Géo-Eco-Trop, 1977, 1 (1), 45-63

# OBSERVATIONS PRELIMINAIRES SUR LES FLUX D'ENERGIE DANS UN ECOSYSTEME HERBACE TROPICAL, LA SAVANE DE LAMTO (COTE D'IVOIRE)

Maxime LAMOTTE *

Malgré l'impulsion donnée par le Programme Biologique International, il n'est encore que bien peu d'écosystèmes, et tout spécialement d'écosystèmes terrestres, dans lesquels on puisse, avec un minimum de sécurité, décrire la répartition des flux d'énergie. Aussi peut-il être intéressant, bien que leur analyse soit encore loin d'être terminée, de présenter les résultats préliminaires obtenus dans les savanes de la région de Lamto, en Côte d'Ivoire, où des travaux ont été poursuivis depuis maintenant plus de douze ans par de nombreux chercheurs.

*Le milieu physique et l'apport d'énergie lumineuse.*

Les savanes étudiées sont situées au voisinage immédiat de la forêt semi-décidue, qui se prolonge en galeries le long des cours d'eau.

Les températures moyennes journalières varient seulement entre 24 et 30°C en saison sèche, entre 25 et 28°C en saison des pluies. Les températures moyennes mensuelles, plus constantes encore bien entendu, restent comprises entre 25,1°C (août) et 28,3°C (mars). Les températures extrêmes, en revanche, peuvent passer d'un minimum de 16°C à un maximum de 34°C : l'écart maximal atteint ainsi 18 degrés en saison sèche (décembre, janvier) mais seulement 8 degrés en saison des pluies (juillet, août).

La pluviosité est relativement élevée —1300 mm en moyenne—, et variable selon les années puisqu'elle peut aller de 900 à 1.800 mm. La répartition saisonnière est caractérisée par une saison de 4 mois « secs » (moins de 50 mm d'eau) entre novembre et mars, alternant avec une saison des pluies partagée elle-même par une période de quelques semaines sans pluies en juillet-août, mais les variations sont grandes d'une année à l'autre (fig. 1).

La durée du jour varie assez peu ; elle est minimale en janvier (11 heures 49 minutes), maximale en juin (12 heures 26 minutes). L'insolation, en revanche, va de 346 cal/cm2/jour durant la saison des pluies à 544 cal/cm2/jour vers la fin de la saison sèche. Le rayonnement total reçu atteint ainsi $1.686 \times 10^6$ cal/m2/an, dont 71 % dans le spectre visible, 20 % dans l'infrarouge, 9 % dans l'ultraviolet

* Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure ; 46, rue d'Ulm ; 75230 Paris Cedex 05, France.

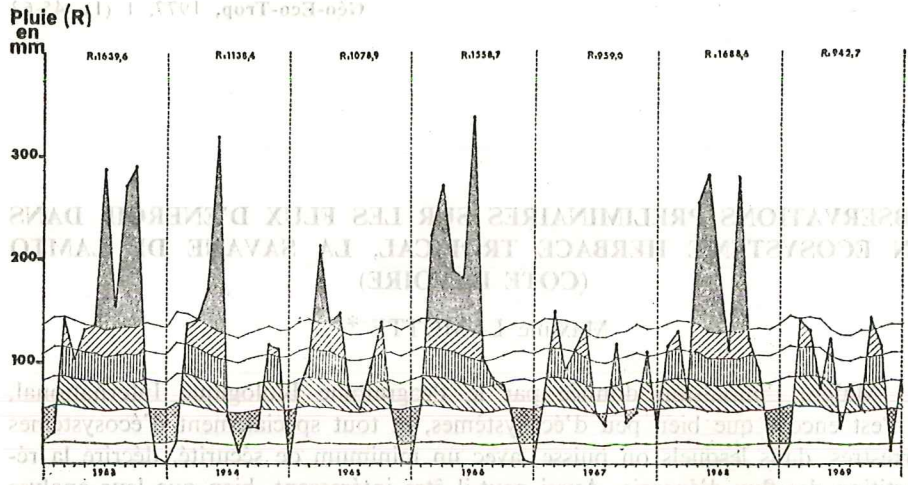



Fig. 1 Diagramme ombrothermique de Lamto : pluviosité réelle et tranches de pluviosité théorique de 1963 à 1969 (Données de J.L. Tournier, figure d'après Ch. Lecordier.)

*La végétation et la production primaire.*

Sous une uniformité apparente la végétation comporte en fait plusieurs faciès qui diffèrent par le tapis herbacé d'une part — savanes à *Loudetia* ou à *Hyparrhenia* — et par le peuplement ligneux d'autre part, la densité et la taille des éléments ligneux caractérisant des savanes plus ou moins arbustives ou arborées. Il n'en est pas moins possible, compte tenu de l'importance relative de ces différents faciès, de considérer en première approximation une végétation « moyenne » qui correspond à ce paysage si caractéristique de savane que dominent les palmiers rôniers (*Borassus aethiopum*) (fig. 2 et 3).

La structure spécifique, la distribution spatiale et l'évolution saisonnière de la végétation ont fait l'objet d'analyses détaillées. Dans la strate herbacée, les Graminées constituent en biomasse l'élément largement dominant. Leur port en touffe détermine, au niveau du sol, une structure en mosaïque qui laisse jusqu'à 80 ou 85 % de sol nu (fig. 4).

La courbe aire-espèces montre que l'aire optimale phytosociologique (plus petite surface sur laquelle on peut dénombrer 84 % des espèces) est de 16 m2, mais 250 cm2 suffisent pour dénombrer les espèces qui participent pour 85 % à la biomasse (aire optimale agronomique).

La hauteur des herbes est relativement faible. La figure 5 donne, à titre d'exemple, la stratification du biovolume établie par la méthode des points contacts dans la strate herbacée d'un faciès à Andropogonées et la figure 6 représente de façon schématique la structure verticale de l'ensemble des strates.

L'évolution saisonnière a été suivie globalement pour la fraction hypogée et espèce par espèce pour la fraction épigée (fig. 7). Elle apparaît rythmée par le feu qui, chaque année, détruit les herbes de la savane durant la saison sèche et plus

Fig. 2 Vue aérienne de la savane de Lamto.

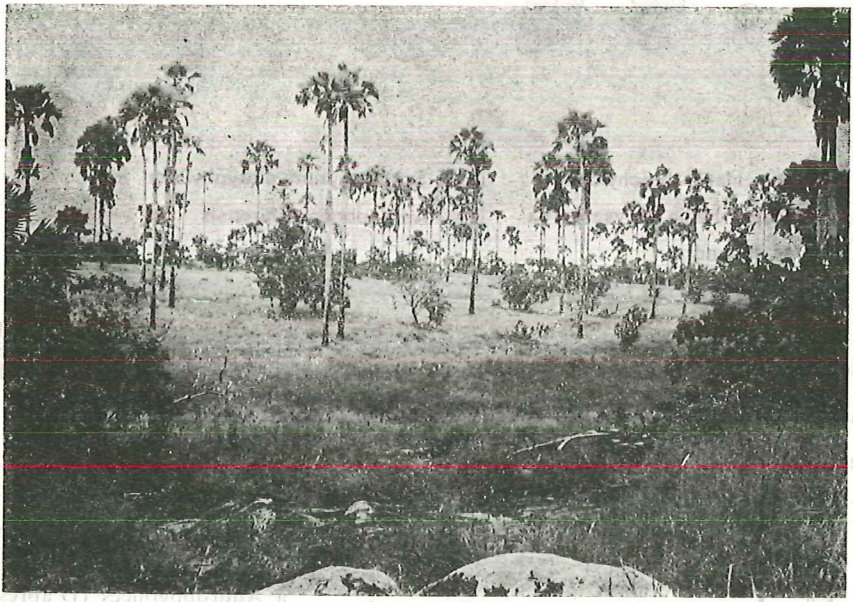
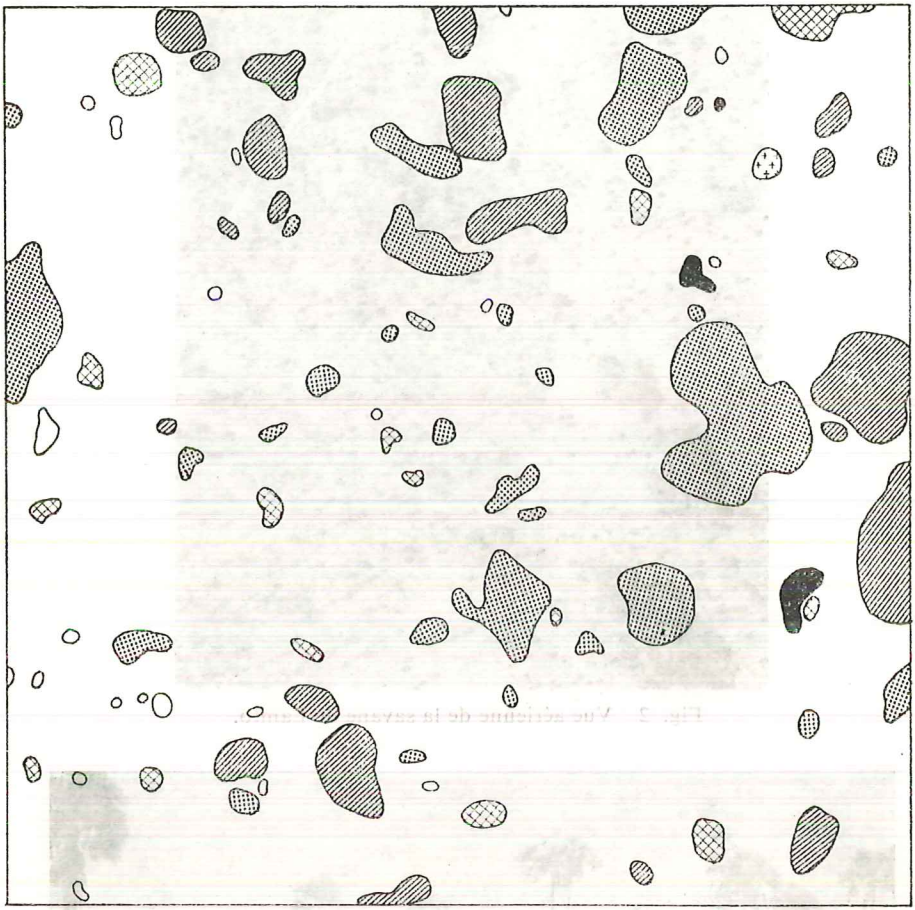


Fig. 3 Aspect général de la savane de Lamto.



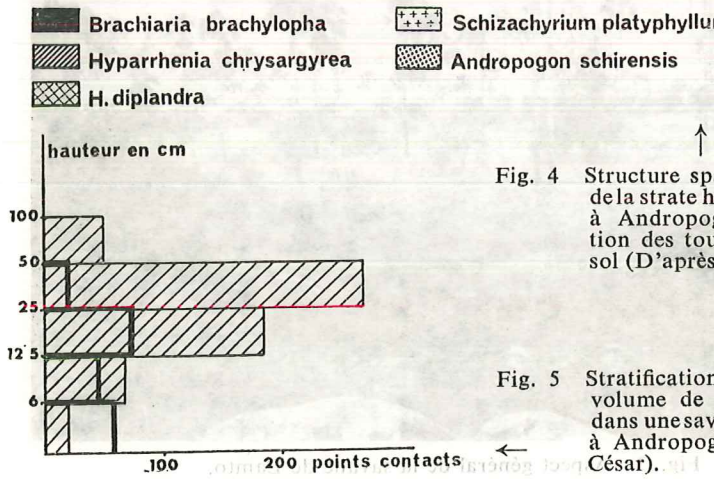



Fig. 4 Structure spatiale dans le plan de la strate herbacée d'un faciès à Andropogonées : distribution des touffes au niveau du sol (D'après J. César).

Fig. 5 Stratification verticale du biovolume de la strate herbacée dans une savane arbustive claire à Andropogonées (D'après J. César).

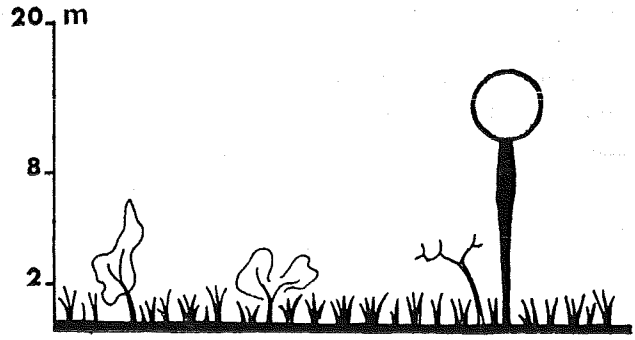
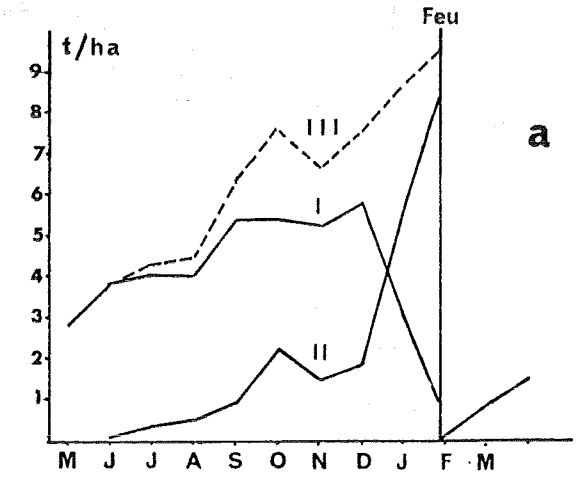
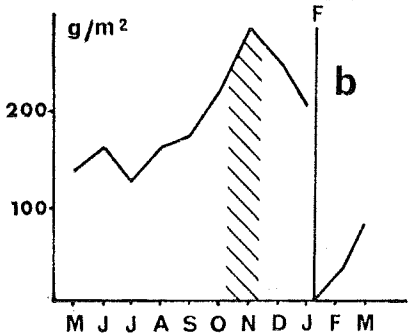



Fig. 6 Représentation schématique de la structure verticale d'un faciès arbustif clair de la savane (D'après J. César et J. Cl. Menaut).



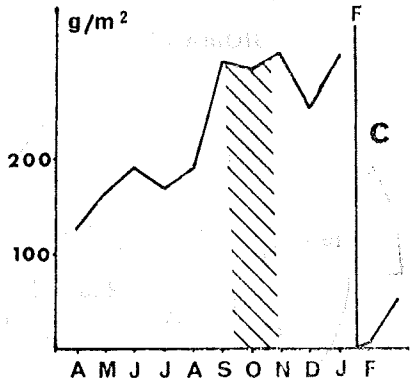




Fig. 7 Evolution saisonnière de la biomasse de la partie épigée
*a*) d'un faciès à *Hyparrhenia ;*
*b*) de l'espèce *Hyparrhenia diplandra ;*
*c*) de l'espèce *Loudetia simplex.* (D'après J. César)

particulièrement au mois de janvier dans le milieu étudié. C'est à partir de cette évolution saisonnière des parties vertes comme des parties mortes des végétaux qu'a pu être déterminée la production primaire, dont le tableau I et les figures 8 et 9 rappellent de façon synthétique quelques résultats principaux.

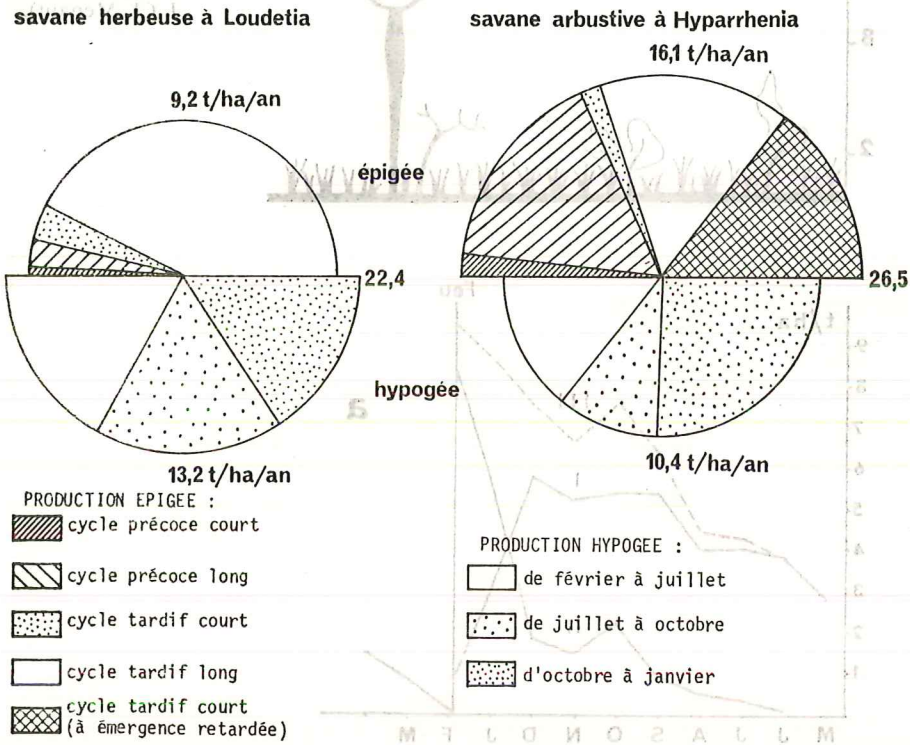



Fig. 8 Spectre de production de la strate herbacée de deux faciès très différents de la savane de Lamto :
*a*) savane de transition à *Loudetia* *b*) savane arbustive dense à Andropogonées (D'après J. César et J.Cl. Menaut).

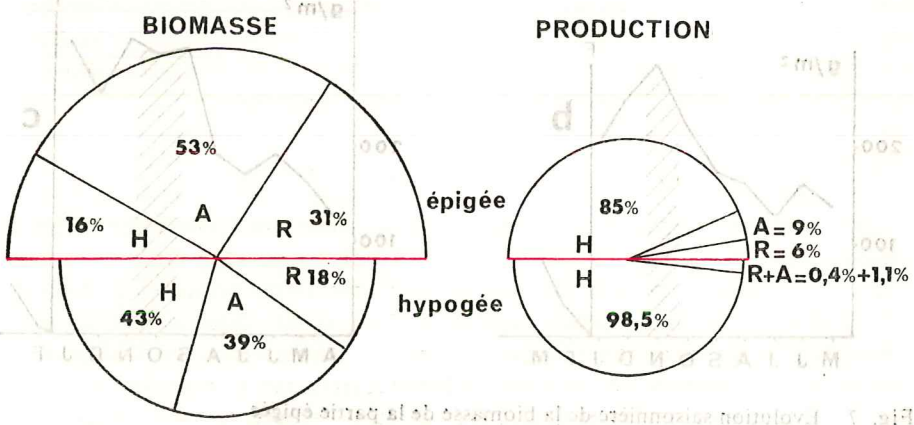



Fig. 9 Répartition des fractions épigée et hypogée de la biomasse et de la production entre les plantes herbacées (H) les arbres et arbustes (A) et les rôniers (R) dans une savane arbustive claire.

TABLEAU I

Biomasses et productions comparées des herbes, des arbres et des rôniers dans une savane arbustive claire.

| Biomasse (tonnes/ha de matière sèche) | Herbes | Arbres | Rôniers | Total |
|---|---|---|---|---|
| épigée | 7 | 22,6 | 13 | 42,6 |
| hypogée | 10,1 | 9,2 | 4,1 | 23,4 |
| totale | 17,1 | 31,8 | 17,1 | 66 |

| Production nette (tonnes/ha de matière sèche) | Herbes | Arbres | Rôniers | Total |
|---|---|---|---|---|
| épigée | 12,8 | 1,3 | 0,9 | 15 |
| hypogée | 13,3 | 0,15 | 0,06 | 13,5 |
| totale | 26,1 | 1,5 | 1 | 28,5 |

On voit que la production primaire nette se monte à 28,5 t/ha/an en poids sec, ce qui équivaut à $114 \times 10^6$ kcal/ha/an. Compte tenu de l'énergie lumineuse reçue, $1.686 \times 10^7$ kcal/ha/an, le rendement de l'assimilation chlorophylienne atteint donc 0,67 %.

*La part du feu.*

De cette production végétale, le feu qui passe chaque année, au mois de janvier le plus souvent, consume la presque totalité de la biomasse herbacée épigée alors présente, ainsi qu'une part —très faible— de la biomasse arbustive comprenant surtout des feuilles et des branchettes tombées au sol. La biomasse brûlée est évidemment variable selon les faciès et selon les années, mais sa valeur moyenne peut être estimée, en poids de matière sèche, à environ 8,5 tonnes soit $36 \times 10^6$ kcal/ha. Dans ces conditions, seules $114 - 36 = 78 \times 10^6$ kcal/ha de matière végétale restent donc disponibles chaque année pour les consommateurs.

*Les modalités de la consommation des végétaux par les animaux.*

La simple présence d'une masse importante de végétation durant toute l'année, jaunissant sur place lors de la saison sèche et donnant naissance sur le sol à une litière non négligeable, montre bien que les consommateurs primaires n'utilisent qu'une faible partie de la matière végétale à l'état vivant. Signalons parmi eux les Rongeurs et quelques rares Ongulés parmi les Mammifères, les Acridiens et divers autres Orthoptères, des Hémiptères Hétéroptères, des Cochenilles, des chenilles de Lépidoptères, des larves de Diptères, certains Termites dits « fourrageurs »

On a pu estimer que la consommation globale de ces divers organismes ne dépassait probablement pas $10^6$ kcal/ha/an (voir quelques valeurs dans le tableau III).

La fraction de loin la plus importante de la végétation est donc consommée après sa mort, soit à l'état de litière, soit plus souvent encore à l'état de débris mêlés de terre et déjà en partie « décomposée ». Il faut entendre par là que des microorganismes non accessibles à la vue — bactéries ou mycéliums de champignons — en avaient déjà commencé l'attaque et l'utilisation. De fait il a été mis en évidence que la biomasse des feuilles, par exemple, commençait à diminuer —en poids sec— dès avant leur chute.

De tels faits ont une importance très grande pour la compréhension de la structure trophique de l'écosystème et donc des modalités du bilan d'énergie. On doit admettre en effet que beaucoup des soi-disant consommateurs primaires, tout particulièrement des formes « humivores » comme les Vers de terre et certains Termites, utilisent pour une large part des substances provenant de matières végétales déjà transformées par l'action des microorganismes, sinon ces microorganismes eux-mêmes. Leur cas se rapprocherait alors de celui des Termites champignonnistes qui récoltent de la cellulose mais consomment en réalité des mycéliums.

Ce n'est donc qu'à titre de première approximation et dans l'attente de résultats plus précis concernant les véritables régimes alimentaires des diverses catégories d'organismes du sol que plusieurs groupes zoologiques sont considérés ici comme des consommateurs primaires.

*Les modalités de l'étude des bilans énergétiques.*

En raison de la multiplicité de leurs régimes alimentaires d'une part, de la diversité de leurs tailles, de leurs modes de vie et de leurs localisations dans le milieu d'autre part, les animaux ne peuvent pas, comme c'est plus ou moins le cas des végétaux chlorophylliens, être étudiés comme un tout. Il est nécessaire de considérer séparément des groupes trophiques qui, dans une certaine mesure, correspondent à des unités taxonomiques plus ou moins vastes : ce sont donc les budgets d'énergie de ces différents groupes au sein de la biocénose qui ont été analysés.

La première tâche est évidemment de suivre au cours de l'année les variations des effectifs et de la biomasse de ces groupes. Il importe même de suivre ce qui se passe au sein des espèces les plus abondamment représentées et de tenter, par l'analyse des structures démographiques qui se succèdent, d'en établir les tables de survie. Selon les espèces les variations saisonnières peuvent être très nettes, en rapport avec l'alternance des saisons pluvieuses et des saisons sèches, ou au contraire très estompées. De telles études permettent parfois de connaître déjà le nombre de générations d'une espèce par an et la durée de vie des cohortes, mais des élevages apporteront d'utiles compléments sur les modalités de la croissance. Elles donnent aussi une idée précise de la composition quantitative du peuplement et, pour les divers groupes et les principales espèces, la biomasse moyenne $\overline{B}$ au cours de l'année (tableau II).

TABLEAU II

Composition moyenne du peuplement des consommateurs primaires et des consommateurs secondaires d'un hectare de savane de Lamto (biomasse exprimée en kcal/ha).

| Consommateurs primaires | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Rongeurs | 1 250 | Acridiens | 2 800 | Termites | 22 000 |
| Oiseaux (*p. p.*) | 820 | Ensifères | 2 500 | Symphiles | 900 |
| Hétéroptères | 830 | Blattes | 700 | Collemboles | 750 |
| Homoptères | 400 | Chenilles | 400 | Vers de terre | 180 000 |
| Fourmis (*p. p.*) | 8 000 | | | | |
| **Consommateurs secondaires** | | | | | |
| Crocidures | 80 | Mantes | 580 | Araignées | 3 200 |
| Oiseaux (*p. p.*) | 560 | Réduvides | 300 | Acariens | 2 000 |
| Lézards | 140 | Catabiques | 300 | | |
| Amphibiens | 150 | Fourmis (*p. p.*) | 48 000 | | |

La connaissance conjointe de la table de survie et de la courbe de croissance individuelle permet de déterminer de façon classique la production P de l'espèce et par suite le rapport $P/\overline{B}$, qui représente le taux de renouvellement de la biomasse. Il est apparu ainsi qu'*à l'échelle d'une cohorte* ce rapport $P/\overline{B}$ variait peu d'une espèce à l'autre d'un même groupe, qu'il s'agisse de Lézards, d'Acridiens, d'Hémiptères Pentatomides ou de Vers de terre. Il est alors possible d'extrapoler à l'ensemble d'un groupe les résultats acquis pour les espèces les mieux étudiées, en tenant compte, bien entendu, du nombre de cohortes par an. Dans le cas des Insectes sociaux, Termites et Fourmis où la reproduction est assurée par une caste spécialisée, les problèmes se posent de façon différente. Il importe alors de déterminer la durée de développement et la durée moyenne de vie des ouvrières, ainsi que la production annuelle de sexués.

La mesure de la consommation I d'une espèce au sein de la biocénose a pu parfois être faite sur le terrain, en particulier dans le cas de certains Termites. Plus souvent il a été nécessaire d'expérimenter, dans des conditions aussi proches que possible de celles de la nature, pour déterminer *à l'échelle d'un individu* les principaux rendements bioénergétiques, en particulier P/I et A/I, rapports respectifs de l'énergie produite et de l'énergie assimilée à l'énergie ingérée. Comme ces rendements varient avec l'âge et le stade, ils doivent être établis tout au long de la vie de l'animal et les résultats sont ensuite à intégrer en fonction de la structure démographique de la population. Il importe aussi de tenir compte de l'influence des facteurs externes du milieu, humidité et température notamment.

On conçoit que l'étude d'une seule espèce représente dans ces conditions un travail déjà considérable. Fort heureusement l'expérience a prouvé qu'il existait entre les espèces d'un même groupe d'indiscutables similitudes du bilan énergétique. Ces similitudes permettent, à la faveur de quelques règles générales, des extrapolations qui peuvent conduire à une estimation satisfaisante du budget d'énergie de l'ensemble d'un groupe.

*Les consommateurs primaires et leur place dans les flux d'énergie.*

Des études particulièrement complètes des bilans énergétiques ont été réalisées sur un certain nombre d'espèces d'Acridiens par Y. Gillon (1973) et de Vers de terre par P. Lavelle (1974, 1975). Plusieurs populations d'espèces d'autres groupes, de Termites notamment, ont été également analysées (G. Josens, 1974).

Utilisant les résultats ainsi obtenus pour les rapports $P/\overline{B}$ et P/I, d'où $I/\overline{B}$, des principales espèces, et extrapolant à l'ensemble des groupes correspondants, compte tenu des caractéristiques biologiques des populations, déterminées par ailleurs, on obtient une première approximation des flux d'énergie à travers les divers groupes considérés comme consommateurs primaires (voir tableau II). Le tableau III rappelle quelques résultats concernant quatre ensembles importants de consommateurs primaires de la savane de Lamto et donne les estimations relatives à l'ensemble du niveau trophique. Il y apparaît que la consommation totale des consommateurs primaires atteint $62 \times 10^6$ kcal/ha/an. Les Vers de terre jouent un rôle absolument prédominant, suivis, mais de fort loin, par les Termites, eux aussi détritivores et géophages.

TABLEAU III

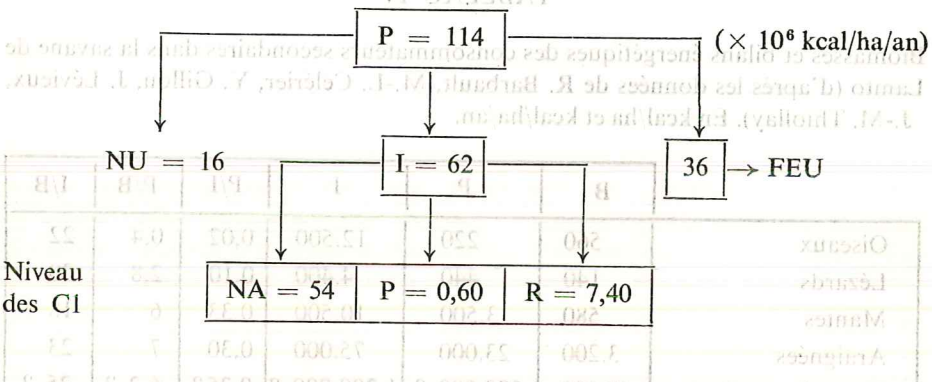
Biomasses et bilans énergétiques de quelques groupes de consommateurs primaires dans la savane de Lamto (d'après les données de Y. Gillon, D. Gillon, G. Josens, P. Lavelle). En kcal/ha et kcal/ha/an.

| | B | P | I | P/I | P/B | I/B |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Rongeurs | 1.250 | 3.500 | 170.000 | 0,02 | 2 | 100 |
| Acridiens | 2.800 | 20.000 | 300.000 | 0,06 | 7 | 104 |
| Termites champignonnistes | 5.600 | 56.000 | 4.000.000 | 0,014 | 10 | 714 |
| Vers de terre | 180.000 | 375.000 | 55.000.000 | 0,006 | 1,8 | 450 |
| Total | | $0,60 \times 10^6$ | $62 \times 10^6$ | 0,01 | | |

La production correspondant à cette consommation est très faible puisqu'elle n'atteint pas $0,6 \times 10^6$ kcal/ha/an, par suite notamment du très mauvais rendement de croissance des Vers de terre (P/I = 0,006). La part d'énergie dissipée par

la respiration — estimée par différence — est elle-même assez réduite (7,4 × $10^6$ kcal/ha/an). C'est donc dans les excreta (NA) que passe la majeure partie de l'énergie ingérée : 62 — 0,6 — 7,4 soit 54 × $10^6$ kcal/ha/an ; ainsi 88 % de la quantité totale absorbée ne sont pas assimilés et restent disponibles pour d'autres organismes.

On peut, dans ces conditions, décrire l'utilisation de la production végétale annuelle par la relation :




Il reste ainsi disponibles dans le milieu 16 + 54 = 70 x $10^6$ kcal/ha/an, en plus de la matière vivante des herbivores eux-mêmes, qui représente seulement 0,60 x $10^6$ kcal/ha/an.

*Les consommateurs secondaires, tertiaires,... et leur place dans les flux d'énergie.*

Le peuplement animal de la savane renferme, à côté des groupes qui ont été considérés comme des consommateurs de matière végétale, des organismes qui se nourrissent surtout aux dépens d'autres animaux. Au contraire des consommateurs primaires, de tels organismes ne peuvent être classés dans un niveau trophique unique : par rapport à la matière végétale, un même individu se placera en seconde, troisième, quatrième position, selon la proie du moment. Autrement dit, beaucoup d'espèces appartiennent en fait à plusieurs niveaux trophiques successifs. Il n'en est pas moins commode de considérer séparément au moins les premiers de ces niveaux, consommateurs secondaires, tertiaires, voire quaternaires mais l'énergie encore présente est alors devenue négligeable par rapport à l'énergie initiale entrée dans l'écosystème par la photosynthèse.

L'étude des animaux carnivores —au sens large— a été menée comme celle des herbivores. Pour les principaux groupes, et plus spécialement encore pour les principales espèces, la production a été déterminée sur des populations naturelles et a permis d'établir le rapport $P/\overline{B}$. Des bilans d'énergie ont été établis : la consommation I et les rendements P/I et A/I ont été mesurés à l'échelle des individus surtout à partir d'élevages, puis intégrés à l'échelle des populations naturelles dont on avait étudié la structure démographique.

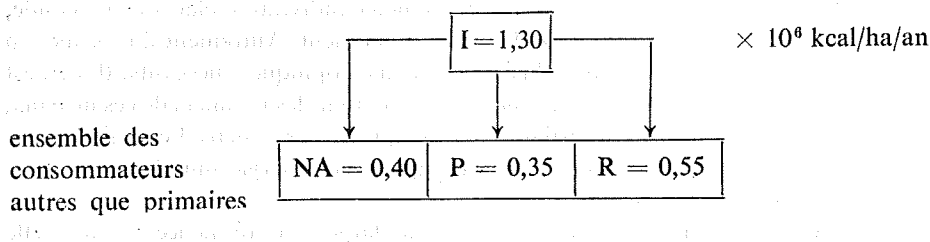
Les Lézards, les Amphibiens, les Araignées, les Mantes ont ainsi permis des analyses relativement précises dont le tableau IV présente quelques éléments. Les Fourmis, en revanche, n'ont encore fourni que des estimations préliminaires qui restent à vérifier et à préciser, car leur biomasse en fait le groupe dominant de consommateurs : elles représentent en effet plus de 40.000 kcal/ha et leur production dépasse 300.000 kcal/ha/an.

TABLEAU IV

Biomasses et bilans énergétiques des consommateurs secondaires dans la savane de Lamto (d'après les données de R. Barbault, M.-L. Célérier, Y. Gillon, J. Lévieux, J.-M. Thiollay). En kcal/ha et kcal/ha/an.

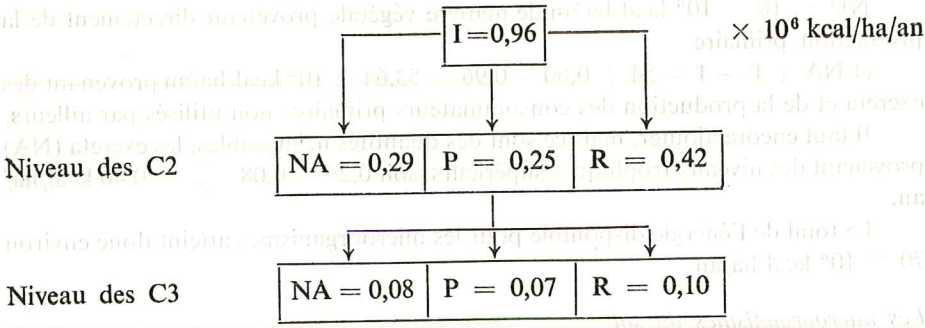
| | B | P | I | P/I | P/B | I/B |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Oiseaux | 560 | 220 | 12.500 | 0,02 | 0,4 | 22 |
| Lézards | 140 | 440 | 4.400 | 0,10 | 2,8 | 30 |
| Mantes | 580 | 3.500 | 10.500 | 0,33 | 6 | 18 |
| Araignées | 3.200 | 23.000 | 75.000 | 0,30 | 7 | 23 |
| Fourmis carnivores | 48.000 | 300.000 ? | 1.200.000 ? | 0,25? | 6,2 ? | 25 ? |
| Total | | $0,35 \times 10^6$ | $1,30 \times 10^6$ | 0,25 | | |

Extrapolant les résultats ainsi obtenus à l'ensemble des animaux non herbivores, c'est-à-dire aux consommateurs secondaires, tertiaires..., on constate qu'ils absorbent au total $1,30 \times 10^6$ kcal/ha/an et que cette consommation s'accompagne d'une production de $0,35 \times 10^6$, d'un rejet d'excreta de $0,40 \times 10^6$ kcal/ha/an et donc d'une respiration de $0,55 \times 10^6$ :




Compte tenu des rendements énergétiques que traduisent ces valeurs, et notamment du rapport P/I voisin en moyenne de 1/4 chez les carnivores, il est possible de définir au sein de cet ensemble l'importance relative des niveaux de consommateurs successifs C2, C3, C4, etc. Il apparaît dans ces conditions que les consommateurs utilisent environ $0,96 \times 10^6$ kcal, les consommateurs tertiaires $0,25 \times 10^6$ et les consommateurs des niveaux suivants $0,07 \times 10^6$ kcal/ha/an.

Les flux d'énergie des chaînes trophiques des consommateurs C2, C3,... s'écrivent alors, en première approximation :




On est frappé par l'importance relative inattendue de la production du premier niveau des consommateurs secondaires (C2) par rapport à celle des consommateurs primaires (herbivores) 0,25 pour 0,60. Ce rapport, bien supérieur à un rendement énergétique P/I même excellent, vient du fait que la consommation des carnivores dépasse en réalité la production des herbivores (0,96 au lieu de 0,60) parce qu'elle comprend aussi pour une part des excreta d'herbivores. Il ne faut pas oublier, en effet, qu'en ingérant une proie, un prédateur ingère aussi, le plus souvent, le contenu de son tube digestif, qui peut représenter plus du tiers de la biomasse. La consommation des carnivores comprend aussi, pour une autre part, des microorganismes décomposeurs qui se sont développés aux dépens de la partie de la production primaire non utilisée par ailleurs. Elle comprend aussi d'autres carnivores. D'une manière générale, les niveaux de consommateurs, on le sait, ne peuvent pas être délimités de façon rigoureuse.

*La part des microorganismes décomposeurs.*

Les bilans énergétiques établis montrent que la matière organique consommée par les niveaux successifs de consommateurs animaux est inférieure à celle qui est mise à leur disposition par les producteurs (NU = 114 — 36 — 62 = 16). De plus, une fraction très importante de la biomasse végétale ingérée par les consommateurs primaires n'est en fait pas assimilée mais rejetée sous forme d'excreta (NA = 54) dont seule une part insignifiante sera utilisée par les consommateurs secondaires animaux. Or la savane brûlée étudiée est pratiquement en état d'équilibre, c'est-à-dire que les biomasses représentatives de ses diverses parties constituantes, tant animales que végétales et même édaphiques, restent en moyenne constantes d'une année sur l'autre. Il faut donc admettre que la matière organique produite et qui n'est utilisée ni par les animaux étudiés ni par le feu disparaît sous l'action d'autres agents. On pense immédiatement, bien entendu, aux microorganismes — Bactéries, Actinomycètes et Champignons —, qui n'ont pas été pris en considération jusqu'ici.

Compte tenu des bilans qui ont été présentés pour la production primaire et pour la consommation, il reste disponible pour les microorganismes les divers éléments NU et NA, c'est-à-dire surtout

NU = $16 \times 10^6$ kcal/ha/an de matière végétale provenant directement de la production primaire

et NA + P — I = 54 + 0,60 — 0,96 = $53,64 \times 10^6$ kcal/ha/an provenant des excreta et de la production des consommateurs primaires non utilisés par ailleurs.

Il faut encore ajouter, mais ce sont des quantités négligeables, les excreta (NA) provenant des niveaux trophiques supérieurs, soit 0,29 + 0,08 +... = 0,40 kcal/ha/an.

Le total de l'énergie disponible pour les microorganismes atteint donc environ $70 \times 10^6$ kcal/ha/an.

*Les microorganismes du sol.*

De l'activité bactérienne et fongique ainsi mise indirectement en évidence, il importe de donner des preuves directes. Les prélèvements effectués dans le sol aux diverses saisons et à différentes profondeurs renferment un peuplement important de microorganismes très divers. A titre d'exemple, indiquons qu'il a été trouvé ainsi, en mars 1970, par g de sol sec :

| Nombre de « germes » | Champign. | Bactéries | Actinomyc. | Total |
|---|---|---|---|---|
| Savane non brûlée | 103.000 | 945.200 | 1.901.800 | 2.950.000 |
| Savane brûlée | 30.600 | 758.400 | 2.598.600 | 3.387.000 |

La connaissance de ces densités ne renseigne malheureusement pas sur l'activité réelle des microorganismes dénombrés, car celle-ci dépend étroitement des conditions physico-chimiques du milieu (humidité, oxygène, etc.) et aussi du substrat alimentaire disponible. Disons seulement que la persistance durant toute l'année de conditions thermiques favorables et d'un sol presque toujours riche en eau doit favoriser une activité continue de la flore microbienne.

*L'activité microbienne et fongique.*

Il est possible d'avoir une estimation globale assez fidèle de l'activité microbienne et fongique par des mesures de l'intensité respiratoire du sol : l'intégration des résultats obtenus dans les divers faciès et sur l'ensemble du cycle annuel conduit à une valeur de $64 \times 10^6$ kcal/ha/an (données de R. Schaefer).

Cette valeur de la respiration du sol correspond aux divers animaux macroscopiques qui y vivent pour une part qui peut être estimée à plus de $6 \times 10^6$ kcal/ha/an (sur les $8 \times 10^6$ de la respiration de l'ensemble des animaux macroscopiques épi— et hypogés) et pour le reste, soit $58 \times 10^6$ kcal/ha/an essentiellement à la microflore bactérienne et fongique.

En fait on a vu plus haut qu'il y avait chaque année dans la savane une quantité de matière organique équivalant à 70 kcal/ha qui n'était ni brûlée ni utilisée par les animaux non microscopiques étudiés. Puisque la savane est en état d'équilibre, cette matière organique disparaît et sa disparition ne peut être imputée qu'aux microorganismes. La différence entre les $70 \times 10^6$ kcal/ha/an et la respiration des microorganismes du sol ($58 \times 10^6$ kcal/ha) signifie qu'une fraction non négligeable de la matière organique —$12 \times 10^6$ kcal/ha/an— subit une décomposition épigée. De fait, on sait qu'une nette perte de matière se produit lors du dépérissement automnal de la végétation.

*Discussion.*

Malgré la cohérence des résultats obtenus, la présentation qui vient d'être faite du bilan énergétique de l'écosystème des savanes de Lamto ne constitue toutefois qu'une première approximation de son fonctionnement, car elle s'est appuyée sur une répartition trop grossière des groupes entre des « niveaux trophiques ». Les phénomènes sont bien plus complexes dans la réalité et ils ne pourront être cernés qu'à la faveur d'une connaissance plus précise des régimes alimentaires et donc du réseau trophique. Il importe en particulier de préciser la place et le rôle des microorganismes dans les chaînes trophiques, où ils interviennent sans aucun doute à plusieurs niveaux, et pour cela étudier plus avant leurs relations avec les animaux. Ces derniers sont en effet rarement capables d'assimiler eux-mêmes la cellulose, qu'ils ingèrent pourtant en abondance, mais qu'ils ne peuvent utiliser que grâce à des microorganismes, symbiotes ou non. Connaître les véritables réseaux trophiques dans le sol semble être l'un des problèmes majeurs actuels de l'écologie, les Vers de terre plus encore que les Termites mériteraient une étude poussée dans ce sens.

Par ailleurs l'énorme quantité de matière végétale et d'excréments d'herbivores décomposés par les Bactéries, Actinomycètes et Champignons, implique évidemment une production élevée de ces microorganismes, sans doute plus grande que $10 \times 10^6$ kcal/ha/an, c'est-à-dire bien supérieure à la production de tout le peuplement animal ! Les Bactéries et Champignons ainsi produits représentent une masse de matière qui doit disparaître à son tour. Les utilisateurs possibles sont certainement encore pour une part des Bactéries, des Actinomycètes et des Champignons, mais aussi des animaux parmi lesquels les Protozoaires jouent certainement un grand rôle ; leur étude est actuellement en cours à Lamto, mais elle se heurte à de sérieuses difficultés. Sans doute d'autres animaux consomment-ils également des Bactéries et Champignons : Acariens et Nématodes notamment, mais aussi Termites humivores et Vers de terre géophages, c'est-à-dire des groupes dont il a déjà été tenu compte dans le bilan. Les microorganismes décomposeurs sont donc à l'origine des nouvelles chaînes de consommateurs.

Ajoutons que la cohérence apparente des résultats dépasse sans doute le degré de précision des diverses mesures. En particulier la production primaire, la quantité de matière brûlée par le feu, la consommation par les consommateurs primaires,

la respiration du sol dépendent des faciès de la savane dont on a choisi ici un type « moyen ». Ils dépendent aussi de l'année considérée, car les variations interannuelles sont loin d'être négligeables, en rapport notamment avec les différences de pluviosité. Les calculs qui sont en cours pour les divers faciès pris isolément, et aussi pour les divers flux d'énergie correspondant plus spécifiquement aux racines, aux plantes herbacées et aux plantes ligneuses permettront sans doute des ajustements plus précis.

## BIBLIOGRAPHIE


ATHIAS, F. 1971. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Etude quantitative préliminaire des Microarthropodes du sol. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 25, n° 3, p. 395-409.

ATHIAS, F. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Conditions de vie dans le sol : les conditions microclimatiques *Bull. liaison Cher. Lamto.* Vol. 5 (n° spécial), p. 5-25.

ATHIAS, F. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Etude fonctionnelle de quelques groupes animaux ; les Microarthropodes du sol. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 55-89.

ATHIAS, F. ; JOSENS, G. ; LAVELLE, P. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Traits généraux du peuplement endogé : le peuplement animal. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 45-54.

BARBAULT, R. 1971. Les peuplements d'Ophidiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 4, n° 1, p. 133-193.

BARBAULT, R. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : production annuelle des populations naturelles du Lézard *Mabuya bûttneri* (Matschie). *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 25, n° 2, p. 203-217.

BARBAULT, R. 1972. Les peuplements d'Amphibiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 5, n° 1, p. 59-142.

BARBAULT, R. 1974. Structure et dynamique d'un peuplement de Lézards : les Scincidé, de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 28 p. 352-428.

BARBAULT, R. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les peuplements d'Amphibiens et de Reptiles de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 4 (n° spécial), p. 20-37.

BELLIER, L. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : densités et biomasses des petits Mammifères. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 21, n° 3, p. 319-329.

BELLIER, L. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Le peuplement de Rongeurs de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 4 (n° spécial), p. 69-91.

BLANDIN, P. 1971. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Observations préliminaires sur le peuplement aranéologique. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 25, n° 2, p. 218-239.

BLANDIN, P. 1972. Recherches écologiques sur les Araignées de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : premières données sur les cycles des Thomisidae de la strate herbacée. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 5, n° 1, p. 241-264.

BLANDIN, P. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les peuplements d'Araignées de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 3 (n° spécial), p. 107-135.

BONVALLOT, J. ; DUGERDIL, M. ; DUVIARD, D. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : répartition de la végétation dans la savane préforestière. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 24, n° 1, p. 3-21.

BONY, J.P. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Le rayonnement solaire à Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 1 (n° spécial), p. 105-119.

BOURLIÈRE, F. ; MINNER, E. ; VUATTOUX, R. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto. Les grands Mammifères de la région de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 4 (n° spécial), p. 93-104.

CELERIER, M.L. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Bilan énergétique de quelques espèces d'Araignées de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 3 (n° spécial), p. 137-145.

CÉSAR, J. ; MENAUT, J.C. 1974, Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Le peuplement végétal des savanes de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 2 (n° spécial), 161 p.

DARCHEN, R. 1972. Ecologie de quelques Trigones (*Trigona sp.*) de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Apidologie*, vol. 3, n° 4, p. 341-367.

DELAGE-DARCHEN, B. 1971. Contribution à l'étude écologique d'une savane de Côte d'Ivoire. Les Fourmis des strates herbacée et arborée. *Biol. Gab.*, vol. 7, n° 4, p. 461-496.

DELMAS, J. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : premier aperçu sur les sols et leur valeur agronomique. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 21, n° 3, p. 216-227.

DUVIARD, D. 1970. Place de *Vernonia guineensis* Benth. (Composées) dans la biocénose d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol, 3, n° 1, p. 7-174.

GILLON, D. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : les effets du feu sur les Arthropodes de la savane. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 24, n° 1, p. 80-93.

GILLON, D. 1974. Etude biologique des espèces d'Hémiptères Pentatomides d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 7, n° 1, (sous presse).

GILLON, D. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les peuplements de Pentatomides (Hémiptères) de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 3 (n° spécial), p. 43-57.

GILLON, D. ; PERNES, J. 1968. Etude de l'effet du feu de brousse sur certains groupes d'Arthropodes dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, série E.* vol. 1, n° 2, p. 113-197.

GILLON, Y. 1968. Caractéristiques quantitatives du développement et de l'alimentation de *Rhabdoplea klaptoczi* (Karny, 1915). (Orthoptera, Acriddinae), *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 1, n° 2, p. 101-112.

GILLON, Y. 1972. Caractéristiques quantitatives du développement et de l'alimentation d'*Anablepia granulata* (Ramme 1929). (Orthoptera, Gomphocerinae). *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 5, n° 1, p. 373-393.

GILLON, Y. 1973. Bilan énergétique de la population d'*Orthochtha brachycnemis* Karsch, principale espèce acridienne de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). C.R. Colloque PBI. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 6, n° 2, p. 105-125.

GILLON, Y. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les peuplements d'Acridiens (Orthoptères) de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 3 (n° spécial), p. 23-41.

GILLON, Y. : GILLON, D. 1967. Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'Arthropodes en savane tropicale. In : *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, IBP (1966), vol. 2, p. 519-543.

GILLON, Y. : GILLON, D. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : cycle annuel des effectifs et des biomasses d'Arthropodes de la strate herbacée. *La Terre et la Vie* (Paris) , vol. 21, n° 3, p. 262-277.

GILLON, Y. ; GILLON D. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Traits généraux du peuplement des Arthropodes non sociaux de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 3 (n° spécial), p. 3-21.

HEDIN, L. 1967, Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : la valeur fourragère de la savane. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 21, n° 3, p. 249-261.

JOSENS, G. 1971. Le renouvellement des meules à champignons construites par 4 Macrotermitinae (Isoptères) des savanes de Lamto-Pacobo (Côte d'Ivoire). *C. R. Acad. Sc.* (Paris), vol. 272, p. 3329-2332.

JOSENS, G. 1971. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Données préliminaires sur le peuplement en Termites. *La Terre et la Vie* (Paris), vol, 25, n° 2, p. 255-272.

JOSENS, G. 1973. Observations sur les bilans énergétiques dans deux populations de Termites à Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Soc. Roy. Zool.* (Belgique), vol. 103, n° 1, p. 169-176.

JOSENS, G. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Etude fonctionnelle de quelques groupes animaux : les Termites. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 51-131.

LACHAISE, D. 1974. Les Drosophilidae des savanes préforestières de la région tropicale de Lamto (Côte d'Ivoire). V. Les régimes alimentaires. *Ann. Soc. entom. Fr. (NS)*, vol. 10, n° 1, (sous-presse).

LACHAISE, D. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les peuplements de Diptères de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 3 (n° spécial), p. 59-105.

LAMOTTE, M. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Présentation du milieu et du programme de travail. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 21, n° 3, p. 197-215.

LAMOTTE, M. 1973. Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. *Ann. Soc. Roy. Zool.* (Belgique), vol. 103, n° 1, p. 21-36.

LAMOTTE, M. 1975. The structure and function of a tropical savannah ecosystem. In : *Trends in tropical ecology*, chapter 15, Berlin, Springer-Verlag, 179-222.

LAVELLE, P. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Etude fonctionnelle de quelques groupes animaux : les Vers de terre. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 133-166.

LAVELLE, P. ; DOUHALEI, N. ; SOV, B. 1974. Influence de l'humidité du sol sur la consommation et la croissance de *Millsonia anomala* (Oligochètes, Acanthodrilidae) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 7, n° 1, (sous-presse).

LAVELLE, P. ; SCHAEFER, R. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Conditions de vie dans le sol : les sources de nourriture des organismes du sol. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 27-37.

LECORDIER, C. 1972. Les Carabiques de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bull. IFAN, série A*, vol. 34, n° 2, p. 378-456.

LECORDIER, C. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Le climat de la région de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 1 (n° spécial), p. 45-103.

LECORDIER, C. ; GILLON,D; GILLON, Y. 1974. Les Carabiques (Col.) de Lamto (Côte d'Ivoire) : étude d'un cycle saisonnier. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 7, n° 1, (sous-presse).

LEVIEUX, J. 1967. La place de *Camponotus acvapimensis* Mayr (Hyménoptère Formicidae) dans la chaîne alimentaire d'une savane de Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, vol. 14, n° 4, p. 313-322.

LEVIEUX, J. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : données préliminaires sur le peuplement en Fourmis terricoles. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 21, n° 3, p. 278-296.

LEVIEUX, J. 1972. Le rôle des Fourmis dans les réseaux trophiques d'une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan série, E*, vol. 5, n° 1, p. 143-240.

LEVIEUX, J. 1973. Etude du peuplement en Fourmis terricoles d'une savane préforestière de Côté d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, vol. 10, n° 3, p. 379-428.

MENAUT, J.C. 1973. Aperçu quantitatif sur les formations ligneuses des savanes de Lamto. C.R. Colloque PBI. *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 6, n° 2, p. 19-23.

MENAUT, J.C. 1974. Chute de feuilles et apport au sol de litière par les ligneux dans une savane préforestière de Côte d'Ivoire. *Bull. Soc. Ecol.*, vol. 5, n° 1, (sous-presse).

MENAUT, J.C. ; CÉSAR, J. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Le peuplement végétal des savanes de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 2, (n° spécial), 161 p.

MONNIER, Y. 1968. Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de côte d'Ivoire. *Etudes éburnéennes*, vol. 9, 260 p.

POCHON, J. ; BACVAROV, I. 1973. Données préliminaires sur l'activité microbiologique des sols de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, vol. 10, n° 1, p. 35-43.

POLLET, A. 1972. Contribution à l'étude du peuplement d'insectes d'une lisière entre forêt galerie et savane éburnéennes. I. Données générales sur les phénomènes *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 5, n° 1, p. 395-473.

PORTERES, R. 1964. Le palmier rônier (*Borassus aethiopum* Mart) dans la province du Baoulé (Côte d'Ivoire). *J. Agr. Trop. et Bot. appl.*, vol. 11, p. 499-514; vol. 12, p. 80-107.

RAMBELLI, A. ; PUPPI, O. ; BARTOLI, A. ; ALBONETTI, S.G. 1973. Deuxième contribution à la connaissance de la microflore fongique dans les sols de Lamto en Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, vol. 10, n° 1, p. 13-18.

RIOU, G. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Les sols de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 1. (n° spécial), p. 3-44.

ROLAND, J.C. ; HOYDACKER, F. 1963. Aspects de la végétation dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Rev. Gén. Bot.*, vol. 70, p. 605-620.

SCHAEFER, R. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Traits généraux du peuplement endogé : le peuplement microbien. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 39-44.

SCHAEFER, R. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Fonctions microbiennes et bilan biochimique. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 5 (n° spécial), p. 167-184.

SCHMIDT, W. 1973. Vegetationskundliche Untersuchungen im Savannenreservat Lamto (Elfenbeinküste). *Vegetatio*, vol. 28, n° 3-4 p. 145-200.

THIOLLAY, J.M. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : le peuplement avien. Essai d'étude quantitative. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 24, n° 1, p. 108-144.

THIOLLAY, J.M. 1971. L'avifaune de la région de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 4, n° 1, p. 5-132.

THIOLLAY, J.M. 1973. Place des Oiseaux dans les chaînes trophiques d'une zone préforestière en Côte d'Ivoire. *Alauda*, vol. 41, n° 3, p. 273-300.

THIOLLAY, J.M. 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Le peuplement avien de la savane de Lamto. *Bull. liaison Cher. Lamto*, vol. 4 (n° spécial), p. 39-68.

VILLECOURT, P. 1973. Contribution à l'étude du bilan du Carbone dans un sol de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, vol. 10, n° 1, p. 19-20.

VINCENT, J.P. 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Observations préliminaires sur les Oligochètes. *La Terre et la Vie* (Paris), vol. 24, n° 1, p. 22-39.

VUATTOUX, R. 1968. Le peuplement du palmier Rônier (*Borassus aethiopum*) d'une savane de Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, Série E*, vol. 1, p. 1-138.

VUATTOUX, R. 1970. Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E*, vol. 3, n° 1, p. 285-315.