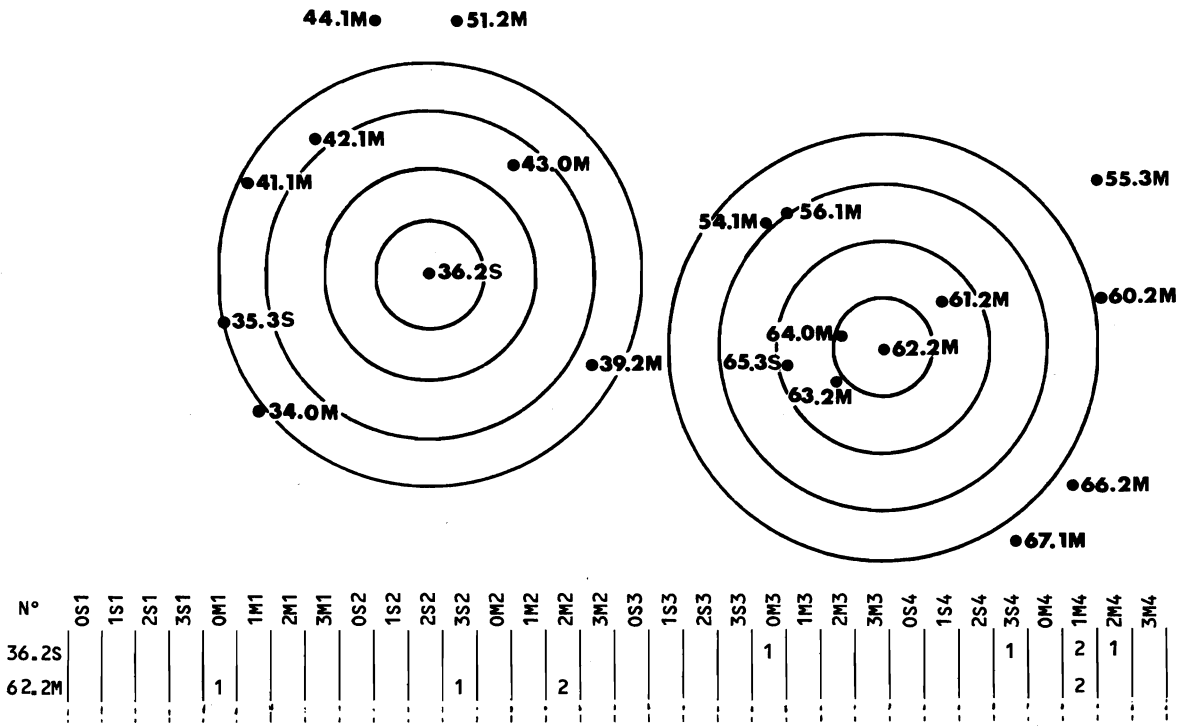


Fig. V.7. Exemple de construction du tableau soumis à l'analyse des correspondances pour l'étude des relations entre voisins (pour deux individus).

36.2S : 36 = numéro de l'individu, 2 = classe de vigueur, S = arbre de l'ensemble structural supérieur ; 62.2M : 62 = numéro de l'individu, 2 = classe de vigueur, M = arbre des ensembles structuraux bas et moyen ou arbre d'avenir ; 0M1 : arbre de vigueur 0 (arbre mort), de l'ensemble structural bas ou moyen (M), situé dans la première zone concentrique (1) ; 3S2 : arbre de vigueur 3, de l'ensemble structural supérieur (S), situé dans la seconde zone concentrique.

Les relations de voisinage entre individus d'une même espèce -ou espèces différentes dans un peuplement plurispécifique- peuvent être résumées en un tableau qui croise l'ensemble des individus du peuplement, considérés comme "producteurs" et ces mêmes individus considérés comme "influents". JACQUARD et al. (1970) donnent un exemple d'analyse d'un tableau de ce type dans lequel chaque case correspond au rendement d'une espèce sous l'effet d'une voisine.

Nous avons suivi une démarche analogue en cherchant à savoir si le niveau de vigueur d'un individu pouvait être lié au niveau de vigueur de ses plus proches voisins. Pour ce faire les individus ont été répartis en quatre classes de vigueur :

- faible : accroissement annuel moyen d'aire basale compris entre 0 et 1 %, noté P1 (individu "producteur" de vigueur faible) ou I1 (individu "influent" de vigueur faible),
- moyen : accroissement annuel moyen d'aire basale compris entre 1 et 4 %, noté P2 ou I2,
- fort : accroissement annuel moyen supérieur à 4 %, noté P3 ou I3,
- arbres morts pendant la période d'observation, noté P0 ou I0.

Sur toutes les parcelles, l'espace autour de chaque individu a été subdivisé en quatre zones concentriques (D1 de 0 à 1 m, D2 de 1 à 2 m, D3 de 2 à 3 m, D4 de 3 à 4 m) à l'intérieur desquelles le nombre d'arbres appartenant à telle ou telle classe de vigueur a été noté (fig. V.7). De plus les individus ont été classés en fonction de leur appartenance à tel ou tel ensemble structural.

La distance de 4 mètres, rayon de la zone la plus externe, a été déterminée de manière à inclure la plus grande part des effectifs de la distribution des distances au plus proche voisin (fig. V.6).

Le tableau obtenu peut être soumis à l'analyse factorielle des correspondances. L'information du grand tableau initial peut aussi être condensée en petits tableaux où les effectifs des classes de vigueur des individus "producteurs" sont répartis en fonction des classes de vigueur des individus "influents". Un tel petit tableau peut ainsi être dressé pour chacune des quatre zones considérées. Un test du χ^2 indique pour chacun s'il y a indépendance ou non entre vigueur des individus "producteurs" et vigueur des individus "influents". Si le test ne permet pas de rejeter l'hypothèse d'indépendance on pourra penser qu'il n'y a pas d'interférence statistiquement significative entre voisins à la distance considérée. Dans le cas contraire il est intéressant de mettre en évidence les cases du tableau qui s'écartent

le plus des effectifs théoriques sous l'hypothèse d'indépendance et de les interpréter afin de préciser l'effet des interférences éventuelles. Cela peut être réalisé de la façon suivante.

Soient deux caractères I et J et les fréquences f_i, f_j et f_{ij} qui leur sont liées ; c_{ij} se définit par :

$$c_{ij} = \frac{\left(f_{ij} - f_i f_j\right)^2}{f_i f_j}$$

où $f_i = \Sigma_j f_{ij}$ et $f_j = \Sigma_i f_{ij}$

$f_{ij} = \frac{k_{ij}}{k}$ est la fréquence du couple ij dans l'ensemble de la population étudiée où $k = \Sigma_{ij} k_{ij}$, k_{ij} étant l'effectif de i dans la classe j. Plus c_{ij} est grand, plus la valeur de l'effectif observé s'écarte de la valeur théorique d'indépendance et plus cet effectif sera intéressant à considérer.

Pour analyser les divers petits tableaux relatifs à chaque zone concentrique nous avons dû, à cause d'effectifs souvent trop faibles, regrouper les valeurs de certaines parcelles. Le premier regroupement a été réalisé par type de formation, ce qui est légitime car les parcelles étudiées au sein de chacune des formations ont une architecture semblable et une localisation voisine (même galerie forestière, même îlot forestier de plateau, même savane protégée des feux). Malgré ce regroupement, il apparaît, notamment pour la zone D1, que les effectifs ne sont pas toujours suffisants pour qu'un test du χ^2 puisse être effectué (nous avons admis que le test du χ^2 pouvait être réalisé si plus de 75 % des effectifs théoriques étaient supérieurs à 5).

La mesure des écarts entre effectifs observés et effectifs théoriques -à l'aide des c_{ij}- permet néanmoins une première analyse de la structure des tableaux issus du premier regroupement (tabl. V.15 à V.18). Cette analyse montre qu'il existe de fortes ressemblances entre les structures des tableaux de forêt galerie et de forêt de plateau, mais qu'en revanche la structure des tableaux relatifs à la savane protégée est bien différente.

En galerie forestière et en forêt de plateau pour les zones D1 et D2, les effectifs de la case P1-I1 sont toujours très élevés alors que ceux des cases P1-I2 et P1-I3 sont déficitaires. La situation est inverse pour les zones D3 et D4, en particulier pour les effectifs de la case P1-I1.

TABLEAU V.15

Tableaux de contingence entre la vigueur des individus "producteurs" (P) et celle des individus "influents" (I) établis pour différentes distances autour du pied des individus producteurs en forêt de plateau.
(D1 = 0-1 m, D2 = 1-2 m, D3 = 2-3 m, D4 = 3-4 m, P ou I1 = vigueur faible, P ou I2 = vigueur moyenne, P ou I3 = vigueur forte, P0 = arbre mort).

D1

	I1	I2	I3
P1	4	0	1
P2	0	0	3
P3	1	3	0
P0	1	1	0

kij

	I1	I2	I3
P1	0,115	0,102	0,009
P2	0,092	0,061	0,381
P3	0,022	0,214	0,082
P0	0,002	0,022	0,041

cij Σcij=1,143

Case	cij	signe	%
2-3	0,381	+	33,3
3-2	0,214	+	18,7
1-1	0,115	+	10,1
1-2	0,102	-	8,9
2-1	0,092	-	8,1
3-3	0,082	-	7,2
2-2	0,061	-	5,3
0-3	0,041	-	3,6
3-1	0,022	-	1,9
0-2	0,022	+	1,9
1-3	0,009	-	0,8
0-1	0,002	+	0,2

D2

	I1	I2	I3
P1	8	1	1
P2	1	4	3
P3	1	3	0
P0	1	0	0

kij

	I1	I2	I3
P1	0,094	0,078	0,014
P2	0,091	0,023	0,080
P3	0,019	0,080	0,030
P0	0,025	0,015	0,007

cij Σcij=0,556

Case	cij	signe	%
1-1	0,094	+	16,9
2-1	0,091	-	16,4
2-3	0,080	+	14,4
3-2	0,080	+	14,4
1-2	0,078	-	14,0
3-3	0,030	-	5,4
0-1	0,025	+	4,5
2-2	0,023	+	4,1
3-1	0,019	-	3,4
0-2	0,015	-	2,7
1-3	0,014	-	2,5
0-3	0,007	-	1,3

D3

	I1	I2	I3
P1	9	12	11
P2	12	4	5
P3	11	5	10
P0	1	0	2

kij

	I1	I2	I3
P1	0,014	0,021	0,000
P2	0,018	0,004	0,008
P3	0,000	0,005	0,002
P0	0,001	0,009	0,010

cij Σcij=0,092

Case	cij	signe	%
1-2	0,021	+	22,8
2-1	0,018	+	19,6
1-1	0,014	-	15,2
0-3	0,010	+	10,9
0-2	0,009	-	9,8
2-3	0,008	-	8,7
3-2	0,005	-	5,4
2-2	0,004	-	4,4
3-3	0,002	+	2,2
0-1	0,001	-	1,1
3-1	0,000	+	0,0
1-3	0,000	+	0,0

D4

	I1	I2	I3
P1	8	7	9
P2	7	11	7
P3	9	7	6
P0	0	0	1

kij

	I1	I2	I3
P1	0,000	0,003	0,003
P2	0,003	0,009	0,002
P3	0,005	0,001	0,002
P0	0,005	0,005	0,020

cij Σcij=0,058

Case	cij	signe	%
0-3	0,020	+	34,5
2-2	0,009	+	15,5
3-1	0,005	+	8,6
0-1	0,005	-	8,6
0-2	0,005	-	8,6
2-1	0,003	-	5,2
1-2	0,003	-	5,2
1-3	0,003	+	5,2
2-3	0,002	-	3,5
3-3	0,002	-	3,5
3-2	0,001	+	1,7
1-1	0,000	=	0,0

Ecarts à la valeur théorique d'indépendance.

TABLEAU V.16

Tableaux de contingence entre la vigueur des individus "producteurs" (P) et celle des individus "influents" (I) établis pour différentes distances autour du pied des individus "producteurs" en forêt-galerie.
(D1 = 0-1 m, D2 = 1-2 m, D3 = 2-3 m, D4 = 3-4 m, P ou I1 : vigueur faible P ou I2 = vigueur moyenne, P ou I3 = vigueur forte, P0 = arbre mort).

D1

	I1	I2	I3
P1	2	0	0
P2	0	2	1
P3	0	1	2
P0	0	1	1

kij

	I1	I2	I3
P1	0,640	0,080	0,080
P2	0,060	0,053	0,003
P3	0,060	0,003	0,053
P0	0,040	0,005	0,005

cij Σcij=1,082

Case	cij	signe	%
1-1	0,640	+	59,2
1-2	0,080	-	7,4
1-3	0,080	-	7,4
2-1	0,060	-	5,6
3-1	0,060	-	5,6
2-2	0,053	+	4,9
3-3	0,053	+	4,9
0-1	0,040	-	3,7
0-2	0,005	+	0,5
0-3	0,005	+	0,5
3-2	0,003	-	0,3
2-3	0,003	-	0,3

D2

	I1	I2	I3
P1	4	4	0
P2	4	12	5
P3	0	5	1
P0	1	2	3

kij

	I1	I2	I3
P1	0,071	0,001	0,043
P2	0,002	0,000	0,001
P3	0,032	0,020	0,002
P0	0,002	0,013	0,052

cij Σcij=0,239

Case	cij	signe	%
1-1	0,071	+	29,7
0-3	0,052	+	21,8
1-3	0,043	-	18,0
3-1	0,032	-	13,4
3-2	0,020	+	8,4
0-2	0,013	-	5,4
2-1	0,002	+	0,8
3-3	0,002	-	0,8
0-1	0,002	-	0,8
1-2	0,001	-	0,4
2-3	0,001	-	0,4
2-3	0,001	+	0,4
2-2	0,000	=	0,0

D3

	I1	I2	I3
P1	0	3	5
P2	3	12	4
P3	5	4	3
P0	4	7	1

kij

	I1	I2	I3
P1	0,037	0,006	0,015
P2	0,009	0,011	0,003
P3	0,033	0,015	0,000
P0	0,009	0,002	0,027

cij Σcij=0,167

Case	cij	signe	%
1-1	0,037	-	22,2
3-1	0,033	-	19,8
0-3	0,027	-	16,2
3-2	0,015	-	9,0
1-3	0,015	-	9,0
2-2	0,011	+	6,6
0-1	0,009	+	5,4
2-1	0,009	-	5,4
1-2	0,006	-	3,6
2-3	0,003	-	1,8
0-2	0,002	+	1,2
3-2	0,000	=	0,0

D4

	I1	I2	I3
P1	1	12	3
P2	12	10	5
P3	3	5	2
P0	2	6	4

kij

	I1	I2	I3
P1	0,041	0,029	0,001
P2	0,043	0,015	0,002
P3	0,000	0,000	0,000
P0	0,008	0,000	0,012

cij Σcij=0,139

Case	cij	signe	%
2-1	0,043	+	28,5
1-1	0,041	-	27,2
1-2	0,029	+	19,2
2-2	0,015	-	9,9
0-3	0,012	+	8,0
0-1	0,008	-	5,3
2-3	0,002	-	1,3
1-3	0,001	-	0,7
3-1	0,000	=	0,0
3-2	0,000	=	0,0
3-3	0,000	=	0,0
0-2	0,000	=	0,0

Ecarts à la valeur théorique d'indépendance.

TABLEAU V.17

Tableaux de contingence entre la vigueur des individus "producteurs" (P) et celle des individus "influents" (I) établis pour différentes distances autour du pied des individus "producteurs en savane protégée des feux. (D1 = 0-1 m, D2 = 1-2 m, D3 = 2-3 m, D4 = 3-4 m, P ou I1 = vigueur faible, P ou I2 = vigueur moyenne, P ou I3 = vigueur forte, P0 = arbre mort).

D1

kij

	I1	I2	I3
P1	20	10	2
P2	10	6	1
P3	2	1	5
P0	9	5	1

cij Σcij=0,284

	I1	I2	I3
P1	0,003	0,000	0,014
P2	0,000	0,002	0,008
P3	0,020	0,012	0,219
P0	0,000	0,000	0,006

Case	cij	signe	%
3-3	0,219	+	77,1
3-1	0,020	-	7,0
1-3	0,014	-	4,9
3-2	0,012	-	4,2
2-3	0,008	-	2,8
0-3	0,006	-	2,1
1-1	0,003	+	1,1
2-2	0,002	+	0,7
1-2	0,000	=	0,0
2-1	0,000	=	0,0
0-1	0,000	=	0,0
0-2	0,000	=	0,0

D2

kij

	I1	I2	I3
P1	21	11	3
P2	11	0	1
P3	3	1	3
P0	4	2	3

cij Σcij=0,213

	I1	I2	I3
P1	0,000	0,022	0,018
P2	0,028	0,042	0,007
P3	0,006	0,003	0,052
P0	0,007	0,000	0,028

Case	cij	signe	%
3-3	0,052	+	24,4
2-2	0,042	-	19,7
2-1	0,028	+	13,2
0-3	0,028	+	13,2
1-2	0,022	+	10,3
1-3	0,018	-	8,5
0-1	0,007	-	3,3
2-3	0,007	-	3,3
3-1	0,006	+	2,8
3-2	0,003	-	1,4
1-1	0,000	=	0,0
0-2	0,000	=	0,0

D3

kij

	I1	I2	I3
P1	27	17	3
P2	17	2	2
P3	5	2	1
P0	9	1	1

cij Σcij=0,086

	I1	I2	I3
P1	0,007	0,025	0,002
P2	0,007	0,024	0,001
P3	0,000	0,000	0,002
P0	0,004	0,014	0,000

Case	cij	signe	%
1-2	0,025	+	29,1
2-2	0,024	-	27,9
0-2	0,014	-	16,3
2-1	0,007	+	8,1
1-1	0,007	-	8,1
0-1	0,004	+	4,7
1-3	0,002	-	2,3
3-3	0,002	+	2,3
2-3	0,001	-	1,2
3-1	0,000	=	0,0
3-2	0,000	=	0,0
0-3	0,000	=	0,0

D4

kij

	I1	I2	I3
P1	43	12	7
P2	12	12	3
P3	7	3	2
P0	11	9	9

cij Σcij=0,017

	I1	I2	I3
P1	0,015	0,012	0,007
P2	0,005	0,021	0,003
P3	0,000	0,000	0,000
P0	0,013	0,001	0,030

Case	cij	signe	%
0-3	0,030	+	28,0
2-2	0,021	+	19,6
1-1	0,015	+	14,0
0-1	0,013	-	12,2
1-2	0,012	-	11,2
1-3	0,007	-	6,5
2-1	0,005	-	4,7
2-3	0,003	-	2,8
0-2	0,001	+	0,9
3-1	0,000	=	0,0
3-2	0,000	=	0,0
3-3	0,000	=	0,0

Ecarts à la valeur théorique d'indépendance.

TABLEAU V.18

Tableaux de contingence entre la vigueur des individus "producteurs" (P) et celle des individus "influents" (I) en forêt âgée établis après regroupement des relevés de forêt-galerie et de forêt de plateau ainsi que des zones D1 et D2.
(P ou I1 : vigueur faible, P ou I2 = vigueur moyenne, P ou I3 : vigueur forte, PO = arbre mort).

0-2 m (D1 + D2)

	I1	I2	I3
P1	18	5	2
P2	5	18	12
P3	2	12	3
PO	3	4	4

kij

$\chi^2 = 30,05$
$P(\chi^2) > 0,999$

Case	cij	signe	%
1-1	0,146	+	42,6
1-2	0,038	-	11,1
2-1	0,038	-	11,1
1-3	0,030	-	8,8
3-2	0,030	+	8,8
3-1	0,024	-	7,0
2-3	0,018	+	5,3
0-3	0,008	+	2,3
2-2	0,005	+	1,5
3-3	0,003	-	0,9
0-2	0,002	-	0,6
0-1	0,001	-	0,3

Ecarts à la valeur théorique d'indépendance.

2-3 m (D3)

	I1	I2	I3
P1	9	15	16
P2	15	16	9
P3	16	9	13
PO	5	7	3

kij

$\chi^2 = 7,45$
$P(\chi^2) = 0,719$

3-4 m (D4)

	I1	I2	I3
P1	9	19	12
P2	19	21	12
P3	12	12	8
PO	2	6	5

kij

$\chi^2 = 4,56$
$P(\chi^2) = 0,399$

TABLEAU V.19

Tableaux de contingence entre la vigueur des individus "producteurs" (P) et celle des individus "influents" (I) en savane protégée des feux, établis après regroupement des zones D1 et D2.
(P ou I1 = vigueur faible, P ou I2 = vigueur moyenne, P ou I3 = vigueur forte, PO = arbre mort).

0-2 m (D1 + D2)

	I1	I2	I3
P1	41	21	5
P2	21	6	2
P3	5	2	8
PO	13	7	4

kij

$\chi^2 = 24,37$
$P(\chi^2) > 0,999$

Case	cij	signe	%
3-3	0,120	+	67,0
1-3	0,016	-	8,9
3-1	0,013	-	7,3
2-3	0,008	-	4,5
3-2	0,007	-	3,9
2-1	0,006	+	3,4
1-2	0,004	+	2,2
2-2	0,003	-	1,7
0-1	0,001	-	0,6
0-3	0,001	+	0,6
0-2	0,000	=	0,0
1-1	0,000	=	0,0

2-3 m (D3)

	I1	I2	I3
P1	27	17	3
P2	17	2	2
P3	5	2	1
PO	9	1	1

kij

$\chi^2 = 7,48$
$P(\chi^2) = 0,721$

3-4 m (D4)

	I1	I2	I3
P1	43	12	7
P2	12	12	3
P3	7	3	2
PO	11	9	9

kij

$\chi^2 = 14,06$
$P(\chi^2) = 0,971$

Case	cij	signe	%
0-3	0,030	+	28,0
2-2	0,021	+	19,6
1-1	0,015	+	14,0
0-1	0,013	-	12,2
1-2	0,012	-	11,2
1-3	0,007	-	6,5
2-1	0,005	-	4,7
2-3	0,003	-	2,8
0-2	0,001	+	0,9
3-1	0,000	=	0,0
3-2	0,000	=	0,0
3-3	0,000	=	0,0

Ecarts à la valeur théorique d'indépendance.

En savane protégée des feux les zones D1 et D2 ont en commun des effectifs élevés dans la case P3-I3, alors que les effectifs de la case P1-I1 sont toujours voisins de la valeur théorique sous l'hypothèse d'indépendance.

D'après les résultats précédents, et pour qu'un test du χ^2 puisse être effectué, il semble judicieux de regrouper d'une part les zones D1 et D2 et d'autre part les valeurs relatives aux galeries forestières et aux forêts de plateau. Si de tels regroupements font perdre l'information particulière à chacune des parties regroupées, ils permettent en revanche d'en mettre en évidence les caractéristiques communes. Ils conduisent finalement à distinguer d'une part les formations âgées et d'autre part les formations forestières jeunes sur d'anciens sites de savane protégée des feux de brousse.

L'analyse des tableaux regroupés (tabl. V.18 et V.19) confirme les résultats de l'analyse par type de formation et montre que, pour certaines distances entre individus, la fréquence de cohabitation d'individus de différentes classes de vigueur n'est pas le fait du hasard.

C'est ainsi qu'en forêt âgée un lien semble exister entre la vigueur d'un individu et la vigueur de ses voisins immédiats. En effet dans un rayon moyen de 2 mètres autour de chaque pied l'indépendance entre les différentes classes de vigueur peut être rejetée avec une probabilité supérieure à 0,999. Ce lien n'apparaît plus entre 2 et 3 mètres et moins encore entre 3 et 4 mètres où l'hypothèse d'indépendance ne peut plus être rejetée (tabl. V.18).

Bien qu'il ne soit pas possible de distinguer au vu de ces résultats entre effets de milieu et effets de voisinage ou de densité, l'hypothèse d'interférence entre arbres voisins est la plus vraisemblable. Aucune structure du milieu ne semble en effet exister de manière assez générale pour rendre compte des relations observées entre la vigueur des différents individus.

L'examen des c_{ij} permet de préciser le sens du lien mis en évidence par l'analyse des χ^2 des tableaux regroupés. Il y a en forêt âgée, autour du pied de chaque arbre, une zone d'influence d'un rayon moyen de deux mètres, où la fréquence des arbres de faible vigueur est forte (l'effectif de la case P1-I1 est très supérieur à l'effectif attendu sous l'hypothèse d'indépendance). A l'inverse il faut y remarquer la faible fréquence de cohabitation des arbres de faible vigueur avec ceux de vigueur moyenne ou forte. Par ailleurs l'effectif de la case P1-I1 est important (il tient le premier rang avec 21 % de l'effectif total), ce qui souligne l'assez grande généralité du phénomène.

On peut noter aussi dans cette même zone (0-2 m) la tendance assez nette en forêt de plateau, à une cohabitation des arbres de forte et de moyenne vi-

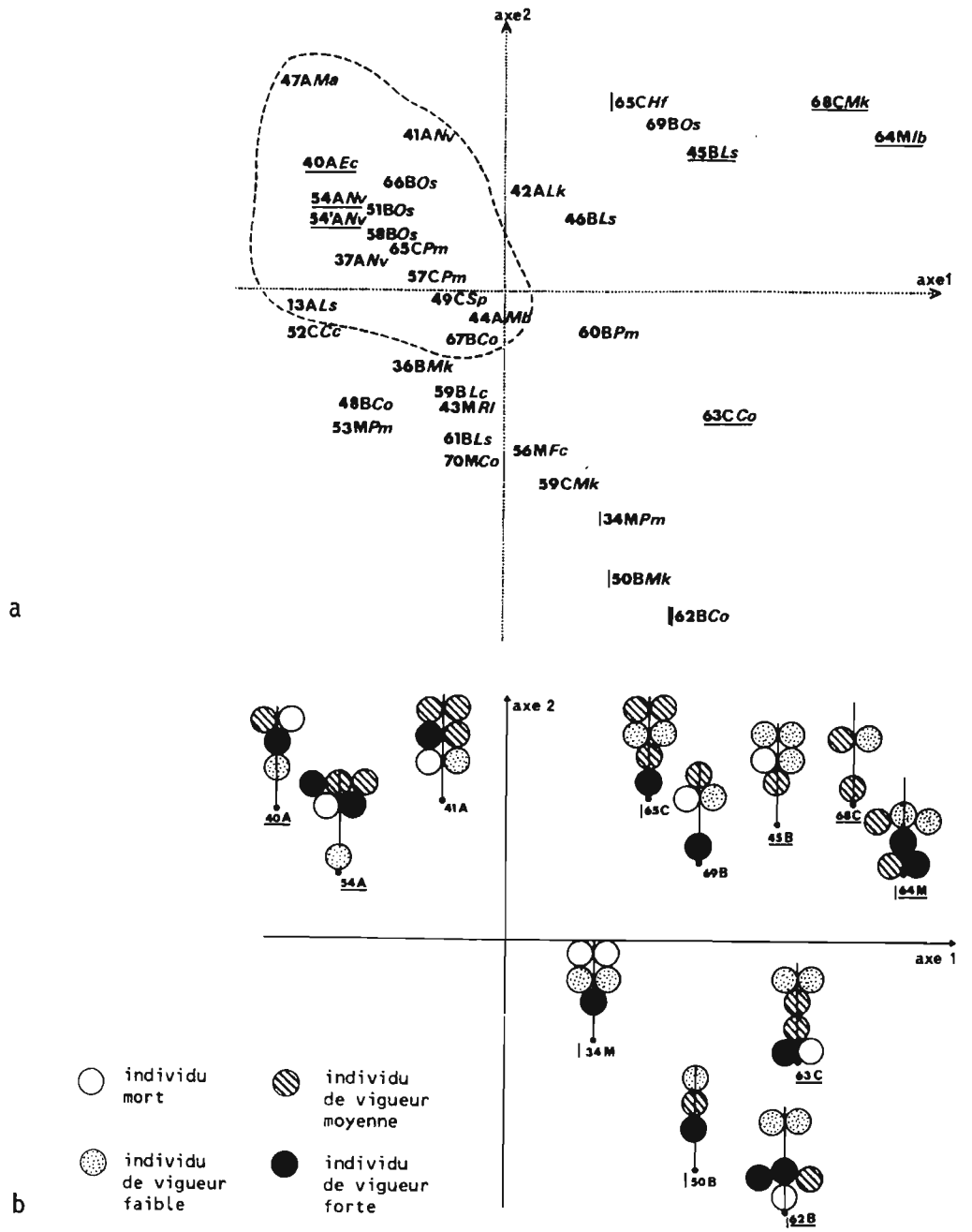


Fig. V.8, Relations entre individus au sein d'un peuplement de forêt-galerie (parcelle T6).

a) Projection des individus dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle. M : arbre mort ; A : arbre de vigueur faible ; B : arbre de vigueur moyenne ; C : arbre de vigueur forte ; *Ma* : *Malacantha alnifolia* ; *Nv* : *Napoleona vogelii* ; *Ec* : *Ehretia cymosa* ; *Os* : *Olax subscorpioidea* ; *Pm* : *Pseudospondias microcarpa* ; *Hf* : *Holarrhena floribunda* ; *Mk* : *Mimusops kummel* ; *Sp* : *Smeathmannia pubescens* ; *Ls* : *Lonchocarpus sericeus* ; *Cc* : *Cassipourea congoensis* ; *Lc* : *Lecaniodiscus cupanioides* ; *Rl* : *Rothmannia longiflora* ; *Co* : *Cola gigantea* ; *Fc* : *Ficus capensis* ; *Lk* : *Lannea kerstingii* ; *Ib* : *Ixora brachypoda*. En pointillés : limite du nuage des individus de faible vigueur.

b) Schématisation des individus contribuant le plus au positionnement des axes.

gueur. La fréquence de cohabitation d'arbres de forte vigueur est, quant à elle, toujours faible.

La mortalité ne semble pas, en règle générale, dépendre de la proximité d'individus de telle ou telle classe de vigueur. Les effectifs des catégories P0-I1, P0-I2 et P0-I3 sont en effet très voisins des effectifs théoriques.

Les analyses factorielles des correspondances réalisées pour chaque parcelle sur le grand tableau d'origine (fig. V.7) confirment les résultats précédents. La figure V.8a en donne un exemple relatif à la parcelle T6 (galerie forestière). Le regroupement des arbres de faible vigueur du côté négatif de l'axe 1 est net. Ces arbres appartiennent aussi bien à des espèces de sous-bois qu'à des espèces constituant habituellement la voûte forestière. Les individus contribuant le plus à la détermination de l'axe 1 vers le côté négatif n'ont typiquement dans leur environnement immédiat (0-2 m) que des arbres de faible vigueur. Cette configuration s'oppose à celles, apparemment indépendantes entre elles (angle droit de l'axe des nuages), qui sont caractérisées par la présence d'arbres de forte vigueur respectivement dans la zone D1 (0-1 m) et D2 (1-2 m) (fig. V.8b).

Une hypothèse peut être faite sur la nature des interférences entre arbres en croissance. Elle ne concerne, rappelons-le, que les individus de plus de 20 cm de circonférence, et peut se formuler en deux termes :

- les arbres de faible vigueur ne peuvent s'installer, ou se maintenir, qu'à proximité d'arbres de faible vigueur ;

- en cas de relation de proximité entre arbres de forte vigueur, des phénomènes de dominance interviennent : certains individus, les dominants, gardent une forte vigueur, alors que la vigueur des autres est limitée. Cela peut expliquer la fréquence relativement élevée du couple vigueur forte-vigueur moyenne et la fréquence faible des couples d'individus de forte vigueur.

Sur des parcelles de reconstitution forestière en savane protégée des feux, les relations qui peuvent être mises en évidence entre les diverses classes de vigueur sont bien différentes de celles observées en forêt âgée. Elles apparaissent entre 0 et 2 mètres ($P(\chi^2) = 0,999$) et aussi, mais plus faiblement, entre 3 et 4 mètres ($P(\chi^2) = 0,971$) (tabl. V.19).

Entre 0 et 2 mètres le fait marquant est un écart important entre l'effectif théorique et l'effectif observé pour la cohabitation entre individus de forte vigueur (case P3-I3). Les écarts des autres cases aux effectifs

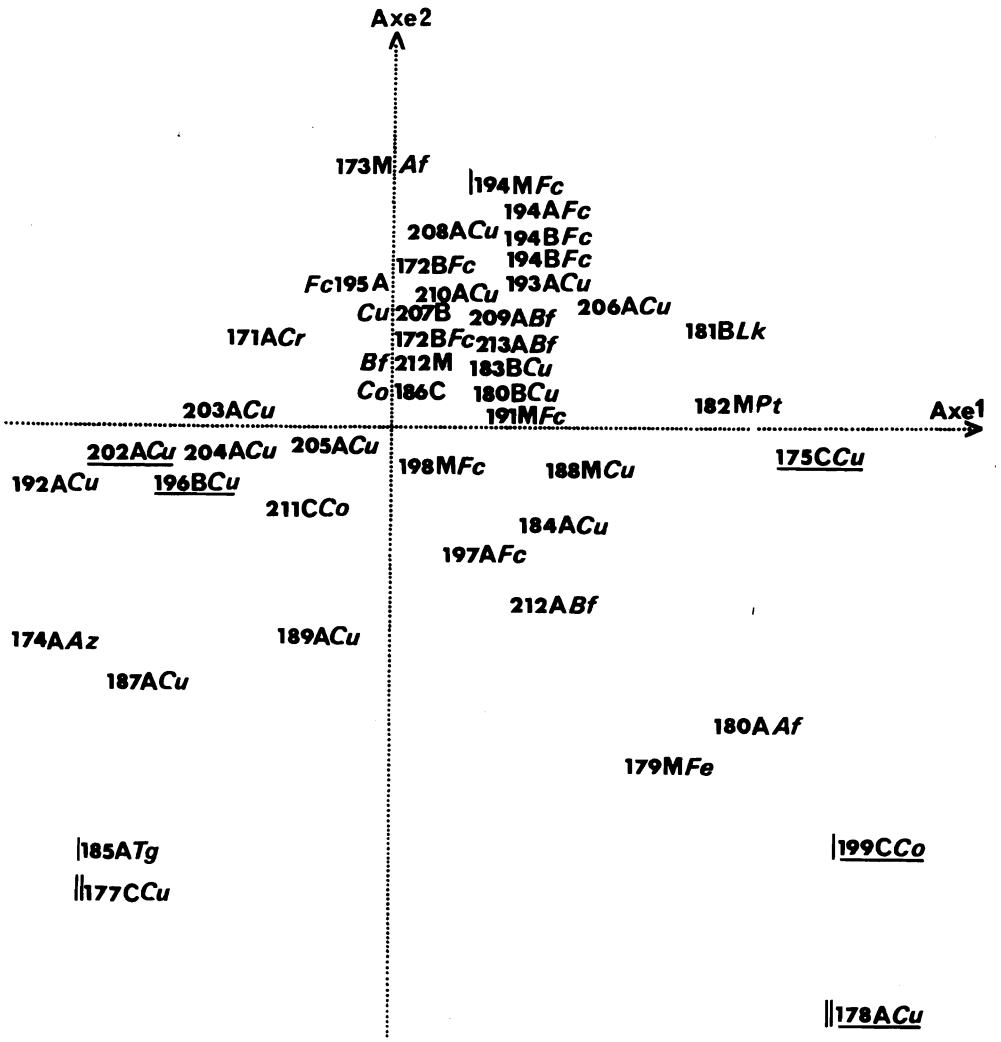


Fig. V.9. Relations entre individus au sein d'un peuplement de savane protégée des feux (parcelle S2).
M : arbre mort ; A : arbre de vigueur faible ; B : arbre de vigueur moyenne ; C : arbre de vigueur forte. *Af* : *Afzelia africana* ; *Fc* : *Ficus capensis* ; *Cu* : *Cussonia barteri* ; *Bf* : *Bridelia ferruginea* ; *Lk* : *Lannea kerstingii* ; *Cr* : *Crossopteryx febrifuga* ; *Co* : *Cola gigantea* ; *Pt* : *Piliostigma thonningii* ; *Az* : *Albizia zygia* ; *Tg* : *Terminalia glaucescens*.

théoriques sont au contraire relativement faibles. L'ensemble P3-I3 apporte à lui seul 67 % de "l'information" provenant de l'observation de la totalité des c_{ij}. L'effectif de la case P3-I3 est cependant relativement faible (6 % de l'effectif total). Le phénomène mis en évidence semble donc très caractérisé mais peu fréquent ; il traduit l'existence de groupes d'arbres de forte vigueur. Contrairement à ce qui a été observé en forêt âgée, il n'existe donc pas de relations de proximité entre les diverses autres classes de vigueur. Par ailleurs, conformément à ce qui a été observé en forêt âgée, la mortalité paraît indépendante de la proximité d'individus de telle ou telle classe de vigueur (c_{ij} des classes P0-I1, P0-I2 et P0-I3 faibles).

Entre 3 et 4 mètres le lien qui apparaît est dû principalement à la catégorie P0-I3 dont l'effectif est nettement plus élevé que l'effectif théorique. Ce dernier est cependant assez faible (4,7) ainsi que l'effectif observé (9) qui atteint à peine 7% du total. Les données d'origine montrent que l'importance relative de l'effectif de la case P0-I3 est imputable pour l'essentiel à l'existence d'un agrégat d'arbres de forte vigueur, arrangement auquel semble correspondre, dans ce cas, une forte mortalité des arbres voisins.

Les analyses factorielles réalisées pour chaque parcelle confirment l'existence et la singularité des groupes d'arbres de forte vigueur. C'est ainsi que sur la parcelle S2, prise comme exemple, la première analyse extrait immédiatement les individus constituant ces groupes (tabl. V.20).

TABLEAU V.20

Liste des points contribuant le plus à la détermination de l'axe 1 de l'analyse factorielle des correspondances -Parcelle S2, Interférence entre voisins.
(Premier passage sans individus supplémentaires. Valeur propre de l'axe 1 = 16,8 %). A : arbres de faible vigueur ; B : arbres de vigueur moyenne ; C : arbres de forte vigueur.

Individu	CPF	Y	COS2
201C	345	6059	789
200C	250	4211	821
176A	99	2057	441
176B	94	2002	438
199C	50	1327	319
178A	50	1235	259
202A	12	- 406	93

Lorsque ces individus ne sont pas pris en compte mais mis en individus supplémentaires, la répartition des différentes classes de vigueur, celle

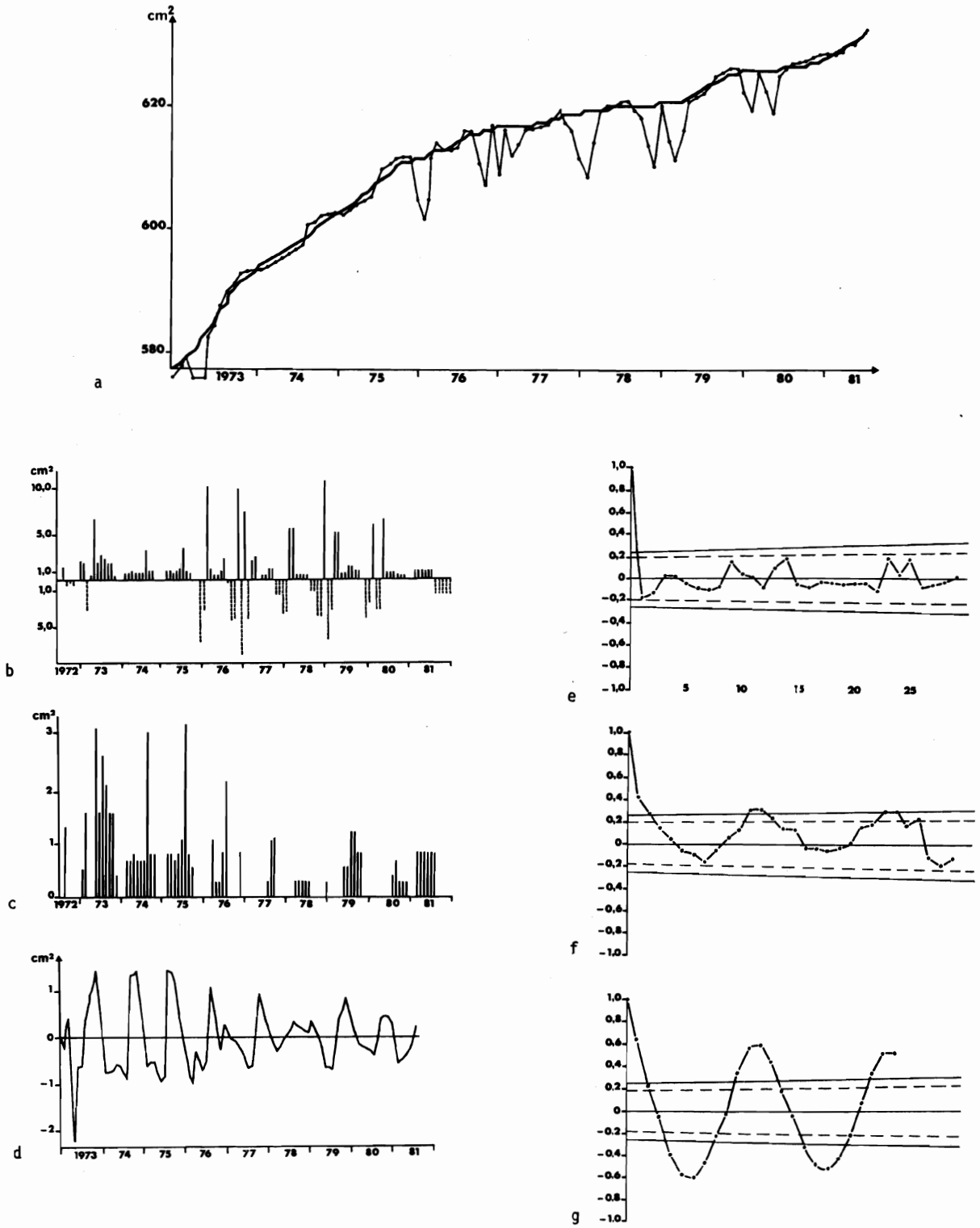


Fig. V.10. Les principales étapes de l'analyse des accroissements d'aire basale (exemple du *Celtis zenkeri* n°27 de 85 cm de circonférence).

a) . — . : courbe de croissance issue de la lecture des rubans dendromètres. (La courbe corrigée des rétractions s'en déduit facilement). — : tendance de la croissance (courbe "lissée" par le programme SEASHI à partir de la courbe corrigée des rétractions).b) Accroissements mensuels calculés directement sur la courbe issue de la lecture des rubans dendromètres. c) Accroissements mensuels calculés sur la courbe corrigée des rétractions. d) Composante systématique obtenue par différence entre les valeurs de la tendance et les valeurs de la série originale (corrigée des rétractions). e) Corrélogramme de la série des accroissements mensuels calculés directement sur la courbe issue de la lecture des rubans dendromètres. f) Corrélogramme de la série des accroissements calculés sur la courbe corrigée des rétractions. g) Corrélogramme de la composante systématique.
On remarquera l'amélioration apportée par la technique pour la recherche de la périodicité, de e à f, puis g.

de la mortalité et celle des différentes espèces apparaissent assez homogènes sur l'ensemble du plan factoriel des axes 1 et 2 (fig. V.9). Ces résultats confirment donc que, dans les formations forestières jeunes sur d'anciens sites de savane après quinze ans de protection contre les feux, exceptée l'existence rare d'agrégats d'arbres de forte vigueur, les relations de voisinage ne semblent pas avoir un rôle important dans l'organisation du peuplement.

Sauf exception locale, il ne semble pas non plus que la mortalité puisse être attribuée à des relations de voisinage. En savane protégée des feux la forte mortalité qui touche les espèces de savane après une première phase d'expansion doit donc être attribuée à un effet de densité plutôt qu'à une somme d'effets de voisinage.

On peut rappeler ici la forte mortalité au sein du peuplement de Rôniers intervenant dans les mêmes sites après dix-huit ans de protection (DEVINEAU et al., 1984), illustration spectaculaire des effets de densité. Comme dans ce cas les Rôniers sont loin encore d'être surcimés, une diminution létale de la vigueur liée à un déficit d'absorption de l'eau au niveau racinaire peut être envisagée, déficit très probablement causé par l'augmentation de densité de l'ensemble du peuplement ligneux. C'est à un tel mécanisme que l'on peut sans doute attribuer aussi la forte mortalité observée au sein de l'ensemble du peuplement ligneux savanicole après quinze ans de protection contre les feux.

C. VARIABILITE DES ACCROISSEMENTS D'AIRE BASALE SELON LES INDIVIDUS

Le résultat des lectures mensuelles des rubans dendrométriques peut être représenté par une courbe qui traduit l'évolution, au cours du temps, de la circonférence (ou de l'aire basale) du tronc des arbres étudiés. On peut aisément en déduire pour chacun d'eux les valeurs des accroissements mensuels. Pour l'ensemble d'un peuplement les résultats peuvent être réunis en un tableau de contingence dont les lignes représentent les accroissements par individu pour la période étudiée et les sommes des colonnes les accroissements mensuels de l'ensemble du peuplement. L'analyse factorielle des correspondances appliquée à ces résultats rendra compte des différents comportements de croissance des arbres au sein des peuplements.

Des analyses complémentaires seront néanmoins nécessaires pour caractériser plus précisément chacun de ces comportements et en particulier, pour mieux mettre en évidence les caractéristiques internes de chacune des

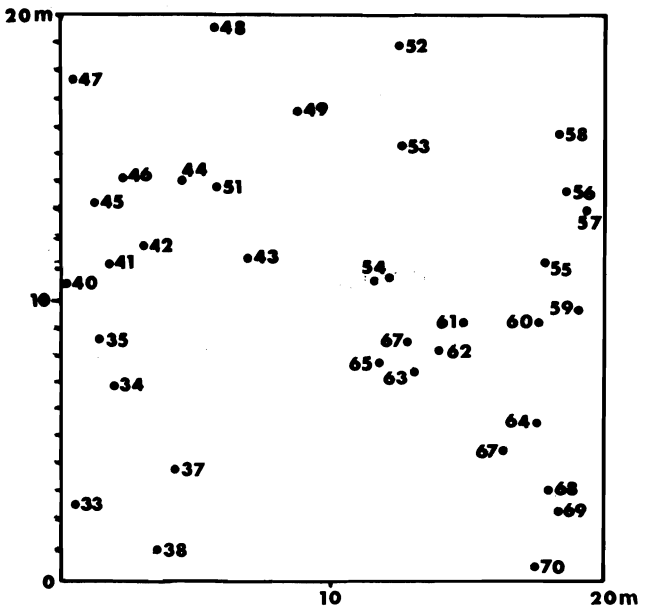


Fig. V.11

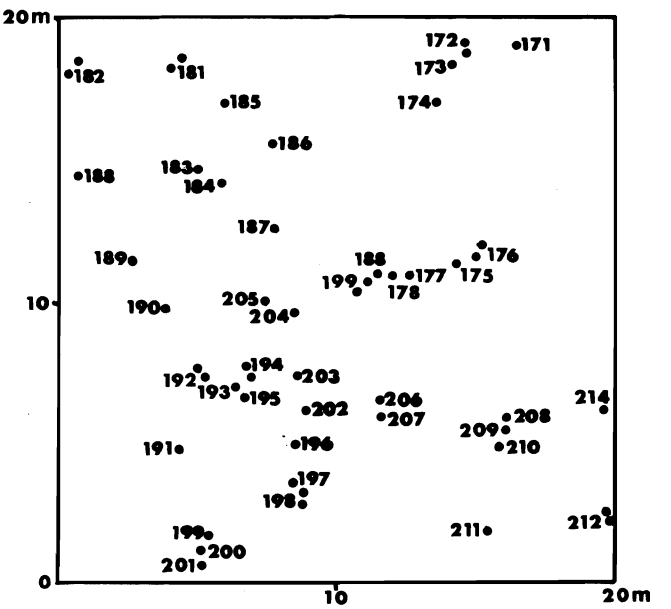


Fig. V.13

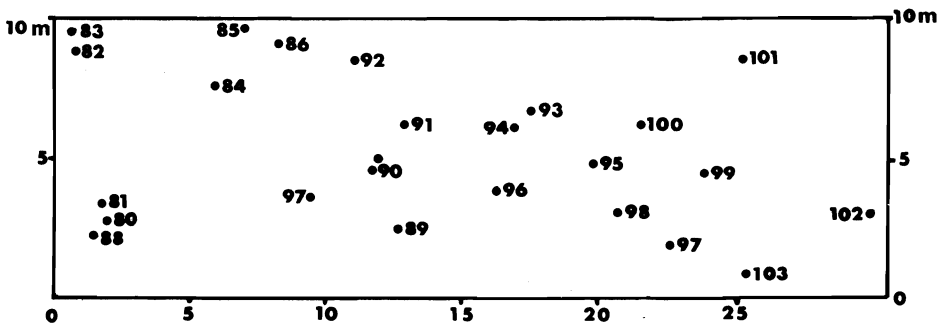


Fig. V.12

Plan des parcelles étudiées.

Fig. V.11. Parcelle T6 en galerie forestière.

Fig. V.12. Parcelle P3 en forêt de plateau.

Fig. V.13. Parcelle S2 en savane protégée.

séries chronologiques que constitue, pour chaque individu, la suite des accroissements mensuels. La courbe de croissance obtenue grâce à la lecture des rubans dendromètres est, en effet, la résultante de deux composantes majeures. La première, que l'on nomme tendance (voir par exemple LEGENDRE et al., 1979) -et dont les taux d'accroissement annuels sont une première approximation- traduit l'évolution de la croissance au fil des années. Elle peut être régulière, irrégulière ou même périodique. La seconde correspond à une variabilité qui peut être aléatoire ou au contraire périodique, traduisant, par exemple, l'existence d'un rythme saisonnier.

L'extraction de la tendance se justifie dans la mesure où elle peut avoir une signification écologique -ce qui est manifestement le cas pour la croissance en circonférence des arbres- et où, par ailleurs, l'analyse de la périodicité ne peut se faire que sur des séries stationnaires (d'où la tendance a été extraite).

La composante périodique s'obtient par différence entre les données observées et les valeurs de la tendance (LEGENDRE et al., 1979). Un premier "lissage" de la courbe de croissance a été opéré en éliminant les rétractions, puis les extractions de tendance ont été réalisées à l'aide du programme SEASHI de la bibliothèque UNVICAC 1100 (Orsay). Ce programme opère plusieurs extractions successives à l'aide de l'ajustement à un polynome puis à l'aide de la méthode des moyennes mobiles. Lorsque la tendance est assez régulière, un ajustement à divers modèles (linéaire, exponentiel, puissance) est tenté. Nous avons ensuite calculé la composante périodique par différence entre les valeurs de la tendance obtenues par le programme et les valeurs de la série d'origine. Cette composante périodique a ensuite été analysée par autocorrélation à l'aide du programme AUXCOR d'UNIVAC. La technique consiste à calculer le coefficient de corrélation de la série avec elle-même successivement pour des décalages de 1, 2, ... n mois ; les résultats sont présentés sous forme de corrélogramme où sont portés en abscisses les pas de décalage et en ordonnées les valeurs du coefficient de corrélation. La figure V.10 illustre les principales étapes de la transformation des données et met en évidence l'intérêt de la méthode pour la détermination de la périodicité de croissance.

Afin de ne pas alourdir exagérément le texte, la présentation détaillée des résultats sera limitée à trois parcelles seulement sur les neuf étudiées : une galerie forestière, une forêt de plateau, une savane protégée des feux (fig. V.11, V.12, V.13).

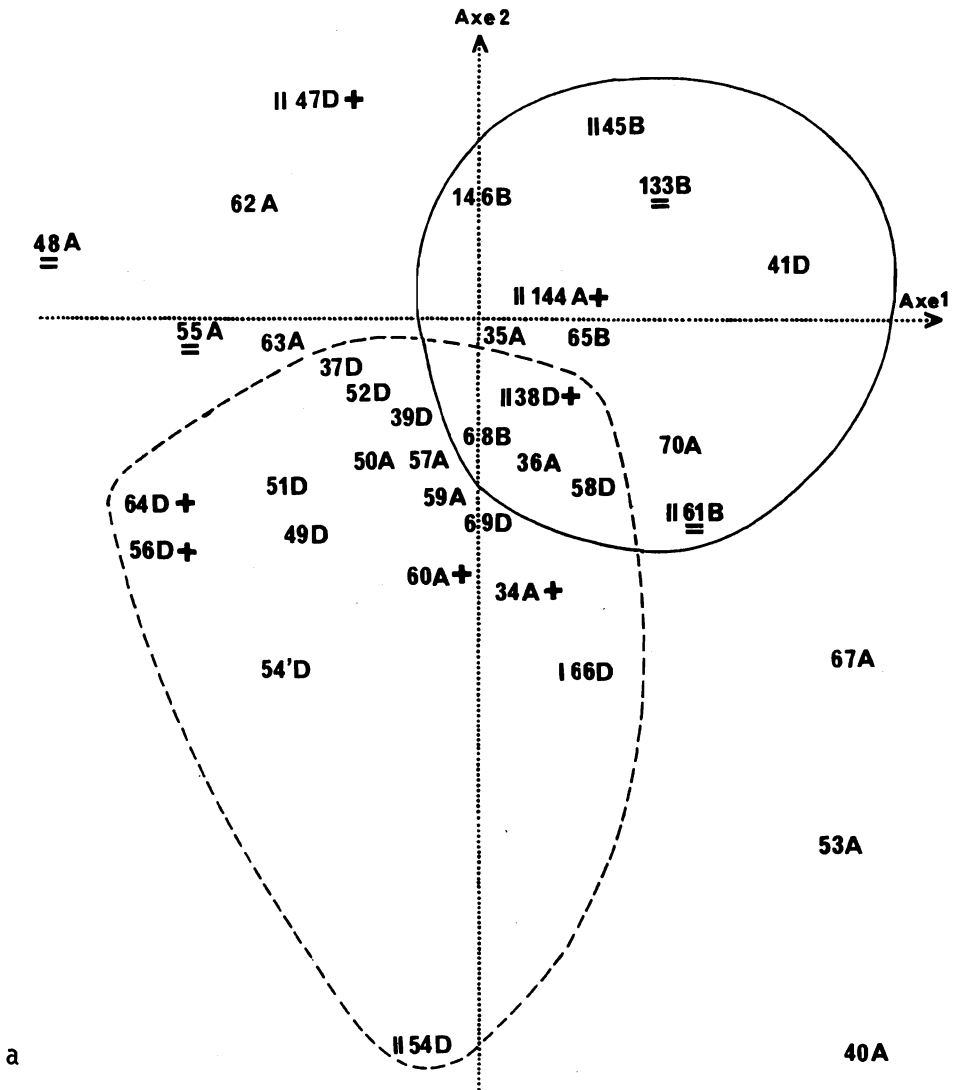
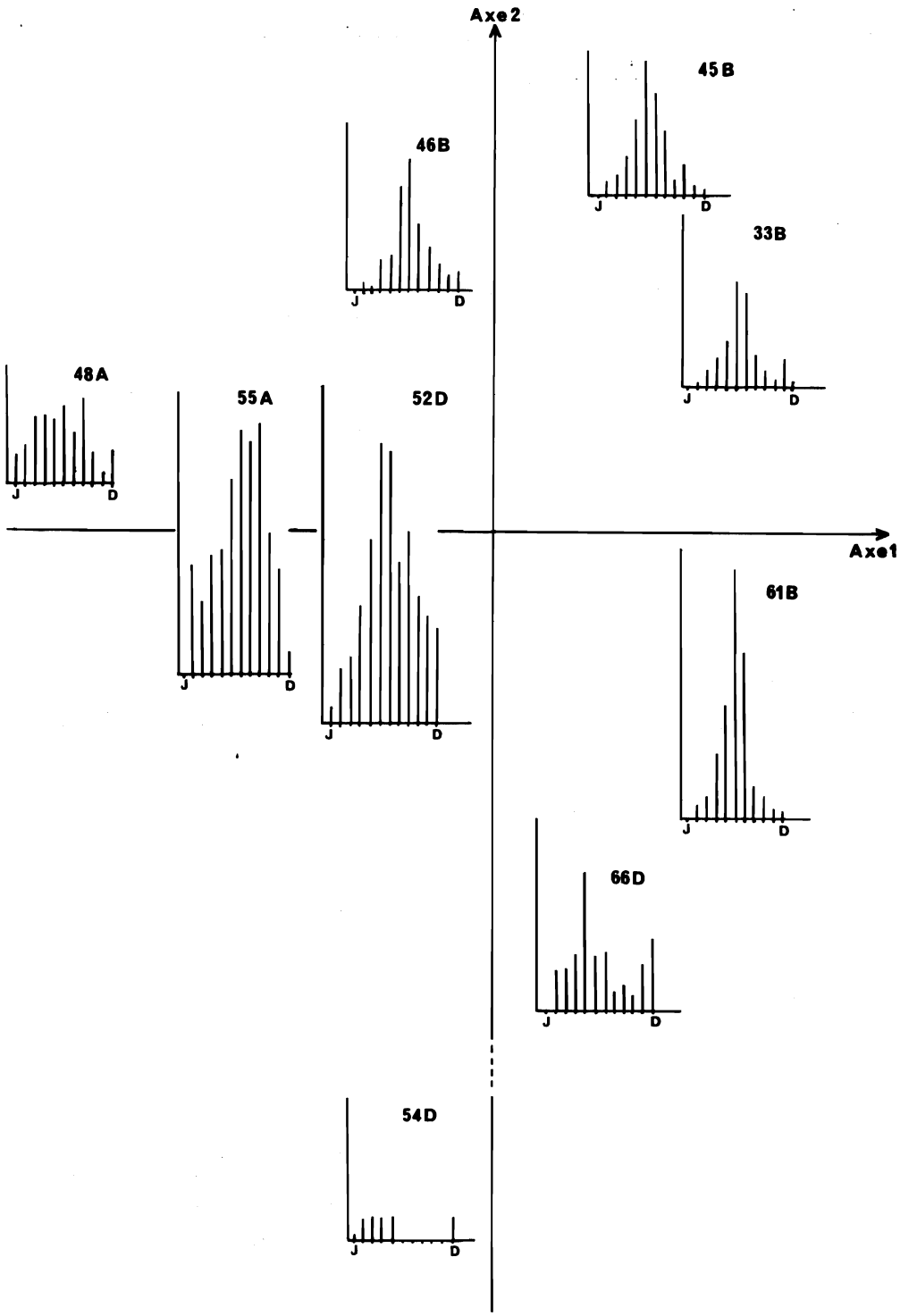


Fig. V.14. Diversité des comportements phénologiques de croissance de l'aire basale pour les différents individus d'un peuplement de galerie forestière (parcelle T6).

a) Projection des individus dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances. A : arbre d'avenir ; B : arbre de l'ensemble structural supérieur ; D : arbres des ensembles structuraux bas ou moyen ; + : arbre mort pendant la durée de l'expérience. Le trait plein délimite la localisation principale des arbres de l'ensemble structural supérieur, le tireté, la localisation des arbres des ensembles structuraux bas et moyen.



b

b) Distribution des accroissements mensuels moyens pour les individus contribuant le plus au positionnement des axes 1 et 2.

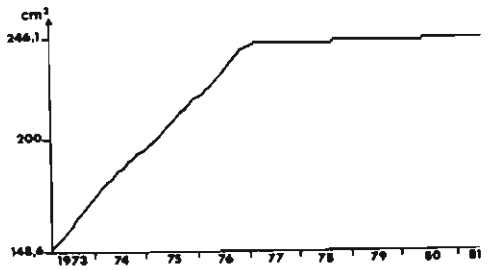
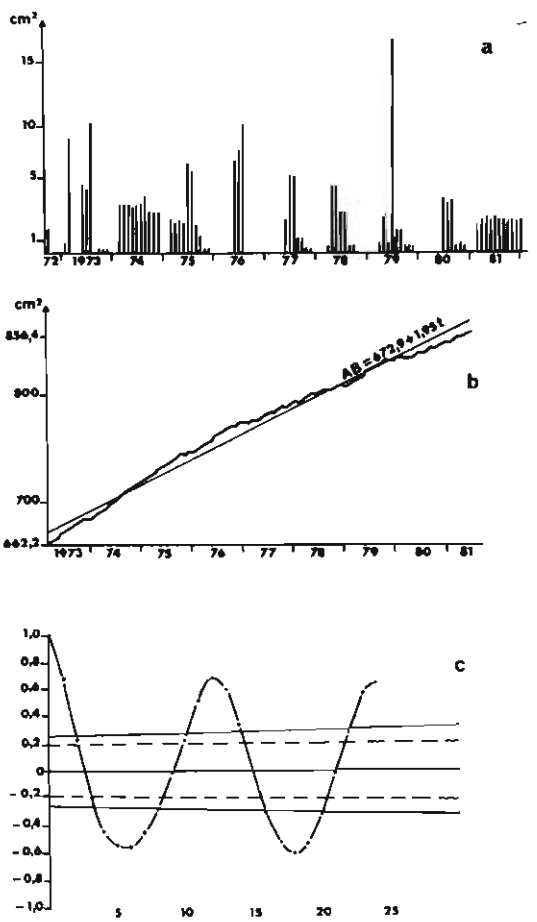
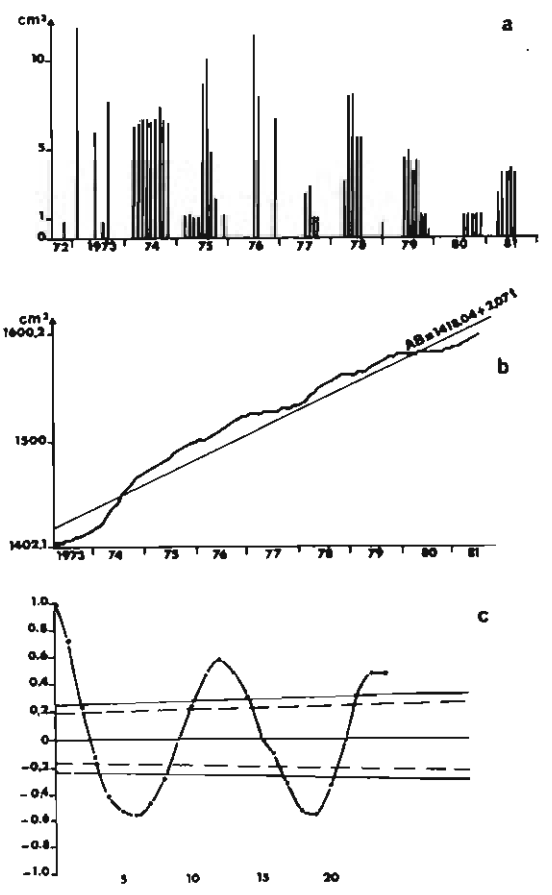


Fig. V.15. Tendance de la croissance de l'aire basale pour le *Pseudospondias microcarpa* n°57 (parcelle T6).



Fig, V.16. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Lonchocarpus sericeus* n°61 (parcelle T6).



Fig, V.17. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Lonchocarpus sericeus* n°33 (parcelle T6).

a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ;
b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

1. Cas de la parcelle T6 en galerie forestière

Une première analyse factorielle met en évidence la singularité du comportement d'un Pseudospondias microcarpa (n°57) de l'ensemble d'avenir. Lorsque cet individu est mis en "supplémentaire" l'analyse factorielle oppose sur l'axe 1 le comportement des arbres "adultes" de l'étage supérieur aux jeunes de ces arbres et sur l'axe 2 le comportement des arbres de l'étage supérieur à celui des arbres des étages bas et moyens (fig. V.14a).

La figure V.14b schématise, dans le plan factoriel des axes 1 et 2 la distribution des accroissements mensuels moyens pour les individus contribuant le plus à la mise en place de ces axes. Elle permet de préciser la signification de la distribution des individus dans le plan factoriel : du côté positif de l'axe 1 on trouve des individus ayant un net maximum de croissance en juin, puis juillet, comportement caractéristique des grands Lonchocarpus sericeus de l'ensemble structural supérieur. Du côté négatif de l'axe 1 sont localisés des individus dont la croissance est répartie, en moyenne, plus uniformément au long de l'année, comportement qui est essentiellement celui des jeunes individus des espèces de l'étage supérieur (Cola gigantea n°48, Pseudospondias microcarpa n°55).

Du côté positif de l'axe 2 se retrouvent les individus de l'ensemble structural supérieur chez lesquels la croissance la plus forte est réalisée en juin et juillet, du côté négatif les individus de l'ensemble structural bas chez lesquels une croissance relativement importante est réalisée de décembre à mai. Ce comportement est très net chez un Napoleona vogelii (n°54) et se retrouve à des degrés divers chez Olax subscorpioidea (n°66) ou Cassipourea congoensis (n°52).

Le Pseudospondias microcarpa n°57, extrait lors de la première analyse présente une croissance forte jusqu'en 1976, mais qui devient très faible ensuite (fig. V.15). Cette forte diminution de la vigueur annonce vraisemblablement la mort prochaine de l'arbre. Ce comportement, singulier au sein du peuplement étudié, est mis immédiatement en évidence par l'analyse factorielle.

Individus contribuant le plus au positionnement du côté positif de l'axe 1.

- *Lonchocarpus sericeus* n°61 (CPF = 144 ‰)

Sa circonférence au début des mesures était de 90,5 cm et sa hauteur de 24 m ($\frac{h}{d}$ = 61,8). Il s'agit d'un individu adulte de l'ensemble structural supérieur dont l'accroissement relatif annuel moyen est de 3,25 %. La ten-

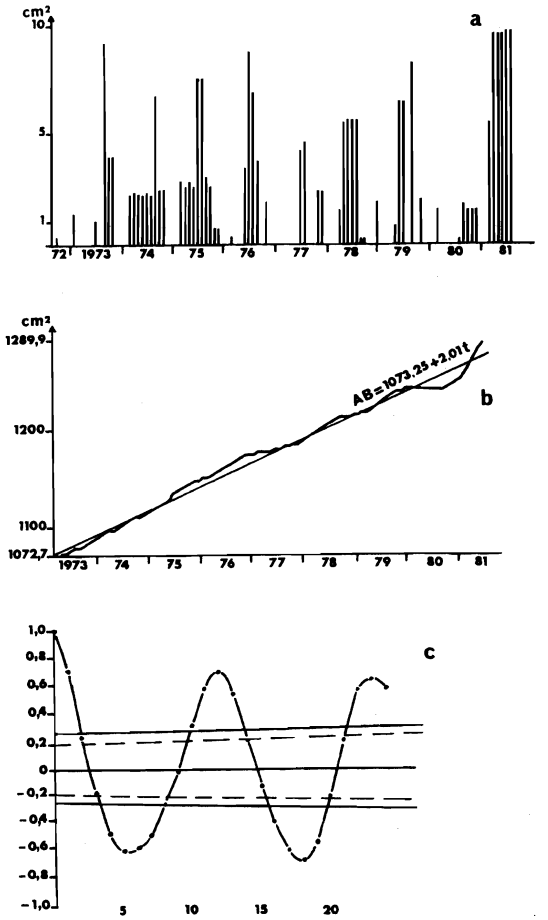


Fig. V.18

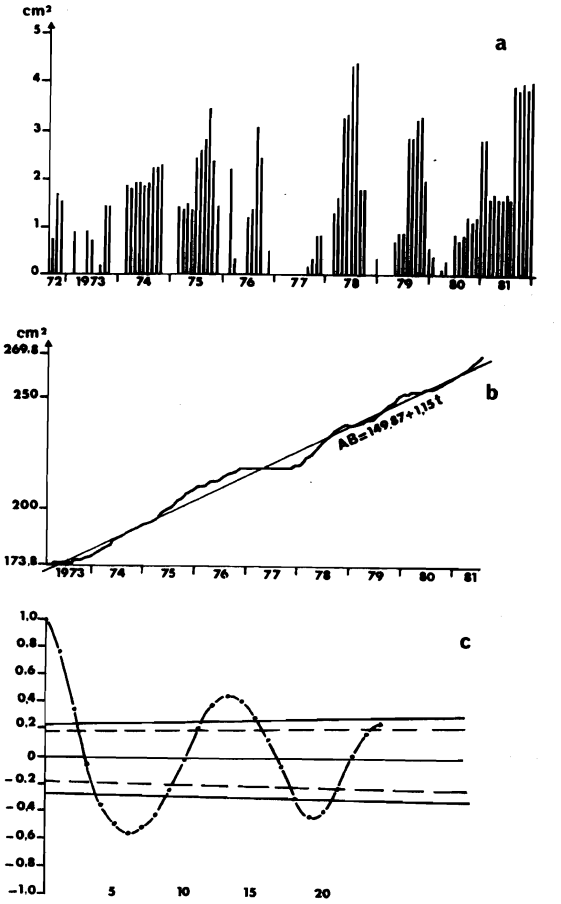


Fig. V.19

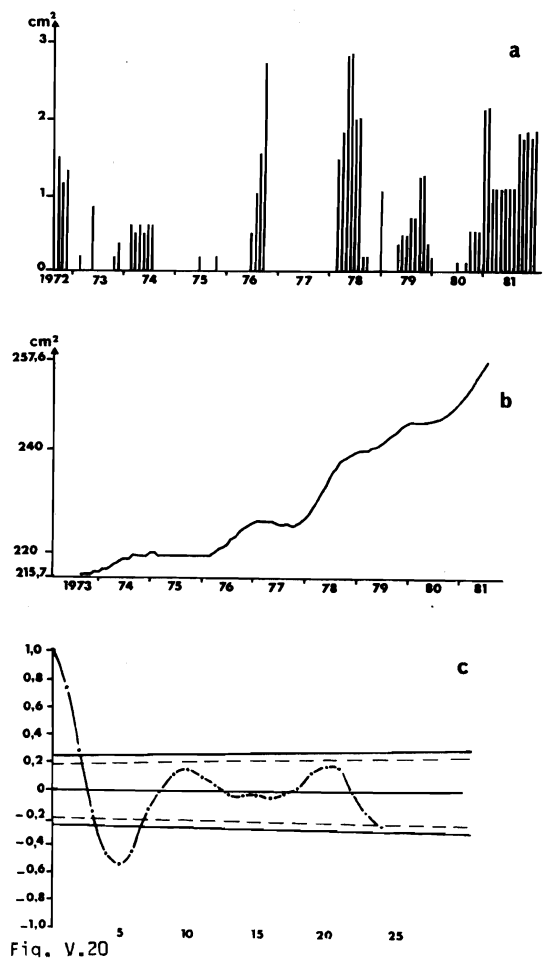


Fig. V.20

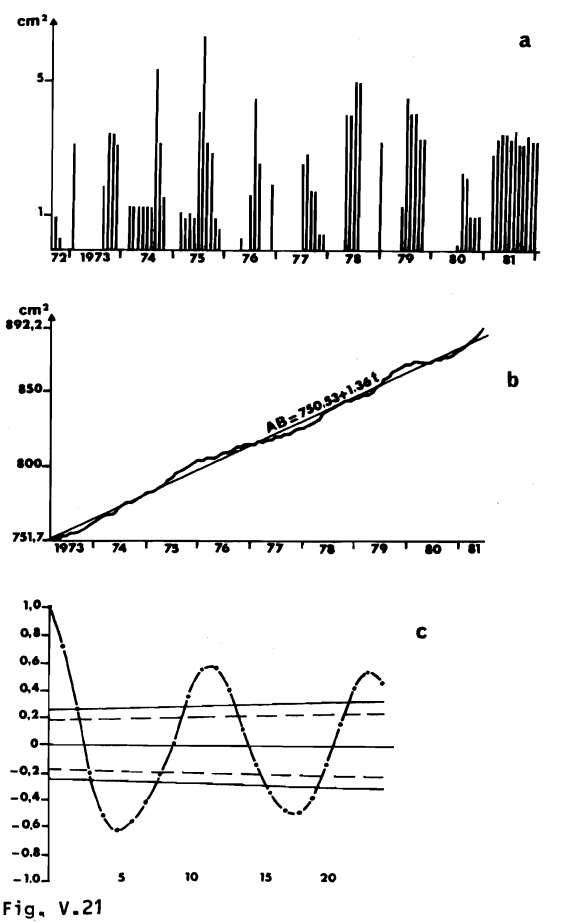


Fig. V.21

Fig. V.18 à V.21. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale pour différents individus de la parcelle T6.
V.18 : *Lonchocarpus sericeus* n°45 ; V.19 : *Pseudospondias microcarpa* n°55 ; V.20 : *Cola gigantea* n°48 ; V.21 : *Lonchocarpus sericeus* n°46. a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ; b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

dance de la croissance est très régulière et s'ajuste à un modèle linéaire (AB = 672,9 + 1,95 t ; r = 0,99 où AB représente l'aire basale et t le temps en mois). Une périodicité de 12 mois apparaît nettement, avec des maxima importants en juin-juillet (fig. V.14b, V.16).

- *Lonchocarpus sericeus* n°33 (CPF = 122 ‰)

De 132 cm de circonférence initiale pour une hauteur de 28 m ($\frac{h}{d}$ = 64) c'est un individu adulte de l'ensemble structural supérieur. Son taux d'accroissement relatif moyen est de 1,70 %/an. La croissance est à tendance linéaire (AB = 1 418,04 + 2,07 t ; r = 0,98). La périodicité de 12 mois est nette, elle présente d'importants maxima en juin-juillet (fig. V.14b, V.17).

- *Lonchocarpus sericeus* n°45 (CPF = 55 ‰)

Il a une circonférence initiale de 116 cm et atteint 28 m de hauteur ($\frac{h}{d}$ = 74,6). Il s'agit d'un arbre adulte de l'ensemble structural supérieur dont le taux d'accroissement relatif moyen est de 2,20 % par an. La croissance présente encore dans ce cas une tendance linéaire (AB = 1 073,25 + 2,01 t ; r = 0,99) ; elle a une périodicité très nette de 12 mois et elle est particulièrement importante de mai à août (fig. V.14b, V.18).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté négatif de l'axe 1

- *Pseudospondias microcarpa* n°55 (CPF = 279 ‰)

De 43,25 cm de circonférence initiale et d'une hauteur de 11 m ($\frac{h}{d}$ = 80), il fait partie de l'ensemble d'avenir : relativement peu réitéré il est loin d'avoir atteint la taille maximale de son espèce. Son taux de croissance est fort (7,47 %/an). La croissance présente une tendance linéaire (AB = 149,7 + 1,15 t ; r = 0,99 : fig. V.19b). L'analyse par autocorrélation donne le meilleur coefficient pour un décalage de 13 mois. Ce coefficient, bien que très significatif, est cependant moins élevé que chez les Lonchocarpus de l'ensemble structural supérieur. La périodicité de croissance est donc moins marquée et plus indépendante du rythme climatique saisonnier que chez ces derniers (fig. V.14b, V.19).

- *Cola gigantea* n°48 (CPF = 251 ‰)

Il appartient à l'ensemble de l'avenir, avec une circonférence de 51,5 cm pour une hauteur de 17 m il a un rapport $\frac{h}{d}$ voisin de 100, caractéristique des individus conformes au modèle initial. Son taux de croissance moyen est de 2,48 %/an, la tendance cependant ne s'ajuste à aucun des modèles utilisés. L'accroissement augmente avec le temps ce qui peut être le

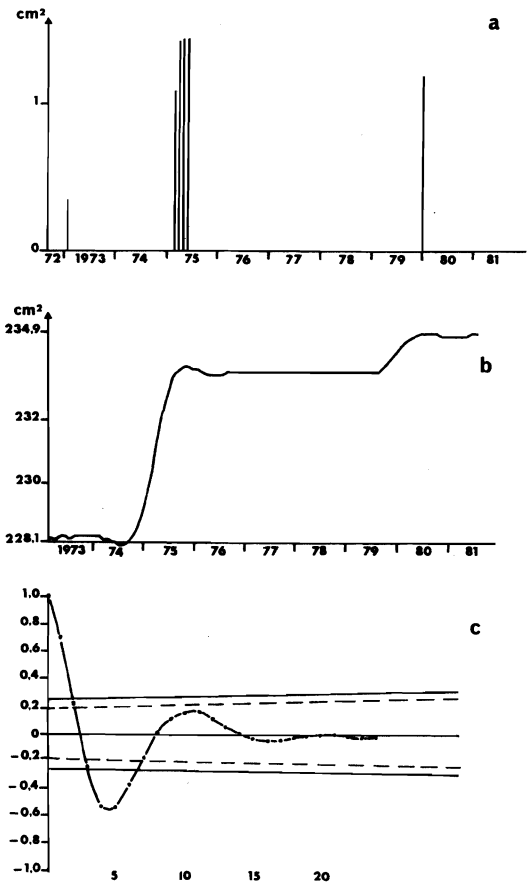


Fig. V,22. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Napoleona vogelii* n°54 (parcelle T6).

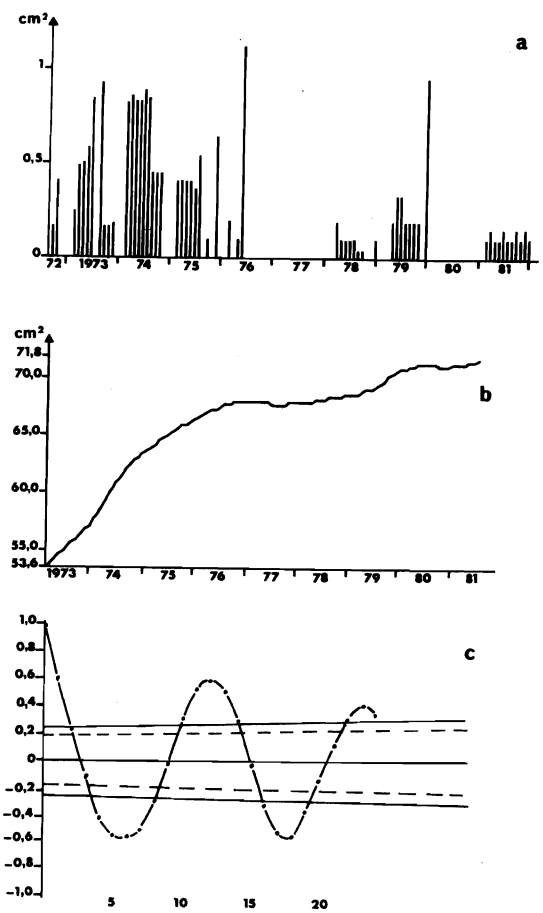


Fig. V,23. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale de l'*Olax subscorpioidea* n°66 (parcelle T6).

a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ;
b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

signe de la pénétration de l'arbre dans une strate plus riche en énergie lumineuse. Le corrélogramme donne des coefficients positifs (mais non significatifs aux seuils généralement admis) pour une période de 10 mois ce qui pourrait être l'expression d'un rythme interne. Cette périodicité très peu marquée traduit une certaine indépendance du comportement de croissance de cet individu jeune vis-à-vis des rythmes climatiques (fig. V.14b, V.20).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté positif de l'axe 2

On y retrouve les Lonchocarpus sericeus n°45 et 33 déjà décrits ainsi qu'un autre individu de cette espèce, le n°46.

- *Lonchocarpus sericeus* n°46 (CPF = 64 ‰)

Il avait à l'origine une circonférence de 97 cm, une hauteur de 28 m et un rapport $\frac{h}{d}$ de 91. C'est un arbre de l'ensemble structural supérieur. Son taux de croissance est de 2,20 %, la tendance linéaire (AB = 750,5 + 1,36 t ; r = 0,99). La périodicité de 12 mois correspond bien au rythme saisonnier, la croissance sensible d'avril à décembre, est en général particulièrement importante en juin-juillet (fig. V.14b, V.21).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté négatif de l'axe 2

On y retrouve le Lonchocarpus sericeus n°61 déjà décrit et deux autres individus qui sont le Napoleona vogelii n°54 et l'Olax subscorpioidea n°66.

- *Napoleona vogelii* n°54 (CPF = 95 ‰)

C'est un arbre adulte de l'ensemble structural bas, de 53,5 cm de circonférence et de 8 m de hauteur ($\frac{h}{d}$ = 47). Son taux de croissance est faible (0,48 %/an). La tendance très irrégulière, présente de fortes poussées certaines années, séparées par de longues périodes sans croissance. Quand elle intervient, la croissance se réalise de décembre à mai, profitant probablement du regain d'énergie lumineuse dû à la défeuillaison des grands arbres et de conditions hydriques favorables. Le corrélogramme ne permet de mettre en évidence aucune périodicité significative (fig. V.14b, V.22).

- *Olax subscorpioidea* n°66 (CPF = 60 ‰)

C'est aussi une espèce de l'ensemble structural bas. Sa circonférence initiale était de 25,5 cm, sa hauteur de 7 m et son rapport $\frac{h}{d}$ de 86. Son taux de croissance est de 3,64 %/an. La tendance ne s'ajuste à aucun des modèles utilisés. La croissance, assez forte jusqu'en 1976, diminue ensuite fortement, elle est nulle en 1977 et 1980. Les causes de ce phénomène pourraient être soit climatiques, soit liées à la concurrence des arbres voisins.

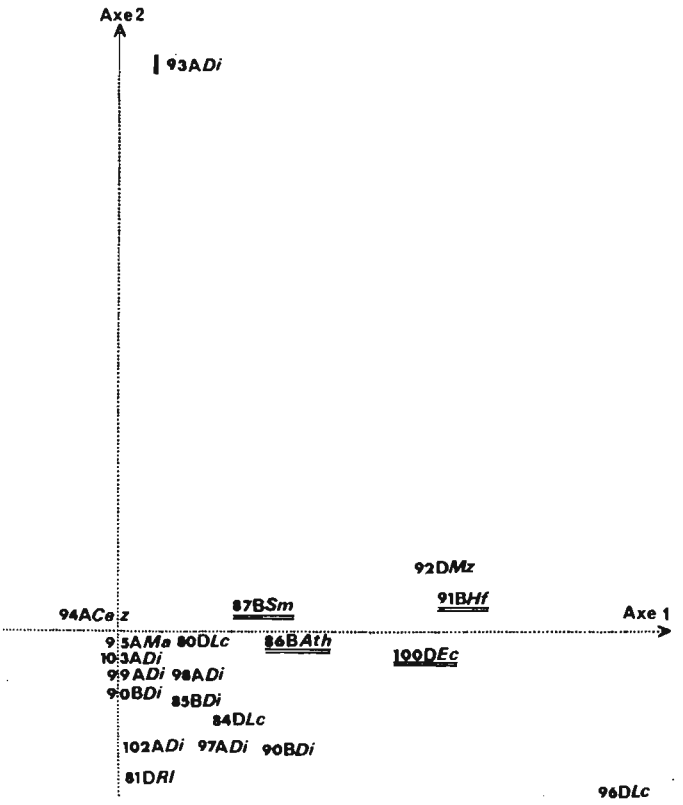


Fig. V.24. Diversité des comportements phénologiques de croissance de l'aire basale pour les différents individus d'un peuplement de forêt de plateau (projection des individus dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances). A : arbre d'avenir ; B : arbre de l'ensemble structural supérieur ; D : arbre des ensembles structuraux bas ou moyen. *Di Dialium guineense* ; *Ma* : *Malacantha alnifolia* ; *Hf* : *Holarrhena floribunda* ; *Sm* : *Spondias mombin* ; *Cez* : *Celtis zenkeri* ; *Lc* : *Lecaniodiscus cupanioides* ; *Ath* : *Anthostema senegalense* ; *Ec* : *Ehretia cymosa* ; *Rl* : *Rothmannia longiflora*. Les individus soulignés contribuent le plus au positionnement des axes.

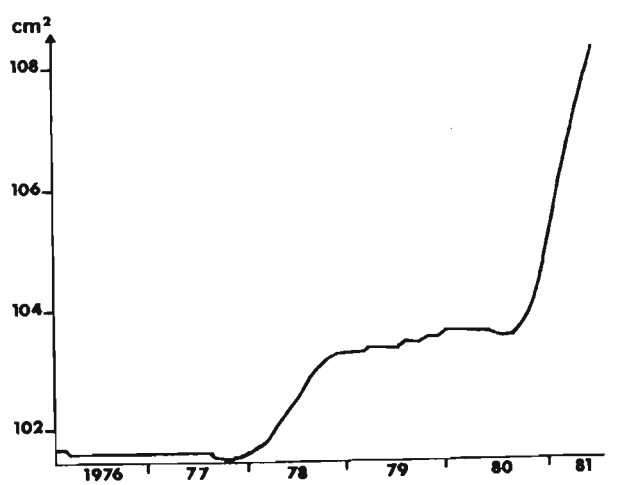


Fig. V.25. Tendance de la croissance de l'aire basale du *Dialium guineense* n°93 (parcelle P3).

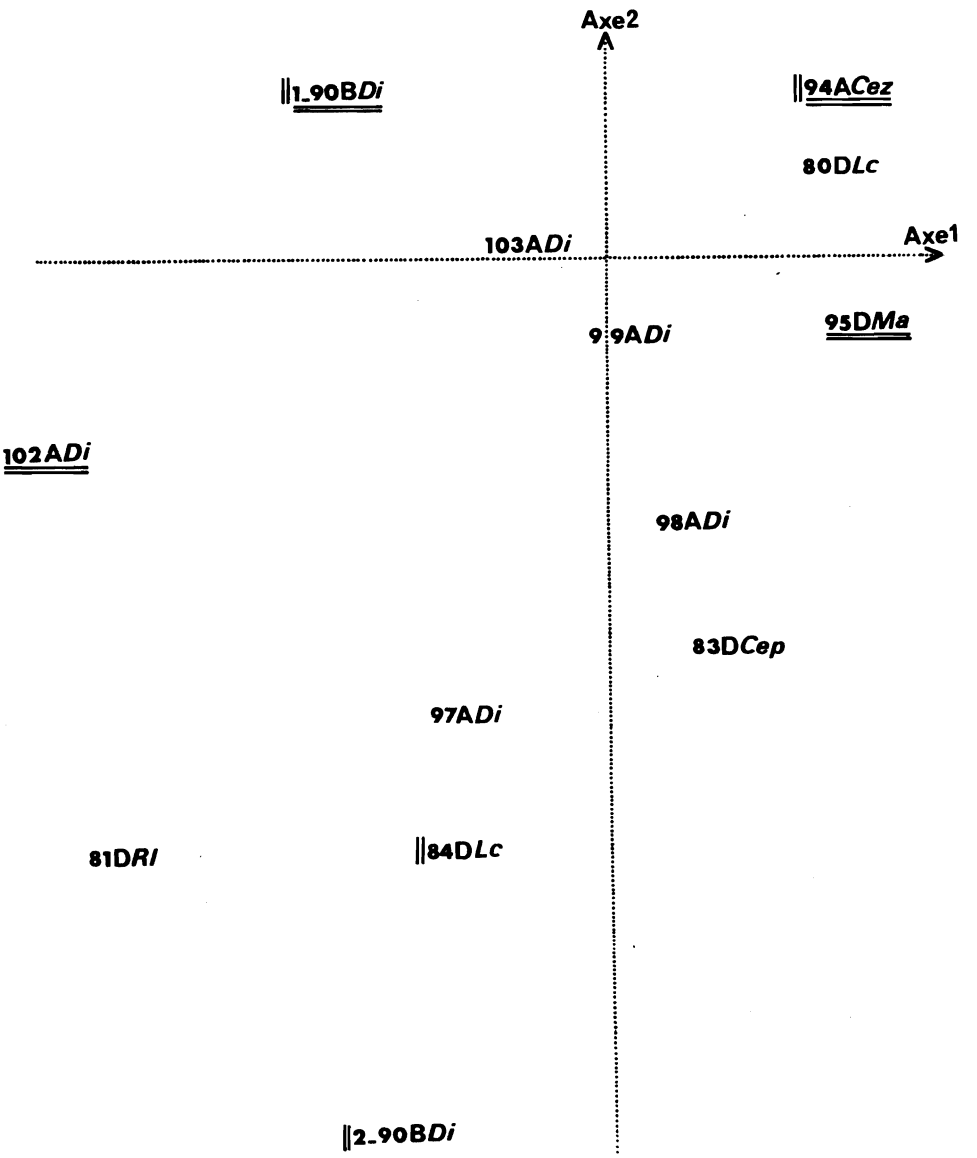


Fig. V.26. Diversité des comportements phénologiques de croissance de l'aire basale pour les différents individus d'un peuplement de forêt de plateau (projection des individus dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances ; individus n°93, 96, 100, 86, 87, 91, 92, 85, mis en "supplémentaire", cf. fig. V.24). A : arbre de l'ensemble d'avenir ; B : arbre de l'ensemble structural supérieur ; D : arbre de l'ensemble structural bas ou moyen. *Di* : *Dialium guineense* ; *Cez* : *Celtis zenkeri* ; *Le* : *Lecaniodiscus cupanioides* ; *Ma* : *Malacantha alnifolia* ; *Cep* : *Celtis prantlii* ; *Rl* : *Rothmannia longiflora*.

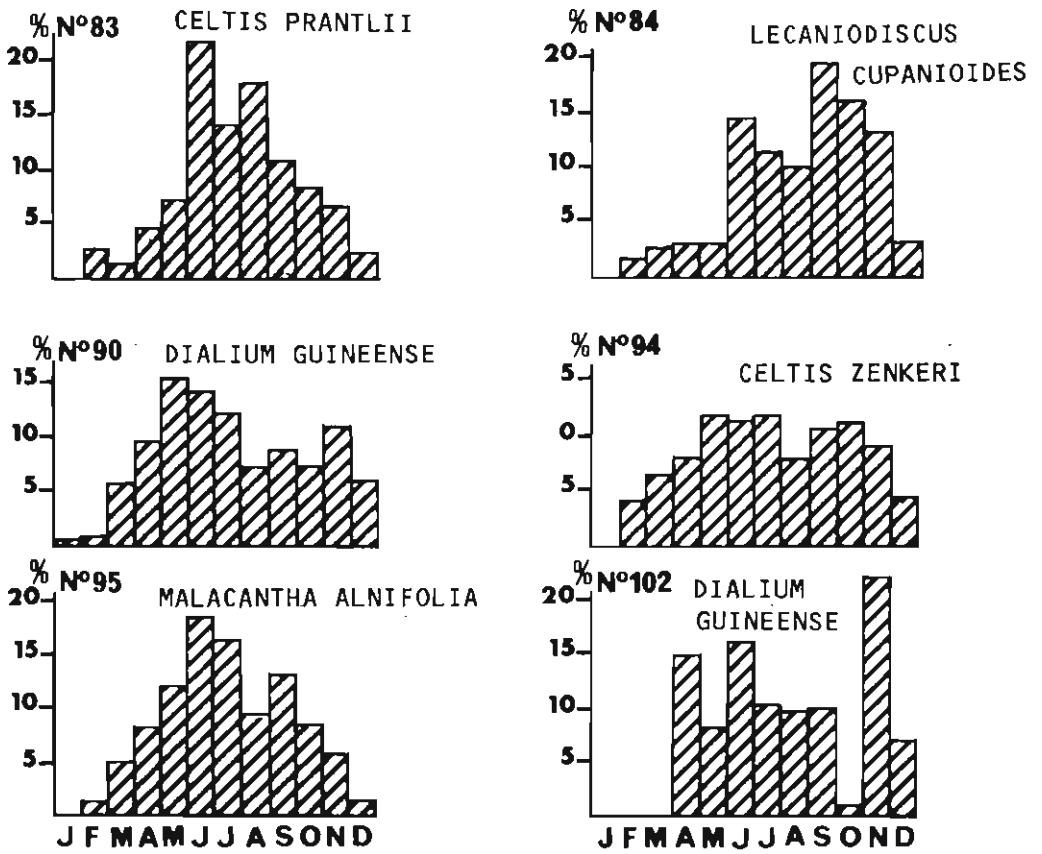


Fig. V.27. Distribution des accroissements d'aire basale mensuels moyens (exprimés en % de l'accroissement annuel moyen) de quelques individus de forêt de plateau (parcelle P3), pour la période 1975-1981.

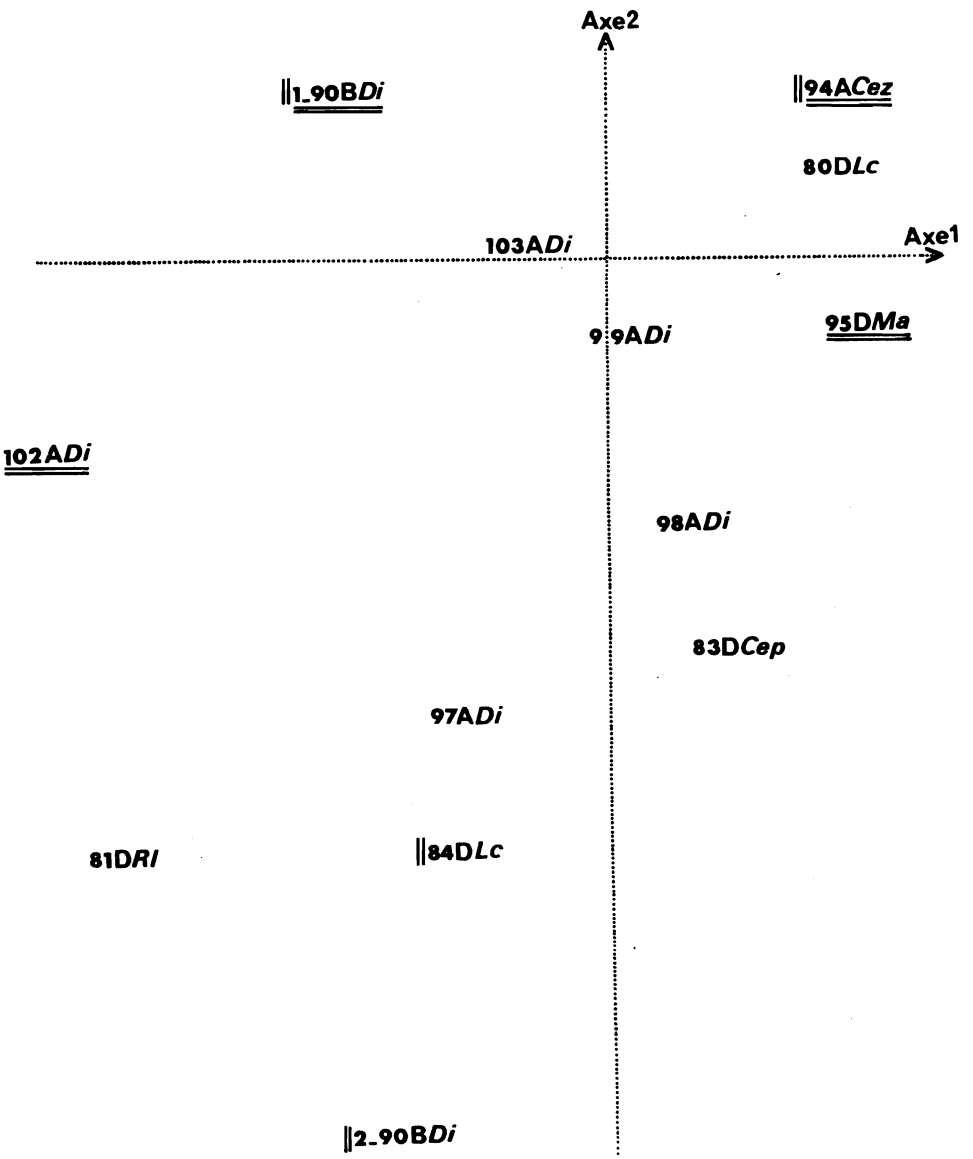


Fig. V.26. Diversité des comportements phénologiques de croissance de l'aire basale pour les différents individus d'un peuplement de forêt de plateau (projection des individus dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances ; individus n°93, 96, 100, 86, 87, 91, 92, 85, mis en "supplémentaire", cf. fig. V.24). A : arbre de l'ensemble d'avenir ; B : arbre de l'ensemble structural supérieur ; D : arbre de l'ensemble structural bas ou moyen. *Di* : *Dialium guineense* ; *Cez* : *Celtis zenkeri* ; *Le* : *Lecaniodiscus cupanioides* ; *Ma* : *Malacantha alnifolia* ; *Cep* : *Celtis prantlii* ; *Rl* : *Rothmannia longiflora*.

La périodicité de 12 mois correspond probablement au rythme climatique. Les accroissements les plus importants se trouvent en mai et décembre, ce qui confirme l'aptitude des arbres du sous-bois à profiter de la période de défeuillaison des grands arbres (fig. V.14b, V.23).

2. Cas de la parcelle P3 en forêt de plateau

Une première analyse factorielle (fig. V.24) individualise nettement du côté positif de l'axe 1 un groupe d'arbres composé de : Lecaniodiscus cupanioides n°96 (circonférence = 56,5 cm, taux de croissance = 0,07 %/an, CPF = 342 ‰), Ehretia cymosa n°100 (circonférence = 45,0 cm, taux de croissance = 0,28 %/an, CPF = 160 ‰), Anthostemma senegalense n°86 (circonférence = 100,0 cm, taux de croissance = 0,34 %/an, CPF = 106 ‰), Holarrhena floribunda n°91 (circonférence = 81,5 cm, taux de croissance = 0,00 %/an, CPF = 57 ‰), Malacantha alnifolia n°92 (circonférence 25,5 cm, taux de croissance = 0,00 %/an, CPF : 18 ‰). Ces individus ont tous des taux de croissance très faibles. Il s'agit dans tous les cas d'arbres sur le déclin. Ce sont tous des arbres du présent, appartenant aussi bien à l'ensemble structural supérieur qu'aux ensembles structuraux moyen et bas. Le trait majeur de cette parcelle est donc le déclin de ses arbres du présent.

Cette première analyse isole aussi, sur l'axe 2, le Dialium guineense n°93 (CPF = 908 ‰), dont la croissance irrégulière, augmente cependant avec le temps pour devenir très forte à la fin de la période d'observation. Il s'agit d'un arbre d'avenir qui profite probablement d'un enrichissement en énergie lumineuse au niveau de son houppier, soit qu'il pénètre dans une strate forestière plus claire, soit qu'il bénéficie de l'éclaircie d'un chablis proche (fig. V.25).

Une seconde analyse factorielle est réalisée après que les individus décrits précédemment aient été mis en "supplémentaire". L'examen des résultats révèle que les individus sont très dispersés sur le plan des axes 1 et 2 ce qui traduit une grande variabilité des types de comportements individuels (fig. V.26). Ces types peuvent être illustrés en prenant comme exemple les individus contribuant le plus au positionnement des axes.

Individus contribuant le plus au positionnement du côté positif de l'axe 1

- *Malacantha alnifolia* n°95 (CPF = 202 ‰)

Il s'agit d'un arbre moyen de 11 m de haut et de 36,5 cm de circonférence initiale. Le rapport $\frac{h}{d}$ de 97 indique un individu relativement jeune

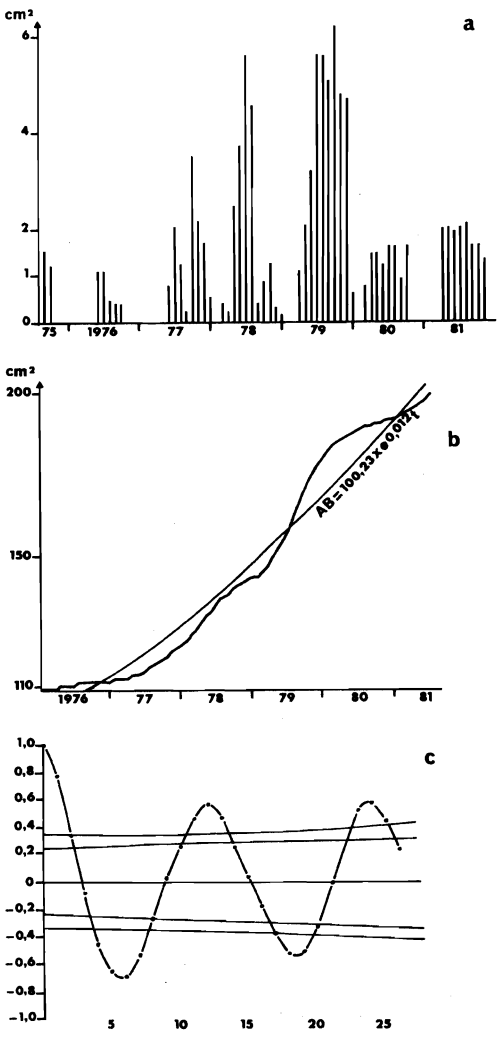


Fig. V.28. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Malacantha alnifolia* n°95 (parcelle P3).

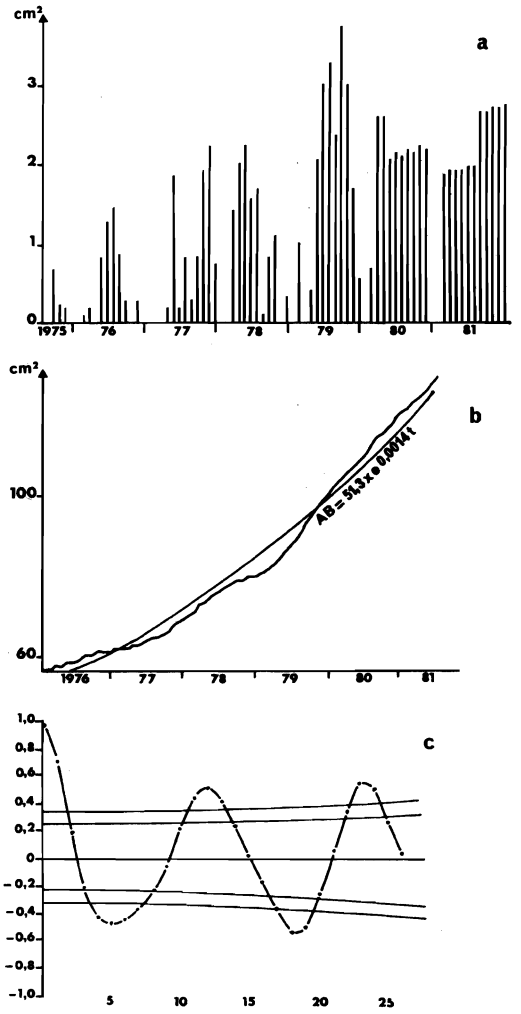


Fig. V,29. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Celtis zenkeri* n°94 (parcelle P3).

a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ;
b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

appartenant à l'ensemble de l'avenir. Son taux de croissance moyen est fort (11,6 %/an, la tendance s'ajuste à une courbe exponentielle croissante ($AB = 100,23 \times e^{0,012\ t}$). La périodicité de 12 mois est nette et semble bien correspondre avec la périodicité des pluies (fig. V.27, V.28).

- *Celtis zenkeri* n°94 (CPF = 139 ‰)

De 26,0 cm de circonférence pour une hauteur de 12 m ($\frac{h}{d} = 145$), c'est un individu jeune d'une esssence constituant ordinairement l'ensemble structural supérieur. Son taux de croissance moyen est très élevé (18 %/an) et la tendance s'ajuste à une courbe exponentielle croissante ($AB = 51,3 \times e^{0,0014\ t}$). La périodicité très nette de 12 mois suggère un lien avec les facteurs climatiques, la croissance semble relativement bien répartie pendant toute la saison des pluies avec un léger affaissement en août (fig. V.27, V.29).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté négatif de l'axe 1

- *Dialium guineense* n°1-90 (CPF = 410 ‰)

Il s'agit d'un des deux troncs d'un individu ramifié au-dessous de 1,30 m, sa circonférence initiale était de 76,5 cm et sa hauteur de 26 m ($\frac{h}{d} = 106$). Son taux de croissance est de 4,0 %/an, la tendance linéaire ($AB = 472,9 + 1,72\ t$). La périodicité correspondant au cycle annuel n'est pas significative, il faut noter en revanche des valeurs significatives pour un décalage de 24 mois (fig. V.27, V.30).

- *Dialium guineense* n°102 (CPF = 137 ‰)

Il s'agit d'un individu jeune d'une circonférence de 29,0 cm et de 7,50 m de hauteur ($\frac{h}{d} = 81$). Son taux de croissance moyen est de 3,8 %/an mais sa croissance est très faible pendant les trois dernières années et sa tendance très irrégulière. Aucune périodicité de croissance ne peut être mise en évidence. En moyenne cependant durant la période d'observation la croissance est intervenue d'avril à décembre, mais il faut noter le fort pic de novembre (fig. V.27, V.31).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté positif de l'axe 2

Ce sont Dialium guineense n°1-90 (CPF = 146 ‰) et le Celtis zenkeri n°94 (CPF = 126 ‰) décrits précédemment.

Individus contribuant le plus au positionnement du côté négatif de l'axe 2

- *Lecaniodiscus cupanioides* n°84 (CPF = 272 ‰)

Il s'agit d'un individu âgé de l'étage moyen, de 50 cm de circonférence

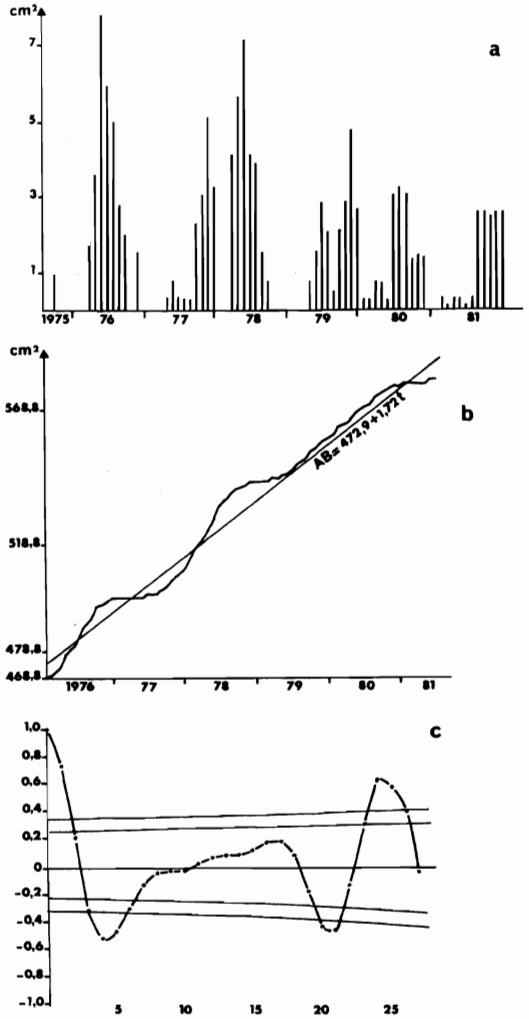


Fig. V.30

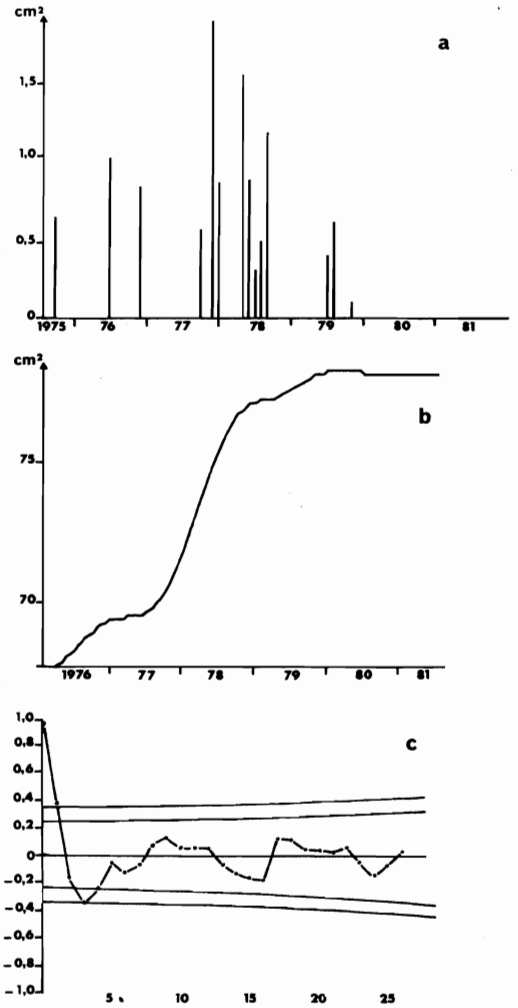


Fig. V.31

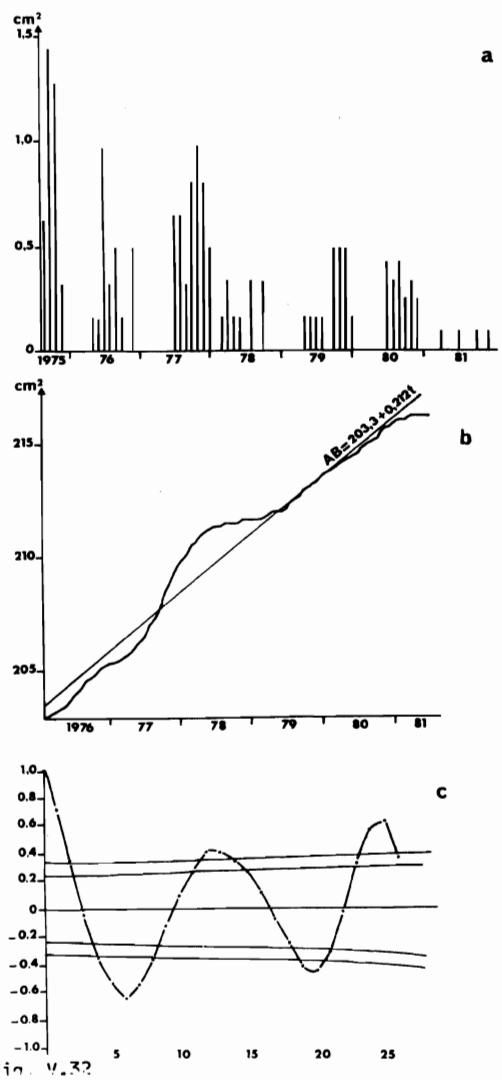


Fig. V.32

Fig. V,30 à V.32. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale pour différents individus de la parcelle P3. Fig. V.30 : *Dialium guineense* n°1-90 ; fig. V.31 : *Dialium guineense* n°102 ; fig. V.32 : *Lecaniodiscus cupanioides* n°84. a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ; b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

et de 13,50 m de hauteur ($\frac{h}{d}$ = 85). Son taux de croissance moyen est de 1,09 %/an, sa tendance linéaire (AB = 203,3 + 0,212 t), sa périodicité de 12 mois. En moyenne la croissance est forte de juin à novembre et particulièrement importante de septembre à novembre (fig. V.27, V.32).

- *Celtis prantlii* n°83 (CPF = 202 ‰)

Cet individu adulte de l'étage moyen de 40 cm de circonférence et de 7,10 m de hauteur ($\frac{h}{d}$ = 56) a un taux de croissance de 3,28 %/an. Sa croissance a une tendance linéaire (AB = 129,67 + 0,43 t). Le corrélogramme indique que la plus forte valeur hautement significative est obtenue pour un décalage de 11 mois, ce qui témoigne d'une périodicité de croissance sensiblement différente du rythme climatique. En moyenne la croissance est forte de juin à novembre (fig. V.27, V.33).

- *Dialium guineense* n°2-90 (CPF = 117 ‰)

Il s'agit du deuxième tronc de l'individu décrit précédemment (1-90). Sa circonférence est de 70,5 cm, sa hauteur de 26 m ($\frac{h}{d}$ = 116). Son taux de croissance annuel est de 0,08 %/an, la tendance est irrégulière. Le corrélogramme a un aspect très particulier, avec deux "pics" rapprochés de corrélation hautement significative, pour un décalage de 11 et 14 mois ce qui témoigne d'un rythme de croissance complexe (fig. V.27, V.34). Il s'agit manifestement du tronc dominé (voir à ce sujet les idées de TORQUEBIAU, 1979, sur la compétition entre les différentes réitérations d'un même individu). Les deux troncs s'opposent sur l'axe 2 ce qui pourrait traduire l'opposition dominant (du côté positif)-dominé (du côté négatif). On remarquera la localisation du côté négatif de cet axe de la plupart des individus des essences du sous-bois (D).

Comparée à la parcelle T6, la parcelle P3 se distingue par le déclin de nombreux arbres du présent. L'opposition (sur l'axe 1 de l'analyse factorielle) entre individus jeunes sans périodicité apparente, localisés dans le sous-bois, et individus présentant une périodicité nette de 12 mois bien liée semble-t-il au rythme climatique, est cependant retrouvée. Dans ce dernier cas il s'agit, sur la parcelle P3, d'individus d'avenir à très fort taux de croissance appartenant aussi bien à des essences de l'étage supérieur que de l'étage moyen. Du côté négatif de l'axe 2 se retrouvent aussi la majorité des individus des essences du sous-bois dont globablement le comportement serait celui d'arbres "dominés".

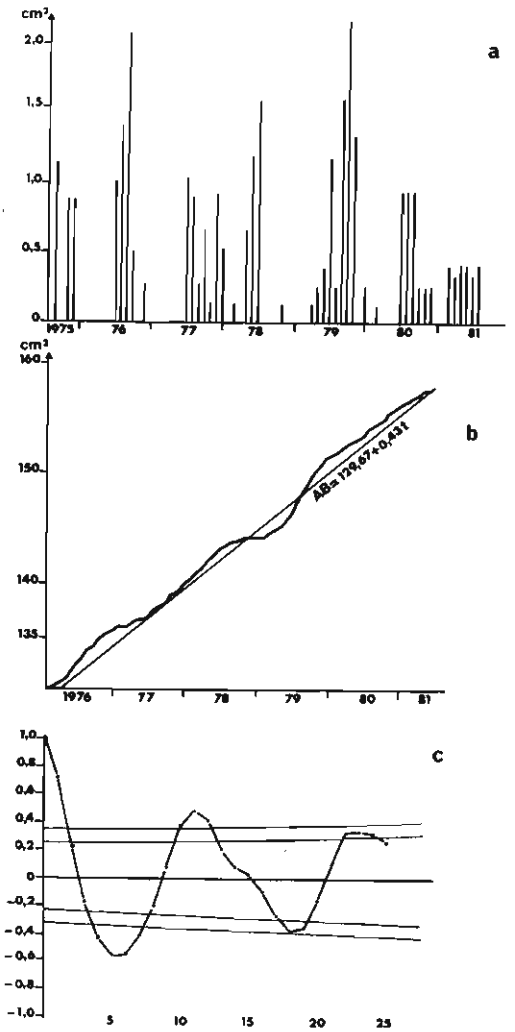


Fig. V.33. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Celtis prantlii* n°83 (parcelle P3).

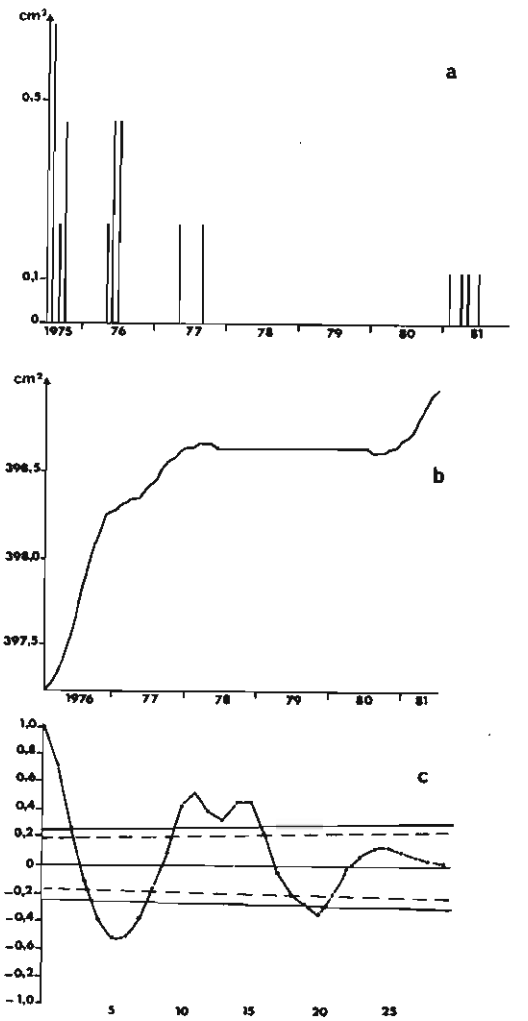


Fig. V.34. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Dialium guineense* n°2-90 (parcelle P3).

a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ;
b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

3. Cas de la parcelle S2 en savane protégée des feux

Une première analyse factorielle permet d'isoler deux individus dont le comportement de croissance est particulier. Ce sont le n°175 et le n°194.

- *Cussonia barteri* n°175 (CPF = 753 ‰, axe 1 négatif)

Il fait partie, comme tous les autres individus de la parcelle à l'exception de l'Afzelia africana n°180 et d'un Rônier qui dominent l'ensemble, d'un unique ensemble structural bas de 6-8 m de hauteur qui "ferme" le milieu (fig. V.13). De 51,0 cm de circonférence, il a un fort taux d'accroissement relatif moyen (6,6 %/an). Il possède ainsi le plus fort taux d'accroissement absolu de la parcelle où il participe pour environ 13 % à l'accroissement total. Il se singularise par une croissance très forte en juin-juillet 1979, année où son taux de croissance relatif atteint 22,3 %. Le corrélogramme ne permet pas de mettre en évidence de valeur significative de la périodicité (fig. V.35).

- *Ficus capensis* n°194 (CPF = 155 ‰, axe 2 positif)

D'une circonférence de 34,0 cm, il a un taux de croissance relatif moyen de 1,6 %/an. Il se singularise par une forte croissance de juin à novembre 1980 (5,8 % pour l'année). Le corrélogramme met en évidence une périodicité de 10 mois (fig. V.36).

Ces individus sont mis en "supplémentaire" et une seconde analyse est réalisée (fig. V.37).

Individu contribuant le plus au positionnement du côté positif de l'axe 1

- *Afzelia africana* n°180 (CPF = 454 ‰)

D'une circonférence de 151,5 cm et de 17 m de haut, cet arbre domine la parcelle. Il était très probablement présent avant la mise en protection de la savane, et c'est autour de lui que s'est développé le bosquet où est implantée la parcelle étudiée. Son taux de croissance relatif moyen est faible (0,18 %/an) et la tendance en est très irrégulière. La croissance est, en moyenne, importante d'avril à juillet, mais aucune périodicité ne peut être mise en évidence (fig. V.38, V.39).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté négatif de l'axe 1

- *Cussonia barteri* n°177 (CPF = 148 ‰)

De 28,9 cm de circonférence, son taux de croissance moyen est de

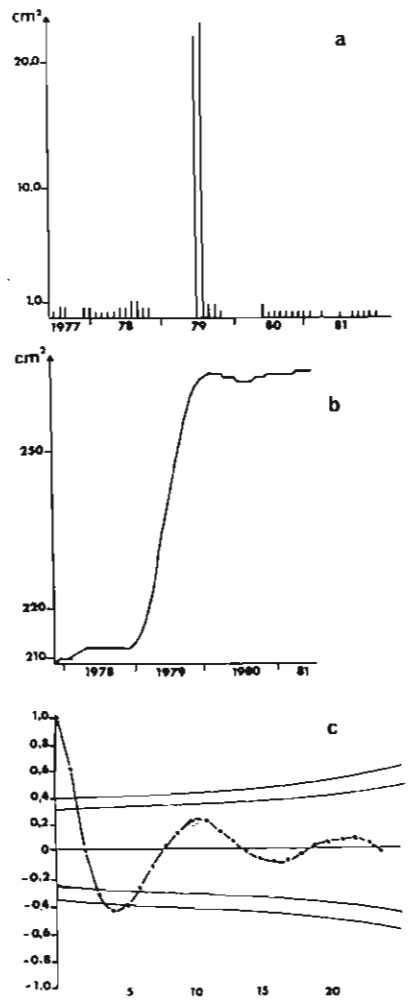


Fig. V.35. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Cussonia barteri* n°194 (parcelle S2),

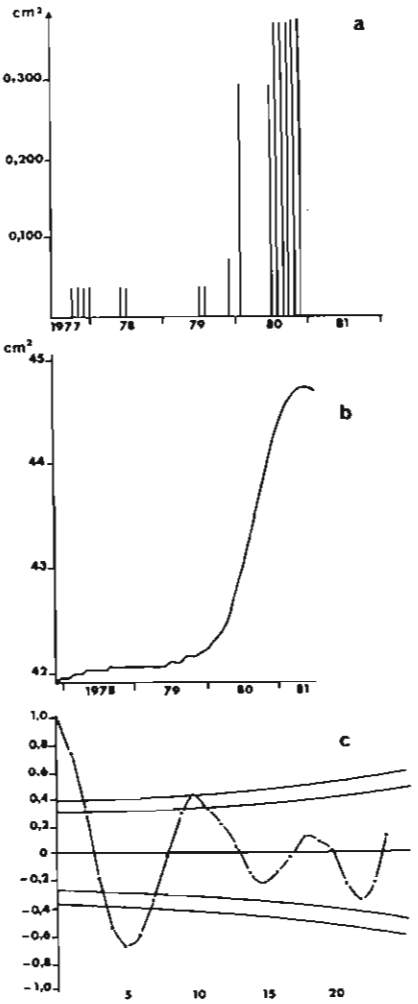


Fig. V.36, Caractéristiques de la croissance de l'aire basale du *Ficus capensis* n°194 (parcelle S2).

a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ;
b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme,

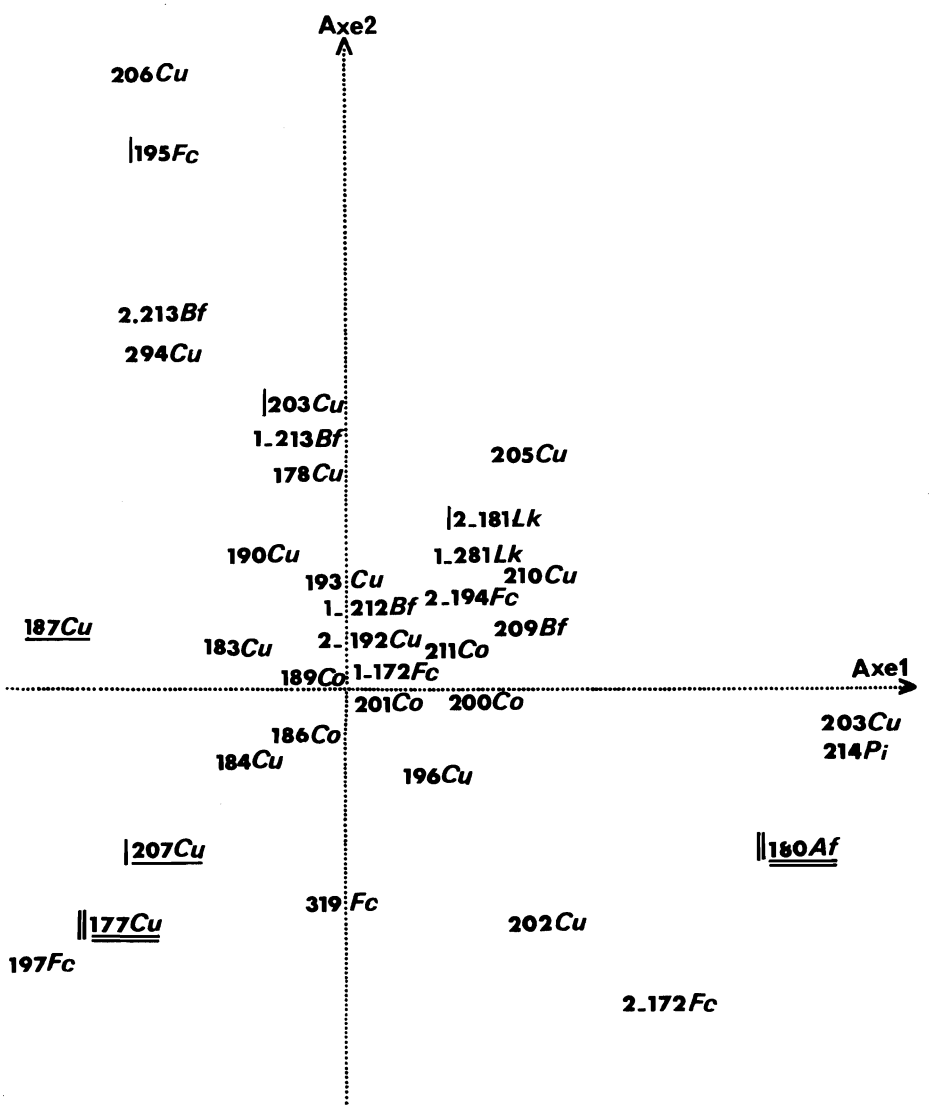


Fig. V.37. Diversité des comportements phénologiques de croissance de l'aire basale pour les différents individus d'un peuplement de savane protégée des feux (projection des individus dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse factorielle des correspondances.

Cu : *Cussonia barteri* ; *Fc* : *Ficus capensis* ; *Bf* : *Bridelia ferruginea* ; *Lk* : *Lannea kerstingii* ; *Co* : *Cola gigantea* ; *Pt* : *Piliostigma thonningii* ; *Af* : *Afzelia africana*.

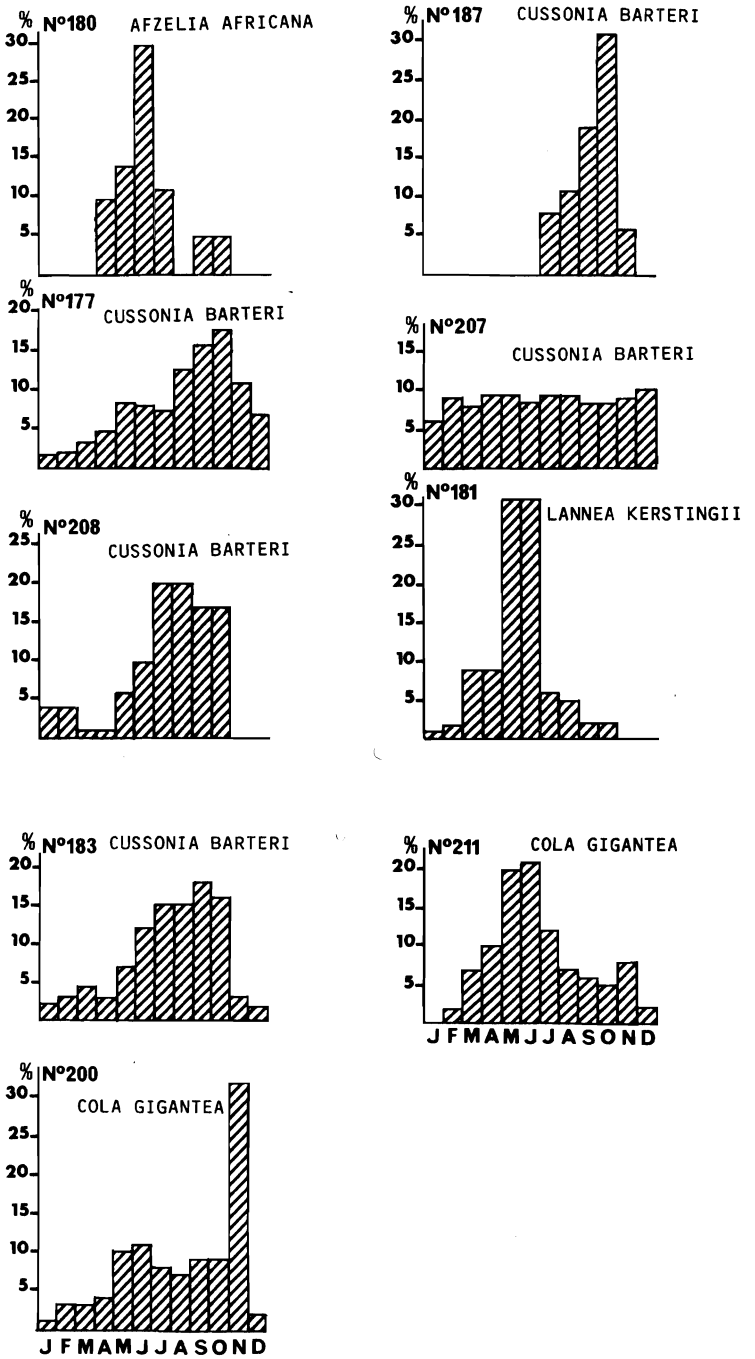


Fig. V.38. Distribution des accroissements d'aire basale mensuels moyens (exprimés en % de l'accroissement annuel moyen) de quelques individus en savane protégée des feux pour la période 1977-1981 (parcelle S2).

6,8 %/an, mais la croissance n'est pas régulière et s'accélère nettement à partir de 1979. En moyenne la croissance est particulièrement importante en fin de saison et présente un maximum en octobre. Il faut remarquer cependant qu'à partir de 1980, la croissance qui devient importante, se produit tout au long de l'année. Le corrélogramme suggère une périodicité de 11 mois, mais les valeurs ne sont pas significatives (fig. V.38, V.40).

- *Cussonia barteri* n°207 (CPF = 123 ‰)

D'une circonférence de 51 cm cet individu a un taux de croissance de 2,7 %/an. Sa croissance est remarquablement régulière et se poursuit tout au long de l'année sans rythme apparent. Le corrélogramme confirme cette absence de périodicité au cours du cycle annuel ; il faut toutefois noter une valeur positive significative pour un décalage de 24 mois (fig. V.38, V.41).

- *Cussonia barteri* n°187 (CPF = 55 ‰)

De 35 cm de circonférence, il a un taux de croissance moyen faible (0,6 %/an) et une tendance irrégulière. La croissance, quand elle se réalise, intervient de juillet à novembre avec un maximum net en octobre. Les valeurs de périodicité relatives au cycle annuel ne sont pas significatives ; on note en revanche, comme précédemment, une valeur significative (au seuil de 0,05) pour un décalage de 24 mois (fig. V.38, V.42).

Individus contribuant le plus au positionnement du côté positif de l'axe 2

- *Cussonia barteri* n°208 (CPF = 148 ‰)

De 54 cm de circonférence il a un taux de croissance faible (0,48 %/an). La tendance indique qu'il s'agit probablement d'un individu sénescent qui ne manifeste plus aucune croissance pendant les trois dernières années d'observation. Là encore, la croissance quand elle existe intervient principalement de juillet à novembre. Le corrélogramme indique une périodicité de douze mois (fig. V.38, V.43).

- *Lannea kerstingii* n°181 (CPF = 67 ‰)

Il s'agit d'un individu jeune de 31 cm de circonférence. Son taux de croissance est assez élevé (4,0 %/an), néanmoins la croissance très forte en 1978 se ralentit notablement par la suite. En moyenne les accroissements les plus importants interviennent de mars à août avec un maximum en mai-juin. Le corrélogramme met en évidence une périodicité de douze mois (fig. V.38, V.44).

Se trouve aussi localisé du côté positif de l'axe 2 le Ficus capensis

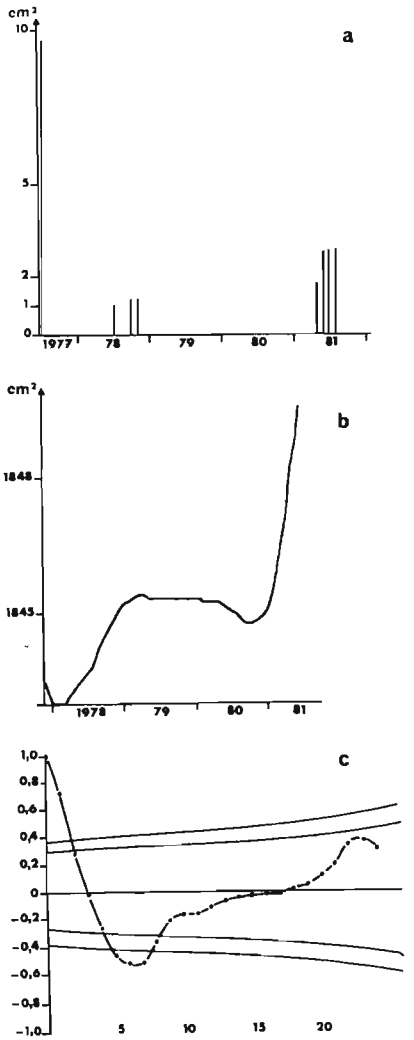


Fig. V.39

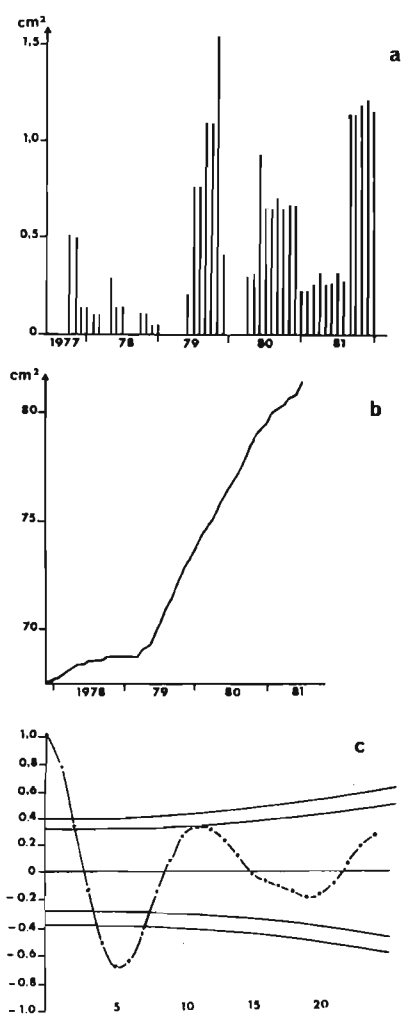


Fig. V.40

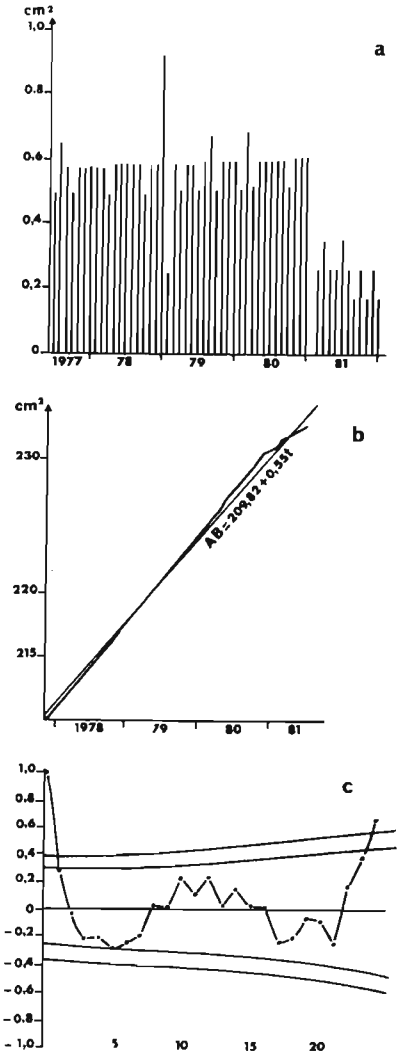


Fig. V.41

Fig. V.39 à V.41. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale pour différents individus de la parcelle S2.
Fig. V.39 : *Afzelia africana* n°180 ; fig. V.40 : *Cussonia barteri* n°177 ; fig. V.41 : *Cussonia barteri* n°207.
a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ; b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

n°195 (CPF = 77 ‰) ; il se caractérise par une croissance très faible intervenue essentiellement au début de l'expérience (juin à octobre 1977) et par une croissance nulle à partir de 1978. Il s'agit manifestement d'un arbre sur le déclin.

Individus contribuant le plus au positionnement du côté négatif de l'axe 2

Ce sont les Cussonia barteri n°177 et 207 ainsi que l'Afzelia africana n°180 décrits précédemment.

L'axe 1 oppose donc les individus ayant leur maximum de croissance d'avril à août à ceux qui ont leur maximum d'août à novembre (valeur modale en octobre ou novembre). Ce faisant, il "isole" pratiquement du côté positif de l'axe 1 le grand Afzelia africana (n°180) qui domine le bosquet. La forte croissance en octobre et novembre caractérise de nombreux individus d'espèces savanicoles en particulier Cussonia barteri. Chez certains individus de cette espèce la croissance est même limitée à cette période de l'année. Une croissance importante en fin de saison, en particulier en novembre, peut aussi intervenir chez les jeunes d'espèces forestières (Cola gigantea), mais les valeurs modales de mai, juin ou juillet sont toujours nettes (fig. V.38). Ces individus profitent vraisemblablement de la période de défeuillaison et de moindre activité des arbres de l'étage supérieur (ici essentiellement Afzelia africana) pour réaliser leur croissance, ce qui est une bonne illustration du partage temporel des ressources.

Le comportement de Cussonia est frappant. Cette essence savanicole héliophile est probablement très sensible au couvert, ce qui pourrait expliquer la croissance nette en fin de saison que présentent nombre de ses individus. Il faut néanmoins remarquer que des individus très voisins ont des comportements très différents (n°177 et 175 par exemple, voir le plan figure V.13). Cela va dans le sens de ce qui a été observé par MENAUT (1971) qui signale qu'en savane non brûlée la phénologie de cette espèce est très variable.

L'axe 2, quant à lui, oppose des individus, situés du côté positif, qui ont une faible croissance pendant la fin de la période d'observation et sont probablement sur le déclin, à des individus, situés du côté négatif, qui ont au contraire une croissance forte pendant cette période. Le nombre important d'individus d'espèces de savane situés du côté positif de cet axe traduit bien le fait signalé plus haut du déclin du peuplement ligneux savanicole sur cette parcelle.

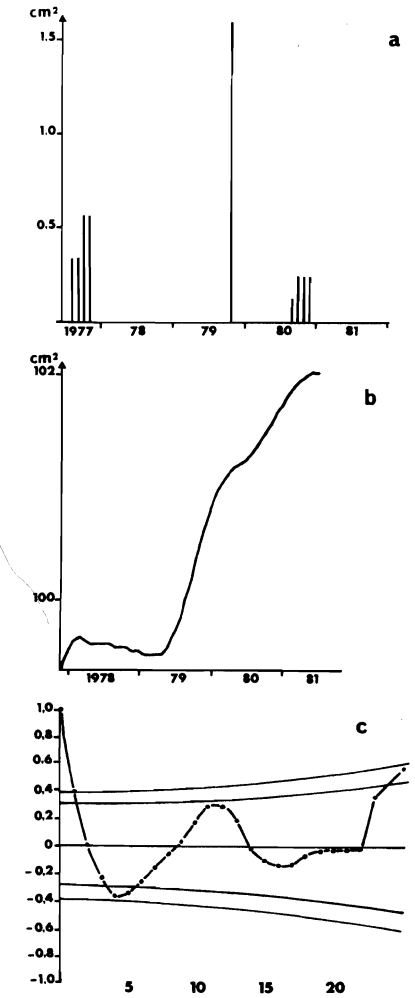


Fig. V.42

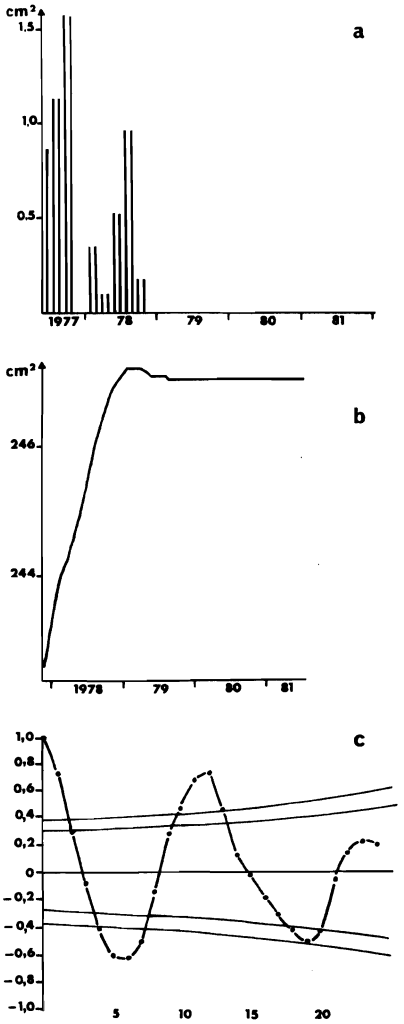


Fig. V.43

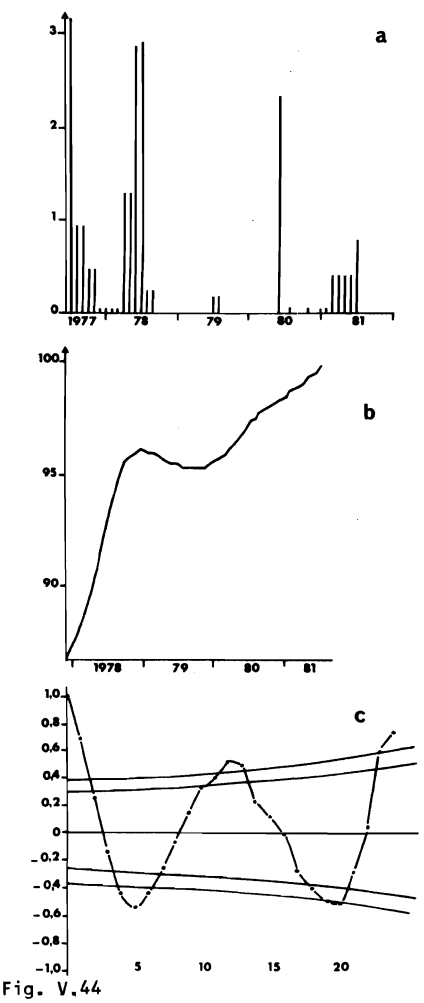


Fig. V.44

Fig. V.42 à V.44. Caractéristiques de la croissance de l'aire basale pour différents individus de la parcelle S2.
Fig. V.42 : *Cussonia barteri* n°187 ;
fig. V.43 : *Cussonia barteri* n°208 ;
fig. V.44 : *Lannea kerstingii* n°181.
a : accroissements mensuels corrigés des rétractions ; b : tendance de la croissance ; c : corrélogramme.

4. Conclusions sur l'ensemble des individus étudiés

Les principales caractéristiques de croissance de l'ensemble des individus étudiés sont résumées dans le tableau V.21.

Les taux de croissance annuels apparaissent très variables. Parmi les plus fortes performances enregistrées, notons 29 % d'accroissement annuel chez un Ceiba pentandra de 56 cm de circonférence, 27 % chez un Cola gigantea de 29 cm et chez un Malacantha alnifolia de 37 cm, 26 % chez un Cola gigantea de 23 cm et chez un Celtis zenkeri de 26 cm, 23 % chez un Mimusops kummel de 21 cm, 22 % chez un Cussonia barteri de 51 cm et 21 % chez un Antiaris africana de 20 cm. Ces valeurs sont voisines de celles trouvées par d'autres auteurs. Parmi les plus anciennes, celles qui sont données par BROWN et al. (1914) pour des formations à Diptérocarpacées aux Philippines, correspondent à un accroissement de 30 % pour un Parashorea plicata de 28,9 cm de circonférence et de 24 % pour un individu de la même espèce de 34,4 cm de circonférence poussant en milieu ouvert.

Bien que la périodicité de douze mois soit la plus fréquente (tabl. V.22), 30 % seulement des individus s'y conforment nettement parmi les 65 % dont le rythme de croissance est compris entre 11 et 13 mois. Par ailleurs 20 % des individus ne présentent pas de périodicité apparente. Ce résultat met en évidence l'une des limites des tentatives de détermination de l'âge des arbres tropicaux par l'analyse des cernes de croissance : tous les arbres n'ont pas un rythme annuel de croissance. Dans le cas présent il semble que l'on puisse espérer obtenir un lien net entre cernes et rythme annuel sur seulement 30 % des individus. De plus, les comportements sont généralement très variables au sein d'une même espèce, ainsi que le montre le tableau V.21 pour les espèces représentées par plusieurs individus : Antiaris africana, Celtis zenkeri, Cola gigantea, Cussonia barteri, Dialium guineense, Holarrhena floribunda, Lecaniodiscus cupanioides, Mimusops kummel ou Olax subscorpioidea. Les analyses factorielles ont d'ailleurs montré que les individus de certaines espèces abondamment représentées sont souvent répartis sur pratiquement toute la surface des plan factoriels. C'est le cas en particulier de Cussonia barteri sur la parcelle S2 (fig. V.37) ou de Dialium guineense sur la parcelle P3 (fig. V.26). Une certaine plasticité du comportement de croissance est donc mise en évidence chez ces espèces puisqu'elles sont capables d'adopter différentes "stratégies" de croissance pour répondre aux diverses conditions microclimatiques des milieux considérés.

TABLEAU V.21

Accroissements d'aire basale pour l'ensemble des individus étudiés dans les parcelles de Lamto.
Types d'arbres ; A : arbre d'avenir d'espèces de l'étage supérieur ; B : arbre de l'ensemble structural supérieur ; D : arbre de l'ensemble structural bas ou moyen ; DS : arbre "adulte" de savane ; CS : arbre "jeune" de savane. Signification de la périodicité ; + : corrélation significative au seuil 0,05 ; ++ : corrélation significative au seuil 0,01. Acc. % : accroissement relatif annuel ; Acc. max. % : accroissement annuel maximum observé pendant la période étudiée.

Arbre n°	Parcelle	Type d'arbre	Circonférence initiale cm	Acc. % aire basale	Acc. max. %	Périodicité (mois)
Afzelia africana (CAESALPINIACEES)						
Savane protégée des feux						
180	S2	B	151,5	0,18	0,53	-
169	S3	A	64,2	6,89	10,67	++ 12
Allophyllus africanus (SAPINDACEES)						
Savane protégée des feux						
219	S4	D	24,0	2,95	4,79	+ 12
223	S4	D	22,5	1,21	2,26	++ 13
Forêt galerie						
4	T2	D	21,0	1,38	3,19	++ 12
Albizia adianthifolia (MIMOSACEES)						
Forêt de plateau						
117	P4	A	47,5	5,82	10,80	++ 13
Anthostema senegalense (EUPHORBIACEES)						
Forêt de plateau						
86	P3	B	100,0	0,34	0,96	+ 12
Antiaris africana (MORACEES)						
Forêt de plateau						
149	P5	B	61,2	2,30	3,63	++ 11
107	P4	A	20,0	3,85	11,72	++ 13
121	P4	A	20,0	11,59	21,42	++ 15
89	P3	A	23,5	0,26	0,68	
Antidesma membranaceum (EUPHORBIACEES)						
Forêt de plateau						
116	P4	D	47,3	0,12	0,59	
118	P4	D	55,0	0,04	0,22	
Baphia pubescens (PAPILIONACEES)						
Savane protégée des feux						
222	S4	A	20,0	9,48	17,83	++ 13
Bridelia ferruginea (EUPHORBIACEES)						
Savane protégée des feux						
209	S2	DS	35,8	0,81	1,66	++ 13
213	S2	CS	22,0	0,56	2,23	
Cassia sieberiana (CAESALPINIACEES)						
Forêt de plateau						
113	P4	A	36,0	1,01	1,82	++ 13
Cassipourea congoensis (RHIZOPHORACEES)						
Forêt galerie						
52	T6	D	21,3	6,34	11,06	++ 12
Ceiba pentandra (BOMBACACEES)						
Savane protégée des feux						
215	S4	A	55,5	21,71	29,01	++ 11
Forêt de plateau						
129	P5	A	64,5	0,46	0,87	++ 12
Celtis prantlii (ULMACEES)						
Forêt de plateau						
104	P4	A	26,5	7,53	15,70	++ 12
106	P4	D	60,3	0,80	2,26	-
83	P3	D	40,0	3,28	5,43	++ 11(12)
Celtis zenkeri (ULMACEES)						
Forêt de plateau						
27	P1	B	85,0	1,04	2,72	++ 12
28	P1	B	74,8	1,20	2,48	+ 12
29	P1	B	81,5	0,58	1,65	-
131	P5	A	36,9	1,35	2,16	+ 14
132	P5	B	52,0	6,28	10,66	++ 12
134	P5	A	24,8	1,73	3,17	-
137	P5	B	59,5	7,71	9,84	++ (12)13
139	P5	A	47,7	6,47	8,70	++ 12(13)
141	P5	A	22,0	3,28	6,34	-
147	P5	B	140,0	4,49	5,00	++ 13
94	P3	A	26,0	17,99	26,35	++ 12
Chaetacme aristata (ULMACEES)						
Forêt de plateau						
126	P5	D	21,0	7,26	9,06	++ 13
127	P5	D	25,0	5,55	9,36	++ 13
128	P5	D	21,5	2,54	3,26	++ 13
114	P4	D	26,0	0,00		
Chlorophora excelsa (MORACEES)						
Savane protégée des feux						
26	I1	A	62,0	7,02	12,46	

Arbre n°	Parcelle	Type d'arbre	Circonférence initiale cm	Acc. % aire basale	Acc. Max. %	Périodicité	Périodicité (mois)
Cola gigantea (STERCULIACEES)							
Savane protégée des feux							
186	S2	A	20,0	9,11	19,81	-	
199	S2	A	23,0	11,19	26,81	++	11
200	S2	A	20,0	16,32	26,04	++	12
201	S2	A	24,5	15,69	26,52	+	14
211	S2	A	28,5	15,66	27,31	+	13(12)
Forêt de plateau							
105	P4	B	99,3	0,42	0,88	++	11
111	P4	B	59,2	0,25	0,68	++	11
115	P4	A	37,5	0,00			
85	P3	B	72,0	0,63	2,87	+	13
Forêt galerie							
48	T6	B	51,5	2,48	7,05	-	
62	T6	A	22,0	3,21	18,56	+	11
63	T6	A	31,3	4,57	10,85	++	12
67	T6	A	27,8	0,27	1,16	++	12
Cussonia barteri (ARALIACEES)							
Savane protégée des feux							
175	S2	DS	51,0	6,60	22,30	-	
177	S2	CS	28,9	6,78	9,54	-	
178	S2	CS	29,8	0,03	0,13	+	9
183	S2	DS	62,7	1,10	1,58	++	11
184	S2	CS	31,2	0,10	0,25	+	10
187	S2	CS	35,0	0,60	1,59	+	24
189	S2	CS	34,2	0,52	0,81	-	
190	S2	CS	30,0	3,27	8,99	++	11
192	S2	CS	32,5	0,98	2,33	++	12
193	S2	DS	50,0	0,89	1,98	++	11
196	S2	DS	45,0	2,15	2,82	++	12
202	S2	CS	21,5	0,33	0,93	-	
205	S2	DS	39,5	0,03	0,10	+	10
207	S2	DS	50,8	2,67	3,37	++	24
208	S2	DS	54,0	0,44	1,75	++	12
210	S2	DS	51,2	0,02	0,08		
150	S3	CS	32,0	1,11	2,23	-	
151	S3	CS	35,0	3,02	4,91	++	12
153	S3	DS	52,5	3,73	8,85	++	12(13)
160	S3	CS	34,5	0,78	2,31	+	9
161	S3	CS	24,5	3,89	5,77	++	12
165	S3	DS	42,5	0,78	1,64	-	
Crossopteryx febrifuga (RUBIACEES)							
Savane protégée des feux							
171	S2	CS	20,5	0,20	0,20	++	11
Cynometra megalophylla (CAESALPINIACEES) Forêt galerie							
11	T2	B	80,5	3,02	7,04	+	10
19	T2	A	27,0	2,20	8,18	++	13
25	T2	B	73,5	1,77	3,64	+	14

Arbre n°	Parcelle	Type d'arbre	Circonférence initiale cm	Acc. % aire basale	Acc. Max. %	Périodicité	Périodicité (mois)
Dialium guineense (CAESALPINIACEES)							
Savane protégée des feux							
229	S4	A	27,9	12,29	15,11	-	
Forêt de plateau							
133	P5	A	23,4	3,92	8,54	++	12
135	P5	A	21,6	2,43	4,71	+	12
148	P5	A	31,5	5,86	6,80	++	12
119	P4	A	24,3	6,87	10,88	++	14
120	P4	A	32,5	0,12	0,37	++	13
122	P4	A	26,5	2,14	6,41	++	10
90	P3	B	76,5	4,02	6,53	++	24
93	P3	A	35,5	1,23	5,22	-	
97	P3	A	37,5	0,83	2,46	+	11
98	P3	A	31,5	0,30	0,63	+	23
99	P3	A	32,5	4,49	7,71	++	(12)13
102	P3	A	29,0	3,79	10,39	-	
Forêt galerie							
9	T2	B	111,0	0,59	2,36	++	13
10	T2	B	76,5	0,68	1,52	++	11
18	T2	B	56,0	2,11	4,26	-	
23	T2	B	85,5	1,59	4,65	++	11
Drypetes parvifolia (EUPHORBIACEES)							
Forêt galerie							
8	T2	D	24,8	1,25	2,90	++	12
16	T2	D	23,0	1,95	4,11	++	12
24	T2	D	21,0	1,10	4,15	-	
Ehretia cymosa (BORAGINACEES)							
Forêt de plateau							
100	P3	D	45,0	0,28	1,23	++	11(12)
40	T6	D	30,0	0,58	2,53	++	13
Eugenia salacioides (MYRTACEES)							
Forêt galerie							
12	T2	D	42,8	2,85	3,84	-	
Ficus capensis (MORACEES)							
Savane protégée des feux							
172	S2	CS	21,5	1,50	2,80	++	13
176	S2	DS	55,0	1,41	3,12		
194	S2	CS	34,0	1,59	5,82	++	10
195	S2	CS	21,8	0,0			
197	S2	CS	21,2	0,15	0,20		
164	S3	CS	26,7	0,56	0,97		
168	S3	CS	22,9	0,26	0,85		

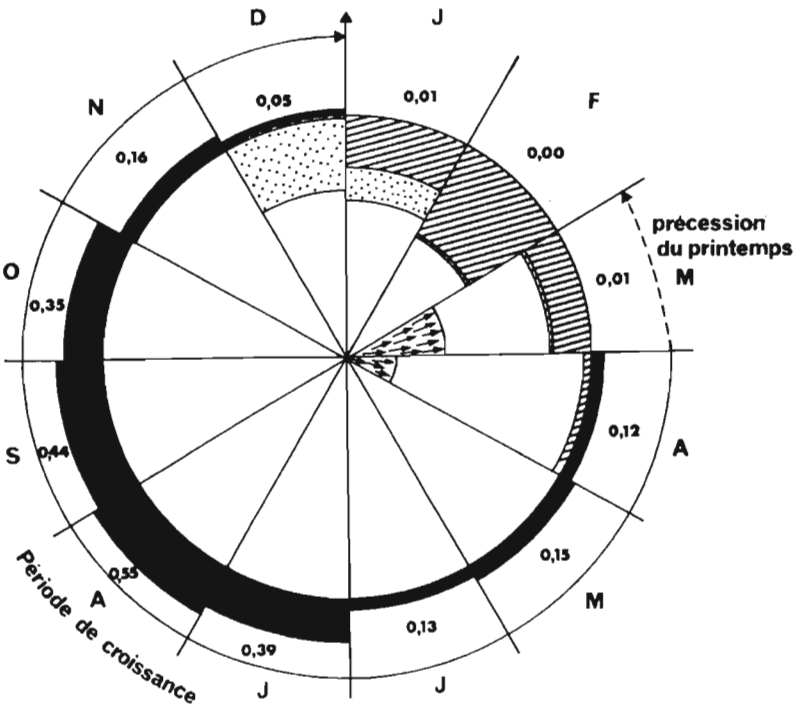
Arbre n°	Parcelle	Type d'arbre	Circonférence initiale cm	Acc. % aire basale	Acc. Max. %		Périodicité (mois)
Holarrhena floribunda (APOCYNACEES)							
Savane protégée des feux							
216	S4	A	34,9	0,20	0,69	++	11
217	S4	A	30,5	3,37	4,76	++	13
225	S4	A	40,4	4,53	6,07	-	
226	S4	A	21,5	1,42	1,84	++	13
227	S4	A	20,0	6,11	9,83	++	13
228	S4	A	21,0	6,76	10,06	++	12
Forêt de plateau							
136	P5	B	81,5	0,11	0,20	++	13
109	P4	B	123,5	1,71	2,29	++	12
123	P4	A	32,0	7,54	11,61	++	12
91	P3	B	81,5	0,00			
Forêt galerie							
2	T2	B	55,0	4,30	9,07	++	12
5	T2	B	51,0	3,57	12,04	++	11(12)
6	T2	A	27,0	0,33	2,98		
35	T6	B	55,5	6,31	10,61	++	12
65	T6	A	41,8	4,41	7,26	++	12
Ixora brachypoda (RUBIACEES)							
Forêt galerie							
64	T6	D	21,0	3,26	4,58		
Lannea kerstingii (ANACARDIACEES)							
Savane protégée des feux							
181	S2	A	31,0	3,90	10,19	+	12
166	S3	B	99,5	0,16	0,44	-	
Lecaniodiscus cupanioides (SAPINDACEES) Forêt de plateau							
80	P3	D	86,0	0,94	1,55	-	
84	P3	D	50,0	1,09	2,30	++	12
96	P3	D	56,5	0,07	0,35	-	
Forêt galerie							
39	T6	D	22,0	3,12	7,75	++	13
Lonchocarpus sericeus (PAPILIONACEES)							
Savane protégée des feux							
220	S4	B	73,7	1,05	1,31	++	14
163	S3	A	33,5	14,85	16,97	++	12
Forêt galerie							
33	T6	B	132,0	1,70	4,20	++	12
45	T6	B	116,0	2,20	4,33	++	12
46	T6	B	97,0	2,20	4,16	++	12
61	T6	B	90,5	3,25	5,18	++	12
Malacantha alnifolia (SAPOTACEES)							
Savane protégée des feux							
155	S3	D	49,5	10,67	15,25	++	14
Forêt de plateau							
82	P3	D	36,0	0,15	0,46		
92	P3	D	25,5	0,00			
95	P3	D	36,5	11,60	26,95	++	12
Forêt galerie							
47	P3	D	36,8	1,39	4,63	+	12
Minusops kummel (SAPOTACEES)							
Savane protégée des feux							
158	S3	A	20,0	6,82	11,46	+	10(11)
Forêt de plateau							
124	P4	A	20,0	1,03	2,68	-	
Forêt galerie							
20	T2	B	74,5	0,49	1,92	++	11
21	T2	B	81,5	0,10	0,49	++	11
36	T6	A	35,1	3,23	9,04	++	12
44	T6	A	20,0	0,13	0,40		
50	T6	A	24,0	2,95	7,18	-	
59	T6	A	20,5	9,06	22,64	++	12
68	T6	B	43,5	5,83	9,34	++	12
Napoleona vogelii (LECYTHIDACEES)							
Forêt galerie							
37	T6	D	22,0	0,94	4,22	-	
41	T6	D	22,3	0,45	2,17	-	
54	T6	D	22,3	0,48	3,05	-	
Olax subscorpioidea (OLACACEES)							
Savane protégée des feux							
224	S4	D	33,0	7,41	19,09	-	
170	S3	D	27,7	7,25	10,14	++	9
Forêt galerie							
38	T6	D	28,3	2,07	4,80		
51	T6	D	22,3	2,91	8,60	+	8
58	T6	D	21,0	2,54	10,14	++	12
66	T6	D	25,5	3,64	11,22	++	12
69	T6	D	22,0	3,55	7,56	+	11
Pseudospondias microcarpa (ANARCARDIACEES) Forêt galerie							
53	T6	A	28,5	0,73	3,65		
55	T6	A	43,3	7,47	12,40	++	13
57	T6	A	41,5	6,19	19,04	++	11
60	T6	A	24,0	2,67	7,23		
Pancovia bijuga (SAPINDACEES)							
Forêt galerie							
7	T2	D	26,5	1,07	7,62	+	9
14	T2	D	34,0	1,76	3,41	+	13
15	T2	D	22,0	1,00	2,87	-	
22	T2	D	32,0	1,01	3,44	-	
Ricinodendron heudelotii (EUPHORBIACEES) Forêt de plateau							
108	P4	A	47,5	20,71	39,01	++	16

Arbre n°	Parcelle	Type d'arbre	Circonférence initiale cm	Acc. % aire basale	Acc. Max. %	Périodicité (mois)
Rothmannia longiflora (RUBIACEES) Forêt de plateau						
112	P4	D	28,4	0,84	2,10	+ 11
81	P3	D	23,0	0,37	1,22	++ 9
Spondias mombin (ANARCARDIACEES) Forêt de plateau						
125	P5	B	75,0	0,19	0,59	+ 11
130	P5	B	81,2	0,82	1,28	++ 11
140	P5	B	71,8	0,03	0,06	++ 13
145	P5	B	81,0	0,00		
87	P3	B	80,0	0,73	1,78	+ 11(12)
Smeathmannia pubescens (PASSIFLORACEES) Forêt galerie						
49	T6	D	25,0	4,91	14,64	++ 11
Triplochiton scleroxylon (STERCULIACEES) Forêt de plateau						
30	P1	B	120,5	2,12	6,03	++ 11
31	P1	B	130,0	2,31	5,99	++ 12
32	P1	A	49,0	3,58	8,19	++ 12

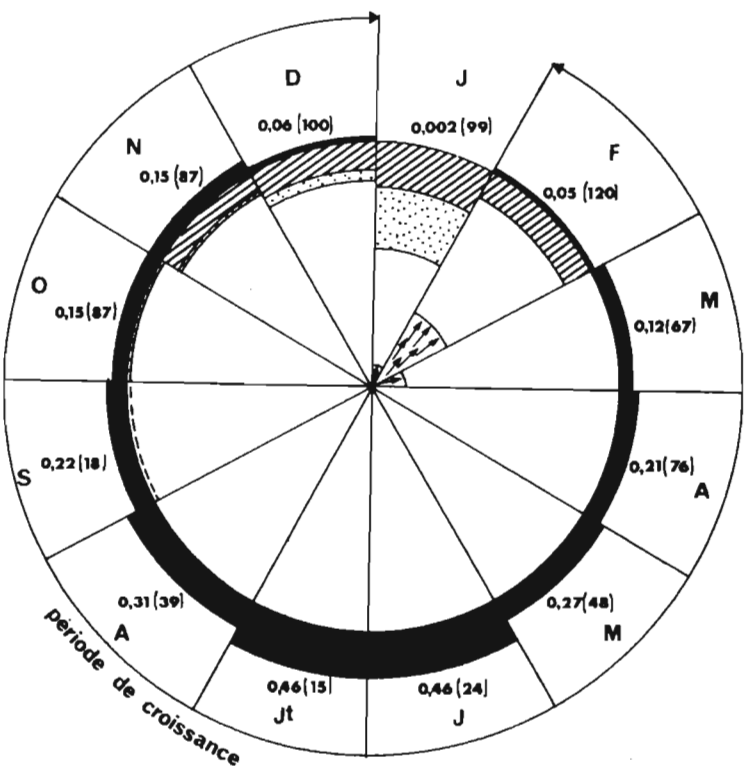
TABLEAU V.22

Fréquences des périodicités de croissance.
A : arbre d'avenir d'espèces de l'étage supérieur ; B : arbre de l'ensemble structural supérieur ; D : arbre de l'ensemble structural bas ou moyen ; DS : arbre "adulte" de savane ; CS : arbre "jeune" de savane.

Périodicité en mois	A	B	D	DS	CS	Total ligne
8	0	0	1	0	0	1
9	0	0	3	2	2	5
10	2	1	0	1	2	6
11	7	12	5	2	2	28
12	18	15	10	3	3	49
13	13	7	7	1	1	29
14	3	2	1	0	0	6
15	1	0	0	0	0	1
16	1	0	0	0	0	1
24	0	2	0	1	1	4
0	9	6	11	2	5	33
Total colonne	54	45	38	10	16	163



a



b

Fig. V.45. Phénologie de la défeuillaison et de la croissance cambiale dans deux types de forêts tropophiles.
a) forêt dense sèche à *Anogeissus* (Ouango-Fitini) ;
b) forêt dense semi-décidue à *Celtis spp.* (Lamto).

accroissements en surface terrière ; pas de figuré : accroissement inférieur à 0,05 %

a : valeurs de l'accroissement en %

% d'arbres totalement défeuillés

% d'arbres partiellement défeuillés

% d'arbres présentant une refoliaison

--- quelques cas d'arbres totalement défeuillés

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

Les jeunes individus des espèces de l'étage supérieur sont nombreux à présenter une périodicité plus longue que le rythme annuel. L'effectif de la classe 13 mois est en effet relativement important parmi eux et l'on a pu mettre en évidence chez certains arbres d'avenir des périodicités allant jusqu'à 16 mois (tabl. V.22), ce qui marque leur relative indépendance vis-à-vis des rythmes climatiques. Une telle indépendance peut aussi être constatée chez des représentants d'espèces de sous-bois où des périodicités plus courtes que le rythme annuel (8 ou 9 mois) sont observées.

Il faut remarquer enfin le comportement assez disparate des jeunes individus d'espèces savanicoles poussant en savane protégée des feux, et en particulier la fréquence relativement moindre de la périodicité de 12 mois chez ces jeunes.

D. DONNEES COMPARATIVES SUR LES ACCROISSEMENTS D'AIRES BASALES EN FORÊT DENSE SECHE A *ANOGEISSUS* (OUANGO-FITINI)

Afin de compléter l'étude comparative des formations forestières de Lamto et de Ouango-Fitini, nous avons mis en place dans cette dernière localité, à la fin de l'année 1979, une série de rubans dendromètres en forêt à Anogeissus. On a pu suivre ainsi, durant plus d'une année de présence régulière sur le terrain, les accroissements mensuels des arbres. La maintenance de cette station, éloignée de plus de 600 km du laboratoire principal, n'a malheureusement pas pu être assurée plus longtemps. Les résultats obtenus n'ont donc pas la précision de ceux de Lamto, mais ils donnent néanmoins une bonne idée de la phénologie de la croissance en circonférence des troncs et un bon ordre de grandeur des accroissements.

La parcelle étudiée, d'une surface de 600 m^2, est caractérisée par l'abondance d'Anogeissus leiocarpus. L'ensemble des arbres cerclés (individus de plus de 20 cm de circonférence) représente une surface terrière de 18 m^2/ha. La flore fait apparaître l'importance des espèces typiquement pionnières dans la région (Anogeissus leiocarpus, Ficus exasperata, Allophylus africanus) espèces dont certaines appartiennent aux formations savanicoles (Diospyros mespiliformis, Acacia sieberiana, Manilkara multinervis, Vitellaria paradoxa, Fagara zanthoxyloides, ...). Le profil architectural (cf. fig. IV.4) montre qu'il s'agit d'une formation imparfaitement structurée. Une seule surface d'inversion morphologique est décelable ; elle correspond à la mise en place de l'ensemble structural supérieur où domine l'Anogeissus. Il s'agit donc d'un peuplement pionnier en fin d'évolution.

TABLEAU V.23

Accroissement annuel d'aire basale pour l'ensemble des arbres étudiés (Ouango-Fitini).

N°	Circonférence initiale cm	Accroissement aire basale %
Acacia sieberiana (MIMOSACEES)		
27	63,4	0
33	36,0	0,56
Anogeissus leiocarpus (COMBRETACEES)		
2	57,2	0,91
4 A	72,4	0,61
4 B	29,2	4,85
5	20,5	6,34
8	25,1	6,64
9	73,9	1,58
10	25,7	4,41
13	21,2	0
14 A	20,0	1,61
14 B	20,0	2,89
17	80,2	2,11
22 A	54,3	3,34
22 B	29,8	4,75
23 A	93,3	1,51
23 B	54,3	2,45
28	71,5	1,52
30	90,7	0,44
32	24,0	4,04
36 A	66,5	0,84
36 B	65,7	0
39	98,5	1,14
Baissea multiflora (APOCYNACEES)		
26	35,5	0
Canthium multiflorum (RUBIACEES)		
19	22,2	1,08
Combretum ghasalense (COMBRETACEES)		
12	20,8	0
20	27,8	0

N°	Circonférence initiale cm	Accroissement aire basale %
Diospyros mespiliformis (EBENACEES)		
25	22,0	1,09
29	20,2	5,42
35	52,7	0
37	29,2	0
40	22,7	7,90
42 A	40,4	5,72
42 B	25,4	2,22
43 A	47,5	4,08
43 B	50,9	0,87
43 C	42,0	1,24
3	25,4	0
Khaya senegalensis (MELIACEES)		
38	137,9	6,45
Malacantha alnifolia (SAPOTACEES)		
34	60,0	3,29
Manilkara multinervis (SAPOTACEES)		
41	36,9	3,94
Piliostigma thonningii (CAESALPINIACEES)		
18	20,5	1,37
24	29,4	0
Pterocarpus erinaceus (PAPILIONACEES)		
6	53,4	4,62
Vitellaria paradoxa (SAPOTACEES)		
7 A	31,5	1,66
7 B	26,3	0
15	25,7	0,78
16	23,5	0
21	44,5	0
31	41,7	0,38
Vitex doniana (VERBENACEES)		
1	73,4	0

Alors qu'à Lamto les plus forts accroissements de surface terrière s'observent en juin-juillet, à Ouango-Fitini c'est au mois d'août que se produit la plus forte croissance. Dans les deux cas la croissance est bien centrée sur la saison des pluies (fig. V.45).

Dans la forêt à Anogeissus de Ouango-Fitini certains individus ont présenté des taux d'accroissement relatif d'aire basale assez élevés : 7,90 % pour un Diospyros mespiliformis de 22,7 cm de circonférence, 6,64 % pour un Anogeissus de 25,1 cm, 6,45 % pour un Khaya senegalensis de 137,9 cm de circonférence, 6,34 % pour un Anogeissus de 20,5 cm. Ces valeurs restent cependant bien inférieures aux valeurs maximales observées à Lamto (tabl. V.23).

Sur l'ensemble de la parcelle, l'accroissement absolu de surface terrière observé en 1980 atteint 0,43 m^2/ha, soit un accroissement relatif de 2,38 %. Ces valeurs sont très voisines de celles observées à Lamto dans des formations similaires. A Lamto en effet, si l'on excepte la parcelle S4, formation très jeune, les accroissements absolus sont compris entre 0,22 et 0,59 m^2/ha. La valeur observée à Ouango-Fitini s'inscrit parfaitement entre ces limites. De plus, la forêt à Anogeissus étudiée comporte un assez fort pourcentage (26 %) d'individus n'ayant présenté aucune croissance : ils appartiennent essentiellement à des espèces savanicoles sur le déclin. Il est donc certain que la valeur de 0,43 m^2/ha d'accroissement annuel ne constitue pas un "plafond" pour les forêts de la région. Il apparaît ainsi que les peuplements forestiers de Lamto et ceux de Ouango-Fitini ont des taux de croissance en surface terrière du même ordre de grandeur, ceci malgré une pluviosité plus faible et surtout une saison sèche plus rigoureuse à Ouango-Fitini. Rappelons qu'en 1979, année où les accroissements ont été mesurés à Ouango-Fitini, le volume annuel des précipitations y a été de 1 088 mm, sensiblement égal à la moyenne pour cette station. A Lamto, où la croissance a été suivie pendant dix ans, la moyenne annuelle des précipitations est supérieure, elle atteint en effet 1 246 mm.

*

Chapitre VI

LITIÈRE ET CHUTE DES FEUILLES EN FORÊT DENSE SEMI-DÉCIDUE (LAMTO) ET EN FORÊT DENSE SÈCHE (OUANGO-FITINI)

La détermination de l'apport de litière au sol par les ligneux est techniquement assez simple, en particulier pour les feuilles, et permet de préciser une étape du cycle de la matière organique qui caractérise l'écosystème étudié.

En région tropicale, le mode de défeuillaison des arbres conduit à établir une distinction physionomique entre divers types forestiers. A ces types -sempervirent, semi-décidu ou décidu- correspond une périodicité plus ou moins accentuée des apports foliaires qui conditionne pour une large part la dynamique des litières et donc le recyclage des éléments minéraux.

Les chutes d'organes morts permettent en outre une estimation des taux de renouvellement de la matière organique et par là une approche de la production primaire. On peut considérer en effet que le poids de feuilles qui retourne annuellement au sol est égal -aux pertes par consommation près- à la production de feuilles, avec toutefois une correction définie par un coefficient de perte de poids au vieillissement. BRAY et al. (1964) admettent ainsi que les feuilles perdent 19 % de leur poids sec avant leur chute et que 7,5 % de la surface foliaire est auparavant prélevée par les consommateurs. BERNHARD-REVERSAT et al. (1979) considèrent que, dans les forêts de basse Côte d'Ivoire, la litière de feuilles fraîches a perdu 20 % de matière sèche avant sa chute. Les différentes estimations réalisées dans diverses forêts tropicales ont montré que les chutes d'organes morts correspondent à environ la moitié de la production épigée primaire nette moyenne (UNESCO, 1979, chap. 10).

A. MATERIEL ET METHODES

A Lamto, la chute des feuilles a été suivie durant deux années consécutives (1972, 1973) sur huit parcelles réparties dans divers faciès forestiers. Ces deux années ont présenté une pluviosité de 1 275,7 mm en 1972 et de 1 263,1 mm en 1973 légèrement supérieure à la moyenne calculée sur 15 ans (1 246 mm entre 1965 et 1980).

La parcelle P1 est installée dans un lambeau forestier où la strate supérieure bien constituée, culmine vers 25 ou 30 m. Les principales espèces participant aux retombées sont Celtis zenkeri, Triplochiton scleroxylon, Ricinodendron heudelotii, Trichilia prieureana, Microdesmis puberula. Il s'agit là d'une vieille formation secondaire où se trouvent les espèces caractéristiques des forêts semi-décidues.

Dans la parcelle P2, située à l'intérieur d'un îlot forestier de plateau, on observe Celtis zenkeri, Chlorophora excelsa, Lonchocarpus sericeus, Cola gigantea, Dialium guineense, Lecaniodiscus cupanioides, Celtis brownii, Drypetes floribunda, Elaeis guineensis.

La parcelle VG se trouve dans un bosquet de bas-fond sur sol sableux clair à hydromorphie temporaire. Erythrophleum guineense, Afzelia africana, Diospyros mespiliformis, Olax subscorpioidea, Garcinia afzelii sont les principales espèces participant aux retombées.

En amont d'une galerie forestière, sur la parcelle TR6, Lonchocarpus sericeus, Detarium senegalense, Pseudospondias microcarpa, Napoleona vogelii, Olax subscorpioidea, Garcinia afzelii forment l'essentiel du couvert.

La parcelle MS est implantée dans un élargissement de la galerie forestière sur terres noires hydromorphes ; floristiquement, elle se caractérise par la présence de Raphia sp. au bord du cours d'eau et de Calamus deeratus. Cola gigantea, Anthostema senegalense, Napoleona vogelii, Olax subscorpioidea sont les principales espèces récoltées.

Les parcelles TR2 et TR4 sont situées dans la partie aval d'une galerie forestière, près du point de confluence avec la forêt riveraine. La composition floristique de la parcelle TR4, où figurent Cynometra megalophylla, Dialium guineense, Lonchocarpus sericeus, Antiaris africana, Drypetes parvifolia, D. floribunda, est assez voisine de celle de la parcelle TR2, à Cynometra megalophylla, Dialium guineense, Drypetes parvifolia, Pancovia bijuga. Sur ces deux parcelles apparaissent des espèces typiques de la forêt riveraine retrouvées sur la parcelle BD, située sur les berges du fleuve, où Manilkara obovata, Cynometra megalophylla, Dialium guineense, Drypetes parvi-

folia, Pancovia bijuga, Lasiodiscus mildbraedii sont les essences dont les feuilles constituent l'essentiel de la litière.

En 1980, une étude comparative consacrée à la chute des feuilles et à l'évolution saisonnière des litières à été entreprise en forêt dense sèche à Ouango-Fitini et en forêt semi-décidue à Lamto où a été mise en place une nouvelle parcelle (P8) dont la flore et l'architecture sont très proches de celles de la parcelle P2 située au sein du même îlot forestier.

Deux parcelles (WF1 et WF2) ont été implantées en forêt dense sèche à Ouango-Fitini. La première, WF1, est caractérisée par l'abondance d'Anogeissus leiocarpus et de beaucoup d'espèces pionnières comme Ficus exasperata, Allophyllus africanus, et d'autres appartenant aux formations savanicoles (Diospyros mespiliformis, Acacia sieberiana, Manilkara multinervis, Vitellaria paradoxa, Fagara zanthoxyloides).

Sur la seconde parcelle, WF2, la flore est plus forestière, avec en particulier Lacaniodiscus cupanioides, Malacantha alnifolia, Mimusops kummel, Monodora tenuifolia, Drypetes floribunda, l'espèce dominante étant Afraegle paniculata.

Pendant l'année 1980, la hauteur des précipitations, sensiblement égale à la moyenne à Ouango-Fitini (1 088 mm), lui a été nettement inférieure à Lamto (1 020 mm).

La récolte des organes caducs des arbres a été faite le plus souvent sur des parcelles de 100 m^2 situées dans des endroits physionomiquement homogènes. Lorsque l'étude des chutes a été faite conjointement avec celle des litières, des parcelles plus grandes ont cependant été nécessaires (2 700 m^2). A l'origine, des cadres métalliques de 1 m^2 à maille de 5 mm ont été utilisés ; par la suite des collecteurs plus légers, en plastique, à maille de 1 mm -plus pratiques pour les stations éloignées- ont été préférés. Ces grillages à mailles fines conviennent par ailleurs mieux à la récolte des espèces à petites feuilles ou folioles, telles les Mimosacées, fréquentes en forêt sèche.

En 1972 et 1973, à Lamto, le ramassage du matériel tombé dans les collecteurs a été hebdomadaire ; en 1980 l'éloignement d'une partie des stations (Ouango-Fitini) n'a permis qu'un ramassage mensuel.

L'évolution saisonnière du poids de litière au sol a été suivie en 1980, sur chacune des parcelles grâce à des relevés trimestriels réalisés sur des surfaces unitaires de 1 m^2. Lors de chacun de ces relevés trois bandes de 8 m^2 ont été prélevées, ce qui représente un échantillonnage d'une

surface totale de 24 m^2. On dispose en outre de relevés réalisés à des dates intermédiaires pour des études de faune du sol sur des superficies de $\frac{1}{16}$ m^2(*). Le matériel récolté a été trié en ses divers composants : bois (de diamètre inférieur à 2 cm), écorces, fruits et organes floraux, fractions fines, feuilles ou fractions de feuilles encore bien constituées de plus de 5 mm, ceci contrairement à ce qui avait été fait en 1972-1973 où seules les feuilles entières ou peu fractionnées avaient été prises en compte dans la partie "feuilles". Il nous est en effet apparu par la suite qu'une part importante du matériel foliaire se trouve sous forme fractionnée, mais apparemment peu décomposée. C'est pourquoi nous l'avons intégrée, en 1980, à la partie "feuilles". Le sort fait, par les divers auteurs, aux "fractions fines" est d'ailleurs très variable, ce qui rend les comparaisons difficiles, la mise au point de normes serait donc utile.

Ce matériel correspond à ce qui est ordinairement appelé l'horizon A_0. Les fractions fines, constituées essentiellement par du matériel foliaire ou ligneux fragmenté, peuvent être considérées comme de la litière en partie décomposée et sont donc assimilées à une couche F. Le reste, qui est du matériel organique non ou peu fragmenté, représente la couche L.

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

- a) bois encore bien constitué dont la forme initiale n'est pas altérée ;
- b) bois décomposé où l'on distingue deux catégories :
  - . De_1, qui est du bois peu dense, friable et qui est le résultat d'une décomposition proprement dite ;
  - . De_2, qui est un squelette de bois dur, probablement le résultat d'une érosion du matériel ligneux le moins dur, c'est vraisemblablement l'oeuvre des termites ;
- c) écorces.

Parallèlement aux apports de feuilles, les variations de l'humidité du sol ont été suivies à Lamto sur chaque parcelle en 1972 et 1973, grâce à des sondages hebdomadaires effectués à la tarière entre 40 et 50 cm de profondeur, suivis de pesées et d'une dessication à 105°C. Par la suite, la détermination des taux d'humidité correspondant aux pF 4,2 et 2,5 a été faite à l'aide de presses à membranes(**).

(*) Relevés dus à J.-M. Leroux

(**) Travail réalisé grâce à Mr. G. Vannier, que nous remercions vivement.

B. CHUTES D'ORGANES CADUCS

1. Phénologie de la défoliation

En forêt dense sèche, à Ouango-Fitini, comme en forêt dense semi-décidue, à Lamto, la chute des feuilles présente un rythme très net : elle se produit massivement de décembre à février. Le phénomène est cependant plus accentué à Ouango-Fitini qu'à Lamto, où des défoliations importantes peuvent se produire chez certaines espèces dès septembre (fig. VI.1 à VI.7). De plus, des différences assez nettes existent à Lamto entre les divers types forestiers. C'est ainsi que dans la forêt riveraine (BD) et en aval des forêts galeries (TR2, TR4) les retombées sont moins variables au long de l'année que dans les forêts de plateau (P1, P2).

Au comportement décidu, où la chute des feuilles se fait massivement en une seule fois, s'oppose le comportement sempervirent où la chute des feuilles est ininterrompue, ce qui n'exclut cependant pas l'existence de rythmes. Le premier cas se trouve illustré chez les émergents Chlorophora excelsa, Antiaris africana et les arbres des strates supérieures Triplochiton scleroxylon, Ricinodendron heudelotii, Celtis zenkeri. Le second cas est principalement réalisé dans les strates moyenne et basse, avec Drypetes floribunda, D. parvifolia, Trichilia prieureana, mais il existe aussi chez certains grands arbres, par exemple Cynometra megalophylla, espèce caractéristique de la forêt riveraine (fig. VI.2, VI.3, VI.4).

Une dissemblance nette s'observe cependant entre les cycles des années 1972 et 1973 sur toutes les parcelles et pour la plupart des espèces. Elle concerne, chez la majorité des espèces -sempervirentes ou décidues-, la chute plus régulière des feuilles et à un taux plus fort durant la seconde moitié de 1973 que pendant la même période en 1972.

Chez les espèces décidues, on a ainsi enregistré, dans certains cas depuis le mois de mai 1973, un apport continu de feuilles, parfois important (Celtis zenkeri). En 1972 au contraire, la chute des feuilles s'était produite le plus souvent de façon massive à la saison sèche, avec de très faibles apports préalables. Le fait est très net sur P1 où, de début mai à la fin août 1972, la teneur du sol en eau avoisine à plusieurs reprises le taux correspondant au pF 4,2. Ces conditions édaphiques assez sèches limitent probablement la croissance terminale, ce qui se traduit par une chute des feuilles très faible. En 1973, en revanche, l'alimentation du sol en eau est meilleure à partir de mai et la chute des feuilles plus importante et plus régulière chez de nombreuses espèces est le signe sans

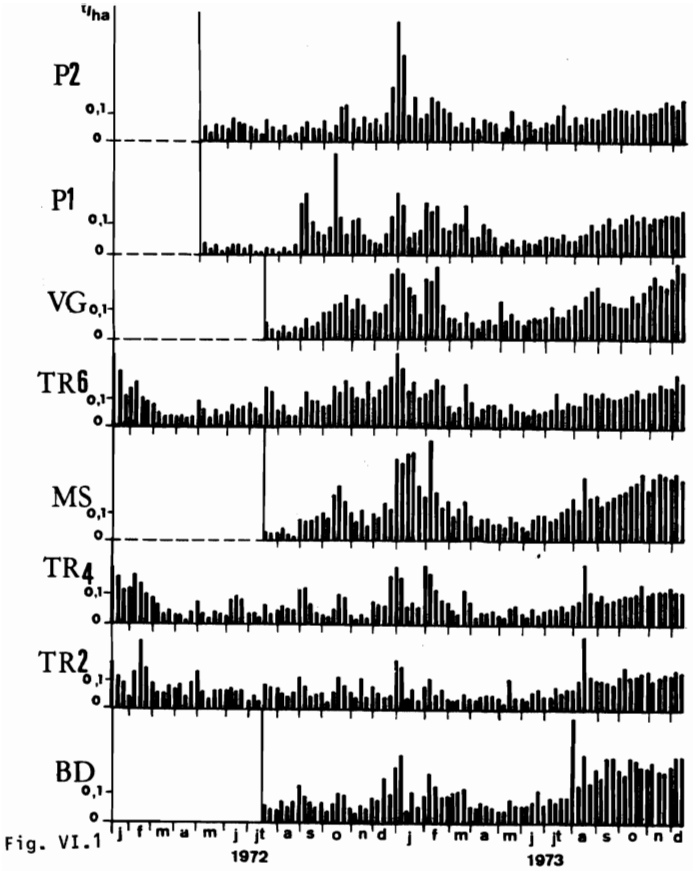


Fig. VI.1

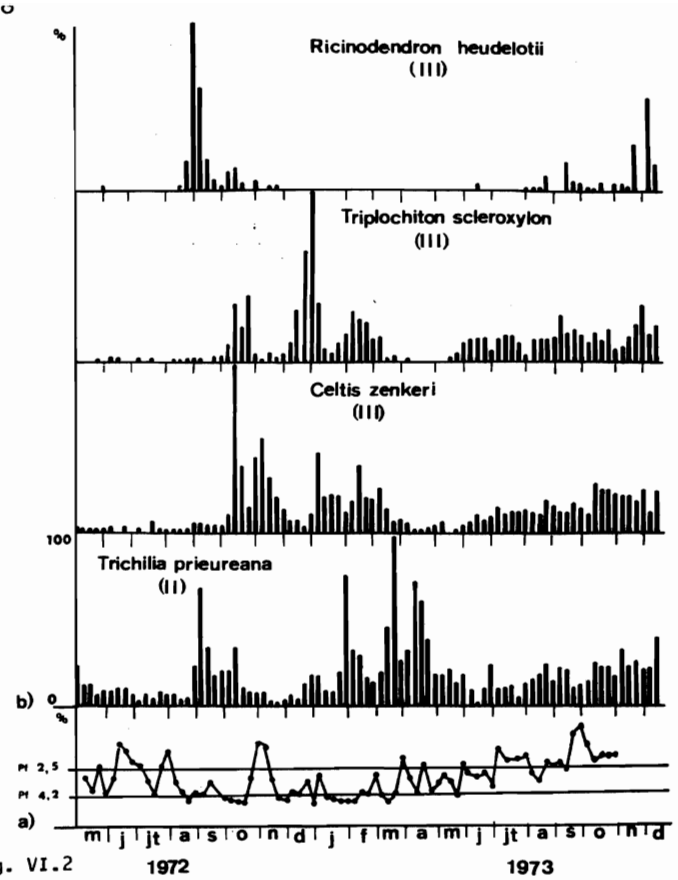


Fig. VI.2

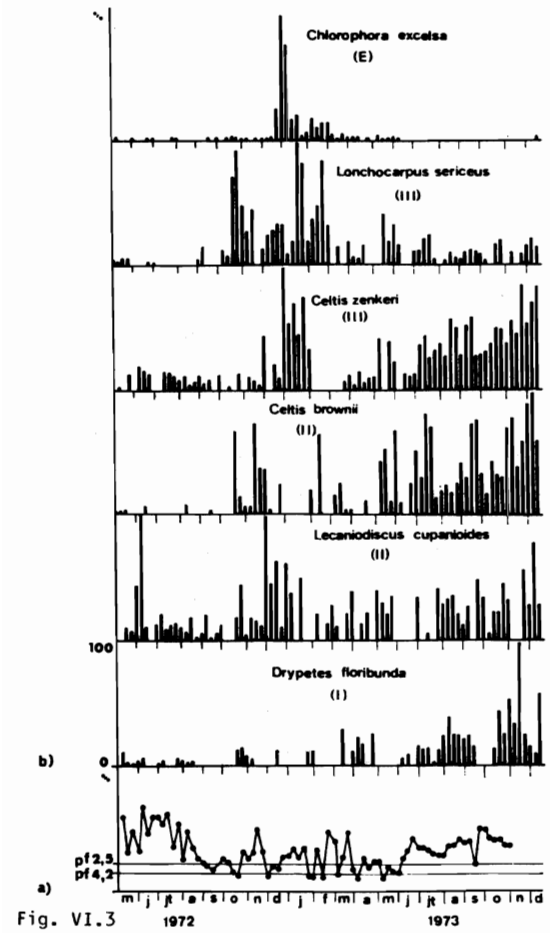


Fig. VI.3

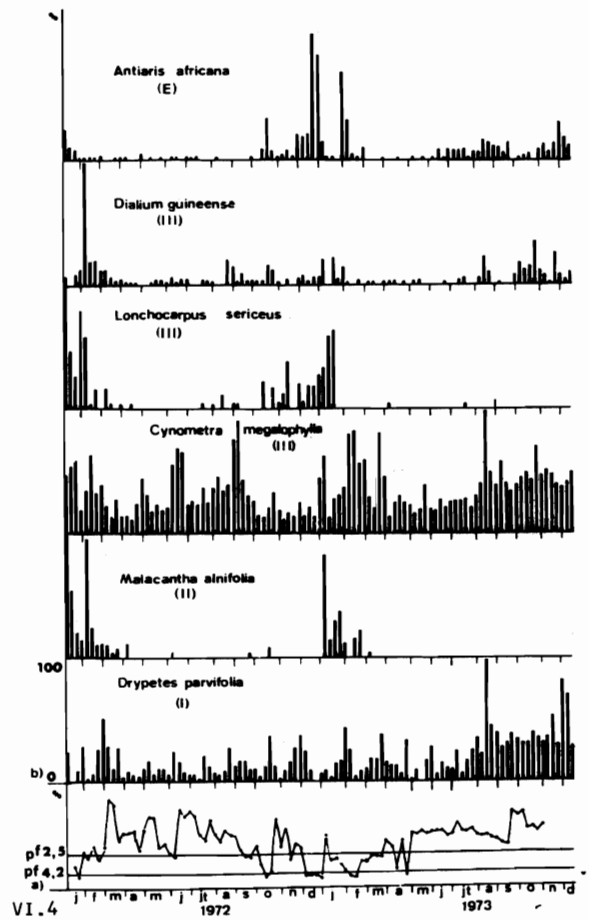


Fig. VI.4

Fig. VI.1. Phénologie de la défoliation, correspondant à l'ensemble des espèces sur diverses parcelles.

P2, P1 : forêt de plateau ; VG, TR6, MS, TR4, TR2 : galerie forestière d'amont en aval ; BD : forêt riveraine.

Fig. VI.2 à VI.4. Relations entre l'humidité du sol et la chute des feuilles de différentes espèces sur les parcelles P1 (fig. VI.2), P2 (fig. VI.3) en forêt de plateau et TR4 (fig. VI.4) en galerie forestière.

a : rythme de l'humidité du sol entre 40 et 50 cm de profondeur (en ordonnée : valeur en pour cent du poids de sol sec) ; b : phénologie de la défeuillaison chez quelques espèces (en ordonnée les chutes de feuilles sont représentées, pour chaque espèce, en pourcentage par rapport à la valeur maximale enregistrée pendant la période d'étude ; II : strate moyenne ; III : strate supérieure ; E : émergents.

doute d'une bonne croissance terminale (fig. VI.2).

L'abscission du matériel foliaire qui constitue généralement une réponse aux contraintes du milieu peut en effet être liée aussi à la croissance, ainsi que le souligne TOMLINSON (in ADDICOT, 1976) : *"abscission is a phenomenon of growth... In an evergrowing tree, like Rhizophora, phenologic studies have shown that abscission is a very important process in maintaining a constant number of leaves in each shoot. During periods of rapid growth there is a rapid leaf loss ; during periods of slow growth there is a slow leaf loss"*. Ce phénomène est ordinairement attribué à des relations hormonales au sein de la plante et en particulier au fait que le faible taux d'auxine dans les feuilles les plus éloignées de l'apex est un facteur favorable à l'abscission.

Par ailleurs, le déroulement de la défoliation sur les parcelles P1 et P2 à la fin de l'année 1972 peut fournir une illustration du rôle d'un assèchement poussé du sol. Il a déjà été mentionné que P1 et P2, installées en forêt de plateau, ont une composition floristique voisine, mais les graphiques des rythmes annuels de l'humidité du sol traduisent une différence sensible due au fait que la station P2 semble bénéficier d'un léger approvisionnement par la nappe. Aussi la phénologie de la défeuillaison est-elle sensiblement différente sur les deux parcelles. Sur P2, en 1972, les maximums de retombées se situent principalement en décembre et janvier, tandis que, sur P1, la défeuillaison apparaît, de manière brusque, dès la fin du mois d'août (fig. VI.2 et VI.3). Ces importantes défeuillaisons concernant Ricinodendron heudelotii, Triplochiton scleroxylon (sur P1) correspondent à une série de forts assèchements du sol. En 1973, en revanche, sur cette même parcelle, de telles défeuillaisons précoces ne se produisent pas, car l'alimentation en eau du sol est meilleure.

L'ensemble de ces observations étayent l'idée d'un rôle important des facteurs hydriques dans la phénologie de la défoliation. Si l'humidité est moyenne ou forte, la chute des feuilles est relativement régulière et importante. Si l'humidité est limitante, la chute des feuilles est faible, un assèchement poussé pouvant toutefois amener une défeuillaison précoce.

La réponse des individus à ces conditions hydriques peut varier selon leur sensibilité spécifique, la période du cycle phénologique concerné, l'architecture de leur système racinaire et sans doute aussi le niveau de leur couronne dans la stratification forestière, ce qui peut se traduire par une forte variabilité inter-individuelle.

2. Phénologie des chutes de bois, fleurs et fruits

Il n'est pas apparu de périodicité dans les chutes de bois, qui sont par ailleurs très irrégulières et variables d'une année à l'autre. De plus, la variabilité spatiale des apports est toujours grande à l'intérieur d'une même station (DEVINEAU, 1976, 1982).

Les chutes de fruits, graines et organes floraux présentent aussi une très grande variabilité, tant entre parcelles que, d'une année sur l'autre, sur une même parcelle (DEVINEAU, 1976, 1982). Une certaine périodicité des apports se manifeste cependant, comme le montre la figure VI.8 qui traduit la répartition saisonnière des chutes de fruits sur les diverses parcelles de Lamto et de Ouango-Fitini. Cette représentation n'est cependant qu'une simple indication sur la phénologie des espèces barochores, car les résultats exprimés en poids privilégient les espèces à fruits lourds. C'est ainsi que sur les parcelles à Cynometra megalophylla (Lamto) et à Afraegle paniculata (Ouango-Fitini), ces deux espèces fournissent à elles seules, dans chaque cas, plus de 80 % des apports.

A Lamto, sur les sites étudiés les chutes les plus importantes ont eu lieu pendant la saison sèche et plus encore pendant le début de la saison des pluies (avril-mai(*)). A Ouango-Fitini, les chutes de fruits ont été abondantes pendant la saison sèche (décembre à avril) en forêt à Anogeissus et au début de la saison des pluies (mai, juin, juillet) en forêt à Afraegle.

3. Données pondérales sur les chutes des divers éléments

De la comparaison des valeurs moyennes relatives à la chute des feuilles à Lamto en 1972 et 1973 (tabl. VI.1), il ressort que la parcelle MS est la plus productive : sa flore est aussi la plus hygrophile. Viennent ensuite les parcelles BD et VG, qui sont de même caractérisées par une flore de lieux humides, la première de bord de cours d'eau, la seconde de bas-fonds. Les parcelles P1, P2, TR6 et TR4 ont des retombées assez semblables, voisines de 5t/ha/an. La valeur des retombées est au contraire plus faible sur TR2, où la forêt présente divers caractères -floristiques, physionomiques et quantitatifs- de peuplement âgée (DEVINEAU, 1975).

(*) LIEBERMAN (1982) indique que, dans des forêts ghanéennes semblables à celles de Lamto, les espèces à fruits charnus fructifient principalement pendant la saison humide, alors que les espèces à fruits secs le font pendant la saison sèche.

TABLEAU VI.1

Apports annuels de litière dans différentes formations forestières à Lamto.

Type de formation	Parcelle	Année	n collecteurs	Feuilles t/ha	σ	Bois et écorces t/ha	σ	Fruits t/ha	Total t/ha	σ
Forêt de plateau	P1	1973	10	5,0	0,4	0,6	0,6	-	5,6	0,6
	P2	1973	10	5,2	0,3	2,0	4,0	0,2	7,4	3,5
	P8	1980	16	4,9	1,5	0,9	0,9	0,07	5,9	2,3
Forêt galerie	VG	1973	16	6,5	0,5	0,7	0,6	0,9	8,1	0,8
	TR6	1972	10	5,2	0,6	1,5	1,1	0,4	7,1	1,8
	TR6	1973	10	5,6	0,6	0,8	0,5	0,2	6,6	0,7
	MS	1973	16	7,6	0,6	0,5	1,1	0,4	8,5	1,0
	TR4	1972	10	4,2	0,5	1,4	1,4	1,2	6,8	1,5
	TR4	1973	10	4,7	0,4	0,8	0,7	0,1	5,6	1,0
	TR2	1972	10	4,2	0,4	1,1	0,6	-	5,3	0,7
	TR2	1973	10	4,3	0,2	0,9	0,6	-	5,2	0,8
Forêt riveraine	BD	1973	16	6,7	0,5	0,9	0,6	-	7,7	0,8

En 1980, les apports annuels de feuilles sont d'environ 5 t/ha dans la forêt à Celtis de Lamto -valeurs qui correspondent bien à celles obtenues en 1972 et 1973-, ainsi que dans la forêt à Anogeissus de Ouango-Fitini. Ils sont légèrement supérieurs (6,8 t/ha) dans la forêt à Afraegle de Ouango-Fitini, qui représente un faciès relativement humide de la forêt dense sèche (tabl. VI.2).

La part des feuilles dans l'ensemble des fractions récoltées est de 69 % pour WF1 et de 50 % pour WF2 à Ouango-Fitini, valeurs sensiblement inférieures à celles trouvées à Lamto (80 %). La différence provient de la part plus importantes des écorces, fruits et organes floraux dans les deux forêts de Ouango-Fitini où les chutes annuelles de l'ensemble du matériel végétal sont ainsi relativement plus importantes qu'à Lamto. Sur la parcelle WF2, les fortes valeurs obtenues pour les fruits et les organes floraux sont dues aux gros fruits d'Afraegle paniculata, espèces qui assure la majorité du recouvrement sur la parcelle.

Dans les forêts à Celtis de Lamto, les quantités d'azote, de potassium et de phosphore retournées annuellement au sol par l'intermédiaire des feuilles et du petit bois ont pu être estimées grâce à l'analyse des feuilles et du bois des différentes espèces présentes sur les parcelles étudiées (tabl. VI.3). Les organes analysés ont été prélevés au moment de leur chute sur les collecteurs, une seule fois au cours de l'année. Les résultats obtenus sont très voisins de ceux indiqués par BERNHARD-REVERSAT (1975) pour ses parcelles de forêt sempervirente sur sables tertiaires du Banco (tabl. VI.4).

TABLEAU VI.2

Apports annuels de litière à Ouango-Fitini et à Lamto en 1980.
a) Valeurs annuelles des apports ; année 1980 (en t/ha). $\bar{x}$: moyenne ; cv : coefficient de variation ($\frac{\sigma}{\bar{x}}$ x 100 ; σ = écart-type).
b) Comparaison des valeurs moyennes (Probabilités pour que les moyennes comparées soient différentes). Le nombre d'échantillons étant relativement faible (10 à Lamto, 15 à Ouango-Fitini) les valeurs moyennes ont été comparées deux à deux à l'aide d'un test non paramétrique (rang).
LAM : Lamto ; WF_1 : Ouango-Fitini forêt à *Anogeissus* ; WF_2 : Ouango-Fitini forêt à *Afraegle*.

a)

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

b)

Feuilles

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

Bois

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

Ecorces

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

Pétioles

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

Fruits

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

TABLEAU VI.3

Teneur en azote, phosphore et potassium des feuilles, au moment de leur chute, pour différentes espèces de forêt semi-décidue (Lamto). *Résultats dus à l'obligeance du Dr. W. SCHMIDT de l'Université de Göttingen.*

	N %	s	P ppm	s	K %	s
ANACARDIACEES						
Pseudospondias microcarpa	0,687	0,011	373	0	0,38	0,01
ANNONACEES						
Uvaria ovata	1,943	0,025	687	33	0,49	0,02
CAESALPINIACEES						
Afzelia africana	2,136	0,032	1682	37	0,83	0,02
Cynometra megalophylla	1,176	0,019	796	10	0,26	0,01
Detarium senegalense	0,969	0,008	364	11	0,19	0,01
Dialium guineense	1,116	0,006	584	13	0,32	0,01
Erythrophleum guineense	1,902	0,011	681	9	0,23	0,00
Griffonia simplicifolia	1,651	0,049	688	15	0,51	0,01
EBENACEES						
Diospyros ferrea	2,264	0,018	865	12	0,61	0,00
EUPHORBIACEES						
Anthostema senegalense	1,117	0,033	495	16	0,83	0,02
Drypetes floribunda	1,508	0,027	1006	49	0,67	0,02
Ricinodendron heudelotii	1,957	0,017	1043	8	0,42	0,01
GUTTIFERES						
Garcinia afzelii	1,212	0,029	584	21	0,73	0,01
LECYTHIDACEES						
Napoleona vogelii	1,428	0,018	881	18	0,39	0,01
MELIACEES						
Trichylia prieureana	1,912	0,059	1265	39	1,10	0,01
MORACEES						
Antiaris africana	1,061	0,011	453	10	0,43	0,01
Chlorophora excelsa	1,543	0,016	652	3	0,32	0,01
OLACACEES						
Olax subscorpioidea	1,069	0,012	4274	4	2,09	0,00
PAPILIONACEES						
Lonchocarpus sericeus	1,613	0,005	572	16	0,28	0,01
Platysepalum hirsutum	0,856	0,013	409	1	0,23	0,00
RHAMNACEES						
Lasiodiscus mildbraedii	1,656	0,008	654	2	0,46	0,00
SAPINDACEES						
Lecaniodiscus cupanioides	1,271	0,017	544	22	0,36	0,01
Pancovia bijuga	1,156	0,001	387	9	0,34	0,01
SAPOTACEES						
Manilkara obovata	0,979	0,006	712	30	0,42	0,01
Mimusops kummel	0,903	0,009	395	6	0,21	0,00
STERCULIACEES						
Cola gigantea	0,987	0,019	616	17	0,58	0,01
Triplochiton scleroxylon	1,710	0,013	632	3	0,91	0,02
ULMACEES						
Celtis zenkeri	1,867	0,029	515	2	0,37	0,01
Petit bois mort (Ø < 2 cm) (toutes espèces confondues)	0,856	0,013	409	1	0,23	0,00

TABLEAU VI.4

Apports annuels d'azote, phosphore et potassium par les chutes de feuilles et de bois dans différentes forêts africaines.

Source	Formation	Lieu	Matériel	N (kg/ha/an)	P (kg/ha/an)	K (kg/ha/an)	Matière sèche t/ha/an	N %	P %	K %
BERNHARD-REVERSAT (1975)	Forêt sempervirente humide	Banco (plateau) Côte d'Ivoire	feuilles	140	6	20	8,2	1,71	0,070	0,20
			bois	20	0,1	3	2,6	0,84	0,004	0,12
		Banco (talweg) Côte d'Ivoire	feuilles	140	13	70	7,4	1,89	0,180	0,95
			bois	9	1	2	1,1	0,82	0,090	0,18
		Yapo Côte d'Ivoire	feuilles	90	3	20	7,1	1,27	0,040	0,28
			bois	8	0,2	1	1,5	0,53	0,013	0,07
NYE (1961)	Forêt de transition sempervirente semi-décidue	Kade Ghana	feuilles	200	7	70	7,4	2,70	0,095	0,95
			bois	4	3	6				
présent travail	Forêt semi-décidue secondaire à *Celtis-Triplochiton*	Lamto (plateau, P1) Côte d'Ivoire	feuilles	86	4	37	5,0	1,72	0,080	0,74
			bois	5	0,2	1,4	0,6	0,83	0,024	0,23
		Lamto (plateau, P2) Côte d'Ivoire	feuilles	86	4	23	5,2	1,65	0,077	0,44
			bois	17	0,8	5	2,0	0,85	0,040	0,25

C. LITIERES

1. Evolution saisonnière du poids de litière au sol

Elle a été suivie sur les trois parcelles implantées en 1980, l'une à Lamto en forêt à Celtis, les deux autres à Ouango-Fitini en forêt à Anogeissus et en forêt à Afraegle (fig. VI.5, VI,6 et VI.7).

Sur chacune des trois stations les variations du poids de feuilles au sol au cours du cycle saisonnier sont hautement significatives (tabl. VI.5a). Les maximums s'observent à la fin de la saison sèche, après la défeuillaison. Les valeurs sont alors du même ordre de grandeur dans la forêt à Celtis de Lamto que dans la forêt à Anogeissus de Ouango-Fitini, mais elles sont supérieures dans la forêt à Afraegle. Les valeurs minimales sont enregistrées en fin de saison pluvieuse (octobre-novembre) ; le poids des feuilles au sol est alors plus important à Lamto qu'à Ouango-Fitini (tabl. VI.5c). Les valeurs extrêmes du poids de litière de feuilles sont de 3,9 t/ha en février et de 0,5 t/ha en octobre pour la forêt à Anogeissus, de 5,2 t/ha en mars et de 0,6 t/ha en novembre pour la forêt à Afraegle, enfin de 3,7 t/ha en février et 1,1 t/ha en novembre pour la forêt à Celtis.

Les variations saisonnières du poids de bois au sol ne sont, elles, pas significatives. Le poids moyen de petit bois (diamètre inférieur à 2 cm) est de 1,5 t/ha à Lamto et de 0,8 t/ha à Ouango-Fitini (tabl. VI.5b), quant au poids de gros bois (de diamètre compris entre 2 et 16 cm), il est de 11 t/ha en forêt à Celtis à Lamto, de 10 t/ha en forêt à Anogeissus et de 13 t/ha en forêt à Afraegle à Ouango-Fitini (tabl. VI.6). Seul parmi les catégories distinguées, le poids de bois en décomposition au sol (De_1) est supérieur dans la forêt à Celtis de Lamto. Cette relative accumulation de bois mort dans la forêt à Celtis peut résulter d'une plus faible vitesse de décomposition du matériel ligneux. Quant au poids des écorces au sol c'est à Ouango-Fitini qu'il est le plus élevé, ce qui correspond au résultat obtenu pour les chutes. Enfin le bois décomposé (catégorie De_2) qui n'a pas été rencontré à Lamto, représente de 1 à 4 % du poids de bois au sol à Ouango-Fitini.

Les fractions fines (de moins de 5 mm) correspondent en moyenne à 4 % du poids de l'ensemble de la litière à Lamto, un peu moins (3 %) à Ouango-Fitini. La proportion des fractions fines n'est cependant pas constante au cours de l'année : elle est maximale en début de saison des pluies dans les deux types de forêts et représente alors dans les deux cas environ 7 % du poids de la litière.

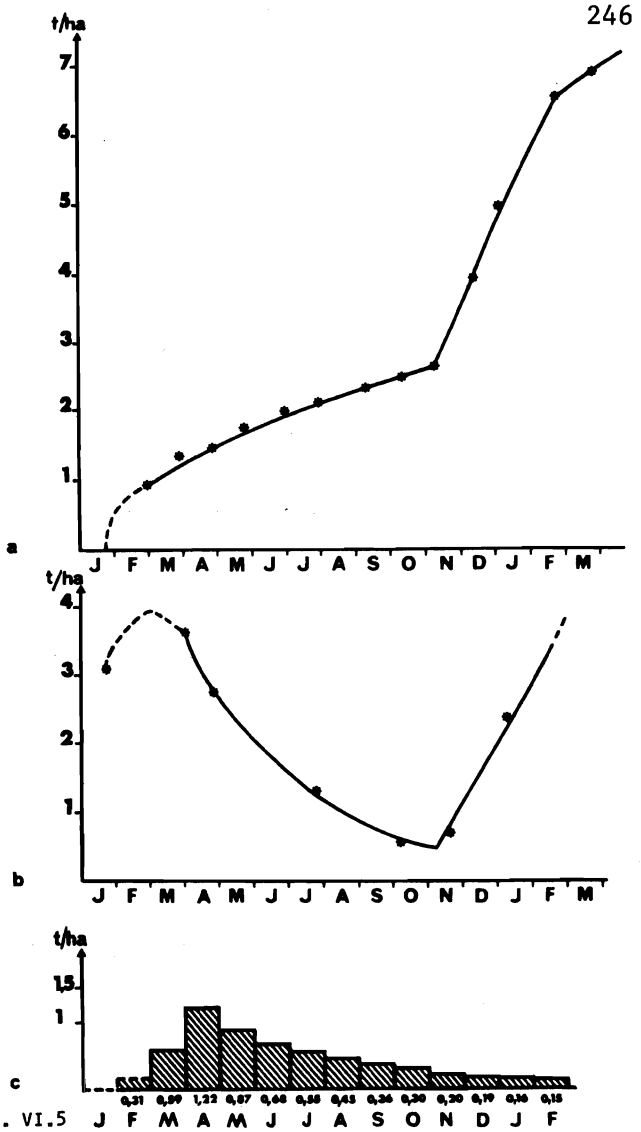


Fig. VI.5

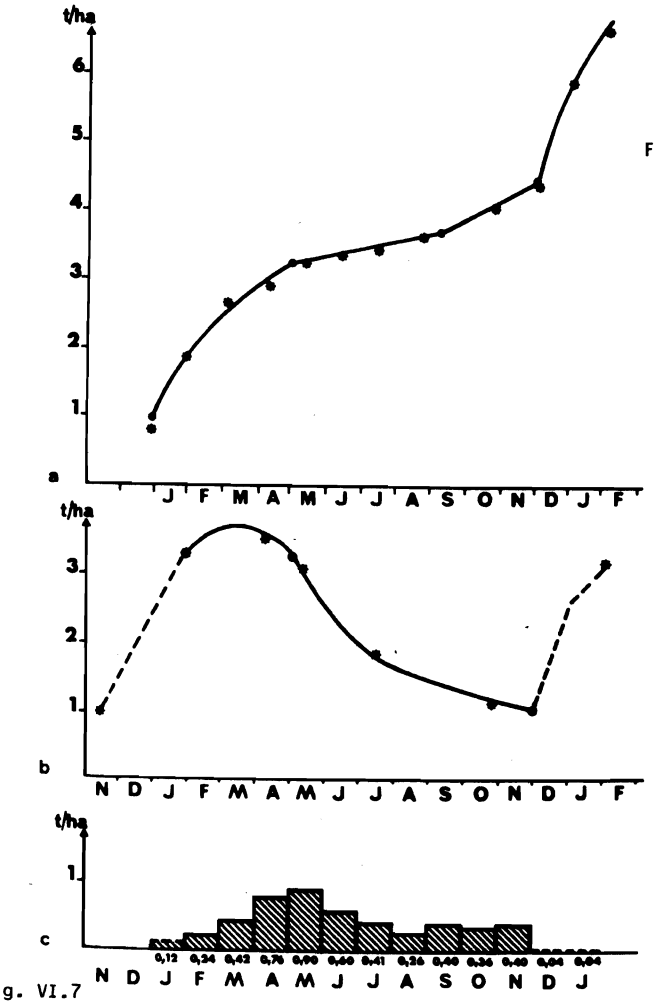


Fig. VI.7

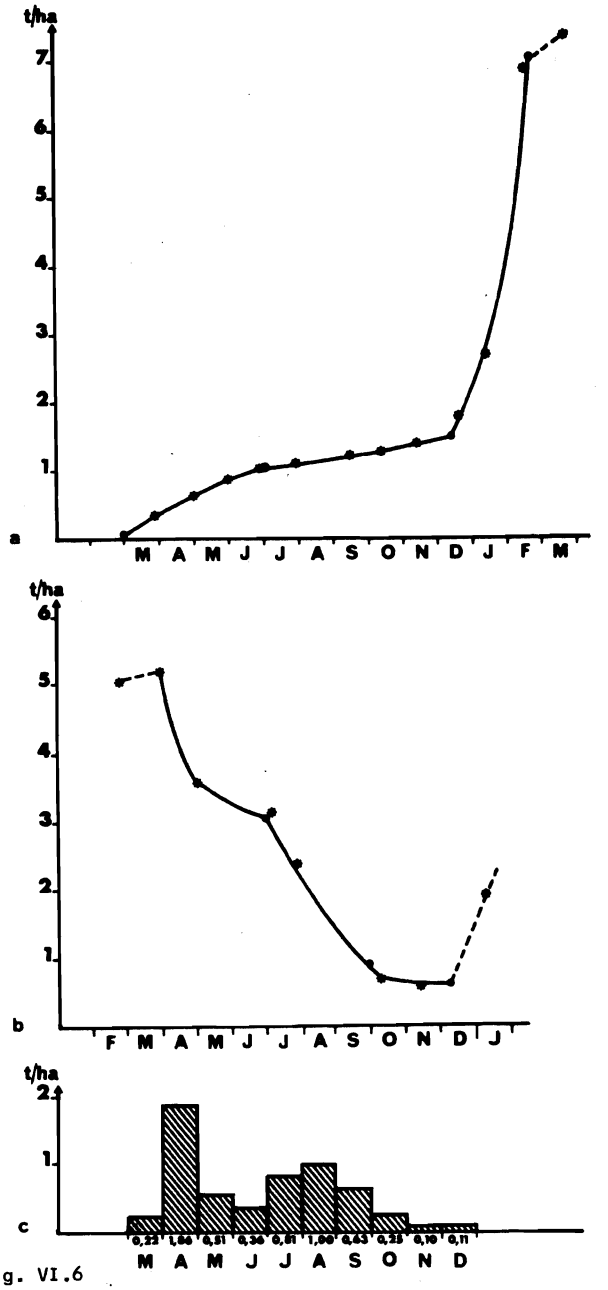


Fig. VI.6

Fig. VI.5 à VI.7. Evolution saisonnière des litières de feuilles dans différents types de forêts tropophiles.
Fig. VI.5 : forêt dense sèche à *Anogeissus* (Ouango-Fitini) ; fig. VI.6 : forêt dense sèche à *Afraegle* (Ouango-Fitini) ; fig. VI.7 : forêt dense semi-décidue à *Celtis spp.* (Lamto).
a : chute des feuilles (courbe cumulée) ; b : évolution du poids de litière de feuille au sol ; c : valeurs mensuelles calculées du taux absolu de décomposition.

TABLEAU VI.5

Evolution saisonnière des litières en forêt semi-décidue (Lamto) et en forêt dense sèche (Ouango-Fitini). Comparaison des variations saisonnières du poids de feuilles au sol (a), du poids de bois au sol (b), et comparaison des poids de feuilles et de bois au sol entre stations (c) (en t/ha).
NDL_1, NDL_2 : nombre de de degrés de liberté ; D : différence, - : non significative, + : significative (0,05), ++ : hautement significative (0,01).
LAM : Lamto forêt à *Celtis* ; WF_1 : Ouango-Fitini forêt à *Anogeissus* ; WF_2 : Ouango-Fitini forêt à *Afraegle*.

a)

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

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

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

b)

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

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

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

c)

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

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

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

TABLEAU VI.6

Poids du matériel ligneux au sol (en t/ha). (Bois de diamètre compris entre 2 et 16 cm).
WF_1 : forêt à *Anogeissus de* Ouango-Fitini ; WF_2 : forêt à *Afraegle* de Ouango-Fitini ; LAM : forêt à *Celtis* de Lamto. NDL_1, NDL_2 : nombre de degrés de liberté ; F : F de l'analyse de variance ; P (F) : probabilité pour qu'au moins une des moyennes soit différente des autres. De_1, De_2 : bois décomposé.

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

2. Coefficient de décomposition

A partir du poids de litière présent sur le sol à un moment donné et du poids des apports pendant un intervalle de temps déterminé, différents auteurs (JENNY et al., 1949 ; GREENLAND et al., 1959 ; OLSON, 1963) ont proposé plusieurs méthodes pour le calcul de coefficients de décomposition. Deux cas sont habituellement considérés : les forêts décidues, où la chute des feuilles est très localisée dans le temps, et les forêts sempervirentes avec apports continuels de litière.

La formule préconisée par OLSON (1963) est valable dans le cas d'apports continuels sans variation saisonnière -ou à variation très faible- du volume des chutes. Le coefficient k de décomposition vaut alors $k = \frac{L}{X}$, où L est l'apport de litière pendant l'intervalle de temps considéré et X le poids de litière au sol à l'instant t.

Dans des forêts décidues, où la chute des feuilles intervient dans un intervalle de temps très court, JENNY et al. (1949) proposent la formule $k' = \frac{A}{fe + A}$, où fe représente le poids minimal de litière au sol avant la chute des feuilles et A le poids des apports, en supposant vérifiée l'égalité FE = fe + A, FE étant le poids maximal de litière au sol juste après la chute des feuilles. Les courbes cumulées des chutes de feuilles montrent qu'à Ouango-Fitini l'apport est limité dans le temps et qu'on peut donc opter pour le calcul de k' (fig. VI.6 et VI.7). A Lamto, en revanche les chu-

tes sont plus étalées et le choix entre k' et k est plus délicat (DEVINEAU, 1976) ; en fait, ils conviennent dans ce cas assez mal l'un et l'autre. Comme l'évolution du poids de litière de feuille passe par un minimum en fin de saison des pluies et par un maximum en fin de saison sèche, il paraît néanmoins préférable d'utiliser k' pour la litière de feuilles aussi bien à Lamto qu'à Ouango-Fitini. Pour le bois, en revanche, ni les chutes, ni le poids au sol ne présentent de variations significatives au cours de l'année et il vaut mieux utiliser k.

Le calcul de k et de k' ne peut, en principe, s'appliquer qu'à un écosystème en équilibre. C'est pratiquement le cas dans nos forêts puisque les parcelles sont implantées dans des formations assez âgées pour être proches d'un état d'équilibre.

Lorsque les relevés sont suffisamment fréquents au cours de l'année, une autre méthode de calcul permet d'établir un taux absolu de décomposition D sur des périodes plus courtes. Dans le cas présent les valeurs ont été calculées pour des périodes de trente jours à partir des courbes cumulées des chutes et de celles de l'évolution du poids de litière au sol, préalablement "lissées" par ajustement à différents modèles (DEVINEAU, 1982). D se calcule alors à partir du poids L_1 de litière en place au temps t_1, du poids L_2 de litière en place au temps t_2 et des apports C entre ces deux dates, par la formule :

$$D = L_1 + C - L_2 \quad (t/ha)$$

Si l'on examine, dans un premier temps, les valeurs obtenues pour l'année pour le coefficient k', on constate qu'elles sont sensiblement plus faibles à Lamto (0,81) qu'à Ouango-Fitini (0,91 et 0,92), ce qui indique une vitesse de disparition du matériel foliaire un peu moins rapide à Lamto (tabl. VI.7). Cependant, la chute des feuilles, plus étalée à Lamto, a pour effet d'augmenter fe et par conséquent de diminuer k'. On ne peut donc conclure avec certitude à une différence dans les vitesses de disparition du matériel foliaire entre les deux stations en utilisant ce type de calcul.

La vitesse de décomposition du bois, calculée avec k, est en revanche bien moins rapide à Lamto qu'à Ouango-Fitini (tabl. VI.7). Des études de faune du sol ont effectivement montré que les insectes consommateurs de litière sont plus abondants dans les forêts denses sèches de Ouango-Fitini que dans les forêts semi-décidues de Lamto.

En particulier, l'abondance à Ouango-Fitini du termite Macrotermes bellicosus, qui se nourrit de feuilles et surtout de bois mort, peut y expliquer

TABLEAU VI.7.

Coefficients de décomposition pour quelques forêts africaines. (1) Bois de diamètre inférieur à 2 cm. (2) k et k' calculés d'après les valeurs dans le tableau : L, A = apport annuel de litière ; $X = \frac{\text{mini + maxi}}{2}$; fe = mini. (3) Donné par l'auteur. (4) D'après les courbes données par HOPKINS (1966, p. 691). (5) Calculé d'après les valeurs obtenues par HOPKINS (1966) : perte de poids = 50 % en 7 mois à Olokemeji, deux fois moins vite à Omo. Maxi : poids maximal de litière au sol après la chute des feuilles ; mini : poids minimal de litière au sol avant la chute des feuilles.

Type de formation	Lieu	Latitude	Auteur	Litière de feuilles					Bois au sol (1)		
				maxi (t/ha)	mini (t/ha)	$\frac{\text{mini}}{\text{maxi}}$ (%)	$k^{(2)} = \frac{L}{X}$	$k'^{(2)} = \frac{A}{A+fe}$	poids moyen (t/ha)	$k = \frac{L}{X}$	1/2 décomposition (années)
Forêt dense humide sempervirente	Banco-plateau (Côte d'Ivoire)	5°21 N	BERNHARD-REVERSAT, 1972	4,0	1,0	25	3,3	0,9	-	-	-
Forêt dense semi-décidue	Kade (Ghana)	6°09 N	JOHN, 1973	-	-	-	2,5 (3)	-	1,8	0,5	1,4
Forêt dense semi-décidue	Lamto-plateau (Côte d'Ivoire)	6°13 N	DEVINEAU, 1982	3,7	1,1	30	2,1	0,8	1,5	0,6	1,2
Forêt dense humide	Omo (Nigeria)	6°43 N	HOPKINS, 1966	5,5 (4)	2,0 (4)	40	1,9	0,8	-	-	1,2 (5)
Forêt dense semi-décidue	Olokemeji (Nigeria)	7°26 N	HOPKINS, 1966	4,7 (4)	0,5 (4)	11	1,8	0,9	-	-	0,6 (5)
Forêt dense sèche	Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire)	9°35 N	DEVINEAU 1982	3,9	0,5	13	2,3	0,9	0,8	1,2	0,6

la disparition plus rapide de ces matériaux. C'est ainsi que LEPAGE (1982, 1983) a trouvé une forte densité de ce termite (3,83 g -poids frais-/m^2) dans la forêt à Anogeissus sur la parcelle d'étude WF1, la densité n'étant que 2,59 g/m^2 sur le plateau latéritique, 1,10 g/m^2 en forêt claire et 0,45 g/m^2 en savane arbustive. En se fondant sur la valeur établie par COLLINS (1977) de 140 mg -poids sec- consommés par gramme -poids frais- de termite et par jour, on obtient pour WF1, une consommation totale de 195 g/m^2/an (LEPAGE, comm. pers.) soit environ 27 % de la production annuelle de litière (7,19 t/ha/an).

Dans les deux forêts de Ouango-Fitini les histogrammes des taux absolus de décomposition, calculés à l'aide du coefficient D, indiquent que les valeurs sont plus élevées en avril (fig. VI.6, VI.7). Or ce mois a été caractérisé en 1980 par le début des pluies, avec une alternance de périodes sèches et humides particulièrement favorables, on le sait, à l'action des micro-organismes du sol. Le taux de décomposition dans la forêt à Anogeissus reste cependant assez élevé pendant la saison sèche, ce qui pourrait être mis en relation avec l'importance des termites dans ce milieu. Ce n'est pas le cas dans la parcelle à Afraegle où, après la forte valeur d'avril, le taux de décomposition suit de près les fluctuations de la pluviosité et devient très faible pendant la saison sèche. Un lien identique avec la pluviosité, avec de très faibles valeurs du taux de décomposition pendant la saison sèche, est aussi à noter dans la forêt à Celtis de Lamto (fig. VI.5).

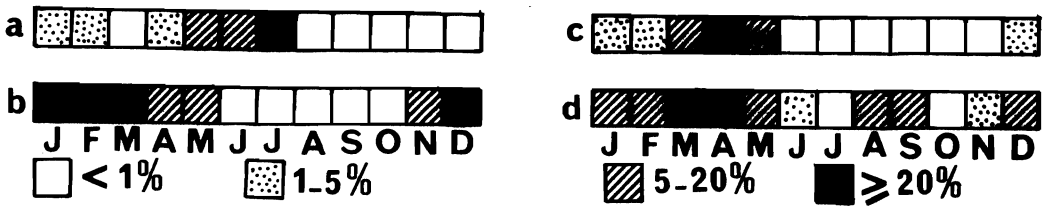


Fig. VI.8. Phénologie des chutes de fruits pour diverses parcelles de forêt semi-décidue (Lamto) et de forêt dense sèche (Ouango-Fitini)

-exprimée en % du poids des chutes annuelles- ; a : forêt dense sèche faciès humide à *Afrangle* ; b : forêt dense sèche à *Anogeissus* ; c : forêt riveraine et forêt-galerie, faciès à *Cynometra megalophylla* (Lamto) ; d : forêt dense semi-décidue à *Celtis spp.* (parcelles regroupées).

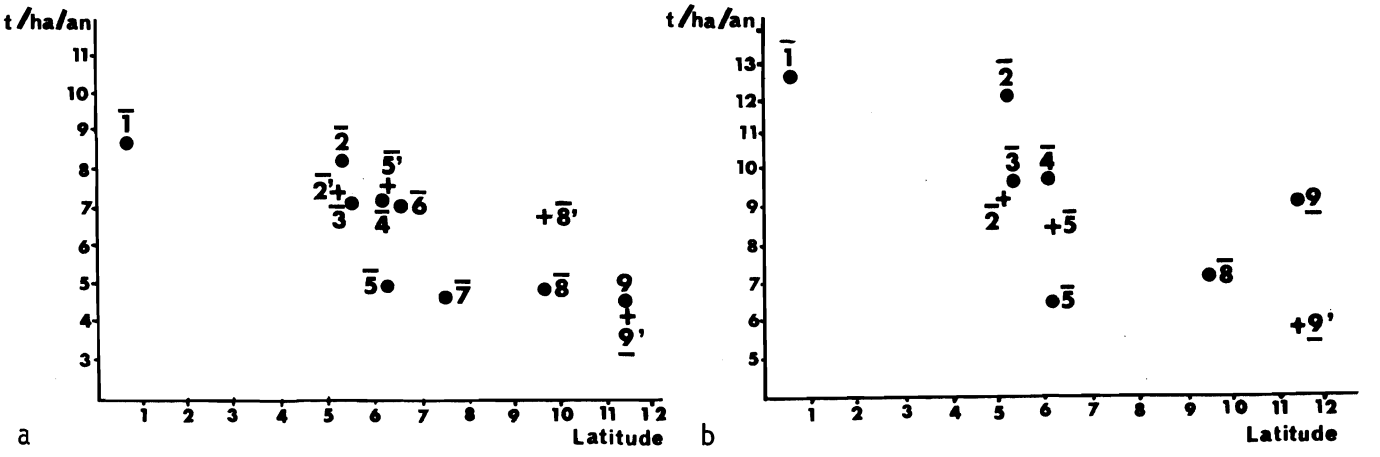


Fig. VI.9. Production de litière sous différentes latitudes pour diverses forêts denses africaines.

a : chutes de feuilles ; b : total des chutes de matériel végétal. 1 : forêt sempervirente, Yangambi, Zaïre (LAUDELOUT *et al.*, 1954) ; 2 : forêt sempervirente, Banco-plateau, Côte d'Ivoire (BERNHARD-REVERSAT, 1972) ; 2' : forêt sempervirente, Banco-talweg, Côte d'Ivoire (BERNHARD-REVERSAT, 1972) ; 3 : forêt sempervirente, Yapo plateau, Côte d'Ivoire (BERNHARD-REVERSAT, 1972) ; 4 : forêt semi-caducifoliée de transition, Kade, Ghana (JOHN, 1973) ; 5 : forêt semi-caducifoliée, Lamto plateau, Côte d'Ivoire (DEVINEAU, 1976, 1982) ; 5' : galerie forestière faciès humide, Lamto, Côte d'Ivoire (DEVINEAU, 1976 1982) ; 6 : forêt sempervirente, Omo, Nigeria (HOPKINS, 1966) ; 7 : forêt semi-caducifoliée, Olokemeji, Nigeria (HOPKINS, 1966) ; 8 : forêt dense sèche, Ouango-Fitini, Côte d'Ivoire (DEVINEAU, 1982) ; 8' : forêt dense sèche faciès humide, Ouango-Fitini, Côte d'Ivoire (DEVINEAU, 1982) ; 9 : forêt dense sèche (Muhulu), Lubumbashi, Zaïre (MALAISSE, 1975) ; 9' : forêt riveraine (Mushitu), Lubumbashi, Zaïre (MALAISSE, 1975). • : formations zonales ; + : formations édaphiques ; trait au-dessus du chiffre : hémisphère nord ; trait au-dessous du chiffre : hémisphère sud.

D. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

On admet généralement qu'il existe une diminution de la production de litière, en particulier de feuilles, des faibles vers les fortes latitudes. BRAY et al. (1964) ont même postulé une relation linéaire inverse entre latitude et production de litière. Les trop rares études réalisées en Afrique occidentale montrent effectivement une diminution avec la latitude du poids de litière retourné annuellement au sol (fig. VI.9).

Cette diminution ne nous semble cependant pas linéaire ; la production de feuilles qui est de 7 à 8 t/ha/an dans les forêts sempervirentes ou dans les forêts semi-décidues les plus humides, paraît s'abaisser assez brusquement dans les forêts semi-décidues les plus septentrionales pour se maintenir ensuite, là où la forêt dense existe, aux environs de 4 à 5 t/ha/an. C'est ainsi que les valeurs de chutes de feuilles mesurées à Ouango-Fitini et à Lamto sont très proches. Pour expliquer ce phénomène nous avons suggéré qu'une meilleure transmission du rayonnement solaire pouvait, dans une certaine mesure, compenser en région sèche une période de végétation plus courte (DEVINEAU, 1982).

Le poids de litière totale retourné annuellement au sol semble particulièrement faible dans les forêts semi-caducifoliées de plaine les plus septentrionales, des valeurs sensiblement plus élevées ont été observées dans les forêts plus sèches : Muhulu zaïrois (MALAISSE et al., 1975), forêt à Anogeissus de Ouango-Fitini ; elles sont dues à l'importante quantité de matériels ligneux et reproducteur (fig. VI.9 a et b). Ces observations vont dans le sens de l'hypothèse qu'en forêt dense sèche une part de l'énergie plus grande qu'en forêt semi-décidue est allouée à la fabrication d'écorce et de matériel de reproduction (DEVINEAU, 1982). La comparaison avec les travaux d'autres auteurs est cependant difficile car il existe une importante hétérogénéité des catégories prises en compte pour séparer les différents constituants des litières. C'est ainsi que la catégorie "fruits" peut correspondre strictement aux fruits ou regrouper l'ensemble du matériel reproducteur (fleurs, fruits, graines). En outre, il est rare que les écorces soient comptabilisées à part, sauf par quelques auteurs travaillant en forêt sèche (MALAISSE, 1979). Ajoutons que les études réalisées en forêt sèche ou semi-décidue sont par ailleurs peu nombreuses.

Le taux de décomposition du matériel foliaire est du même ordre de grandeur à Lamto et à Ouango-Fitini que dans d'autres forêts africaines semi-décidues ou sèches (tabl. VI.7). Ce taux est nettement inférieur à celui trouvé en forêt sempervirente (Banco par exemple, en Côte d'Ivoire).

Les variations saisonnières du poids de litière au sol sont cependant plus accentuées à Ouango-Fitini -où le poids minimal ne représente que 11 % du maximum- qu'à Lamto -où le minimum représente 30 % du maximum-. Les valeurs observées à Lamto, qui résultent d'un certain étalement de la défoliation dans le temps, sont assez voisines de celles obtenues en forêt humide.

Le bois disparaît en revanche bien plus rapidement à Ouango-Fitini qu'à Lamto. Les valeurs de Ouango-Fitini sont très voisines de celles obtenues dans la forêt semi-décidue d'Olokemeji (Nigeria) où, comme à Ouango-Fitini, les termites lignivores sont abondants (HOPKINS, 1966).

*

SYNTHÈSE ET CONCLUSIONS

La plupart des auteurs s'accordent actuellement à considérer que les forêts tropicales sont des mosaïques de peuplements à différents stades de maturité (AUBREVILLE, 1938 ; WHITMORE, 1976) : les phases sylvigénétiques (OLDEMAN, 1976). La notion ancienne d'un climax forestiers unique correspondant au stade ultime des successions a ainsi fait place à l'idée d'un climax comprenant toutes les phases de la sylvigenèse (KAHN, 1983).

Peu de grands massifs forestiers sont cependant intacts ; la plupart au contraire sont plus ou moins profondément perturbés par l'activité humaine. A la mosaïque climacique se substitue alors une mosaïque de stades appartenant à des phases diverses de la sylvigenèse, certaines correspondant à une reconstitution forestière sur des sites préalablement défrichés. Sur ces sites, les perturbations et les modifications de l'environnement sont d'une nature et d'une intensité différentes que lors des cycles naturels de la sylvigenèse.

Que la forêt soit intacte ou non, la méthodologie d'étude de la sylvigenèse reste cependant la même : elle repose sur l'analyse des successions.

En forêt tropicale, on le sait, l'approche synchronique des successions se heurte à la difficulté de détermination de l'âge des arbres et des peuplements. Une des causes de cette difficulté est illustrée par l'étude des périodicités de croissance en circonférence des arbres réalisée dans les forêts de Lamto. Celle-ci a en effet montré qu'en forêt semi-décidue 30 % seulement des individus se conforment strictement au rythme annuel de croissance. De plus, la variabilité des périodicités de croissance des divers individus au sein d'une même espèce est importante. Les

individus jeunes, en particulier, ont fréquemment un rythme de croissance différent du rythme annuel. C'est aussi le cas des petits arbres ou arbustes du sous-bois (cf. tabl. V.22).

A défaut d'une détermination précise des âges, il est possible de caractériser les principaux stades de la sylvigenèse grâce à l'analyse de l'architecture forestière. Celle-ci varie toutefois, comme le confirment les résultats obtenus dans les forêts de Lamto et de Ouango-Fitini, en fonction de certains facteurs mésologiques. L'analyse floristique apparaît alors comme le moyen le plus efficace pour rendre compte de la similitude des conditions mésologiques des différents peuplements.

L'étude réalisée a ainsi été fondée sur l'ordination de groupements "floristico-structuraux" déterminés au moyen d'une double classification : l'une phytosociologique, l'autre établie à partir des distributions des individus par classes de circonférences, distributions correspondant à chacun des ensembles structuraux.

Chez les espèces arborescentes deux stratégies semblent s'opposer dans la réalisation de l'architecture forestière : celle des petits arbres ou arbustes, et celle des grands arbres. C'est ainsi que dans les peuplements forestiers de Lamto les arbustes sont particulièrement abondants dans les stades jeunes des formations les plus humides (peuplement de forêt ripicole ou de galerie forestière sur sol hydromorphe), alors que dans les faciès les plus secs de la forêt semi-décidue la proportion des arbustes et des espèces arborées est plus équilibrée (cf. fig. III.4). Par ailleurs, dans les forêts denses sèches la proportion des individus d'espèces arbustives est plus faible encore que dans les faciès secs de la forêt semi-décidue (cf. fig. IV.1 et IV.2).

La cause de ce phénomène est probablement à rechercher dans les modes d'implantation racinaire des différentes espèces. Les petites espèces, dont les racines sont distribuées dans les horizons superficiels du sol, ne pourront se maintenir que là où ces horizons seront suffisamment humides, d'autres mécanismes assurant alors leur suprématie vis-à-vis des espèces arborées dans les premiers stades de la reconstitution forestière. Le port buissonnant peut ainsi assurer à certaines espèces une bonne capacité de recouvrement alors qu'une possibilité de fructification précoce peut permettre à certaines autres de renouveler rapidement leur population (DEVINEAU et al., 1984). Les espèces arborées, en revanche, peuvent, pour la quête de l'eau, développer un appareil racinaire profond, ce qui leur

confère un avantage dans des milieux secs. Ces espèces seront cependant gênées par une hydromorphie de profondeur. C'est pourquoi les peuplements matures de la forêt ripicole ou des forêts sur sol hydromorphe sont riches en individus d'espèces de taille petite ou moyenne.

*

Dans les forêts tropicales tropophiles le facteur eau est, par définition, limitant. Il l'est cependant de façon plus ou moins accusée selon la latitude, au long du vaste gradient climatique qui caractérise la zone occupée par ces formations entre les forêts ombrophiles et les formations ligneuses sclérophiles.

Une certaine limitation hydrique de la production semble déjà exister dans les forêts semi-décidues des marges du bloc forestier où la production foliaire est notablement moindre qu'en forêt ombrophile (cf. fig. VI.9).

Si la production de feuilles est principalement liée aux facteurs climatiques, la production de bois varie, elle, essentiellement en fonction de l'état de maturité des peuplements ou bien encore en fonction des stratégies globales des biocénoses (JORDAN et al., 1978). C'est ainsi que, dans les forêts de Lamto, les accroissements annuels moyens, reflets de la production, sont trois fois plus importants dans une forêt juvénile (0,82 m^2/ha/an) que dans une forêt mature (0,27 m^2/ha/an).

Dans les peuplements naturels étudiés l'essentiel de la production ligneuse est assurée par une nombre relativement faible d'individus. En effet 20 % des individus réalisent à eux seuls en moyenne 80 % de l'accroissement de la surface terrière des peuplements de forêt semi-décidue à Lamto.

Les distributions des accroissements des aires basales rangés par ordre de valeur décroissante ont ainsi généralement une forme en L et s'ajustent à des modèles log-normaux.

De plus, les arbres qui présentent les plus forts taux de croissance ont une place bien définie dans l'ensemble forestier (cf. tabl. V.9). Ce sont par exemple les individus qui pénètrent dans une strate forestière riche en énergie lumineuse et qui bénéficient ainsi d'un "effet de libération" au sens d'OLDEMAN (1974).

Seule une analyse précise des taux de croissance des arbres de l'ensemble d'un peuplement peut donc permettre une bonne approche de la production ligneuse. C'est ce qui a été réalisé dans les forêts de Lamto, où

les accroissements en circonférence des arbres ont été suivis dans plusieurs peuplements pendant près de dix ans. La traduction des accroissements en terme de biomasse a par ailleurs été réalisée à l'aide de formules générales assez universellement employées pour estimer la biomasse des arbres trocaux.

La production ligneuse est alors de 6,7 t/ha/an dans les faciès secs de la forêt semi-décidue et de 7,4 t/ha/an dans les faciès humides. Ces valeurs sont supérieures à celles données par BERNHARD-REVERSAT et al. (1978) pour la forêt sempervirente du Banco (4,6 t/ha/an au Banco-plateau), mais du même ordre de grandeur que celles trouvées par MÜLLER et al. (1965) dans la forêt de Languédédou, plus perturbée que celle du Banco.

Compte tenu du poids de litière retombant annuellement sur le sol, qui est de 6,3 t/ha/an dont 5 t/ha/an de feuilles dans les faciès secs de la forêt semi-décidue et 8,5 t/ha/an dont 7,6 t/ha/an de feuilles dans les faciès humides, la production primaire nette épigée peut être estimée à 13 et 16 t/ha/an respectivement, dans ces deux faciès (correction non faite des pertes subies par les feuilles avant leur chute, qui n'ont pas été évaluées ici). Le rapport de la production à la biomasse (P/B) est alors légèrement supérieur à 0,02 dans ces formations (tableau ci-dessous).

Biomasse et production primaire nette épigée en forêt semi-décidue de Lamto.

	Biomasse t/ha	Production ligneuse t/ha/an	Litière totale t/ha/an	Litière feuilles t/ha/an	Production totale t/ha/an
Faciès sec	301	6,7	6,3	5,0	13,0
Faciès humide	297	7,6	8,5	7,6	16,1

*

Fait assez curieux, la production foliaire des forêts denses sèches de la région de Ouango-Fitini, estimée par les chutes de feuilles durant l'année 1981 où la pluviosité fut moyenne pour la région, est sensiblement égale à celle qui est observée à Lamto en forêt dense semi-décidue. Ce résultat est dû probablement au fait que, dans ces forêts denses sèches, une plus forte insolation compense une période de végétation plus courte.

La part plus grande des écorces et des fruits dans les chutes de litière, ainsi qu'une biomasse sur pied relativement moindre en forêt dense sèche qu'en forêt semi-décidue, conduisent cependant à penser que, par ailleurs,

l'allocation des ressources diffère sensiblement dans ces deux formations.

L'allocation d'une plus grande part des ressources à la reproduction ou à la constitution d'organes de protection peut être considérée comme une adaptation à des conditions climatiques plus rigoureuses. Elle correspond au développement de stratégies de résistance aux contraintes mésologiques chez de nombreuses espèces constitutives des peuplements de forêt dense sèche.

La grande rigueur des conditions hydriques des forêts sèches se traduit par des rythmes phénologiques plus marqués, en particulier par une caducité foliaire plus accentuée qu'en forêt semi-décidue.

Dans les forêts à Celtis spp. de Lamto, l'étude simultanée de la défoliaison et des variations de la teneur en eau du sol a permis de bien illustrer le rôle des conditions hydriques sur la phénologie de la défoliaison. Celle-ci, à l'instar de la pluviosité, est très variable d'une année à l'autre : certaines espèces typiquement décidues lors d'années relativement sèches ont ainsi un comportement sempervirent lors d'années plus humides (cf. fig. VI.2 à VI.4).

L'analyse de la phénologie de la croissance cambiale met elle aussi en évidence le lien entre facteurs hydriques et production. Des analyses précises montrent cependant que la répartition des pluies est plus déterminante que le total pluviométrique annuel (cf. fig. V.2 à V.5).

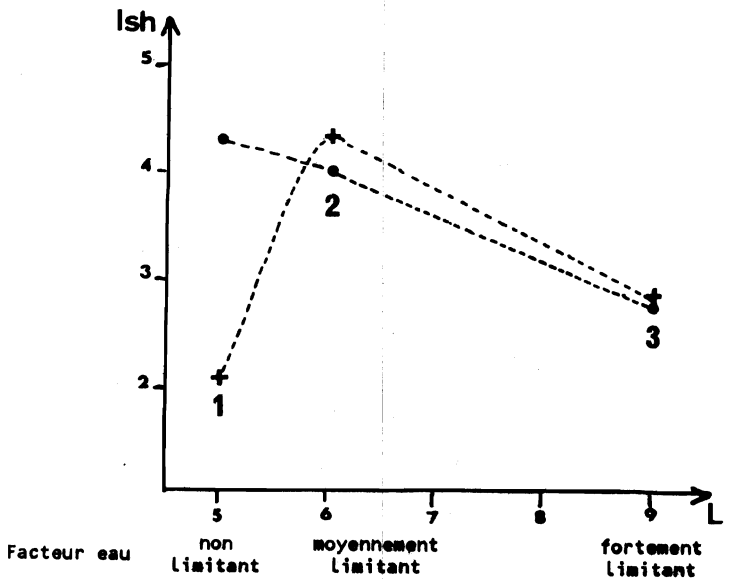
La concordance entre le rythme climatique et les rythmes de croissance cambiale des différents individus constituant les peuplements de forêt semi-décidue est néanmoins loin d'être parfaite. L'analyse des séries chronologiques que forme, pour chaque arbre, la suite des accroissements mensuels, a ainsi montré que de nombreux individus d'espèces de sous-bois ou de jeunes d'espèces appartenant ordinairement à la canopée ont une périodicité de croissance plus courte ou plus longue que l'année (cf. tabl. V.22).

L'ensemble des résultats obtenus sur la phénologie de la défoliaison et de la croissance cambiale conduit à penser qu'en forêt semi-décidue le facteur hydrique n'est que modérément limitant. En forêt dense sèche, en revanche, des rythmes phénologiques plus marqués traduisent une contrainte hydrique plus accusée.

*

Il est généralement admis que les conditions mésologiques déterminent la structure spécifique des peuplements. Les résultats obtenus à Lamto vont dans ce sens. Des différences nettes entre les structures spécifiques des divers groupements ont ainsi pu être mises en évidence. Les distributions spécifiques de la plupart des groupements forestiers de Lamto ont en effet pu être ajustées à un modèle linéaire (modèle de PARETO) et des différences significatives ont pu être trouvées entre les pentes de ce modèle relatives à divers groupements. Il ressort de ces différences que les phénomènes de dominance sont sensiblement plus accusés dans les peuplements de la forêt ripicole que dans ceux de la forêt de plateau.

Par ailleurs, la diversité spécifique des premiers stades de la reconstitution des forêts semi-décidues de plateau à Lamto est relativement forte comparée à ce qui est observé en forêt ombrophile ou au contraire en forêt sèche (figure ci-après).



Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux des stades matures (•) et des stades de reconstitution (+) des forêts denses le long du gradient climatique à longueur de saison sèche croissante.
Ish : indice de Shannon ; L : échelle fictive correspondant approximativement à la latitude. (1) : forêt dense humide de Taï, d'après DENAMUR (1978), parcelle de 13 ans et parcelle de 32 ans (Ish calculé d'après les tableaux p. 217 à 221) ; (2) : forêt dense semi-décidue de Lamto, forêt mature (groupe IV2) et fourré 10-15 ans (groupe V) ; (3) : forêt dense sèche de Ouango-Fitini.

Cette observation peut être rapprochée de la théorie de TILMAN (1982) pour qui, au long d'un gradient de ressources, les plus fortes diversités sont obtenues pour des taux de ressources modérément limitants. Elle est

aussi cohérente avec l'idée admise par de nombreux auteurs selon laquelle tout facteur favorisant le pouvoir compétitif de certaines espèces dans un environnement donné, contribue à y limiter la diversité spécifique des peuplements.

Il semble donc que l'on puisse faire l'hypothèse d'une évolution non linéaire de la diversité des premiers stades de la reconstitution forestière le long du gradient climatique humide sec. Les plus fortes valeurs sont obtenues pour des degrés de contrainte hydrique moyens, voisins probablement de ceux qui existent dans les forêts semi-décidues de plateau à Lamto. Cette évolution de la diversité pourrait caractériser les formations zonales. Bien entendu, comme cela a été illustré pour le complexe forestier de Lamto, les structures spécifiques des peuplements des diverses formations édaphiques peuvent, sous un même climat, présenter d'importantes différences (cf. tabl. III.12).

*

Au fur et à mesure d'une succession, les espèces qui utilisent une ressource en limitent finalement la disponibilité. On peut alors penser que, lors des successions en forêt humide, l'eau très largement disponible en début de succession, l'est moins par la suite. Cette diminution de la disponibilité en eau -selon un gradient temporel cette fois- pourrait être une cause de la diversification des peuplements au cours de la succession. Bien entendu les processus de diversification spécifique au sein des peuplements tropicaux forestiers humides ne se résument pas à ce simple mécanisme, mais celui-ci ouvre la voie à une sylvigenèse complexe.

Si l'on admet, par ailleurs, que la diversité passe par un maximum le long du gradient latitudinal humide-sec, on conçoit que, si ce maximum est atteint dans les premiers stades de la succession forestière, l'évolution des peuplements ne puisse se traduire ensuite que par une baisse de la diversité. La sylvigenèse est alors considérablement simplifiée. Cela semble être le cas dans les forêts de plateau à Lamto, où la maturation forestière paraît se dérouler selon un schéma relativement simple (cf. fig. III.7).

L'évolution des structures spécifiques au long du gradient latitudinal ne correspond cependant pas uniquement à l'évolution de biocénoses régies par le seul processus de la compétition interspécifique pour des ressources. Si les biocénoses forestières sempervirentes développent en effet des stratégies coenotiques du type s (BLANDIN et al., 1976) au sein

desquelles les stratégies de dominance sont essentiellement compétitives (*competitive dominant* de GRIME, 1979), les formations ligneuses les plus sèches sont du type i (BLANDIN et al., op. cit.). La dominance y est plutôt le fait d'espèces adaptées aux contraintes climatiques (*stress-tolerant dominant* de GRIME, op. cit.). L'évolution des structures spécifiques le long du gradient humide-sec correspond donc aussi au passage d'une stratégie coenotique s à une stratégie coenotique i.

Les fortes valeurs de diversité observées dans les premiers stades de reconstitution de la forêt de plateau à Lamto correspondent principalement à une diminution des phénomènes de dominance. Les conditions mésologiques moyennement limitantes n'y permettent pas, semble-t-il, le développement de stratégies très fortement compétitives, comme c'est le cas en forêt humide. Ces conditions restent néanmoins plus favorables, au sein des peuplements ligneux, aux stratégies de compétition pour des ressources qu'aux stratégies de tolérance aux contraintes mésologiques.

Ces fortes valeurs de diversité pourraient ainsi traduire une moins grande "agressivité" des différentes stratégies ligneuses dans les stades jeunes des successions, ce qui aurait pour conséquence, dans des biocénoses perpétuellement rajeunies par des perturbations, d'assurer le succès d'une autre stratégie : celle des herbes pérennes.

*

Dans "La poussière et la cendre" MONNIER (1981), rejoignant une opinion assez générale selon laquelle les savanes préforestières apparaissent comme une sorte d'anomalie au sein des formations soumises à des feux annuels, écrit : "Par suite de l'absence de toute différenciation dans le relief, par suite d'une mécanique climatique qui assure un balayage méridien permanent par des masses d'air de nature différente, sec ou chargé d'humidité, déterminant le découpage saisonnier et la répartition des grands types de végétation, on pourrait imaginer une lente transformation des paysages du sud vers le nord... Et pourtant, au lieu d'une transformation graduelle des paysages végétaux, on relève des ruptures brusques ... la gradation progressive est remplacée par une mutation franche. Entre la grande forêt et la forêt claire s'interposent les savanes préforestières guinéennes ...".

L'auteur s'interroge alors sur la nature des discontinuités susceptibles d'être à l'origine du hiatus que constituent les savanes guinéennes.

L'évolution non linéaire, le long d'un gradient climatique, de la diversité des premiers stades de la reconstitution forestière pourrait être à l'origine d'une telle discontinuité. Les fortes valeurs de cette diversité sont en effet susceptibles de représenter "un point de faiblesse" des stratégies de régénération des peuplements ligneux -en concurrence avec la stratégie des herbes pérennes- vis-à-vis des perturbations.

On peut par ailleurs penser que l'écart entre le climax et le "climax lié au feu" sera d'autant plus important que l'effet des contraintes climatiques sera différent de l'effet perturbateur du feu. Ce dernier, en région sèche, affecte des écosystèmes potentiels sans doute relativement simples et en quelque sorte "préadaptés" grâce à l'analogie entre l'effet du feu et celui de la sécheresse. Le climax lié au feu y sera donc probablement assez peu différent dans sa structure et dans sa diversité du climax potentiel.

En région plus humide, en revanche, le feu perturbe des écosystèmes potentiels plus complexes, plus diversifiés, où les espèces ne sont adaptées qu'à des conditions de contraintes climatiques faibles. La perturbation apportée par le feu y sera donc relativement plus forte qu'en région sèche. On rejoint là l'opinion de MAY (1974) pour qui, plus un écosystème est complexe, plus il est fragile et plus il aura tendance à se simplifier sous l'action d'une perturbation "étrangère" à son environnement.

Ces hypothèses ne s'opposent pas à celles qui sont généralement admises pour rendre compte des limites actuelles du contact forêt-savane. Elles ne vont en particulier pas à l'encontre de l'idée d'une origine paléoclimatique des savanes péri-forestières. Il peut en effet exister au sein des biocénoses des mécanismes qui permettent le maintien de certaines structures, ou de certaines stratégies, au-delà des seuils favorables à leur apparition. C'est ce que HORN (1976) met en évidence chez diverses espèces pyrophiles dont l'aptitude à produire une abondante phytomasse combustible à l'époque des feux nourrit la perturbation qui les favorise.

Ces hypothèses, issues d'une approche écosystémique, ne s'opposent pas non plus à l'idée de l'existence de liens entre les discontinuités observées dans l'évolution latitudinale des biocénoses végétales et des discontinuités mésologiques. Elles permettent en revanche de discerner la nature possible des facteurs intrinsèques de ces biocénoses qui sont susceptibles d'en conditionner l'évolution parallèlement aux variations des conditions mésologiques.

*

BIBLIOGRAPHIE

ADAM, J.G., 1956. - Eléments pour la phytosociologie de l'Afrique occidentale. Bull. Soc. Bot. France, 103 : 12-21.

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

ADJANOHOUN, E., AKE-ASSI, L., 1967. - Inventaire floristique des forêts claires subsoudanaises et soudanaises en Côte d'Ivoire septentrionale. Ann. Fac. Sci. Univ. Abidjan, 3 : 89-148.

ADLARD, P.F., 1974. - Development of an empirical competition model for individual trees within a stand. In : Growth models for tree and stand simulation. Rapporter och Uppsater, Skogshögskolan 30 : 22-37.

ALEXANDRE, D.Y., 1977. - Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire : Turraeanthus africana Pellegr. Oecol. Plant., 12 : 241-262.

ALLEN, R.G.D., 1964. - Statistics for economist., Hutchinson University Library, Londres.

ALWIM, P. de T., 1964. - Tree growth periodicity in tropical climates. In : ZIMMERMAN, M.H., éd., The formation of woods in forest trees. Academic Press, New York : 479-496.

AMAN KADIO, G., 1979. - Le comportement à travers le temps de certaines espèces adventices d'une parcelle d'Hévéas en Basse Côte d'Ivoire. Ann. Univ. Abidjan, C, 15 : 179-198.

AMANIEU, M., FERRARIS, O., GUELORGET, O., 1980. - Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. In : BARBAULT, R., BLANDIN, P., MEYER, J.A., éds, Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine, Paris : 251-270.

AMANIEU, M., GONZALEZ, P.L., GUELORGET, O., 1981. - Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances((application à des communautés animales en écologie benthique). Acta. Oecol., Oecol. gener., 2 : 265-286.

AMOBI, C.C., 1973. - Periodicity of wood formation in some trees of low land rainforest in Nigeria. Ann. Botany (London), N.S., 37 : 211-218.

AMOBI, C.C., 1974. - Periodicity of wood formation in twigs of some tropical trees in Nigeria. Ann. Botany (London), N.S., 38 : 931-936.

ARNAUD, S., 1983. - Géologie. In : Atlas jeune Afrique. Côte d'Ivoire.

ARNOLD, B.C., 1983. - Pareto distribution. In : DATIL, G.P., Statistical distributions in Scientific Work Series. International Co-operative Publishing House.

A.S.E.C.N.A., 1970-1974. - Côte d'Ivoire. Tableaux météorologiques. Publ. A.S.E.C.N.A.

ASHTON, P.S., 1979. - La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres. In : Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, PNUD et FAO : 194-232.

ASKEW, G.P., MOFFATT, R.F., MONTGOMERY, R.F., SEARL, P.L., 1970. - Interrelationships of soils and vegetation in the savanna-forest boundary zone of north eastern Mato Grosso. Geogr. J., 136 : 370-376.

ASKEW, G.P., MOFFATT, D.J., MONTGOMERY, R.F., SEARL, P.L., 1971. - Soils moisture as factors influencing the distribution of the vegetation formations of the Serra do Roncador, Mato Grosso. Simposio sôbre ô Cerrado : 150-160.

AUBREVILLE, A., 1932. - La forêt de la Côte d'Ivoire. Bull. Comité Et. Hist. et Sci. de l'Afr. Occ. Fr., 15 : 205-249.

AUBREVILLE, A., 1936a. - La flore forestière de la Côte d'Ivoire. Deuxième édition révisée. Publication CTFT, 1959, 3 vol.

AUBREVILLE, A., 1936b. - Les forêts de la colonie du Niger. Bull. Comité Et. Hist. et Sci. de l'Afr. Occ. Fr., 20 : 1-112.

AUBREVILLE, A., 1938. - La forêt coloniale. Ann. Acad. Sci. Col., 9 : 201 p.

AUBREVILLE, A., 1959. - Définitions physionomiques, structurales et écologiques des forêts claires en Afrique. Open forests, Forêts claire, Colloque de N'Dola. Publ. C.S.A.-C.C.T.A., 1960, 52 ; 81-87.

AVENARD, J.M., 1969. - Réflexions sur l'état de la recherche concernant les problèmes posés par les contacts forêt savane. Publ. ORSTOM, Initiations, documentations techniques, 14 : 154 p.

AVENARD, J.M., 1971. - Aspects de la géomorphologie. In : Le milieu natural de la Côte d'Ivoire. Mém. ORSTOM, 50 : 11-72.

AVENARD, J.M., BONVALLOT, J., LATHAM, M., 1974. - Aspects du contact forêt savane dans le centre et l'ouest de la Côte d'Ivoire. Etude descriptive. ORSTOM, Paris, Travaux et documents n°35 : 254 p.

AWETO, A.O., 1981. - Secondary succession and soil fertility restoration in south western Nigeria. I. Succession. J. Ecol., 69 : 601-607.

BACHACOU, J., DECOURT, N., 1976. - Etude de la compétition dans des plantations régulières à l'aide de variogrammes. Ann. Sci. Forest., 33 : 177-198.

BAGNOULS, F., GAUSSEN, H., 1964. - Les climats tropicaux et la végétation. Adansonia, sér. 2, 4 : 262-268.

BARTHELEMY, R., MARLANGE, M., 1970. - Réseau hydrographique et sens du ruissellement détectés par l'occupation du sol dans un relief imperceptible. Photointerprétation, 70 : 20-35.

BARTHOLOMEW, W.V., MEYER, J., LAUDELOT, H.E., 1953. - Mineral nutrient immobilization under forest and grass fallow in the Yangambi (Belgian Congo) region. INEAC, Ser. Sci., n°57.

BASSETT, J.R., 1964. - Tree growth as affected by soil-moisture availability. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 28 : 436-438.

BAZZAZ, F.A., 1975. - Plant species diversity in old field successional ecosystems in Southern Illinois. Ecology, 56 : 485-488.

BAZZAZ, F.A., PICKETT, S.T.A., 1980. - Physiological ecology of tropical succession : a comparative review. Annu. Rev. Ecol. Syst., 11 : 287-310.

BEARD, J.S., 1955. - The classification of tropical american vegetation types. Ecol., 36 : 89-100.

BENNET-CLARK, 1959. - Water relations of cells. In : STEWARD, F.C., éd., Plant physiology. Academic Press Inc., New York, vol. 2 : 105-191.

BENZECRI, F., BENZECRI, J.P., 1978. - Analyse des correspondances. Session d'analyse des données. Documentation INSEE, ISUP, Tome II : 215 p. (ronéoté).

BERNARD, E.A., 1962. - Théorie astronomique des pluviaux et interpluviaux du quaternaire africain. Mém. Acad. Roy. Sc. Outre-Mer, 2 : 232 p.

BERNHARD, F., 1970. - Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. Oecol. plant., 5 : 247-266.

BERNHARD-REVERSAT, F., 1972. - Décomposition de la litière de feuilles en forêt ombrophile de basse Côte d'Ivoire. Oecol. plant., 7 : 279-300.

BERNHARD-REVERSAT, F., 1975. - Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire. VI. Les cycles des macroéléments. La Terre et la Vie, 22 : 203-228.

BERNHARD-REVERSAT, F., HUTTEL, C., LEMEE, G., 1978. - La forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. In : LAMOTTE, M., BOURLIERE, F., éds, Problèmes d'Ecologie : Ecosystèmes terrestres. Masson, Paris : 313-345.

BERNHARD-REVERSAT, F., HUTTEL, C., LEMEE, G., 1979. - Structure et fonctionnement des écosystèmes de la forêts pluvieuse sempervirente de Côte d'Ivoire. In : Ecosystèmes forestiers tropicaux ; Recherches sur les ressources naturelles, 14. UNESCO : 605-625.

BERTALANFFY, L. von, 1973. - Théorie générale des systèmes. Dunod, Paris : 298 p. Traduit de General system theory, BRAZILLER, G., éd. Inc. New York.

BLANCK, J.P., 1976. - Répartition de la savane et de la forêt dans les "Llanos centrales" du Venezuela (Vallée du Rio Orituco). Photointerprétation, 76 : 1-10.

BLANC-PAMARD, C., 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.

BLISS, C.I., REINKER, K.A., 1964. - A log-normal approach to diameter distribution in even aged stands. Forest. Sci., 10 : 350-360.

BONVALLOT, J., 1968. - Etude du régime hydrique de quelques sols de Lamto (Côte d'Ivoire). ORSTOM, Adiopodoumé : 51 p. (ronéoté).

BONY, J.P., 1977. - Bilan radiatif du rayonnement solaire au-dessus d'une savane de moyenne Côte d'Ivoire. Thèse Doct. 3e cycle, Univ. Paris-Sud, Centre d'Orsay : 144 p.

BOUDET, G., 1966. - Etude agrostologique du Ranch de Sipilou (République de Côte d'Ivoire). Etudes agrostologiques, I.E.M.V.T., Maisons-Alfort, 14 : 150 p. (ronéoté).

BOULVERT, Y., 1980. - Végétation forestière des savanes centrafricaines. Bois et forêts des Tropiques, 191 : 21-45.

BRAY, J.R., GORHAM, E., 1964. - Litter production in forests of the world. In : CRAGG, J., éd., Advances in ecological research, 2. Academic Press : 101-157.

BREITSPRECHER, A., HUGHES, W., 1975. - A recording dendrometer for humid environment. Biotropica, 7 : 90-99.

BRIANE, J.P., 1975. - La distribution de la circonférence des troncs comme indice de l'évolution de la forêt secondaire. In : Culture sur brûlis et évolution du milieu forestier en Amazonie du Nord-Ouest. Bull. Soc. Suisse d'Ethnologie, N.S. Actes du Colloque de l'Institut d'Ethnologie de Neuchâtel, 6-8 nov. 1975 : 45-52.

BROWN, W.H., MATHEWS, D.M., 1914. - Philippine dipterocarp forests. Philipp. J. Sci., A, 9 : 413-561.

BROWN, W.H., YATES, H.S., 1917. - The rate of growth of some trees on the Gedeh, Java. Philipp. Sci., C, 12 : 305-310.

BRUNET, R., 1968. - Les phénomènes de discontinuité en géographie. Mém. et Doc. du Centre de Rech. et Doc. cartogr. et géogr., CNRS, Paris, vol. 7 : 113 p.

BRUNIG, E.F., 1976. - Trees form in relation to environmental conditions : an ecological viewpoint. In : CANNEL, M.G.R., LAST, F.T., éds, Tree physiology and yield improvement. Academic Press, Londres : 139-153.

BUDOWSKI, G., 1956. - Tropical savannas, a sequence of forest felling and repeated burnings. Turrialba, 6 : 22-33.

CACHAN, P., 1967. - Etudes des limites et des différents aspects du domaine de la forêt dense en Afrique de l'Ouest. Bull. Ecole Nat. Sup. Agro. Nancy, 9

CACHAN, P., DUVAL, J., 1963. - Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. Ann. Fac. Sci. Dakar, 8 : 5-87.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1965. - L'outil statistique en biologie du sol. I. Distribution de fréquences et tests de signification. Rev. Ecol. Biol. Sol, 2 : 299-332.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1969. - L'outil statistique en biologie du sol. V. Indices de diversité spécifique. Rev. Ecol. Biol. Sol, 6 : 1-30.

CANCELA DA FONSECA, J.P., 1980. - Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. Acta Oecol., Oecol. gener., 1 : 293-305.

CATINOT, R., 1970. - Premières réflexions sur une possibilité d'explication physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. Bois et forêts des Tropiques, 131 : 3.

CESAR, J., 1975. - Tendances évolutives de quelques formations végétales sous l'influence du 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., 1981. - Cycles de la biomasse et des réponses après coupe en savane de Basse Côte d'Ivoire. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 34 : 73-81.

CESAR, J., 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.S., 2 : 161 p.

CHESSEL, D., BELAIR, F. de, 1973. - Mesure de la contagion vraie en échantillonnage par carrés dans l'analyse des populations végétales. C.R. Acad. Sci. Paris, 277 : 1483-1486.

CHESSEL, D., HUBERT, F., 1973. - L'échantillonnage continu par distances en milieu steppique. C.R. Acad. Sc. Paris, 277 : 937-940.

CHEVALIER, A., 1928. - Sur l'origine des campos brésiliens et sur le rôle de l'Imperata dans la substitution des savanes aux forêts tropicales. C.R. Acad. Sci. Paris, 187 : 997-999.

CHEVALIER, A., 1930. - Sur les trois périodes de réveil de la nature au Sénégal. C.R. Acad. Sci. Paris, 190 : 1444-1446.

CHEVALIER, A., 1938. - Aperçu sur les zones de végétation du territoire. In : CHEVALIER, A., Flore vivante de l'Afrique occidentale, I : XV-XXVII.

CHEVALIER, A., 1951a. - 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-Ghazal). Rev. Bot. Appl., 31 : 135-136.

CHEVALIER, A., 1951b. - Travaux récents sur la paléoclimatologie des régions kalahariennes de l'Afrique centrale et sur les survivances d'une flore désertique dans ces régions. Rev. Bot. Appl. et Agri. Tropicale, 343, 344 : 270.

CHEVALIER, A., EMBERGER, L., 1937. - Les régions botaniques terrestres. Encycl. Franç., 5 : 7 p.

CLARK, P.J., EVANS, F.C., 1954. - Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35 : 445-453.

CLAYTON, W.D., 1958. - Secondary vegetation and the transition to savanna near Ibadan, Nigeria. J. Ecol., 46 : 217-238.

COLE, M.M., 1960. - Cerrado, caatinga and pantanal : the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. Geogr. J., 126 : 168-179.

COLLIER, B.D., COX, G.W., JOHNSON, A.W., MILLER, P.C., 1973. - Dynamic Ecology. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey (USA) : 563 p.

COLLINS, N.M., 1977. - The population ecology and energetics of Macrotermes bellicosus (Smeathmann) Isoptera. Ph. D. Thesis, London : 340 p.

CONNELL, J.H., 1978. - Diversity in tropical rainforests and coral reefs. Science (N.Y.), 199 : 1302-1310.

CONNELL, J.H., SLATYER, R.O., 1977. - Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. Amer. Nat., 111 : 1119-1144.

CORRE, J.J., 1983. - Structure de la végétation littorale. Les relations entre peuplements végétaux : une conséquence de leur action sur le milieu. Acta Oecol. Oecol. gener., 4 : 3-12.

CROW, Th.R., 1980. - A rain forest chronicle : a 30 year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica, 12 : 42-55.

C.S.A., YANGAMBI, 1958. - Cf. TROCHAIN, J.L., 1957.

C.T.A., 1979. - Inventaire des conditions écologiques et biologiques. In : T. II. Parc Naturel de la Comoé, Part. 1. Coopération technique allemande, Côte d'Ivoire.

CUSSET, G., 1980. - Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien. Candollea, 35 : 231-255.

DAGET, J., 1976. - Les modèles mathématiques en Ecologie. Masson, Paris : 180 p.

DAGET, J., LECORDIER, C., LEVEQUE, C., 1972. - Notion de nomocénose : ses applications en Ecologie. Bull. Soc. Ecol., 3 : 448-462.

DAGNELIE, P., RONDEUX, J., 1971. - La répartition des arbres en catégories de grosseur : déciles de Jedlinski et distribution log-normale. Ann. Sci. forest., 28 : 289-296.

DARWIN, J.H., 1960. - An ecological distribution akin to Fisher's logarithmic distribution. Biometrics, 16 : 51-60.

DA SILVA, V.J., 1979. - Introduction à la théorie écologique. Masson, Paris : 112 p.

DAUBENMIRE, R., 1968. - Plant communities. A text book of plant synecology. Harper et Row, New York : XI + 300 p.

DAVID, P., POISSONET, P., ROMANE, F., 1979. - Analyse de la structure horizontale d'un taillis de bouleaux (Betula verrucosa Ehrh.) en Sologne. Oecol. Plant., 14 : 237-247.

DAVIS, H.T., FELDSTEIN, M.L., 1979. - The generalised Pareto law as a model for progressively censored survival data. Biometrika, 66 : 299.

DAWKINS, H.C., 1959. - The volume increment of natural tropical high forest and limitation of its improvement. Emp. For. Rev., 38 : 175-186.

DAWKINS, H.C., 1961. - Estimating total volume of some caribbean trees. Caribbean For., 22 : 62-63.

DETIENNE, P., MARIAUX, A., 1976. - Nature et périodicité des cernes dans le bois de Samba. Bois et forêts des Tropiques, 169 : 29-35.

DETIENNE, P., MARIAUX, A., 1977. - Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges de Méliacées africaines. Bois et forêts des Tropiques, 175 : 52-61.

DEVAUX, J., 1976. - Intérêt de l'utilisation des diagrammes de Frontier pour la délimitation des stades de successions phytoplanctoniques. C.R. Acad. Sci. Paris, D, 283 : 1499-1501.

DEVAUX, J., 1980. - Structure des populations phytoplanctoniques dans trois lacs du Massif Central : succession écologique et diversité. Acta Oecol., Oecol. gener., 1 : 11-26.

DEVINEAU, J.L., 1973. - Etude quantitative des forêts galeries de Lamto (généralités). Bull. liaison chercheurs Lamto, mars 1973 : 19-22.

DEVINEAU, J.L., 1974. - Un an de mesures d'accroissements d'aire basale dans les forêts-galeries à Lamto. Bull. liaison chercheurs Lamto, mars 1974 : 36-47 (+ 1 fiche technique rubans dendromètres).

DEVINEAU, J.L., 1975a. - Etude quantitative des forêts-galeries de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Thèse Doct. 3e cycle, Univ. Paris VI : 190 p.

DEVINEAU, J.L., 1975b. - Etude quantitative des forêts-galeries de Lamto (méthodes). Bull. liaison chercheurs Lamto, mars 1975 : 7-20.

DEVINEAU, J.L., 1976a. - Essai d'utilisation de la méthode des "points contacts" pour l'étude de la répartition verticale des racines. Bull. liaison chercheurs Lamto, nov. 1976 : 26-33.

DEVINEAU, J.L., 1976b. - Principales caractéristiques physionomiques et floristiques des formations forestières de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan, E, 9 : 274-303.

DEVINEAU, J.L., 1976c. - Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de Moyenne Côte d'Ivoire. Oecol. Plant., 11 : 375-395.

DEVINEAU, J.L., 1977. - La courbe "aire-espèces" dans les forêts à Lamto. Bull. liaison chercheurs Lamto mars-juil. 1977 : 12-15.

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

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., 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 : 103-134.

DEVINEAU, J.L., MENAUT, J.C., 1981. - II. Côte d'Ivoire. In : LEGRIS, P., et al., éds, Etude comparative de formations ligneuses en zone tropicale sèche d'Asie et d'Afrique occidentale. DGRST, n°7970023 : 6-62 (ronéoté).

DEWIT, C.T., 1961. - Space relationships within populations of one or more species. In : MILTHORPE, T.L. éd., Mechanism in biological competition. Cambridge Univ. Press, N.Y., Symp. Soc. exp. Biol., 15 : 314-329.

DONSELAAR, J. van, 1965. - An ecological and phytogeographic study of northern Surinam savannas. Wentia, 14 : 1-163.

DOUMBIA, F., 1966. - Etude des forêts de basse Casamance au sud de Ziguinchor. Ann. Fac. Sci. Dakar, 12, 61-100.

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.

DUVIGNEAUD, P., 1980. - La synthèse écologique. Doin, Paris.

ELDIN, M., 1971. - Le climat. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mém. ORSTOM, 50 : 73-108.

ENGEV, S., 1974. - On species frequency models. Biometrika, 61 : 263-270.

EWEL, J.J., 1977. - Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. Geo-Eco-Trop, 1 :

FANSHAWE, D.B., 1959. - Classification of Miombo woodlands. Open forests, Forêts claires. Colloque de N'Dola. Publ. C.S.A.-C.C.T.A., 1960, 5 : 55-57.

FISHER, A.G., 1960. - Latitudinal variations in organic diversity. Evolution, 14 : 64-81.

FLORENCE, J., 1981. - Chablis et sylvigenèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse Doct. 3e cycle, Univ. Louis Pasteur, Strasbourg : 261 p.

FORGE, P., 1982. - Nouvelle approche de la définition des saisons climatiques de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan, E, 15 : 7-25.

FOURNIER, A., 1982. - Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Thèse Doct. 3e cycle, U.S.T.L., Montpellier : 168 p.

FOURNIER, A., HOFFMANN, O., DEVINEAU, J.L., 1984. - Variations de la phytomasse herbacée le long d'une toposéquence en zone soudano-guinéenne, Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Bull. IFAN (à paraître).

FRANKIE, G.W., BAKER, H.G., OPLER, P.A., 1974. - Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol., 62 : 881-919.

FRANQUIN, P., 1973. - Analyse agroclimatique en région tropicale ; méthode des intersections et période fréquentielle de végétation. Agronomie tropicale, 6-7 : 665-681.

FRONTIER, S., 1976. - Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. J. Rech. Oceanogr., 1 : 35-48.

FRONTIER, S., 1977. - Reflexions pour une théorie des écosystèmes. Bull. Ecol., 8 : 445-464.

FRONTIER, S., éd., 1983. - Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris ; Presses de l'Université Laval-Québec : 494 p.

GAUSSEN, H., 1954. - Théories et classification des climats et microclimats. 8e Congr. Intern. Bot. Paris, sect. 7 et 3 : 125-130.

GAUSSEN, H., 1955. - Détermination des climats par la méthode des courbes ombrothermiques. C.R. Acad. Sci. Paris, 240 : 642-644.

GAUSSEN, H., LEGRIS, P., 1963. - La délimitation des zones tropicales humides. Ann. de Géogr., 393 : 513-528.

GERMAIN, R., 1952. - Les associations végétales de la plaine de Ruzizi (Congo belge) en relation avec le milieu. Publ. INEAC, Sér. Sci., 52 : 321 p.

GIGON, A., 1971. - Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonaboden. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich, 48 : 1-159.

GILLISON, A.N., 1978. - Structure and floristics of a montane grassland-forest transition, Doma peaks Region, Papua. Blumea, 13 : 71-86.

GILLON, D., 1983. - The fire problem in tropical savannas. In : BOURLIERE, F., éd., Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam, Handbook ecosystems of the world, 13 : 617-641.

GLOCK, W.S., AGERTER, S.R., 1962. - Rainfall and tree growth. In : KOZLOWSKI, T.T., éd., Symposium on tree growth. Ronald Press, New York : 23-56.

GLOVER, P.E., 1968. - The role of fire and other influences on the savannah habit with suggestions for further research. East Afr. Wild J., 6 : 131-137.

GODRON, M., 1972. - Echantillonnage linéaire et cartographie. Inv. Pesq., 36 : 171-174.

GODRON, M., BACOU, A.M., 1975. - Sur les limites "optimales" séparant deux parties d'une biocénose hétérogène. Ann. Univ. Abidjan, E, 8 : 317-324.

GOLPALSAMY, K., 1977. - Competition and coexistence in spatially heterogeneous environments. Math. Biosci., 36 : 229-242.

GOUNOT, M., 1969. - Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson, Paris : 314 p.

GOURBAULT, N., LECORDIER, C., 1984. - Application de la loi de Pareto aux structures des peuplements de Nématodes de la Baie de Morlaix. Cahiers de Biol. marine, sous presse.

GRASSLE, J.F., et al., éds, 1979. - Ecological diversity in theory and practice. In : PATIL, G.P., gen. ed., Statistical Ecology series, vol. 6. International Cooperative Publishing House, USA.

GREENLAND, D.J., KOWAL, J.M., 1960. - Nutrient content of moist tropical forest. Plant and soil, 12 : 154-174.

GREENLAND, D.J., NYE, P.H., 1959. - Increases in the carbon and nitrogen contents of tropical soils under natural fallows. J. Soil Sci., 10 : 284-299.

GRIME, J.P., 1979. - Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chicester : 222 p.

GROULEZ, J., 1956. - Le reboisement des savanes pauvres de la ceinture brazzavilloise. Bois et forêts des tropiques, 50 : 9-15.

GUILLAUMET, J.L., 1967. - Recherches sur la végétation et la flore de la région du bas Cavally. Mém. ORSTOM, 20 : 247 p.

GUILLAUMET, J.L., ADJANOHOUN, E., 1971. - La végétation de la Côte d'Ivoire. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mém. ORSTOM, 50 : 157-232.

GUINOCHET, M., 1978. - Phytosociologie. Masson, Paris : 227 p.

GUY, G.L., 1970. - Adansonia digitata and its rate of growth in relation to rainfall in south central Africa. Proc. Trans. Rhod. Sc. Ass., 54 : 68-84.

HALL, R.C., 1944. - A vernier tree growth band. J. For., 42 : 742-743.

HALL, J.B., BADA, S.O., 1979. - The distribution and ecology of obeche (Triplochiton scleroxylon). J. Ecol., 67 : 543-564.

HALL, J.B., SWAINE, M.D., 1981. - Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest. Forest vegetation in Ghana. In : WERGER, M.J.A. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London : 383 p.

HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A., TOMLINSON, P.B., 1978. - Tropical trees and forests. Springer-Verlag : 441 p.

HARPER, J.L., 1977. - Population biology of plants. Academic Press, Londres : 892 p.

HARTSHORN, G.S., 1980. - Neotropical forest dynamics. Biotropica (Tropical succession supplement), 12 : 23-30

HAUMAN, L., 1931. - Esquisse phytogéographique de l'Argentine subtropicale et de ses relations avec la Géobotanique sud-américaine. Bull. Soc. Roy. Bot. de Belg., 64 : 20-64.

HENDERSON, L.J., 1936. - Pareto's general sociology. A physiologist Interpretation. New York.

HIERNAUX, P., 1975. - Etude phytoécologique du pays baoulé méridional (Côte d'Ivoire centrale). Thèse Doct. Ingénieur, CNRS A.011957, Montpellier : 206 p. + 70 p. Annexes.

HILLS, T.L., RANDALL, R.E., éds, 1968. - The ecology of the forest-savanna boundary. Proc. I.G.U. Humid. Trop. Comm. Symp. Venezuela, 1964. Savanna Res. Ser. No 13, McG.Hill ; Univ. Canada.

HLADIK, A., 1979. - Les variables régionalisées dans l'interface végétal-primate : étude appliquée à des espèces arborescentes d'une forêt semi-décidue du Sri-Lanka. Oecol. Plant., 14 : 273-287.

HLADIK, A., 1982. - Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. Acta Oecol., Oecol. gener., 3 : 373-392.

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.

HORENT, P., 1977. - Remplacement de la forêt par des plantations de type industriel. Première approche des conséquences bioclimatiques. Mémoire de Maîtrise, Univ. d'Abidjan : 74 p.

HORN, H.S., 1971. - The adaptative geometry of trees. Princeton Univ. Press : 144 p.

HORN, H.S., 1974. - The ecology of secondary succession. Annu. Rev. Ecol. Syst., 5 : 25-37.

HORN, H.S., 1975. - Forest succession. Sci. Am., 232 : 90-98.

HORN, H.S., 1976. - Succession. In : MAY, R.M., éd., Theoretical Ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publ. : 187-204.

HOZUMI, K., KOYAMA, H., KIRA, T., 1955. - Intraspecific competition among higher plants. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., D, 6 : 121-130.

HUBBELL, S.P., 1979. - Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science, N.Y., 203 : 1299-1309.

HUSTON, M., 1978. - A general hypothesis of species diversity. Am. Nat., 113 : 81-101.

HUSTON, M., 1980. - Soil nutrient and tree species richness in Costa Rican forests. J. Biogeogr., 7 : 147-157.

HUTTEL, C., 1967. - Ecologie forestière en basse Côte d'Ivoire. Rapport de stage ORSTOM, Adiopodoumé (ronéoté).

ILLY, G., LEMOINE, B., 1970. - Densité de peuplement, concurrence et coopération chez le pin maritime. I. Premiers résultats d'une plantation à espacement variable. Ann. Sci. forest., 27 : 127-155.

INAGAKI, H., 1967. - Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. Vie et Milieu, 18 : 153-156.

JACK, W.H., 1971. - The influence of tree spacing on Sitka spruce growth. Irish forestry, 28 : 13-33.

JACKSON, G., 1968. - Notes on the west african vegetation. III. The seedlings morphology of Butyspermum paradoxum. J. W. Afr. Sci. Assoc., 13 : 215-219.

JACKSON, G., 1974. - Cryptogeal germination and other seedling adaptations to the burning of vegetation in savanna regions in the origin of the pyrophytic habit. New Phytologist, 73 : 771-780.

JACQUARD, P., 1968. - Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. Oecol. Plant., 3 : 137-168.

JACQUARD, P., CAPUTA, J., 1970. - Comparaison de trois modèles d'analyse des relations sociales entre espèces végétales. Ann. Amélior. Plantes, 20 : 155-158.

JAEGER, P., 1956. - Contribution à l'étude des forêts reliques du Soudan occidental. Bull. IFAN, A., 18 : 993-1053.

JANZEN, D.M., 1970. - Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat., 104 : 501-528.

JEFFERS, J.N.R., BOALER, S.B., 1966. - Ecology of a Miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. I. Weather and plant growth. J. Ecol., 54 : 447-463.

JENNY, H., GESSEL, S.P., BINGHAM, F.T., 1949. - Comparative study of decomposition rate of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sc., 68 : 419-432.

JOHN, D.M., 1973. - Accumulation and decay of litter and net production in tropical Africa. Oikos, 24 : 430-435.

JONES, D.D., 1977. - Catastrophe theory as applied to ecological systems. Simulation, 29 : 1-15.

JORDAN, C.F., 1971a. - Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. J. Ecol., 59 : 127-142.

JORDAN, C.F., 1971b. - A world pattern in plant energetics. Am. Sci., 59 : 426-433.

JORDAN, C.F., HERRERA, R., 1981. - Tropical rain forest : are nutrients really critical ? Am. Nat., 117 : 167-180.

JORDAN, C.F., MURPHY, P.G., 1978. - A latitudinal gradient of wood and litter production and its implication regarding competition and species diversity in trees. Amer. Midl. Nat., 99 : 415-434.

JOUVANCEAU, J., 1962. - Les travaux de protection totale contre les feux dans les forêts classées de la région de Ségou (Mali). Bois et forêts des tropiques, 81 : 19-29.

KAHN, F., 1982. - La reconstitution de la forêt tropicale humide (sud-ouest de la Côte d'Ivoire). Mém. ORSTOM, 97 : 150 p.

KAHN, F., 1983. - Architecture comparée de forêts tropicales humides et dynamique de la rhizosphère. Thèse, Montpellier : 426 p.

KEAY, R.W.J., 1951. - Some notes on the ecological status of savannah vegetation in Nigeria. Management and Conserv. of Vegetation in Africa, 41 : 57-68.

KEAY, R.W.J., 1952. - Isoberlinia woodland in Nigeria and their flora. Lejeunia, 16 : 17-26.

KEAY, R.W.J., 1959. - Derived savanna -derived from what ? Bull. IFAN, A, 21 : 427-438.

KEET, J.D.M., 1962. - The Trema plantations of Westfalia estate. S. Afr. For. J., 41 : 15-27.

KEMP, R.H., 1963. - Growth and regeneration of open savanna woodland in northen Nigeria. Commonw. For. Rev., 42 : 200-206.

KEMPTON, R.A., 1979. - The structure of species abundance and measurement of diversity. Biometrics, 35 : 307-321.

KIBERTIUS, G., KIFFER, E., MANGENOT, F., ARNOULD, M.F., 1968. - Activités biologiques dans les sols tropicaux (Guyane Française et Rép. de Côte d'Ivoire). III. Décomposition des tissus lignifiés. Bois et forêts des Tropiques, 190 : 3-15.

KING, S.E., 1964. - Relative abundance of species and the Mac Arthur's model. Ecology, 45 : 716-727.

KIRA, T., OGAWA, H., SAGAZAKI, N., 1953. - Intraspecific competition among higher plants. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., D, 4 : 1-16.

KOYAMA, H., KIRA, T., 1956. - Intraspecific competition among higher plants. VIII. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. J. Inst. Polytechn. Osaka City Univ., 7 : 73-94.

KOZLOWSKI, T.T., 1963. - Growth characteristics of forest trees. J. Forest., 61 : 655-662.

KOZKOWSKI, T.T., 1967. - Diurnal variations in stem diameters of small trees. Bot. Gaz., 128 : 60-68.

KRAMER, P.J., 1964. - The role of water in wood formation. In : ZIMMERMAN, M.H., éd., The formation of wood in forest trees. Academic Press Inc., New York : 519-532.

KRAMER, P.J., 1969. - Plant and soil water relationships : a modern synthesis. Mc Graw-Hill.

KREBS, C.J., 1978. - Ecology : the experimental analysis of distribution and abundance, 2e édit. Harper et Row, New York : 678 p.

KWAN-KORIBA, 1958. - On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf fall, and the formation of resting bud. Garden's Bull., Singapore, 17 : 11-81.

LAESSLE, A.M., 1965. - Spacing and competition in natural stand of sand pine. Ecology, 46 : 65-72.

LAMOTTE, M., 1975. - The structure and function of a tropical savannah ecosystem. In : GOLLEY, F.B., MEDINA, E., éds, Tropical ecological systems : trends in terrestrial and aquatic research. Springer Verlag, Ecological Studies 11 : 179-222.

LATHAM, M., DUGERDIL, M., 1970. - Contribution à l'étude de l'influence du sol sur la végétation au contact forêt-savane dans l'ouest et le centre de la Côte d'Ivoire. Adansonia, sér. 2, 10 : 553-576.

LAUDELOUT, H., MEYER, J., 1954. - Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. In : Trans. 5th Int. Cong. Soil Sci., 2 : 267-272.

LAVELLE, P., 1978. - Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : peuplements, populations et fonctions dans l'écosystème. Thèse Doct. ès-Sciences, Univ. Paris VI : 301 p.

LAWTON, J.R., LAWTON, J.R.S., 1971. - Seasonal variations in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria. New Phylologist, 70 : 187-196.

LEBRUN, J., 1936. - Répartition de la forêt équatoriale et des formations végétales limitrophes. Publ. Ministère des Colonies, Bruxelles : 195 p.

LEBRUN, J., 1947. - La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard. Publ. Inst. Parcs Nat. Congo belge, Bruxelles, 2 vol. : 800 p.

LEBRUN, J., GILBERT, G., 1954. - Une classification écologiques des forêts du Congo. Publ. I.N.E.A.C., sér. Sci., 63 : 89 p.

LECACHEUX, P., 1955. - Analyse statistique de la forêt tropicale en vue de son utilisation pour la production de cellulose. J.A.T.B.A., 2 : 1-17.

LECORDIER, C., 1974. - Le climat de la région de Lamto. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : savane de Lamto. Les facteurs du milieu. Bull. liaison chercheurs Lamto, N.S., 1 : 45-103.

LECORDIER, C., 1975. - Les peuplements de Carabiques (Coléoptères) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse, Univ. Paris VI : 234 p.

LECORDIER, C., LAVELLE, P., 1982. - Application du modèle de Motomura aux peuplements de Vers de terre : signification et limites. Rev. Ecol. Biol. Sol, 19 : 177-191.

LEEUWEN, C.G. van, 1966. - A relation theoretical approach to pattern and process in vegetation. Wentia, 15 : 25-46.

LEGENDRE, L., LEGENDRE, P., 1979. - Ecologie numérique. Masson, Paris, Presses de l'Univ. de Québec, 2 t., 197 et 247 p.

LEMEE, G., 1959. - Effets des caractères du sol sur la localisation de la végétation en zones équatoriales et tropicales humides. Colloque UNESCO, Abidjan, Sols et végétation des régions tropicales.

LEMEE, G., 1967. - Précis de biogéographie. Masson, Paris : 358 p.

LEMEE, G., REVERSAT, F., HUTTEL, C., 1975. - Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. La Terre et la Vie, 29

LENEUF, N., MANGENOT, G., 1959. - Un exemple de relation entre les sols et la végétation dans les tropiques humides : la Côte d'Ivoire. 1er Coll. Soc. Bot. Fr., Paris.

LENGER, A., 1954. - A propos d'une loi mathématique simple concernant la structure équilibrée des peuplements forestiers. Bull. Inst. agr. Gembloux, 22 : 241-254.

LEONARD, J., 1951. - Les divers types de forêts du Congo belge. Flore et végétation de l'Afrique tropicale. Lejeunia, 16 : 81-93.

LEPAGE, M., 1984. - Distribution, density and evolution of Macrotermes bellicosus nests (Isoptera : Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. The J. of Anim. Ecol., 53 : 107-117.

LEROUX, H., 1980. - Contribution à l'étude de la matière organique des sols sous forêts claires (savanes) de Côte d'Ivoire en fonction des principaux facteurs de pédogénèse. Thèse, Univ. d'Abidjan.

LESCURE, J.P., PUIG, H., RIERA, B., LECLERC, D., BEEKMAN, A., BENETEAU, A., 1983. - La phytomasse épigée d'une forêt en Guyane française. Acta Oecol. Oecol. gener., 4 : 237-251.

LEWALLE, J., 1972. - Les étages de végétation du Burundi occidental. Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique, 42 : 247 p.

LIEBERMAN, D., 1982. - Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. J. Ecol., 70 : 791-806.

LIMING, 1957. - Home made dendrometers. J. Forestry, 55 : 575-577.

LOJAN, L., 1967. - The tendencies of the radial growth of 23 tropical forest species. Turrialba, 18 : 275-281.

LOOMAN, J., 1977. - Applied phytosociology in the canadian prairies and parklands. In : Handbook of vegetation science, part XIII, Application of vegetation science to grassland husbandry.

LOWE, R.G., 1968. - Periodicity of a tropical rain forest tree Triplochiton scleroxylon K Schum. Commonwealth Forestry Rev., 47 : 150-163.

MAAREL, E. van der, 1976. - On the establishment of plant community boundaries. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd., 89 : 415-443.

MAC ARTHUR, R.H., 1960. - On the relative abundance of species. Amer. Natur., 94 : 25-36.

MAC GREGOR, M.D., 1937. - Forest types and succession in Nigeria. Emp. for. J., 16

MAC INTOSH, R.P., 1967. - An index of diversity and the relation of certain concepts of diversity. Ecol., 48 : 392-403.

MAC INTOSH, R.P., 1970. - Community, competition and adaptation. Q. Rev. Biol., 45 : 259-280.

MAKANY, L., 1976. - Végétation des plateaux Téké (Congo). Trav. Univ. Brazzaville, 1 : 301 p.

MALAISSE, F., 1979. - L'écosystème Miombo. In : Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, Recherches sur les ressources naturelles, 14 : 641-659.

MALAISSE, F., FRESON, R., GOFFINET, G., MALAISSE-MOUSSET, M., 1975. - Litter fall and litter breakdown in Miombo. In : GOLLEY, F.B., MEDINA, E., éds, Tropical ecological systems : trends in terrestrial and aquatic research. Springer-Verlag, New York, Ecological Studies 11 : 137-152.

MALAISSE, F., MALAISSE-MOUSSET, M., BULAIMU, J., 1970. - Contribution à l'étude de l'écosystème forêt dense sèche (Muhulu). Note 1 : Phénologie de la défoliation. Trav. Serv. Sylv. Pisc. Univ. Off. Congo, Lubumbashi, 9 : 1-11.

MANGENOT, F., 1980. - Les litières forestières, signification écologique et pédologique. R.F.F., 32 : 339-355.

MANGENOT, G., 1955. - Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. Etudes éburnéennes, 4 : 5-61.

MANGENOT, G., MIEGE, J., AUBERT, G., 1948. - Les éléments floristiques de la basse Côte d'Ivoire et leur répartition. C.R. Soc. biogéogr., 25 : 30-34.

MARGALEF, R., 1963. - On certain unifying principles in ecology. Amer. Nat., 97 : 357-374.

MARGALEF, R., 1968. - Perspectives in ecological theory. The Univ. of Chicago Press, Chicago-London : 111 p.

MARGALEF, R., 1969. - Diversity and stability : a practical proposal and a model of interdependence. In : WOODWELL, G.M., SMITH, H.H., éds, Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven Symposia in Biology, 22 : 25-35.

MARIAUX, A., 1977. - Marques et rubans dendromètres (Méthode expérimentale d'étude de la périodicité des cernes dans les bois tropicaux). C.T.F.T., information technique n°238 : 11 p.

MARR, J.W., 1948. - Ecology of the forest-tundra ecotone on the east coast of Hudson Bay. Ecol. Monogr., 18 : 117-144.

MATHERON, G., 1965. - Les variables régionalisées et leur estimation. Masson, Paris : 306 p.

MATSUMOTO, T., ABE, T., 1979. - The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of West Malaysia. Oecologia, 38 : 261-274.

MAY, R.M., 1975. - Patterns of species abundance and diversity. In : CODY, M., DIAMOND, J., éds, Ecology and evolution of communities. Harvard Univ. Press : 81-119.

MAY, R.M., éd., 1976. - Theoretical Ecology. Principles and applications. Blackwell Scientific Publ. : 317 p.

MEAD, R., 1968. - Measurement of competition between individual plants in a population. J. Ecol., 56 : 35-46.

MENAGER, M.T., 1971. - Etude méso- et microclimatique du contact de la forêt et de la savane en Côte d'Ivoire. D.E.S., Fac. Lettres Paris : 130 p.

MENAUT, J.C., 1977. - Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast. Proceedings of the fourth international Symposium of Tropical Ecology, Panama City, Panama : 545-557.

MENAUT, J.C., CESAR, J., 1979. - Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. Ecology, 60 : 1197-1210.

MEYER, H.A., 1952. - Structure, growth and drain in balanced uneven-aged forest. J. for., 50 : 85-92.

MIEGE, J., 1955. - Les savanes et forêts claires de Côte d'Ivoire. Et. Eburnéennes, 4 : 62-81.

MIEGE, J., 1966. - Observations sur les fluctuations des limites savanes-forêts en basse Côte d'Ivoire. Ann. Fac. Sci. Dakar, 19 : 149-166.

MONDJANNAGNI, A., 1969. - Contribution à l'étude des paysages végétaux du bas-Dahomey. Ann. Univ. Abidjan, G, 1 : 181 p.

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, Univ. Paris VII, 2 vol. : 548 p.

MONNIER, Y., 1981. - La poussière et la cendre. Publication de l'Agence de Coopération culturelle et technique, Paris : 250 p.

MONNIER, Y., 1983. - Hydrographie. In : Atlas Jeune Afrique, Côte d'Ivoire.

MONOD, Th., 1957. - Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Cons. Sc. Afr. au Sud du Sahara, publ. n°24 : 147 p.

MONTENY, B.A., LHOMME, J.P., 1980. - Eléments de bioclimatologie. ORSTOM, Adiopodoumé : 90 p.

MORAL, P., 1964. - Essai sur les régions pluviothermiques de l'Afrique de l'Ouest. Ann. Géogr., 73 : 660-686.

MOTOMURA, I., 1932. - Etude statistique de la population écologique. Dôbuto Zassi, 44 : 379-383 (en japonais, cité par INAGAKI, 1967).

MÜLLER, D., NIELSEN, J., 1965. - Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Det Forstlige Forsavaesen i Danmark, 29 : 69-160.

NAMUR, C. de, 1978. - Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux du cours d'une succession secondaire. Cahiers ORSTOM, sér. Biol., 13 : 211-221.

NJOKU, E., 1963. - Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. J. Ecol., 51 : 617-624.

NJOKU, E., 1964. - Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. II. Observations on seedlings. J. Ecol., 52 : 19-26.

NYE, P.H., 1961. - Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. Plant and soil, 13 : 333-346.

ODUM, H.T., CANTLON, J.E., KORNICKER, L.S., 1960. - An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distributions, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species variety index. Ecology, 41 : 395-399.

OLDEMAN, R.A.A., 1972a. - L'architecture de la forêt guyanaise. Thèse, Académie de Montpellier : 247 p.

OLDEMAN, R.A.A., 1972b. - L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et des criques guyanais. Adansonia, sér. 2, 12 : 253-265.

OLDEMAN, R.A.A., 1974a. - L'architecture de la forêt guyanaise. Mém. ORSTOM 73 : 204 p.

OLDEMAN, R.A.A., 1974b. - Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. La Terre et la Vie, 28 : 487-520.

OLDEMAN, R.A.A., 1976. - Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. Publié en 1978 in : TOMLINSON, P.B., ZIMMERMANN, M.H., éds, Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press : 535-560.

OLDEMAN, R.A.A., 1979. - Quelques aspects quantitatifs de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. Oecol. Plant., 14 : 289-312.

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

OTTORINI, J.M., 1978. - Aspects de la notion de densité et croissance des arbres en peuplement. Ann. Sci. Forest., 35 : 299-320.

PACE, P., CLUZEL, R., 1968. - Statistique et probabilité. Librairie Delagrave : 125 p.

PARADIS, G., 1975. - Physionomie, composition floristique et dynamisme des formations végétales d'une partie de la basse vallée de l'Ouemé (Dahomey). Ann. Univ. Abidjan, C, 11 : 65-101.

PARADIS, G., HOUNGNON, P., 1977. - La végétation de l'aire classée de la Lama dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey). Bull. Muséum Natl Histoire Naturelle, sér. Botanique 34, n°503 : 169-197.

PARADIS, G., SOUZA, S. de, HOUNGNON, P., 1978. - Les stations à Lophira lanceolata dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud Dahomey). Bull. Mus. Natl Hist. Nat. Paris, 521, Botanique 35 : 39-58.

PARDE, J., 1961. - Dendrométrie. Editions de l'Ecole Nationale des Eaux et forêts, Nancy : 350 p.

PARETO, V., 1968. - Traité de sociologie générale. Nouvelle édition. Droz, Genève.

PAULIAN, R., 1947. - Observations écologiques en forêt de basse Côte d'Ivoire. Encycl. biogéogr. écol., 2, Lechevalier, Paris : 148 p.

PEARSON, G.A., 1936. - Why the prairies are treeless. J. Forest., 34 : 405-408.

PEET, R.K., 1974. - The measurement of species diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst., 5 : 285-307.

PEET, R.K., 1978. - Latitudinal variation in southern rocky mountain forests. J. Biogeogr., 5 : 275-289.

PEETERS, L., 1964. - Les limites forêt-savane dans le nord du Congo en relation avec le milieu géographique. Revue belge de géographie, 3 : 239-273.

PELTRE, P., 1977. - Le "V Baoulé" (Côte d'Ivoire centrale). Héritage géomorphologique et paléoclimatique dans le tracé du contact forêt-savane. Travaux et documents de l'ORSTOM, 80 : 198 p.

PERRAUD, A., 1971. - Les sols. In : Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mém. ORSTOM, 50 : 269-391.

PERRIN, G., 1966. - Sociologie de Pareto. Paris.

PETRUSZEWICZ, M., 1972. - Graphiques parétiens et distributions lexicales. Informatique et Sciences humaines, 14 : 20 p. In : Séminaire de mathématiques et linguistique, Univ. Paris, mai 1972.

PHILIPS, J.V.F., 1968. - The influence of fire in trans-saharan africa. Acta Phytogeogr. Suec, 54 : 13-20.

PIANKA, E.R., 1966. - Latitudinal gradients in species diversity : a review of concepts. Am. Nat., 100 : 33-46.

PIELOU, E.C., 1959. - The use of point to plant distances in the study of pattern of plant population. J. Ecol., 48 : 575-584.

PIELOU, E.C., 1966. - Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. J. theoret. Biol., 10 : 370-383.

PIERLOT, R., 1968. - Une technique d'étude de la forêt dense en vue de son aménagement : la distribution hyperbolique des grosseurs. Bull. Soc. Roy. For., 2 : 122-130 (Belgique).

PRESTON, F.W., 1948. - The commonness and rarity of species. Ecology, 29 : 254-283.

PREVOST, M.F., PUIG, H., 1981. - Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Adansonia, 3 : 147-171.

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.

RAPPORT, D.J., TURNER, J.E., 1975. - Feeding rates and population growth. Ecology, 56 : 942-949.

REICH, P.B., BORCHERT, R., 1984. - Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol., 72 : 61-74.

RICHARDS, P.W., 1952. - The tropical rain forest. Cambridge Univ. Press : 450 p.

RICHARDS, P.W., 1961. - The types of vegetation of the humid tropics in relation to the soil. In : Tropical soils and vegetation. UNESCO, Paris. Compte rendu du Colloque d'Abidjan, 1959 : 15-23.

RIEBESELL, J., 1974. - Paradox of enrichment in competitive systems. Ecology, 55 : 183-187.

RIOU, G., 1974. - Les sols de la savane de Lamto. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les facteurs du milieu. Bull. liaison chercheurs Lamto, N.S., 1 : 3-43.

ROLLET, B., 1969. - Etudes quantitatives d'une forêt dense sempervirente de la Guyane Venezuelienne. Thèse, Fac. Sci. Univ. Toulouse. CNRS n°A02.969.

ROLLET, B., 1974. - L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne : 298 p.

ROLLET, B., 1979. - Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. Oecol. Plant., 14 : 319-344.

ROOSE, E., 1980. - Dynamique actuelle des sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique occidentale. Thèse, Univ. d'Orléans : 587 p.

ROUGERIE, G., 1960. - Le façonnement actuel des modelés en Côte d'Ivoire forestière. Mém. IFAN, 58 : 542 p.

SAKAI, K., 1957. - Studies on competition in plants. VII. Effect on competition of a varying number of competing and non-competing individuals. J. Genet., 55 : 227-234.

SAKAI, K.I., MUKAIDE, H., 1966. - Intraspecific competition in forest-trees. Silvae genet., 17 : 1-5.

SAUNDERS, P.T., 1980. - An introduction to catastrophe theory. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 144 p.

SCHIMPER, A.F.W., 1898. - Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Iena. Traduction anglaise par W.R. Fisher, Plant geography upon a physiological basis. P. Groom et I.B. Balfour, Oxford, 1903.

SCHMIDT, W., 1973. - Vegetationkundliche Untersuchungen im Savannen - Reservat Lamto (Elfenbeinküste). Vegetatio, 28 : 145-200.

SCHNELL, R., 1949. - Observations sur l'instabilité de certaines forêts de la haute Guinée en rapport avec le modelé et la nature du sol. Bull. agric. Congo Belge, 40 : 671-676.

SCHNELL, R., 1950. - La forêt dense. Lechevalier, Paris : 330 p.

SCHNELL, R., 1952. - Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale. Les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne. Mém. IFAN, 18 : 41-236.

SCHNELL, R., 1971. - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. I. Les problèmes généraux. Vol. 1, Les flores, les structures : 499 p. ; vol. 2, Les milieux, les groupements végétaux : 452 p. Gauthier-Villars, Paris.

SCHNELL, R., 1976. - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. II. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Vol. 3 : 459 p. ; vol. 4 : 378 p. Gauthier-Villars, Paris.

SCHROEDER, C.A., WIELAND, P.A., 1956. - Diurnal fluctuations in size in various parts of the avocado tree and fruit. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 68 : 253-258.

SCHULZ, J.P., 1960. - Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. Verhomd. Kon. Ned. Akad. Wetensh. Afd. Natuurk., sér. 2, 53 : 267 p.

SHAFI, M.I., YAR ATON, G.A., 1973a. - Diversity, floristic richness and species eveness during a secondary (post-fire) succession. Ecology, 54 : 857-902.

SHAFI, M.I., YARRATON, G.A., 1973b. - Vegetational heterogeneity during a secondary (post-fire) succession. Can. J. Bot., 51 : 73-90.

SHANNON, C.E., WEAVER, W., 1948. - The mathematical theory of communication. Urbana Univ. Pres , Illinois : 117-127.

SIEGEL, S., 1956. - Non parametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw Hill, New York : 312 p.

SILVA, J., MONASTERIO, M., SARMIENTO, G., 1971. - Reconocimiento Ecologico de los Llanos Occidentales. II. El Norte del Estado Barinas. Acta Cient. Venezolana, 22 : 61-72.

SIMON, H.A., 1955. - On a class of skew distribution functions. Biometrika, 42 : 425-440.

SMITH, O.L., 1980. - The influence of environmental gradients on ecosystem stability. Am. Nat., 116 : 1-24.

SOBEY, D.G., 1978. - Anogeissus groves on abandoned village sites in the Mole National Park, Ghana. Biotropica, 10 : 87-99.

SPICHIGER, R., 1977. - Contribution à l'étude du contact entre flore sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire centrale). Bull. liaison chercheurs Lamto, N.S. : 261 p.

SPICHIGER, R., LASSAILLY, 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.

SPICHIGER, R., 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.

SWIFT, M.J., RUSSELL-SMITH, A., PERFECT, T.J., 1981. - Decomposition and mineral nutrient dynamics of plant litter in a regenerations Bush fallow in sub-humid tropical Nigeria. J. Ecol., 69 : 981-995.

TARASCIO, V.J., 1968. - Pareto methodological approach to economics. Chapel Hills.

TAYLOR, C.J., 1960. - Synecology and silviculture in Ghana. Th. Nielson and Sons, Edinburg : 418 p.

TAYLOR, L.R., KEMPTON, R.A., WOIWOD, I.P., 1976. - Diversity statistics and the log series model. J. Anim. Ecol., 45 : 255-272.

TENNENT, R.B., 1975. - Competition quotient in young Pinus radiata. N.Z. J. For. Sci., 5 : 230-234.

THAIUTSA, B., GRANGER, O., 1979. - Influence du climat sur la rapidité de décomposition de la litière forestière. Unasylva, 31 : 28-35.

THIEBAUT, B., 1976. - Etude des hêtraies de l'arc montagneux périméditerranéen de la vallée du Rhône à celle de l'Ebre. II. Structure horizontale des hêtraies de la Montagne Noire (sud-est de la France). Oecol. Plant., 11 : 53-69.

THOM, R., 1972. - Stabilité structurelle et morphogenèse. Benjamin.

THOM, R., 1980. - Modèles mathématiques de la morphogenèse. C. Bourgeois, Paris : 315 p.

TILLON, 1961. - Etude d'une parcelle de savane mise en défens. Bois et forêts des tropiques, 77 : 13-20.

TILMAN, D., 1982. - Resource competition and community structure. In : MAY, R.M., éd., Monographs in population biology, 17. Princeton Univ. Press : 296 p.

TORQUEBIAU, E., 1979. - The reiteration of the architectural model : a demographic approach to the tree. D.E.A., U.S.T.L., Montpellier.

TORQUEBIAU, E., 1981. - Analyse architecturale de la forêt de los Tuxtlas (Veracruz), Mexique. Thèse, Univ. Montpellier : 189 p.

TRABAUD, L., LEPART, J., 1980. - Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. Vegetatio, 43 : 49-57.

TRAPNELL, C.G., 1959. - Ecological results of woodland burning experiments in Northern Rhodesia. J. Ecol., 129-168.

TROCHAIN, J.L., 1957. - Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. Bull. Inst. Et. Centrafric., 13-14 : 55-93.

TROCHAIN, J.L., 1980. - Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique. Publ. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, France : 458 p.

TROLL, C., PAFFEN, K., 1964. - Karte der Jahreszeiten-Klimate der Erde. Erdkunde, Arch. f. Wiss. Geogr., 18 : 5-28.

VANDEN BERGHEN, C., 1982. - Le taillis à Malacantha alnifolia et Xanthoxylum zanthoxyloides du plateau de Cabrousse-Diembéreng en Basse Casamance (Sénégal méridional). Bull. Jard. Bot. Belg. 52 : 249-264.

VENNETIER, P. et al., 1978. - Atlas de Côte d'Ivoire. Edit. Jeune Afrique.

VOLLE, M., 1981. - Analyse des données. Economica, Paris : 317 p.

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 chercheurs Lamto, juillet : 23-25.

VUATTOUX, R., 1976. - Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note. Ann. Univ. Abidjan, C, 7 : 35-63.

WALTER, H., 1954. - Le facteur eau dans les régions arides et sa signification pour l'organisation de la végétation dans les contrées subtropicales. In : Les divisions écologiques du monde. Coll. Intern. CNRS, Paris, 59 : 27-38.

WALTER, J.M.N., 1982. - Architectural profiles of flood-forests in Alsace. In : CRAMER, J., éd., Struktur und Dynamik von Wäldern. Rinteln 13.16 (1981), 4 : 187-234.

WEINER, J., 1982. - A neighborhood model of annual-plant interference. Ecology, 63 : 1237-1241.

WHITE, F., 1976. - The underground forests of Africa : a preliminary review. Gardens'Bulletin, 24 : 57-71.

WHITMORE, T.C., 1976. - Gaps in the forest canopy. In : TOMLINSON, P.B., ZIMMERMANN, M.H., éds, Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press, 1978 : 639-655.

WHITTAKER, R.H., 1965. - Dominance and diversity in land plant communities. Science, 147 : 250-260.

WHITTAKER, R.H., R.H., 1969. - Evolution of diversity in plant communities. Brookhaven Symposia in Biology n°22.

WHITTAKER, R.H., 1972. - Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21 : 213-251.

WHITTAKER, R.H., 1975. - Communities and ecosystems. Mac Milland, New York : 385 p.

WHITTAKER, R.H., 1977. - Evolution of species diversity in land communities. Evol. Biol., 10 : 1-67.

WHITTAKER, R.H., MARKS, P.L., 1975. - Methods of assessing terrestrial productivity. In : LIETH, E., WHITTAKER, R.H., éds, Primary productivity of the biosphere. Springer Verlag, Ecological Studies, 14 : 55-118.

WILLIAMS, C.B., 1944. - Some application of the logarithmic series and the index of diversity to ecological problems. J. Ecol., 32 : 1-44.

WILLIAMS, W.T., LANCA, G.N., WABB, L.J., TRACEY, J.G., DALE, M.B., 1969. - Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities, III, The analysis of successional data. J. Ecol., 57 : 515-535.

WIT, C.T. de, 1960. - On competition. Verslagen Landbouwkundige Onderzolkingen, 66 : 1-82.

YANGAMBI, 1956. - Cf. TROCHAIN, J.L., 1957.

YODA, K., KIRA, T., HOZUMI, K., 1957. - Intraspecific competition among higher plants. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., D, 8 : 161-178.

ZAHNER, R., 1968. - Water deficits and growth of trees. In : KOZLOWSKI, T.T., éd., Water deficits and plant growth, 2. Academic Press, New York : 191-254.

ZIMMERMANN, M.H., BROUIN, C.L., 1971. - Trees, structure and function. Springer-Verlag, Berlin : 336 p.

ZÖHRER, F., 1969. - The application of the beta function for best fit of stem diameter in inventories of tropical forest. I.U.F.R.O. sect. 25. Meeting of working group in : Mitt. B.F.A. Forst. und Holzwirtchaff. Reinbeck bei Hamburg, 74 : 279-293.

ZÖHRER, F., 1970. - The beta distribution for best fit of stem diameter distribution. 3e Conférence du groupe consultatif des statisticiens forestiers. Jouy-en-Josas. In : Publication INRA, 1972.

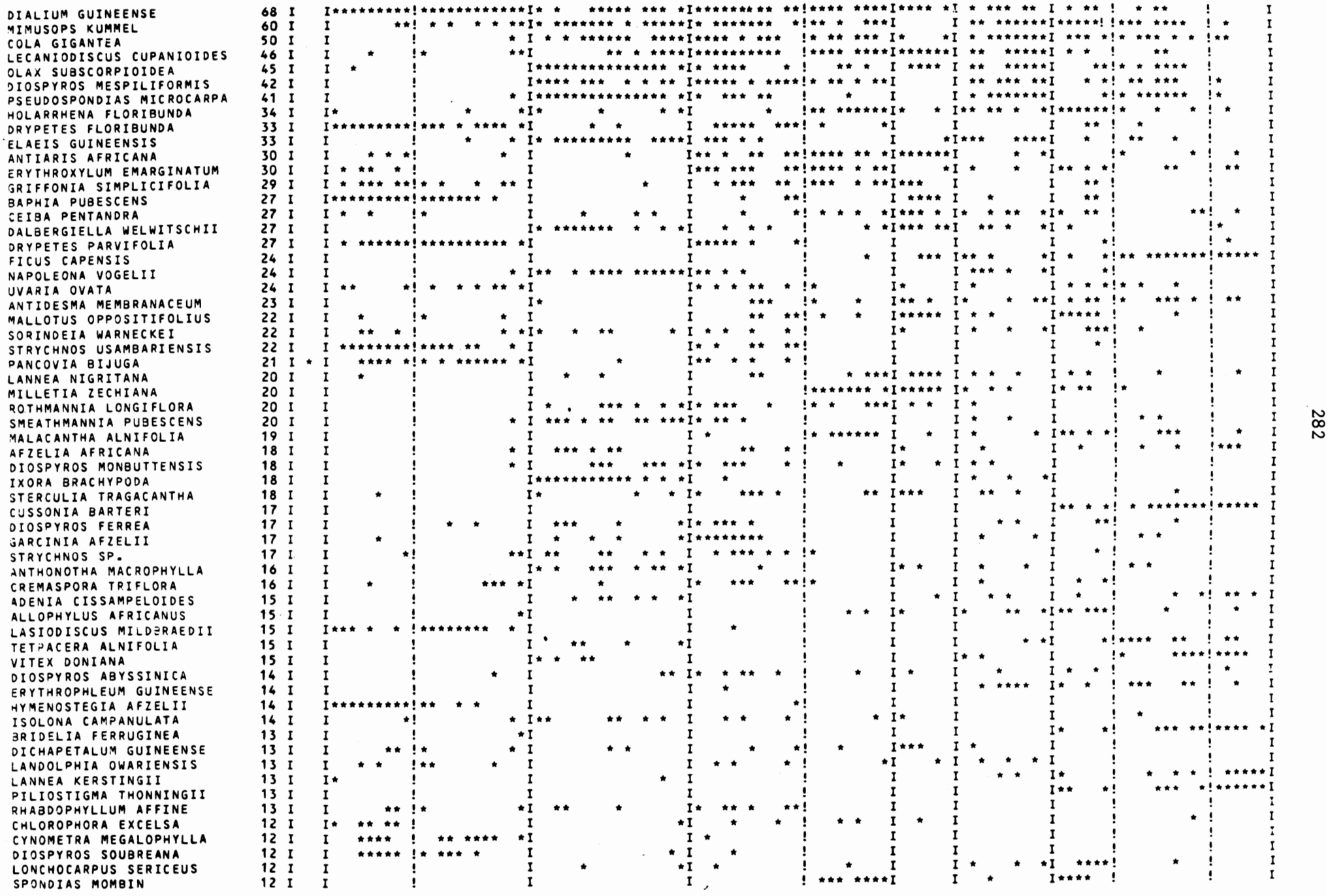
ANNEXES

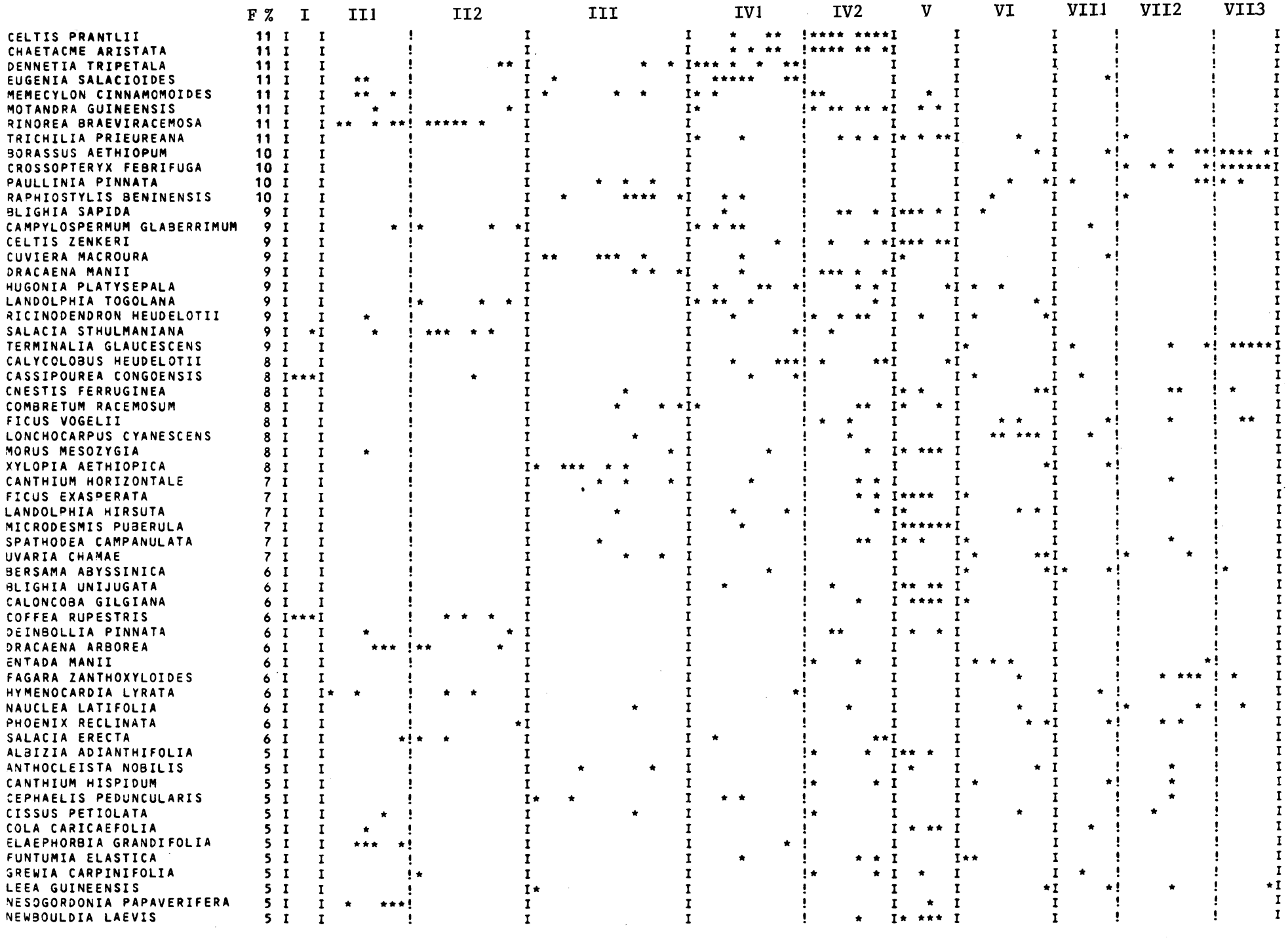
*

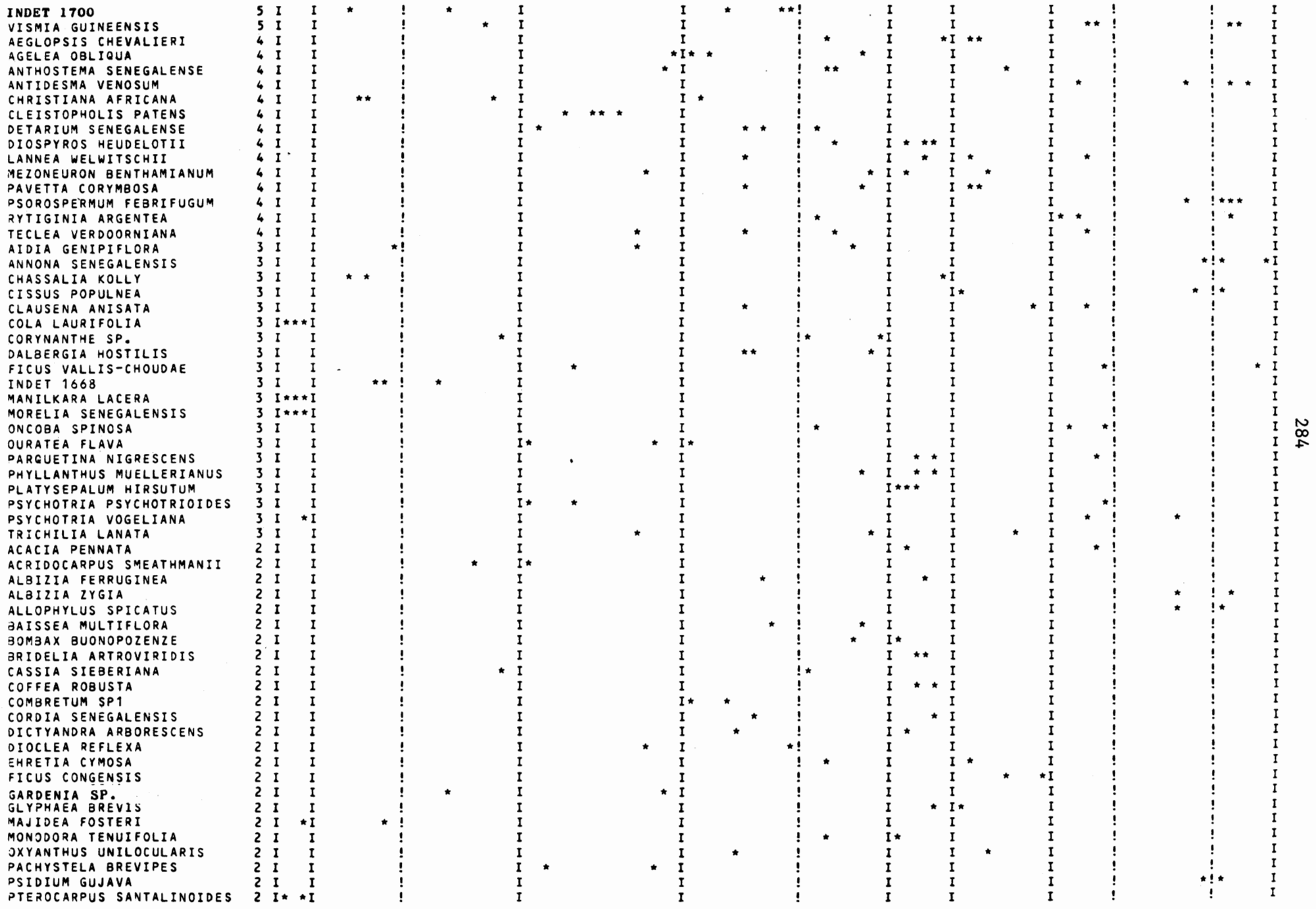
ANNEXE 1

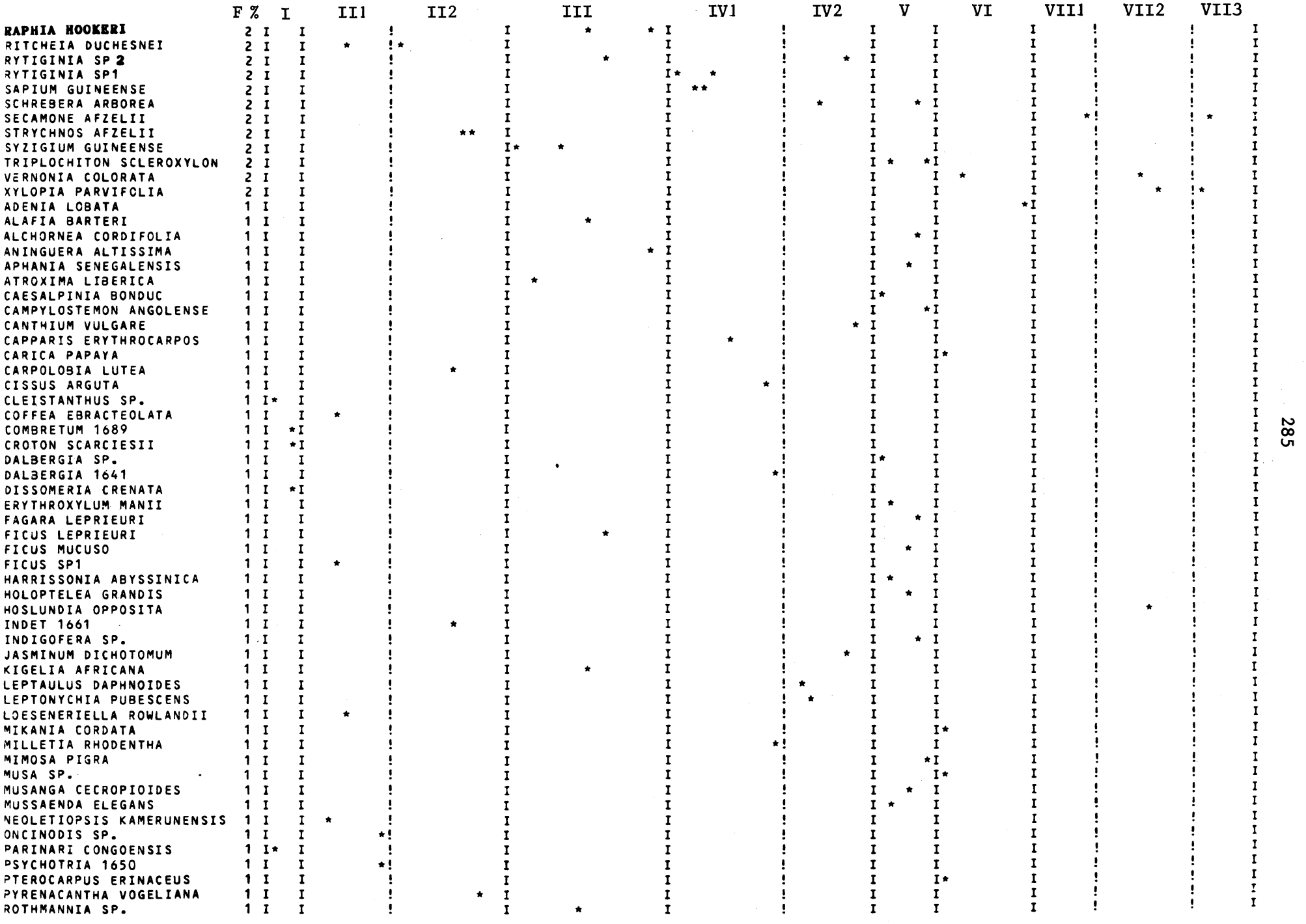
Répartition des espèces ligneuses dans l'ensemble des groupements forestiers de Lamto (individus de plus de deux mètres de haut).

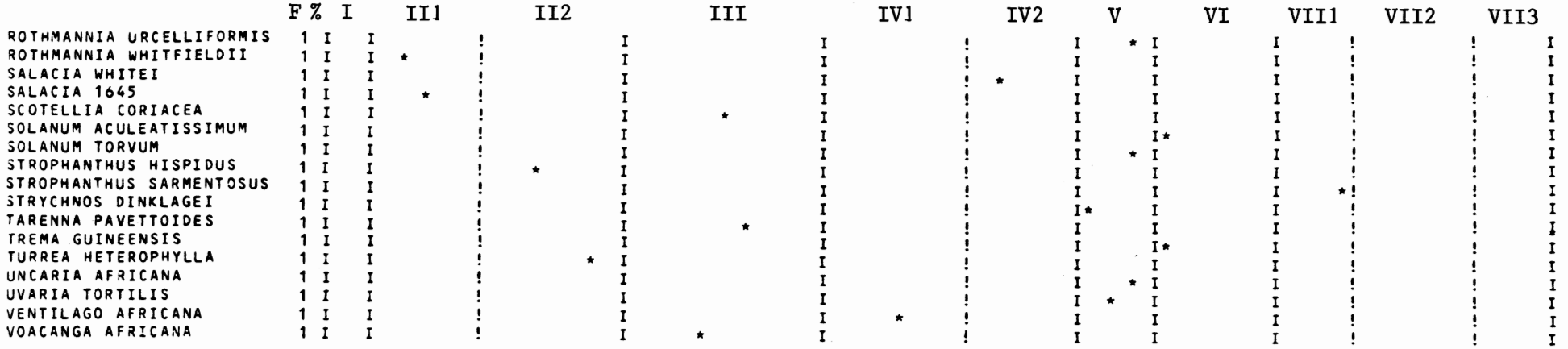
F % : fréquence de l'espèce dans l'ensemble des relevés.
I, II1, II2 : groupements de forêt ripicole.
III : groupement de formations sur sols hydromorphes.
IV1 : groupement des faciès humides de la forêt semi-décidue.
IV2 : groupement de la formation zonale (forêt de plateau).
V : groupement pionnier des formations de plateau.
VI : groupement mixte à affinité soudanienne (bosquets, galerie, zones de lisière).
VII1, VII2, VII3 : groupements de savane protégée des feux (15 ans de protection).


F %
I
II1
II2
III
IV1
IV2
V
VI
VII1
VII2
VII3
DIALIUM GUINEENSE 68
MIMUSOPS KUMMEL 60
COLA GIGANTEA 50
LECANIODISCUS CUPANIOIDES 46
OLAX SUBSCORPIOIDEA 45
DIOSPYROS MESPILIFORMIS 42
PSEUDOSPONDIAS MICROCARPA 41
HOLARRHENA FLORIBUNDA 34
DRYPETES FLORIBUNDA 33
ELAEIS GUINEENSIS 33
ANTIARIS AFRICANA 30
ERYTHROXYLUM EMARGINATUM 30
GRIFFONIA SIMPLICIFOLIA 29
BAPHIA PUBESCENS 27
CEIBA PENTANDRA 27
DALBERGIELLA WELWITSCHII 27
DRYPETES PARVIFOLIA 27
FICUS CAPENSIS 24
NAPOLEONA VOGELII 24
UVARIA OVATA 24
ANTIDESMA MEMBRANACEUM 23
MALLOTUS OPPOSITIFOLIUS 22
SORINDEIA WARNECKEI 22
STRYCHNOS USAMBARIENSIS 22
PANCOVIA BIJUGA 21
LANNEA NIGRITANA 20
MILLETIA ZECHIANA 20
ROTHMANNIA LONGIFLORA 20
SMEATHMANNIA PUBESCENS 20
MALACANTHA ALNIFOLIA 19
AFZELIA AFRICANA 18
DIOSPYROS MONBUTTENSIS 18
IXORA BRACHYPODA 18
STERCULIA TRAGACANTHA 18
CUSSONIA BARTERI 17
DIOSPYROS FERREA 17
GARCINIA AFZELII 17
STRYCHNOS SP. 17
ANTHONOTHA MACROPHYLLA 16
CREMASPORA TRIFLORA 16
ADENIA CISSAMPELOIDES 15
ALLOPHYLUS AFRICANUS 15
LASIODISCUS MILDBRAEDII 15
TETRACERA ALNIFOLIA 15
VITEX DONIANA 15
DIOSPYROS ABYSSINICA 14
ERYTHROPHLEUM GUINEENSE 14
HYMENOSTEGIA AFZELII 14
ISOLONA CAMPANULATA 14
BRIDELIA FERRUGINEA 13
DICHAPETALUM GUINEENSE 13
LANDOLPHIA OWARIENSIS 13
LANNEA KERSTINGII 13
PILIOSTIGMA THONNINGII 13
RHABDOPHYLLUM AFFINE 13
CHLOROPHORA EXCELSA 12
CYNOMETRA MEGALOPHYLLA 12
DIOSPYROS SOUBREANA 12
LONCHOCARPUS SERICEUS 12
SPONDIAS MOMBIN 12


F %
I
III1
II2
III
IV1
IV2
V
VI
VII1
VII2
VII3
CELTIS PRANTLII 11
CHAETACME ARISTATA 11
DENNETIA TRIPETALA 11
EUGENIA SALACIOIDES 11
MEMECYLON CINNAMOMOIDES 11
MOTANDRA GUINEENSIS 11
RINOREA BRAEVIRACEMOSA 11
TRICHILIA PRIEUREANA 11
BORASSUS AETHIOPUM 10
CROSSOPTERYX FEBRIFUGA 10
PAULLINIA PINNATA 10
RAPHIOSTYLIS BENINENSIS 10
BLIGHIA SAPIDA 9
CAMPYLOSPERMUM GLABERRIMUM 9
CELTIS ZENKERI 9
CUVIERA MACROURA 9
DRACAENA MANII 9
HUGONIA PLATYSEPALA 9
LANDOLPHIA TOGOLANA 9
RICINODENDRON HEUDELOTII 9
SALACIA STHULMANIANA 9
TERMINALIA GLAUCESCENS 9
CALYCOLOBUS HEUDELOTII 8
CASSIPOUREA CONGOENSIS 8
CNESTIS FERRUGINEA 8
COMBRETUM RACEMOSUM 8
FICUS VOGELII 8
LONCHOCARPUS CYANESCENS 8
MORUS MESOZYGIA 8
XYLOPIA AETHIOPICA 8
CANTHIUM HORIZONTALE 7
FICUS EXASPERATA 7
LANDOLPHIA HIRSUTA 7
MICRODESMIS PUBERULA 7
SPATHODEA CAMPANULATA 7
UVARIA CHAMAE 7
BERSAMA ABYSSINICA 6
BLIGHIA UNIJUGATA 6
CALONCOBA GILGIANA 6
COFFEA RUPESTRIS 6
DEINBOLLIA PINNATA 6
DRACAENA ARBOREA 6
ENTADA MANII 6
FAGARA ZANTHOXYLOIDES 6
HYMENOCARDIA LYRATA 6
NAUCLEA LATIFOLIA 6
PHOENIX RECLINATA 6
SALACIA ERECTA 6
ALBIZIA ADIANTHIFOLIA 5
ANTHOCLEISTA NOBILIS 5
CANTHIUM HISPIDUM 5
CEPHAELIS PEDUNCULARIS 5
CISSUS PETIOLATA 5
COLA CARICAEFOLIA 5
ELAEPHORBIA GRANDIFOLIA 5
FUNTUMIA ELASTICA 5
GREWIA CARPINIFOLIA 5
LEEA GUINEENSIS 5
NESOGORDONIA PAPAVERIFERA 5
NEWBOULDIA LAEVIS 5


F % I II1 II2 III IV1 IV2 V VI VII1 VII2 VII3
INDET 1700 5
VISMIA GUINEENSIS 5
AEGLOPSIS CHEVALIERI 4
AGELEA OBLIQUA 4
ANTHOSTEMA SENEGALENSE 4
ANTIDESMA VENOSUM 4
CHRISTIANA AFRICANA 4
CLEISTOPHOLIS PATENS 4
DETARIUM SENEGALENSE 4
DIOSPYROS HEUDELOTII 4
LANNEA WELWITSCHII 4
MEZONEURON BENTHAMIANUM 4
PAVETTA CORYMBOSA 4
PSOROSPERMUM FEBRIFUGUM 4
RYTIGINIA ARGENTEA 4
TECLEA VERDOORNIANA 4
AIDIA GENIPIFLORA 3
ANNONA SENEGALENSIS 3
CHASSALIA KOLLY 3
CISSUS POPULNEA 3
CLAUSENA ANISATA 3
COLA LAURIFOLIA 3
CORYNANTHE SP. 3
DALBERGIA HOSTILIS 3
FICUS VALLIS-CHOUDAE 3
INDET 1668 3
MANILKARA LACERA 3
MORELIA SENEGALENSIS 3
ONCOBA SPINOSA 3
OURATEA FLAVA 3
PARQUETINA NIGRESCENS 3
PHYLLANTHUS MUELLERIANUS 3
PLATYSEPALUM HIRSUTUM 3
PSYCHOTRIA PSYCHOTRIOIDES 3
PSYCHOTRIA VOGELIANA 3
TRICHILIA LANATA 3
ACACIA PENNATA 2
ACRIDOCARPUS SMEATHMANII 2
ALBIZIA FERRUGINEA 2
ALBIZIA ZYGIA 2
ALLOPHYLUS SPICATUS 2
BAISSEA MULTIFLORA 2
BOMBAX BUONOPOZENZE 2
BRIDELIA ARTROVIRIDIS 2
CASSIA SIEBERIANA 2
COFFEA ROBUSTA 2
COMBRETUM SP1 2
CORDIA SENEGALENSIS 2
DICTYANDRA ARBORESCENS 2
DIOCLEA REFLEXA 2
EHRETIA CYMOSA 2
FICUS CONGENSIS 2
GARDENIA SP. 2
GLYPHAEA BREVIS 2
MAJIDEA FOSTERI 2
MONODORA TENUIFOLIA 2
OXYANTHUS UNILOCULARIS 2
PACHYSTELA BREVIPES 2
PSIDIUM GUJAVA 2
PTEROCARPUS SANTALINOIDES 2

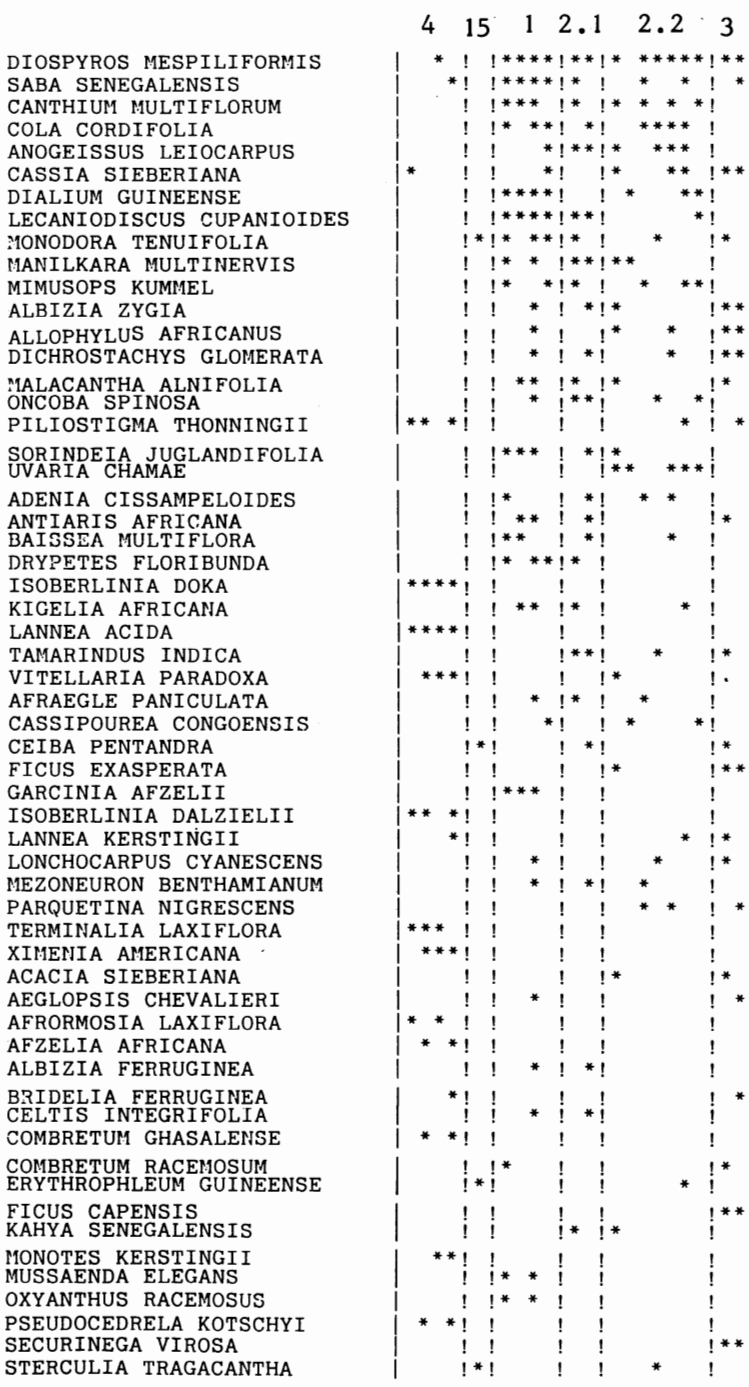

F %
I
II1
II2
III
IV1
IV2
V
VI
VII1
VII2
VII3
RAPHIA HOOKERI 2
RITCHEIA DUCHESNEI 2
RYTIGINIA SP 2 2
RYTIGINIA SP1 2
SAPIUM GUINEENSE 2
SCHREBERA ARBOREA 2
SECAMONE AFZELII 2
STRYCHNOS AFZELII 2
SYZIGIUM GUINEENSE 2
TRIPLOCHITON SCLEROXYLON 2
VERNONIA COLORATA 2
XYLOPIA PARVIFOLIA 2
ADENIA LOBATA 1
ALAFIA BARTERI 1
ALCHORNEA CORDIFOLIA 1
ANINGUERA ALTISSIMA 1
APHANIA SENEGALENSIS 1
ATROXIMA LIBERICA 1
CAESALPINIA BONDUC 1
CAMPYLOSTEMON ANGOLENSE 1
CANTHIUM VULGARE 1
CAPPARIS ERYTHROCARPOS 1
CARICA PAPAYA 1
CARPOLOBIA LUTEA 1
CISSUS ARGUTA 1
CLEISTANTHUS SP. 1
COFFEA EBRACTEOLATA 1
COMBRETUM 1689 1
CROTON SCARCIESII 1
DALBERGIA SP. 1
DALBERGIA 1641 1
DISSOMERIA CRENATA 1
ERYTHROXYLUM MANII 1
FAGARA LEPRIEURI 1
FICUS LEPRIEURI 1
FICUS MUCUSO 1
FICUS SP1 1
HARRISSONIA ABYSSINICA 1
HOLOPTELEA GRANDIS 1
HOSLUNDIA OPPOSITA 1
INDET 1661 1
INDIGOFERA SP. 1
JASMINUM DICHOTOMUM 1
KIGELIA AFRICANA 1
LEPTAULUS DAPHNOIDES 1
LEPTONYCHIA PUBESCENS 1
LOESENERIELLA ROWLANDII 1
MIKANIA CORDATA 1
MILLETIA RHODENTHA 1
MIMOSA PIGRA 1
MUSA SP. 1
MUSANGA CECROPIOIDES 1
MUSSAENDA ELEGANS 1
NEOLETIOPSIS KAMERUNENSIS 1
ONCINODIS SP. 1
PARINARI CONGOENSIS 1
PSYCHOTRIA 1650 1
PTEROCARPUS ERINACEUS 1
PYRENACANTHA VOGELIANA 1
ROTHMANNIA SP. 1


F % I II1 II2 III IV1 IV2 V VI VII1 VII2 VII3
ROTHMANNIA URCELLIFORMIS 1
ROTHMANNIA WHITFIELDII 1
SALACIA WHITEI 1
SALACIA 1645 1
SCOTELLIA CORIACEA 1
SOLANUM ACULEATISSIMUM 1
SOLANUM TORVUM 1
STROPHANTHUS HISPIDUS 1
STROPHANTHUS SARMENTOSUS 1
STRYCHNOS DINKLAGEI 1
TARENNA PAVETTOIDES 1
TREMA GUINEENSIS 1
TURREA HETEROPHYLLA 1
UNCARIA AFRICANA 1
UVARIA TORTILIS 1
VENTILAGO AFRICANA 1
VOACANGA AFRICANA 1

ANNEXE 2

Répartition des espèces ligneuses dans l'ensemble des groupements forestiers de Ouango-Fitini (individus de plus de deux mètres de haut).

1 : groupement de forêt dense sèche faciès humide.
2.1 : groupement de forêt dense sèche faciès humide dégradé,
2.2 : groupement de forêt dense sèche dégradée.
3 : groupement forestier dense sur roches vertes,
4 : groupement de forêt claire,
15 : relevé isolé, bosquet de bas-fond sur sol sableux issu de granites.


4 15 1 2.1 2.2 3
DIOSPYROS MESPILIFORMIS
SABA SENEGALENSIS
CANTHIUM MULTIFLORUM
COLA CORDIFOLIA
ANOGEISSUS LEIOCARPUS
CASSIA SIEBERIANA
DIALIUM GUINEENSE
LECANIODISCUS CUPANIOIDES
MONODORA TENUIFOLIA
MANILKARA MULTINERVIS
MIMUSOPS KUMMEL
ALBIZIA ZYGIA
ALLOPHYLUS AFRICANUS
DICHROSTACHYS GLOMERATA
MALACANTHA ALNIFOLIA
ONCOBA SPINOSA
PILIOSTIGMA THONNINGII
SORINDEIA JUGLANDIFOLIA
UVARIA CHAMAE
ADENIA CISSAMPELOIDES
ANTIARIS AFRICANA
BAISSEA MULTIFLORA
DRYPETES FLORIBUNDA
ISOBERLINIA DOKA
KIGELIA AFRICANA
LANNEA ACIDA
TAMARINDUS INDICA
VITELLARIA PARADOXA
AFRAEGLE PANICULATA
CASSIPOUREA CONGOENSIS
CEIBA PENTANDRA
FICUS EXASPERATA
GARCINIA AFZELII
ISOBERLINIA DALZIELII
LANNEA KERSTINGII
LONCHOCARPUS CYANESCENS
MEZONEURON BENTHAMIANUM
PARQUETINA NIGRESCENS
TERMINALIA LAXIFLORA
XIMENIA AMERICANA
ACACIA SIEBERIANA
AEGLOPSIS CHEVALIERI
AFRORMOSIA LAXIFLORA
AFZELIA AFRICANA
ALBIZIA FERRUGINEA
BRIDELIA FERRUGINEA
CELTIS INTEGRIFOLIA
COMBRETUM GHASALENSE
COMBRETUM RACEMOSUM
ERYTHROPHLEUM GUINEENSE
FICUS CAPENSIS
KAHYA SENEGALENSIS
MONOTES KERSTINGII
MUSSAENDA ELEGANS
OXYANTHUS RACEMOSUS
PSEUDOCEDRELA KOTSCHYI
SECURINEGA VIROSA
STERCULIA TRAGACANTHA

4 15 1 2.1 2.2 3
ACACIA DUDGEONI
ACACIA POLYACANTHA
ANTHONOTHA CRASSIFOLIA
APHANIA SENEGALENSIS
BLIGHIA SAPIDA
BLIGHIA UNIJUGATA
BURKEA AFRICANA
CAMPYLOSPERMUM GLABERRIMUM
CANTHIUM HENRIQUESIANUM
CANTHIUM VULGARE
CASSIA PODOCARPA
CHRISTIANA AFRICANA
CISSUS RUFESCENS
COLA GIGANTEA
COLA LAURIFOLIA
COMBRETUM NIGRICANS
COMBRETUM VELUTINUM
CRATAEVA RELIGIOSA
CROSSOPTERYX FEBRIFUGA
DALBERGIELLA WELWITSCHII
DENNETIA TRIPETALA
DETARIUM MICROCARPUM
DETARIUM SENAGALENSE
ELAEIS GUINEENSIS
ENTADA ABYSSINICA
FICUS DICRANOSTYLA
FICUS INGENS
FICUS VALLIS-CHOUDAE
GARDENIA NITIDA
GARDENIA TERNIFOLIA
GREWIA MOLLIS
HIPPOCRATEA AFRICANA
HOLARRHENA FLORIBUNDA
LANNEA VELUTINA
MALLOTUS OPPOSITIFOLIUS
MORINDA LUCIDA
NAPOLEONA VOGELII
NAUCLEA LATIFOLIA
OCHNA AFZELII
OPILIA CELTIDIFOLIA
PAVETTA CORYMBOSA
PTEROCARPUS ERINACEUS
ROTHMANNIA LONGIFLORA
SALACIA ERECTA
SALACIA PALLESCENS
SAMANEA DINKLAGEI
SPONDIAS MOMBIN
STROPHANTHUS HISPIDUS
STROPHANTHUS SARMENTOSUS
STRYCHNOS NIGRITANA
STRYCHNOS SPINOSA
SYZIGIUM GUINEENSE
ZIZIPHUS MUCRONATA

ANNEXE 3

Liste des espèces ligneuses récoltées sur les relevés réalisés à Lamto et à Ouango-Fitini (individus de plus de deux mètres de haut).

Acacia dudgeoni Craib ex Holl.
Acacia pennata (Linn.) Willd.
Acacia polyacantha Willd.
Acacia sieberiana DC.
Acridocarpus smeathmanii (DC.) Guill. & Perr.
Adansonia digitata Linn.
Adenia cissampeloides (Planch. ex Benth.) Harms
Adenia lobata (Jacq.) Engl.
Aeglopsis chevalieri Swingle
Afraegle paniculata (Schum. & Thonn.) Engl.
Afrormosia laxiflora (Benth. ex Bak.) Harms
Afzelia africana Sm.
Agelea obliqua (P. Beauv.) Baill.
Aidia genipiflora (DC.) Dandy
Alafia barteri Oliv.
Albizia adianthifolia (Schum.) W.F. Wight
Albizia ferruginea (Guill. & Perr.) Benth.
Albizia zygia (DC.) J.F. Macbr.
Alchornea cordifolia (Schum. & Thonn.) Müll. Arg.
Allophylus africanus P. Beauv.
Allophylus spicatus (Poir.) Radlk.
Aningeria altissima (A. Chev.) Aubrév. & Pellegr.
Annona senegalensis Pers.
Anogeissus leiocarpus (DC.) Guill. & Perr.
Anthocleista nobilis G. Don
Anthonotha crassifolia (Baill.) J. Léonard
Anthonotha macrophylla P. Beauv.
Anthostema senegalense A. Juss.
Antiaris africana Engl.
Antidesma membranaceum Müll. Arg.
Antidesma venosum Tul.
Aphania senegalensis (Juss. ex Poir.) Radlk.
Atroxima liberica Stapf.
Baissea multiflora A. DC.
Baphia pubescens Hook. F.
Bersama abyssinica Fres.
Blighia sapida König
Blighia unijugata Bak.
Bombax buonopozense P. Beauv.
Borassus aethiopum Mart.
Bridelia artroviridis Müll. arg.
Bridelia ferruginea Benth.
Burkea africana Hook.
Caesalpinia bonduc (Linn.) Roxb.
Caloncoba gilgiana (Sprague) Gilg
Calycobolus heudelotii (Bak. ex Oliv.) Heine
Campylospermum glaberrimum (P. Beauv.) Farron
Campilostemon angolense Oliv.
Canthium henriquesianum (K. Schum.) G. Tayl.
Canthium hispidum Benth.
Canthium horizontale (Schum. & Thonn.) Hiern
Canthium multiflorum (Schum. & Thonn.) Hiern
Canthium vulgare (K. Schum.) Bullock
Capparis erythrocarpos Isert
Carica papaya Linn.
Carpolobia lutea G. Don
Cassia podocarpa Guill. & Perr.
Cassia sieberiana DC.
Cassipourea congoensis R. Br. ex DC.
Ceiba pentandra (Linn.) Gaertn.
Celtis integrifolia Lam.
Celtis prantlii (= *C. brownii* Rendle)
Celtis zenkeri Engl.
Cephaelis peduncularis Salisb.
Chaetacme aristata Planch.
Chassalia kolly (Schumach.) Hepper
Chlorophora excelsa (Welw.) Benth.
Christiana africana DC.
Cissus arguta Hook. F.
Cissus petiolata Hook. F.
Cissus populnea Guill. & Perr.
Cissus rufescens Guill. & Perr.
Clausena anisata (Willd.) Hook. F. ex Benth.
Cleistopholis patens (Benth.) Engl. & Diels
Cnestis ferruginea DC.
Coffea ebracteolata (Hiern) Brenan
Coffea robusta Linden (*C. canephora* Pierre ex Froehner) div. var. cultivées
Coffea rupestris Hiern
Cola caricaefolia (G. Don) K. Schum.
Cola cordifolia (Cav.) Brenan & Keay
Cola gigantea A. Chev.
Cola laurifolia Mast.
Combretum ghasalense Engl. & Diels
Combretum nigricans Lepr. ex Guill. & Perr.
Combretum racemosum P. Beauv.
Combretum velutinum DC. (= *C. Molle* R. Br. ex G. Don)
Cordia senegalensis Juss.
Crataeva religiosa Forst. F.
Cremaspora triflora (Thonn.) K. Schum.
Crossopteryx febrifuga (Afzel. ex G. Don) Benth.
Croton scarciesii Sc. Elliot
Cussonia barteri Seeman
Cuviera macroura K. Schum.
Cynometra megalophylla Harms
Dalbergia hostilis Benth
Dalbergiella welwitschii (Bak.) Bak.
Deinbollia pinnata Schum. & Thonn.
Dennetia tripelata Bak. F.
Detarium microcarpum Guill. & Perr.
Detarium senegalense J.F. Gmel.
Dialium guineense Willd.
Dichapetalum guineense (DC.) Keay
Dichrostachys glomerata (Forsk.) Chiov.
Dictyandra arborescens Welw. ex Hook.
Dioclea reflexa Hook F.
Diospyros abyssinica (Hiern) F. White
Diospyros ferrea (Willd.) Bakh.
Diospyros heudelotii Hiern
Diospyros mespiliformis Hochst. ex A. DC.
Diospyros monbuttensis Gürke
Diospyros soubreana F. White
Dissomeria crenata Hook. F. ex Benth.
Dracaena arborea (Willd.) Link
Dracaena manii Bak.
Drypetes floribunda (Müll. Arg.) Hutch.
Drypetes parvifolia (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm.
Ehretia cymosa Thonning
Elaeis guineensis Jacq.
Elaephorbia grandifolia (Haw.) Croizat
Entada abyssinica Steud ex A. Rich.
Entada manii (Oliv.) Tisserant
Erythrophleum guineense G. Don
Erythroxylum emarginatum Thonn.
Erythroxylum manii Oliv.
Eugenia salacioides Laws. ex Hutch. & Dalz.
Fagara leprieuri (Guill. & Perr.) Engl.
Fagara zanthoxyloides Lam.
Ficus capensis Thunb.
Ficus congensis Engl.
Ficus dicranostyla Mildbr.
Ficus exasperata Vahl
Ficus ingens (Miq.) Miq.
Ficus leprieuri Miq.
Ficus mucuso Welw. ex Ficalho
Ficus vallis-choudae Del.
Ficus vogelii (Miq.) Miq.
Funtumia elastica (Preuss) Stapf
Garcinia afzelii Engl.
Gardenia nitida Hook.
Gardenia ternifolia Schum. & Thonn.
Glyphaea brevis (Spreng.) Monachino
Grewia carpinifolia Juss.
Grewia mollis Juss.
Griffonia simplicifolia (Vahl ex DC.) Baill.
Harrissonia abyssinica Oliv.
Hippocratea africana (Willd.) Loes. ex Engl.
Holarrhena floribunda (G. Don) Dur. & Schinz

Holoptelea grandis (Hutch.) Mildbr.
Hoslundia opposita Vahl
Hugonia platysepala Welw. ex Oliv.
Hymenocardia lyrata Tul.
Hymenostegia afzelii (Oliv.) Harms
Isoberlinia dalzielli Craib & Stapf
Isoberlinia doka Craib & Stapf
Isolona campanulata Engl & Diels
Ixora brachypoda DC.
Jasminium dichotomum Vahl
Khaya senegalensis (Desv.) A. Juss.
Kigelia africana (Lam.) Benth.
Landolphia hirsuta (Hua) Pichon
Landolphia owariensis P. Beauv.
Landolphia togolana (Hallier f.) Pichon
Lannea acida A. Rich
Lannea kerstingii Engl. & K. Krause
Lannea nigritana (Sc. Elliot) Keay
Lannea velutina A. Rich
Lannea welwitschii (Hiern) Engl.
Lasiodiscus mildbraedii Engl.
Lecaniodiscus cupanioides Planch. ex Benth.
Leea guineensis G. Don
Leptaulus daphnoides Benth.
Leptonichia pubescens Keay
Loeseneriella rowlandii (Loes.) N. Hallé
Lonchocarpus cyanescens (Schum. & Thonn.) Benth.
Lonchocarpus sericeus (Poir.) H. B. & K.
Majidea fosteri (Sprague) Radlk.
Malacantha alnifolia (Bak.) Pierre
Mallotus oppositifolius (Geisel.) Müll. Arg.
Manilkara lacera (Bak.) Dubard (= *M. obovata* (Sabine & G. Don) J. H. Hemsley)
Manilkara multinervis (Bak.) Dubard
Memecylon cinnamomoides G. Don
Mezoneuron benthamianum Baill.
Microdesmis puberula Hook. F. ex Planch.
Mikania cordata (Burm. F.) B.L. Robinson
Milletia rhodantha Baill.
Milletia zechiana Harms
Mimosa pigra Linn.
Mimusops kummel Bruce ex A. DC.
Monodora tenuifolia Benth.
Monotes kerstingii Gilg
Morelia senegalensis A. Rich. ex DC.
Morinda lucida Benth.
Morus mesozygia Stapf.
Motandra guineensis (Thonning) A. DC.
Musanga cecropioides R. Br.
Mussaenda elegans Schum. & Thonn.
Napoleona vogelii Hook. & Planch.
Nauclea latifolia Sm.
Neosloetiopsis kamerunensis Engl.
Nesogordonia papaverifera (A. Chev.) R. Capuron
Newbouldia laevis (P. Beauv.) Seeman ex Bureau
Ochna afzelii R. Br. ex Oliv.
Olax subscorpioidea Oliv.
Oncoba spinosa Forsk.
Opilia celtidifolia (Guill. & Perr.) Endl. ex Walp.
Ouratea flava (Schum. & Thonn.) Hutch & Dalz.
Oxyanthus racemosus (Schum. & Thonn.) Keay
Oxyanthus unilocularis Hiern
Pachystela brevipes (Bak.) Baill. ex Engl.
Pancovia bijuga Willd.
Parinari congensis F. Didr.
Parquetina nigrescens (Afzel.) bullock
Paullinia pinnata Linn.
Pavetta corymbosa (DC.) F. N. Williams
Phoenix reclinata Jacq.
Phyllanthus muellerianus (O. Ktze.) Exell
Piliostigma thonningii (Schum.) Milne-Redhead
Platysepalum hirsutum (Dunn) Hepper
Pseudocedrela kotschyi (Schweinf.) Harms
Pseudospondias microcarpa (A. Rich.) Engl.
Psidium gujava Linn.
Psorospermum febrifugum Spach
Psychotria psychotrioides (DC.) Roberty
Psychotria vogeliana Benth.
Pterocarpus erinaceus Poir.
Pterocarpus santalinoides L'Hér. ex DC.
Pyrenacantha vogeliana Baill.
Raphia hookeri Mann & Wendl.
Raphiostylis beninensis (Hook. F. ex Planch.) Planch ex Benth.
Rhabdophyllum affine ssp. myrioneurum (Gilg) Farron
Ricinodendron heudelotii (Baill.) Pierre ex Pax
Rinorea breviracemosa Chipp
Ritcheia duchesnei (De Wild.) Keay
Rothmannia longiflora Salisb.
Rothmannia urcelliformis (Hiern) Bullock ex Robyns
Rothmannia whitfieldii (Lindl.) Dandy
Rytiginia argentea (Wernham) Robyns
Saba senegalensis (A. DC.) Pichon
Salacia erecta (G. Don) Walp.
Salacia pallescens Oliv.
Salacia sthulmanianna (= *Simirestris sthulmanianna* (Loes.) N. Hallé)
Salacia whitei Loes.
Samanea dinklagei (Harms) Keay
Sapium guineense (Benth.) O. Ktze.
Schrebera arborea A. Chev.
Scotellia coriacea A. Chev. ex Hutch. & Dalz.
Secamone afzelii (Schultes) K. Schum.
Securinega virosa (Roxb. ex Willd.) Baill.
Smeathmannia pubescens Soland. ex R. Br.
Solanum aculeatissimum Jacq.
Solanum torvum Sw.
Sorindeia juglandifolia (A. Rich.) Planch. ex Oliv.
Sorindeia warneckei Engl.
Spathodea campanulata P. Beauv.
Spondias mombin Linn.
Sterculia tragacantha Lindl.
Strophanthus hispidus DC.
Strophanthus sarmentosus DC.
Strychnos afzelii Gilg
Strychnos dinklagei Gilg
Strychnos nigritana Bak.
Strychnos spinosa Lam.
Strychnos usambariensis Gilg
Syzigium guineense (Willd.) DC.
Tamarindus indica Linn.
Tarenna pavettoides (Harv.) Sim
Teclea verdoorniana Exell & Mendonça
Terminalia glaucescens Planch. ex Benth.
Terminalia laxiflora Engl.
Tetracera alnifolia Willd.
Trema guineensis (Schum. & Thonn.) Ficalho
Trichilia lanata A. Chev.
Trichilia prieureana A. Juss.
Triplochiton scleroxylon K. Schum.
Turrea heterophylla Sm.
Uncaria africana G. Don
Uvaria chamae P. Beauv.
Uvaria ovata (Dunal) A. DC.
Uvaria tortilis A. Chev. ex Hutch. & Dalz.
Ventilago africana Exell
Vernonia colorata (Willd.) Drake
Vismia guineensis (Linn.) Choisy
Vitellaria paradoxa Gaertn. F.
Vitex doniana Sweet
Voacanga africana Stapf
Ximenia americana Linn.
Xylopia aethiopica (Dunal) A. Rich.
Xylopia parvifolia (A. Rich.) Benth.
Ziziphus mucronata Willd.

REMARQUES ET COMPLEMENTS

Campylospermum glaberrimum (P. Beauv.) Farron (= *Ouratea glaberrima* (P. Beauv.) Engl. ex Gilg)

Dichrostachys cinerea (L.) Wight & Arn. (= *Dichrostachys glomerata* (Forsk.) Chiov.)

Erythrophleum suaveolens (Guill. & Perr.) Brenan (= *Erythrophleum guineense* G. Don)

Rhabdophyllum affine subsp. *myrioneurum* (Gilg) Farron (= *Ouratea myrioneura* Gilg)

Vittelaria paradoxa Gaertn. F. (= *Butyrospermum paradoxum* subsp. *parkii* (G. Don) Hepper

Exolobus patens (Decne) Fourn. (= *Gonolobus patens* Decne) Asclepiadacées *in* Mart. *Fl. Bras.*, VI (4), p. 318, pl. 94 ; 1885 ; et *in* Ake Assi, *Etude floristique de la Côte d'Ivoire*, Lechevalier, Paris, 1963. Suffrutex lianescent.

RÉSUMÉ

Les forêts denses sèches et les forêts denses semi-décidues sont des forêts tropophiles, c'est-à-dire que, contrairement aux forêts denses humides sempervirentes, leur production est limitée par le facteur eau. Cette contrainte hydrique, relativement modérée en forêt semi-décidue, plus rigoureuse en forêt dense sèche, détermine un rythme biologique annuel généralement bien marqué.

D'un point de vue biogéographique les formations étudiées appartiennent au domaine des savanes guinéennes et soudano-guinéennes au sein desquelles elles sont dispersées sous forme de galeries et d'îlots forestiers. Le présent travail, contribution à la connaissance des forêts sèches et semi-décidues de Côte d'Ivoire, s'intègre donc aussi dans la problématique plus générale du contact forêt-savane.

Le premier chapitre de ce travail définit les caractéristiques principales de l'aire des forêts tropophiles en Côte d'Ivoire. On s'est attaché à illustrer la variabilité des principaux facteurs climatiques. La pluviosité est l'élément le plus changeant ; le rythme des pluies varie en effet d'une année à l'autre, de même que le total pluviométrique annuel. Les fluctuations interannuelles de la températures et de l'insolation sont en revanche peu accusées.

Le climat de la station la plus septentrionale, en savane soudanienne, est typiquement un climat tropical à deux saisons. Le climat de la station la plus méridionale, en savane préforestière, peut être au contraire considéré comme un climat équatorial à quatre saisons, mais peu nettement défini car le mois d'août ne doit pas y être considéré comme un mois véritablement sec, à cause d'une forte humidité atmosphérique.

L'étude des variations saisonnières de la teneur en eau du sol conduite sur diverses parcelles en 1972-1973, confirme ce phénomène et permet par ailleurs de caractériser le régime hydrique des sols des principaux groupements forestiers.

Les différents types de végétation de la Côte d'Ivoire sont ensuite passés en revue et permettent d'introduire la notion de savane dérivée d'écosystèmes forestiers potentiels. Le rôle des feux sur la végétation est en outre envisagé.

Le second chapitre traite de quelques aspects du contact forêt-savane. Il est ainsi rappelé que la transition entre bloc forestier et savanes s'effectue par une mosaïque de formations forestières et savanicoles. La structure de cette mosaïque est décrite et différentes hypothèses relatives à son origine sont considérées.

L'étude des processus de la dynamique des lisières entre formations au sein de la mosaïque montre que la progression forestière peut s'effectuer par deux voies principales. La première correspond à un essaimage à longue distance des espèces pionnières forestières : c'est le moyen le plus efficace qui utilise comme relai des boqueteaux souvent néoformés. La seconde correspond à une avancée de lisière par effet de rive, moyen lent, mais souvent seul capable d'assurer une progression forestière sur des savanes herbeuses.

La dynamique de la mosaïque forêt-savane dans son ensemble est aussi abordée.

Les troisième et quatrième chapitres sont consacrés à l'étude de la structure et de la composition floristique des formations forestières dans les deux sites retenus, Lamto au sud, Ouango-Fitini au nord.

La méthodologie utilisée est celle de l'analyse des successions. Elle est ici fondée sur l'ordination de groupements "floristico-structuraux" déterminés au moyen d'une double classification : l'une phytosociologique, l'autre établie à partir des distributions des individus par classes de circonférence.

Une fois les relevés ainsi ordonnés, il a été possible de suivre les variations des divers paramètres structuraux des peuplements au cours des successions. C'est ainsi qu'en forêt semi-décidue de Lamto la surface terrière, qui est d'environ 5,8 m^2/ha dans les friches post-culturales âgées de trois ans, puis de 9,3 m^2/ha dans des fourrés de quinze ans, atteint en moyenne 24,1 m^2/ha dans les stades forestiers matures. La biomasse forestière est alors respectivement de 11,7 t/ha, 24,2 t/ha et 301 t/ha.

En forêt dense sèche les conditions de l'étude de milieux très fragmentés et peu représentés n'ont pas permis de dater aussi précisément qu'à Lamto les divers stades de la sylvigenèse. Néanmoins des groupes "floristico-structuraux" correspondant d'une part à des stades de reconstitution et d'autre part à des stades matures ont pu être définis. La surface terrière moyenne pour chacun de ces groupes est respectivement de 17,8 m^2/ha et 34,5 m^2/ha. Les surfaces terrières observées dans les forêts denses sèches sont ainsi relativement élevées, la part des arbres de gros diamètres y étant relativement plus forte qu'en forêt semi-décidue. A surface terrière égale cependant, la biomasse des forêts sèches est bien moindre que celle des forêts semi-décidues, les arbres dans celles-ci étant relativement plus hauts que dans celles-là.

Les structures spécifiques des peuplements des divers stades des successions ont par ailleurs été analysées et la richesse spécifique, l'in-

dice de diversité de Shannon, l'équitabilité calculés. Les distributions d'abondances des espèces ont été ajustées à divers modèles : modèle I de Mac Arthur, modèle de Motomura, modèle log-normal de Preston et modèle de Pareto. Aussi bien en forêt sèche qu'en forêt semi-décidue le modèle le plus fréquemment réalisé est celui de Pareto, dont la pente varie de façon caractéristique en fonction des différents milieux.

Les successions peuvent elles aussi être caractérisées par la variation -dans le temps cette fois- de la pente des modèles ajustés. Certains mécanismes de la colonisation, puis de la maturation forestière ont pu être décrits : le déroulement des successions en forêt tropophile paraît ainsi présenter certaines différences avec celui observé par d'autres auteurs en forêt sempervirente.

Le cinquième chapitre traite de la croissance radiale des arbres, suivie dans certains peuplements de forêt semi-décidue pendant près de dix ans à l'aide de rubans dendromètres. Les accroissements annuels moyens varient en fonction de l'état de maturité des peuplements. Ils atteignent ainsi, à Lamto, 0,82 m^2/ha/an dans une formation juvénile mais 0,22 m^2/ha/an seulement dans une forêt âgée. Le taux de renouvellement annuel de la surface terrière a par ailleurs pu être estimé à 1,5 % pour des forêts matures.

Dans l'ensemble des peuplements étudiés l'essentiel de la production est assuré par un nombre relativement faible d'individus. En effet 20 % des individus réalisent à eux seuls en moyenne 80 % de l'accroissement de la surface terrière.

Les arbres qui présentent les plus forts taux de croissance ont en outre une place bien définie dans l'ensemble forestier. Ce sont par exemple les individus qui pénètrent dans une strate forestière riche en énergie lumineuse.

La traduction des accroissements en terme de biomasse a par ailleurs été réalisée à l'aide d'une formule générale assez universellement employée pour estimer la biomasse des arbres tropicaux. La production ligneuse varie ainsi de 6,7 t/ha/an dans les faciès secs de la forêt semi-décidue à 7,4 t/ha/an dans les faciès humides.

Compte tenu de la multiplicité des facteurs climatiques susceptibles d'intervenir dans la croissance, c'est par une analyse factorielle des correspondances qu'ont été étudiées les relations entre les taux d'accroissements mensuels de la surface terrière et les divers facteurs climatiques. Ces analyses montrent que si les taux d'accroissements mensuels paraissent bien liés au bilan hydrique, ils ne dépendent pas uniquement du volume des précipitations, mais sont influencés de manière déterminante par la répartition des pluies et le pouvoir évaporant de l'air pendant le mois considéré, ainsi que par le déficit hydrique des mois précédents.

Il existe cependant au sein des peuplements une certaine variabilité des accroissements d'aire basale selon les individus. Pour rendre compte de cette variabilité, des analyses factorielles ont été effectuées sur des tableaux de contingence réunissant, pour chaque peuplement, les accroissements mensuels de tous les individus. Les séries des accroissements relatives à chaque individu ont par ailleurs été analysées par auto-corrélation.

Il a été ainsi possible de définir et d'illustrer les principaux comportements de croissance des arbres au sein des peuplements étudiés. De nombreux exemples sont donnés. Il en ressort que, bien que la périodicité de douze mois soit la plus fréquente, 30 % seulement des individus s'y conforment nettement parmi les 65 % dont le rythme de croissance est compris entre 11 et 13 mois. Par ailleurs 20 % des individus ne présentent pas de périodicité apparente.

Les jeunes individus des espèces de l'étage supérieur sont nombreux à présenter une périodicité plus longue que le rythme annuel. Une même indépendance vis-à-vis du rythme climatique existe aussi chez certaines espèces du sous-bois chez lesquelles des rythmes de croissance plus courts que le rythme annuel ont souvent été observés.

On a enfin voulu savoir s'il existait des interférences entre arbres au sein des peuplements. Pour cela on a analysé l'influence, sur la croissance de chaque individu de ses voisins immédiats. Il a pu ainsi être montré que de telles interférences existaient au sein des forêts matures, mais qu'en revanche ce n'était généralement pas le cas dans les formations forestières jeunes en savane protégée des feux.

Le sixième chapitre traite de la production de litière. Le suivi hebdomadaire de la chute des feuilles et de la teneur en eau du sol, réalisé à Lamto au cours des années 1972 et 1973, a permis d'illustrer le rôle des conditions hydriques dans la phénologie de la défeuillaison.

L'étude pondérale des chutes de feuilles a par ailleurs montré que le poids des feuilles retournées annuellement au sol varie de 5 à 7,6 t/ha selon les stations en forêt semi-décidue de Lamto et de 5 à 6,8 t/ha en forêt dense sèche de Ouango-Fitini. La production foliaire des forêts denses sèches semble ainsi sensiblement égale à celle qui est observée en forêt semi-décidue. Ce résultat est probablement dû au fait que, dans ces forêts denses sèches, une plus forte insolation compense une période de végétation plus courte.

Les variations saisonnières du poids de litière au sol sont sensiblement plus accusées en forêt dense sèche qu'en forêt semi-décidue. Les maximums s'observent à la fin de la saison sèche. Ils sont, en février, du même ordre de grandeur dans la forêt dense sèche à *Anogeissus* de Ouango-Fitini (3,9 t/ha) que dans la forêt semi-décidue à *Celtis spp.* de Lamto (3,7 t/ha). Les valeurs minimales s'observent en fin de saison pluvieuse : elles sont de 0,5 t/ha en octobre dans la forêt à *Anogeissus* et de 1,1 t/ha à la même époque dans la forêt à *Celtis spp.*

La vitesse de disparition du bois est moins rapide à Lamto qu'à Ouango-Fitini. Dans cette dernière station le rôle des termites paraît déterminant, puisque la consommation totale de ces insectes a pu être estimée à 27 % de la production annuelle de litière.

En conclusion de ce travail diverses hypothèses sont posées. Elles portent sur la nature possible des facteurs intrinsèques des biocénoses étudiées susceptibles de rendre compte de l'écotone forêt-savane. L'évolution non linéaire de la diversité des premiers stades de la reconstitution forestière le long du gradient climatique sud-nord pourrait ainsi être à l'origine de la discontinuité majeure entre forêt et savane qui, en Afrique de l'Ouest, caractérise l'évolution des paysages en fonction du climat.