

ANALYSE QUANTITATIVE DES LIGNEUX DANS UNE SAVANE ARBUSTIVE PREFORESTIERE DE COTE-D'IVOIRE *

Jean-Claude MENAUT **

ABSTRACT

Quantitative analysis of the woody vegetation in a guinea savanna of Ivory Coast.

Situated in climatic forest conditions, Lamto savannas show a flora and a vegetation reflecting the antagonisms of the site. The rythm and the biological forms of the vegetation are bound to the dry season and to the bush fire. Several woody facies can be identified from structural differences.

In a plot, three strata and their interrelations are described ; they easily point out the dynamism of shrubs and trees in the facies.

For every species, correlations between some weight data (weight of leaves, annual shoots, wood, roots) and simple external measures (height, girth) have been obtained. It is then easy to calculate the different components of the biomass and, from growth data, to give an estimation of the net production of shrubs and trees

RÉSUMÉ

Situées dans un contexte forestier, les savanes de Lamto possèdent une flore et une végétation reflétant bien les antagonismes du milieu. Le cycle annuel et les formes biologiques adoptés par les arbustes sont liés à la saison sèche et au passage du feu. Les faciès ligneux de ces savanes se distinguent selon des critères purement structuraux.

Dans une parcelle, on décrit les trois strates en présence et leurs relations ; celles-ci permettent de dégager le dynamisme des ligneux dans ce type de faciès.

Pour chaque espèce, on a obtenu des corrélations entre certaines caractéristiques pondérales (poids de feuilles, de pousses de l'année, de bois, de racines) et des mesures externes simples (hauteur, circonférence du tronc). Ces corrélations permettent de calculer les divers éléments de la biomasse des ligneux sur la parcelle et, grâce aux études de croissance, de fournir une estimation de la production nette.

* Travail inscrit dans le cadre des recherches effectuées à la Station d'Ecologie Tropicale de Lamto (LAMOTTE, 1973).

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

PRESENTATION DU MILIEU

Les savanes de Lamto se rattachent, par leur physionomie et par leur flore, au vaste ensemble des savanes « guinéennes » qui ceignent le massif forestier guinéo-congolais.

Les facteurs climatiques

Situées au contact même de la forêt dense humide semi-décidue, les savanes étudiées sont mal dégagées de son emprise et en subissent fortement les influences climatiques.

Le climat de Lamto appartient au groupe inter-tropical à quatre saisons (une saison sèche marquée et une longue saison des pluies interrompue par un court intermède plus sec) comme le montre le diagramme ombrothermique représenté sur la figure 1. Celui-ci souligne également la faiblesse de la sécheresse du mois

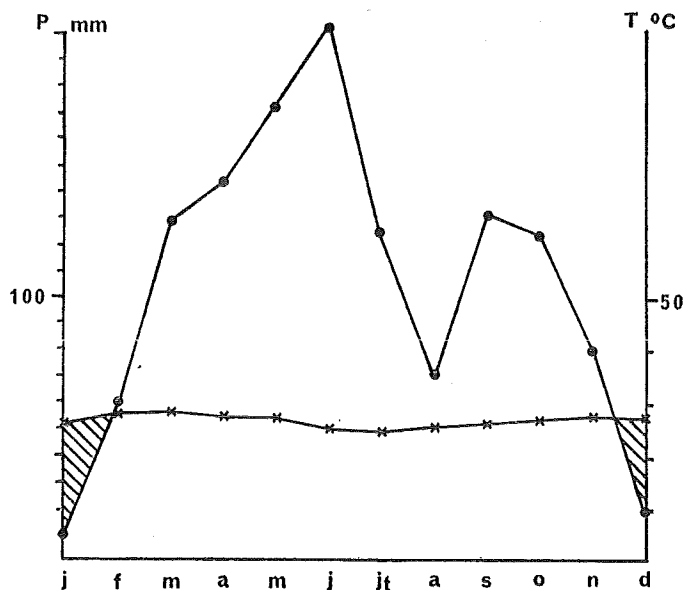


Fig. 1. Le climat de Lamto : diagramme ombrothermique moyen établi sur la décennie 1962-1971 (méthode H. GAUSSEN).

d'août qui tendrait ainsi à rapprocher le climat de Lamto d'un climat tropical à deux saisons (dont une courte saison sèche).

Les conditions climatiques moyennes sont donc en général très favorables à la végétation. Il convient pourtant de noter leur très grande irrégularité qui affecte notablement la végétation savanicole malgré la proximité du tampon forestier.

Si le climat zonal de Lamto permet bien d'expliquer la composition globale des peuplements végétaux, leur organisation et leur fonctionnement dépendraient beaucoup plus des variations microclimatiques (LECORDIER, 1974).

La flore ligneuse

La composition de la flore ligneuse reflète bien les antagonismes du milieu. Il n'y a pas d'espèces autochtones : le fond est constitué d'une trentaine d'espèces savanicoles septentrionales, résistantes au feu et acclimatées à une ambiance forestière humide ; par ailleurs, s'ajoutent un grand nombre d'espèces forestières. Les espèces d'affinité « guinéenne » sont issues des galeries forestières humides semi-décidues (DEVINEAU, 1975) et peuvent, pour la plupart, être retrouvées en savane au hasard de conditions particulières localisées (protection contre le feu le plus souvent) ; leur inventaire se monte pour l'instant à plus de 70 espèces.

L'originalité floristique des savanes de Lamto réside dans leur position limite. Maintenues par le feu dans un contexte humide, elles ne présentent qu'une flore savanicole appauvrie susceptible, à toute rupture de l'équilibre actuel, d'être envahie d'espèces forestières (MENAUT, 1971).

La végétation

Le paysage végétal est celui de formations herbeuses d'où émergent des palmiers rôniers (*Borassus aethiopum*) et des arbustes. Parcourues de forêts-galeries et parsemées d'îlots forestiers, les savanes se présentent sous l'aspect d'une savane très polymorphe où s'observent tous les stades qui vont de la savane herbeuse à la savane boisée.

Phénologie

Le cycle annuel de la végétation est rythmé par un feu unique en fin de saison sèche. Contrairement aux herbacées, les ligneux ont un comportement assez homogène et, à quelques nuances d'ordre écologique ou spécifique près, obéissent au schéma général suivant :

Fin janvier	Milieu de la grande saison sèche	Feux de brousse Arbres dénudés
Février — mars	Fin de la saison sèche	Repousse rapide
Avril — mai juin — juillet	Grande saison des pluies	Croissance végétative Floraison
Août — septembre octobre — novembre	Petite saison sèche Début de la petite saison des pluies	Fructification
Décembre — janvier	Grande saison sèche	Déssèchement de la végétation Chute des feuilles et de la plus grande partie des rameaux de l'année

Au niveau des organes reproducteurs, les variations les plus notables viennent d'arbustes comme *Annona senegalensis* qui vivent à l'intérieur de la strate herbacée et possèdent un cycle en général plus précoce que celui des autres ligneux ; ils fleurissent et fructifient assez tôt, avant d'être recouverts par les Graminées.

Les cycles phénologiques peuvent présenter de fortes différences interannuelles (Fig. 2). La défoliation est en général faible pendant l'année et s'effectue massive-

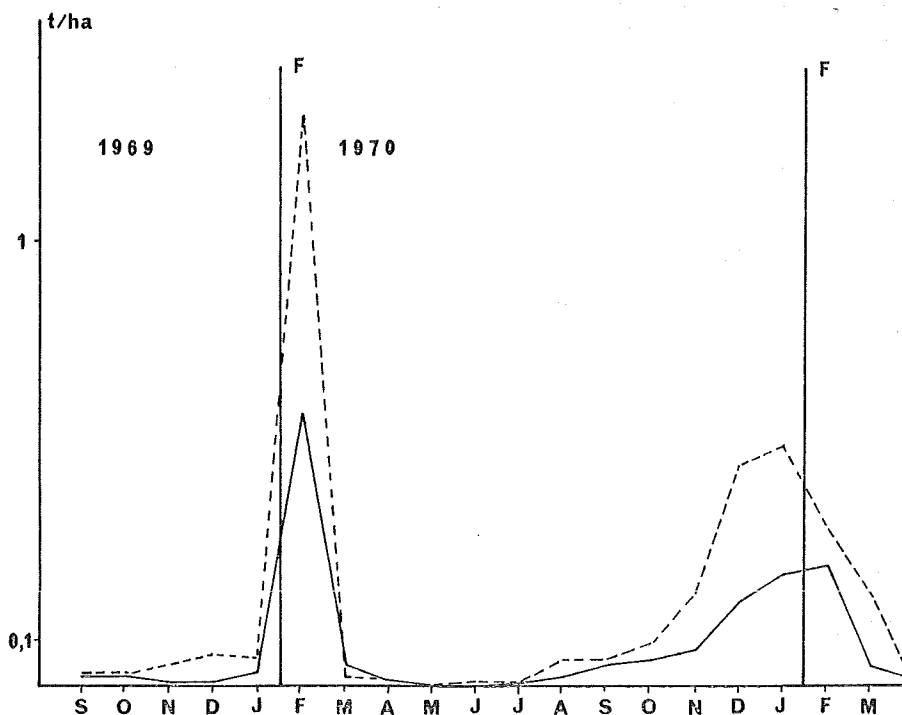


Fig. 2. Chute mensuelle des feuilles dans deux faciès (—dense,—clair) d'une savane arbustive soumise au passage du feu de brousse F (MENAUT, 1974).

ment (environ 80 %) dans les jours qui suivent le passage du feu. Il arrive parfois qu'elle s'accroisse dès la petite saison du mois d'août, si bien qu'au moment des feux près des trois quarts de la production totale de feuilles sont déjà tombés.

Il est encore difficile de dégager les véritables facteurs de la périodicité phénologique. La chute des feuilles se manifeste qualitativement et quantitativement avec une variabilité comparable à celle des régimes pluviaux ; ces variations ne sont pas synchrones et ne semblent pas se relier aisément. D'autres facteurs, physiques ou biotiques, interviennent. Leur connaissance serait très riche d'enseignements au plan écologique. En effet, les années de forte défoliation précoce, la litière n'a pas le temps de se décomposer ; elle est brûlée et laisse le sol à nu. Au contraire, si la plupart des feuilles tombent après les feux, elles fournissent un gros apport

organique au sol et servent de nourriture et de refuge à de nombreux animaux qui peuvent ainsi maintenir une activité en pleine saison sèche.

Formes biologiques

De même que le cycle phénologique, la forme biologique caractérise bien la réaction d'un individu aux conditions du milieu ambiant. Les types proposés par RAUNKIAER reposent sur le mode de résistance à la saison défavorable : à Lamto la saison sèche dont l'action se trouve renforcée par le passage du feu.

Dans les savanes de Lamto, les solutions adoptées par les ligneux varient d'une espèce à l'autre comme à l'intérieur d'une même espèce. En dehors des palmiers et de quelques mésophanérophytes, les peuplements ligneux des savanes sont surtout constitués de microphanérophytes dont le comportement est modifié dans les premiers stades de développement par le passage du feu, d'une façon plus ou moins durable selon les individus.

Chez certaines espèces, comme *Crossopteryx febrifuga*, la croissance des jeunes pieds est fortement ralentie mais leur architecture et leur comportement sont, dès le début, ceux de véritables arbustes (phanérophytes). Pour d'autres espèces (*Bridelia ferruginea* ou *Cussonia barteri*, par exemple,) les jeunes individus passent par un stade transitoire d'hémicryptophytes qui peut durer plusieurs années ; mais ils ne survivent guère sous cette forme et donnent toujours à l'état « adulte » des microphanérophytes. De nombreux individus de l'espèce *Piliostigma thonningii*, normalement microphanérophyte, développent un système racinaire tout aussi puissant en n'émettant que des pousses aériennes annuelles souvent florifères ; ils semblent être de réels hémicryptophytes, vivant sans jamais produire de pousse aérienne pérenne.

La plupart des ligneux possèdent un appareil souterrain très important, sinon dominant par rapport aux parties aériennes. Il faut y voir une réaction de défense des végétaux devant certaines conditions défavorables dont le feu est l'élément le plus spectaculaire.

Il est intéressant de noter que, dans un milieu donné, la réaction des plantes se fait beaucoup plus au niveau individuel qu'au niveau spécifique. Ainsi, seuls les spectres biologiques établis à partir des individus et non des espèces permettent de caractériser les différents faciès ligneux.

Principaux faciès

Les faciès ligneux des savanes de Lamto ne se distinguent pas, sauf dans de rares cas particuliers, par leur composition spécifique. En effet, souvent plus de 90 % des ligneux appartiennent à 4 espèces (*Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga*, *Cussonia bartesi* et *Piliostigma thonningii*) se répartissant dans des proportions assez constantes ; les autres espèces n'apparaissent que sporadiquement.

Une classification des savanes s'appuie donc sur les différents types structuraux rencontrés (variations de la densité et du recouvrement des strates arbustive et arborée). Ces variations structurales sont en général liées aux conditions édaphiques

Il est difficile d'établir des types strictement définis dans la mesure où coexistent tous les termes de transition entre les savanes arbustives les plus pauvres (densité des pieds à l'hectare : $d = 100$, recouvrement moyen : $r = 5 \%$, indice de surface foliaire : $L.A.I. = 0,1$) et les plus riches ($d = 1000$, $r = 50 \%$, $L.A.I. = 1$). Schématiquement, les faciès moyens comprennent de 150 à 300 individus à l'hectare pour un recouvrement toujours faible de 10 à 20 % à cause d'une distribution groupée.

METHODES D'ETUDE DE LA STRUCTURE ET DE LA PRODUCTION DES FACIES LIGNEUX

Etude de la structure

On a délimité des parcelles d'un quart d'hectare ($50 \text{ m} \times 50 \text{ m}$) dans des territoires les plus homogènes et les plus représentatifs possibles des divers faciès ligneux des savanes de Lamto. Chacune des parcelles a été étudiée selon le schéma suivant :

- 1) Etude des caractéristiques du milieu physique et recensement des espèces.
- 2) Relevé du plan de la parcelle avec la position de tous les ligneux, la projection de leur couronne et la strate à laquelle ils appartiennent.
- 3) Mesure de tous les individus : hauteur, caractéristiques du tronc, des ramifications principales (longueur, circonférence) et de la couronne (surface de projection, biovolume). On peut ainsi dresser des diagrammes de classes de taille pour l'ensemble du peuplement et pour chaque espèce.

Les plans et diagrammes permettent l'analyse de la structure spatiale et temporelle (dynamisme) du peuplement étudié.

Analyse pondérale

Afin de connaître la charge ligneuse supportée par une parcelle, il était nécessaire de déterminer les caractéristiques pondérales de chacun des individus. Pour chacune des essences principales, une quarantaine de pieds ont été analysés un à un.

- 1) Relevé des mesures externes faites sur les individus des parcelles.
- 2) Mesures pondérales :

— Abattage de la partie épigée et pesée en poids frais et sec des différentes composantes (feuilles, pousses de l'année, ramifications, tronc).

— Dégagement complet du système racinaire, relevé du plan et pesée (frais et sec) par éléments.

On a ainsi pu établir un certain nombre de corrélations entre les caractéristiques pondérales des espèces principales (poids de feuilles, de pousses de l'année, de bois, de racines) et quelques mesures externes simples (hauteur, circonférence du tronc, surface de la couronne). La biomasse des peuplements s'en déduit, puis la production à partir des données de croissance.

RESULTATS

Les résultats présentés ici ont été obtenus sur une parcelle représentative d'un faciès arbustif typique des savanes de Lamto.

Cette parcelle est située sur un plateau au sol du type ferrugineux tropical rouge remanié (RIOU, 1974), sableux dans les horizons supérieurs et s'enrichissant en argile en profondeur. Bien qu'un horizon concrétionnaire apparaisse avant un mètre de profondeur, la structure et le drainage sont dans l'ensemble assez favorables à la végétation ligneuse.

Liée au couvert ligneux, la strate herbacée est dominée dans les zones ombragées par des espèces graminéennes comme *Sorghastrum bipennatum* Pilg., *Imperata cylindrica* Beauv. ou *Hyparrhenia diplandra* Stapf. dans une moindre mesure. Elle présente une physionomie caractéristique où le port uniculmaire domine dans les communautés de géophytes précoces et de thérophytes tardifs.

La flore ligneuse se compose de 15 espèces :

Annona senegalensis Pers. (Annonacées)
Antidesma venosum Tul. (Euphorbiacées)
Bridelia ferruginea Benth. (Euphorbiacées)
Ceiba pentandra (Linn.) Gaertn. (Bombacacées)
Crossopteryx febrifuga (Afzel. ex G. Don) Benth. (Rubiacees)
Cussonia barteri Seemann (Araliacées)
Fagara zanthoxyloides Lam. (Rutacées)
Ficus capensis Thunb. (Moracées)
Lannea kerstingii Engl. et K. Krause (Anacardiacees)
Lonchocarpus cyanescens (Schum. et Thonn.) Benth. (Papilionacées)
Piliostigma thonningii (Schum.) Nilne-Redhead (Césalpiniacées)
Psorospermum febrifugum Spach. (Hypéricacées)
Pterocarpus erinaceus Poir. (Papilionacées)
Terminalia glaucescens Planch. ex Benth. (Combrétacées)
Vitex doniana Sweet. (Verbénacées)
Borassus aethiopum Mart. (Palmacées)

Ce sont presque toutes des espèces savanicoles à l'exception d'*Antidesma venosum* dont les affinités forestières reflètent bien la relative densité du couvert. La présence du fromager (*Ceiba pentandra*) n'est qu'accidentelle ; ses diaspores anémochores se retrouvent partout en savanes où les germinations n'ont pratiquement aucune chance de se développer.

Structure et dynamisme de la végétation ligneuse

Structure horizontale

La figure 3 représente la répartition tout à fait caractéristique des ligneux dans les savanes arbustives. Celle-ci est rarement régulière même sur des substrats apparemment homogènes ; les arbustes ont tendance à adopter une distribution

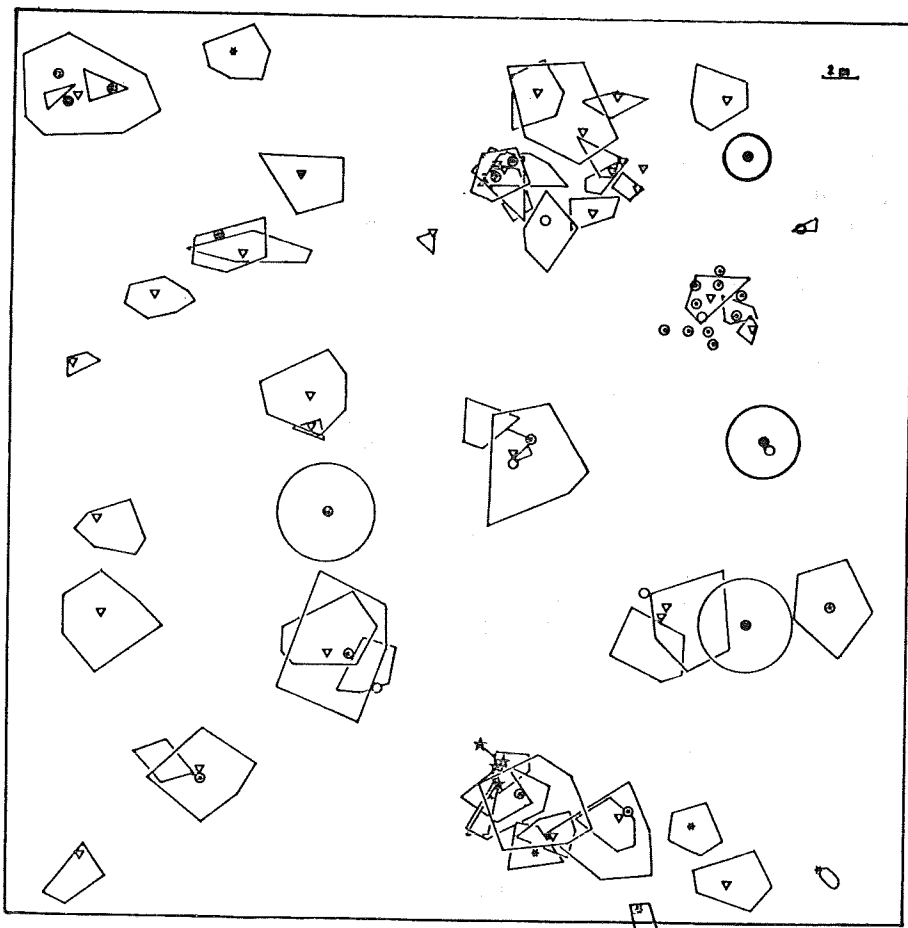


Fig. 3. Répartition des ligneux et des rôniers (supérieurs à 2m de hauteur) d'une savane arbustive : ○ *Bridelia ferruginea*, ▽ *Crossopteryx febrifuga*, ⊙ *Cussonia barteri* ★ *Piliostigma thonningii*, * autres espèces ligneuses, ● *Borassus aethiopum*.

groupée et à constituer des bosquets. Cela explique la faiblesse du recouvrement global à l'hectare qui atteint à peine 20 %.

Des différences notables apparaissent entre les espèces. *Crossopteryx febrifuga* est l'espèce qui se répartit le plus également sur l'ensemble de la parcelle. C'est aussi normalement le cas de *Bridelia ferruginea*, bien qu'en nombre trop faible ici pour le refléter. La rareté et l'étroite localisation de *Piliostigma thonningii* montrent bien la dépendance de cette espèce vis-à-vis de la profondeur du sol et de sa teneur en argile. La distribution particulière de *Cussonia barteri* est ici bien mise en évidence ; cette espèce croît le plus souvent à l'abri d'arbustes bien développés, généralement des *Crossopteryx*.

La distribution des ligneux dans la strate la plus basse (inférieure à deux mètres de hauteur) rejoint en gros celle des arbustes. On observe une concentration supérieure dans les zones les plus chargées en individus développés. Plus que les problèmes de dispersion des semences, apparaissent ici les effets protecteurs des bosquets, inducteurs de conditions favorables à la régénération : microclimat tamponné, sol enrichi en matière organique, faiblesse du feu par suite de la diminution de la charge herbacée. Cela s'observe bien sur la figure 4. Si l'on trouve une

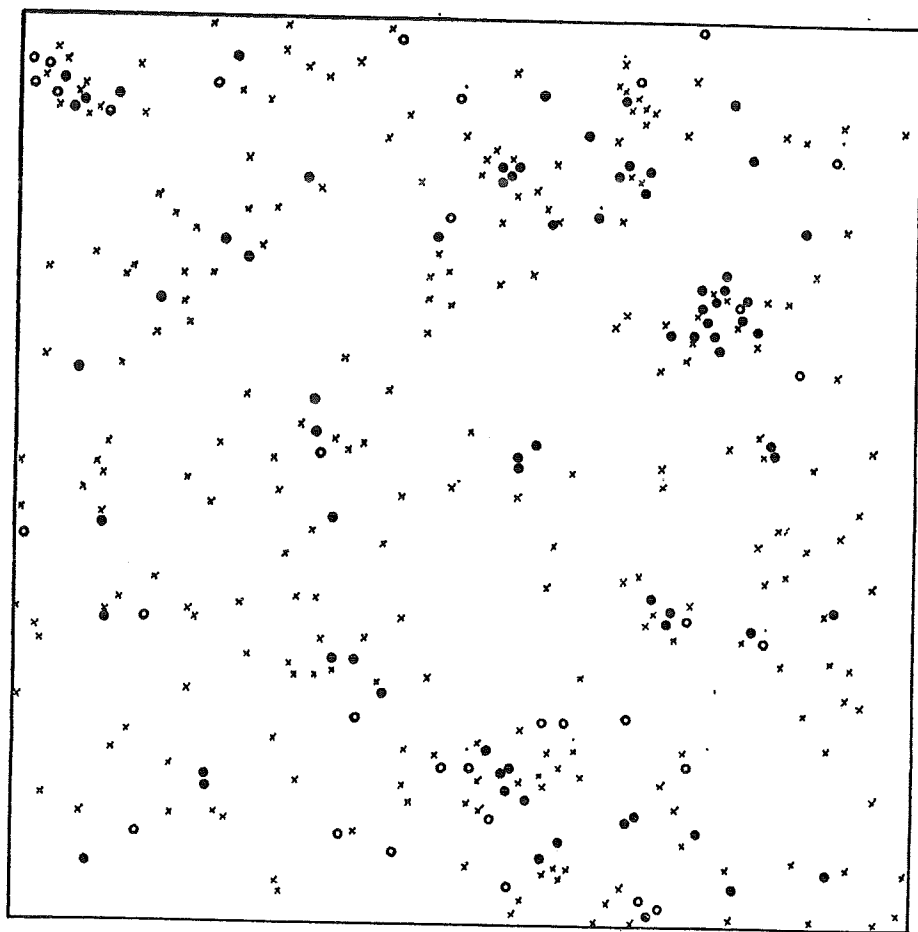


Fig. 4. Répartition des phanérophytes supérieurs à 2 mètres de hauteur (●), des chamaephytes (○) et des hémicryptophytes ou plantules (X) dans une savane arbustive.

proportion notable de « jeunes » pieds dans les zones ouvertes, leur densité s'accroît nettement au voisinage des arbustes. C'est surtout le cas des individus pérennes que l'on trouve moins fréquemment dans les zones ouvertes, principalement peuplées de germinations et de jeunes pousses qui risquent fort de disparaître

au prochain passage du feu. Les ligneux inclus dans la strate herbacée sont particulièrement soumis à l'action du feu dont l'intensité est extrêmement variable dans le temps et dans l'espace. La distribution et l'état de la végétation ligneuse basse est donc avant tout le reflet fidèle du précédent passage du feu. Des relevés effectués plusieurs années consécutives sont souvent très différents l'un de l'autre et, dans une étude de répartition, il faudra surtout s'intéresser aux individus résistant régulièrement au feu.

Structure verticale (Fig. 5)

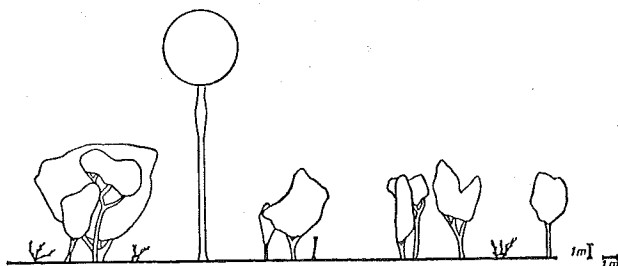


Fig. 5. Profil de la végétation ligneuse en savane arborescente.

La strate arborée (supérieure à huit mètres de hauteur) n'est représentée dans cette parcelle que par les seuls rôniers (une douzaine environ à l'hectare). Dans ce type de milieu, l'absence de mésophanérophyles n'est pourtant pas totale. On en dénombre certains çà et là et leur rareté est une des caractéristiques de ce faciès. Dans la parcelle, on peut espérer qu'un *Lannea* ou un *Terminalia* de la strate arborescente trouvera les conditions nécessaires à un développement normal et atteindra la strate supérieure ; de même, certains *Crossopteryx* peuvent occasionnellement dépasser la strate arborescente.

Cette strate arborescente comprend, dans un quart d'hectare, 69 individus répartis en 8 espèces (72 et 9 avec les jeunes rôniers) ; ce qui fait une densité moyenne de près de 300 pieds à l'hectare.

Tableau I : Composition de la strate arborescente.

<i>Crossopteryx febrifuga</i>	32	46,7 %
<i>Cussonia barteri</i>	19	27,5 %
<i>Bridelia ferruginea</i>	8	11,6 %
<i>Piliostigma thonningii</i>	4	5,8 %
<i>Annona senegalensis</i>	2	2,8 %
<i>Terminalia glaucescens</i>	2	2,8 %
<i>Antidesma venosum</i>	1	1,4 %
<i>Lannea kerstingii</i>	1	1,4 %

Comme dans toutes les savanes arborescentes, 4 espèces forment plus de 90 % du peuplement ligneux (*Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga*, *Cussonia barteri*

et *Piliostigma thonningii*). Il faut remarquer ici la dominance particulièrement nette de *Crossopteryx* qui regroupe 47 % des individus ; son importance a certainement nui au développement de *Bridelia* généralement mieux représenté dans ce type de savane. Par contre, la rareté de *Piliostigma* souligne l'assez faible profondeur du sol et sa pauvreté en éléments argileux.

La figure 4 montre bien l'importance de la strate arbustive basse. Il faut y distinguer les thérophytes et les individus grêles qui forment un peuplement dont la distribution et la densité sont entièrement soumises à l'action du feu, des individus pérennes dont le diamètre de la pousse principale est supérieur à un centimètre et que l'on retrouve tous les ans. Le premier peuplement est de loin le plus riche en espèces. Le second est composé en majeure partie des essences arbustives courantes auxquelles s'ajoute jusqu'à les dominer *Annona senegalensis*. Cette espèce, normalement phanérophYTE, se trouve dans ces savanes presque exclusivement à l'état d'hémicryptophyte ou de chamaephyte. Ce peuplement pérenne est du même ordre d'importance que la strate arbustive et possède en moyenne plus de 200 pieds à l'hectare.

Tableau II : Composition du peuplement pérenne de la strate arbustive basse.

<i>Annona senegalensis</i>	27	52,9 %
<i>Bridelia ferruginea</i>	13	25,5 %
<i>Fagara zanthoxyloïdes</i>	6	11,8 %
<i>Cussonia barteri</i>	3	5,9 %
<i>Vitex doniana</i>	2	3,9 %

Dynamisme des arbustes

Le diagramme de classes de hauteur établi pour l'ensemble des ligneux pérenne de la parcelle (Fig. 6) fait bien ressortir les strates en présence par son aspect

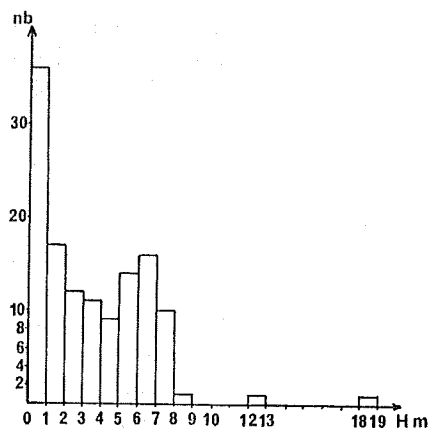


Fig. 6. Diagramme de classes de hauteur de l'ensemble des ligneux d'une savane arbustive.

bimodal. Le premier mode correspond à la strate inférieure dans laquelle la violence du feu empêche un grand nombre de pieds de se développer et de se dégager de la strate herbacée. Les individus rescapés sont alors beaucoup plus résistants. Il en disparaît encore certains jusque vers 3 — 4 mètres de hauteur lors de feux plus intenses. Puis ces arbustes se concentrent entre 5 et 8 mètres de hauteur où ils forment le second mode. Celui-ci s'interrompt brutalement au-delà de 8 mètres où seuls quelques rôniers apparaissent. La difficulté qu'ont les jeunes ligneux à émettre une pousse résistante au feu est également bien marquée sur le diagramme de classes de circonférence (Fig. 7) qui souligne la très forte mortalité au sortir de la première classe.

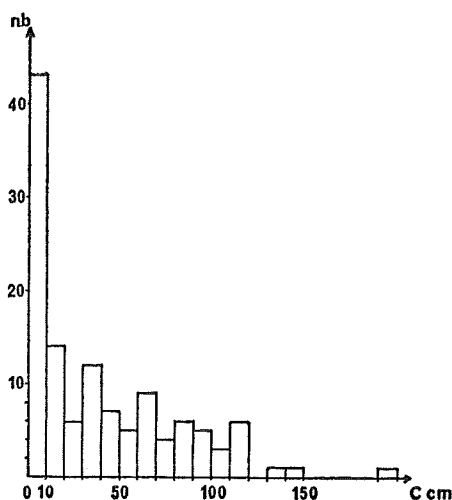


Fig. 7. Diagramme de classes de circonférence de l'ensemble des ligneux d'une savane arbustive.

Les diagrammes de classes de taille rendent bien compte de l'action des facteurs contraignants, aussi bien liés au feu et à la sécheresse (chute suivant le premier mode) qu'au sol (pas de strate supérieure). Si dans cette parcelle le peuplement arbustif est assez dynamique et se régénère bien, on se rend compte qu'une augmentation légère mais durable des contraintes (la sécheresse, par exemple) suffit à accroître la mortalité des jeunes ligneux jusqu'à hypothéquer la régénération du peuplement.

Des différences significatives apparaissent entre les espèces (Fig. 8). Ainsi, *Cussonia* dont les diagrammes sont très irréguliers, forme une population hétérogène et en mauvais état ; la régénération se fait mal et de nombreux individus sont près de mourrir. Ceci est cependant un cas particulier à la parcelle étudiée et non à l'ensemble des faciès arbustifs ; cette espèce y produit généralement de nombreuses plantules dont beaucoup disparaissent, mais qui, une fois les pousses aériennes pérennes émises, se développent très facilement. *Crossopteryx* semble également

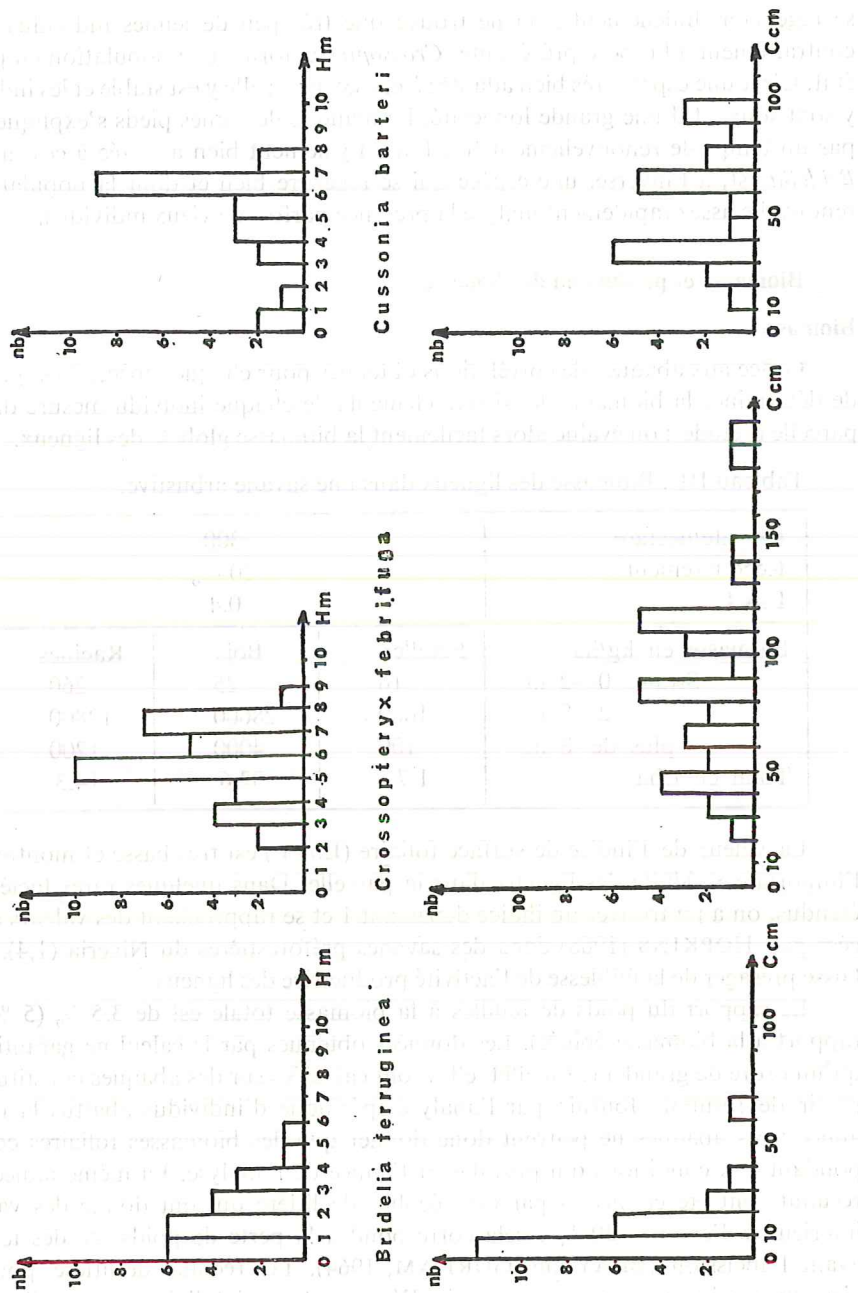


Fig. 8. Diagrammes de classes de hauteur (H) et de circonférence (C) de trois des principales espèces d'une savane arbustive.

se régénérer difficilement ; on ne trouve que très peu de jeunes individus. Mais contrairement à l'espèce précédente, *Crossopteryx* forme une population en parfait état. C'est une espèce très bien adaptée à ces savanes ; elle y est stable et les individus y sont souvent d'une grande longévité. Le manque de jeunes pieds s'explique alors par un temps de renouvellement très long. Egalement bien adaptée à ces savanes, *Bridelia* est, à l'inverse, une espèce qui se régénère bien et dont la population se renouvelle assez rapidement malgré la présence parfois de vieux individus.

Biomasse et production des ligneux

Biomasse

Grâce aux abaques de corrélations obtenues pour chaque espèce, il est possible de déterminer la biomasse des divers éléments de chaque individu mesuré dans la parcelle d'étude ; on évalue alors facilement la biomasse globale des ligneux.

Tableau III : Biomasse des ligneux dans une savane arbustive.

Densité/hectare	300		
Recouvrement	20 %		
L.A.I.	0,4		
Biomasse en kg/ha	Feuilles	Bois	Racines
Strate 0—2 m	16	25	260
2—8 m	1600	28600	12800
plus de 8 m	100	4000	1200
Total en t/ha	1,7	32,6	14,3

La valeur de l'indice de surface foliaire (L.A.I.) est très basse et montre bien l'importance réduite des ligneux dans la parcelle. Dans quelques rares faciès peu étendus, on a pu trouver un indice dépassant 1 et se rapprochant des valeurs avancées par HOPKINS (1968) dans des savanes préforestières du Nigeria (1,4). Cela laisse présager de la faiblesse de l'activité productrice des ligneux.

Le rapport du poids de feuilles à la biomasse totale est de 3,5 % (5 % par rapport à la biomasse épigée). Les données obtenues par le calcul ne garantissent qu'un ordre de grandeur. En effet, elles sont calculées sur des abaques constituées à partir de résultats fournis par l'analyse spécifique d'individus abattus la même année ; ces abaques ne peuvent donc donner que des biomasses foliaires correspondant aux conditions qui prévalaient l'année de l'analyse. La même année, ces résultats ont été confirmés par des récoltes de litière qui ont donné des valeurs inférieures d'environ 20 % ; cela correspond à la perte de poids sec des feuilles avant l'abscission (BRAY and GORHAM, 1964). Les récoltes de litière, poursuivies sur plusieurs années, ont permis d'évaluer la variabilité interannuelle de la biomasse foliaire. Celle-ci est liée aux variations du cycle phénologique ; pour les cycles décrits sur la figure 2, les valeurs diffèrent de 30 % en faveur du second cycle plus étalé.

L'importance des appareils souterrains est considérable. Dix fois supérieure aux maigres moignons des chamaephytes de la strate basse, la biomasse souterraine des arbustes atteint près de la moitié (45 %) de leur biomasse aérienne et encore 30 % pour les arbres. Cette valeur (30 %) est celle de la biomasse hypogée par rapport à l'ensemble de la biomasse ligneuse de la parcelle.

Production

L'évaluation de la production ligneuse des savanes pose des problèmes encore mal résolus et qui obligent à n'avancer qu'une première estimation. Le nombre et la variabilité des facteurs affectant la production ligneuse en rendent la mesure imprécise ; l'hétérogénéité des résultats enregistrés jusqu'à présent (3 ans) nécessite de multiplier et de poursuivre encore les expériences en cours.

Il est en particulier difficile d'estimer avec précision la production de litière d'origine ligneuse (écorce, branches, racines, individus morts) car la chute de matériel ligneux est extrêmement irrégulière. Les rameaux morts restent très longtemps sur l'individu vivant et tombent le plus souvent accidentellement. Une grande partie se décompose en place et l'intérieur des troncs est souvent déménagé par les termites nombreux et très actifs ; une quantité notable de bois mort ou presque est en outre brûlée sur le pied même, avant d'avoir atteint le sol. Accroissement de la biomasse ligneuse

L'âge des arbres et arbustes n'est que très imprécisément apprécié. De nombreux disques ont été prélevés sur le tronc des individus abbatus, mais l'analyse des cernes de croissance est délicate : ceux-ci se distinguent parfois mal et sont d'une lecture et d'une interprétation douteuse. De plus, le mode de croissance des racines peut différer énormément de celui du système aérien, phénomène qui se trouve exagéré par l'action du feu. L'âge des ligneux pourra toutefois être évalué à partir des études menées sur la croissance. Mesurées une première fois en 1970, tous les individus de chaque parcelle l'ont été à nouveau en 1972 et en 1973. En outre, depuis 1973, la croissance en épaisseur des troncs est suivie avec précision à l'aide de rubans-dendromètres ; on pourra ainsi analyser les rythmes de croissance et leur relation avec certaines données physiques (cycle de l'eau dans le sol, régime des pluies, thermo-période).

L'augmentation moyenne annuelle de la circonférence des troncs est de :

0,5 cm pour *Piliostigma thonningii*

0,6 cm pour *Crossopteryx febrifuga*

0,9 cm pour *Bridelia ferruginea*

2,4 cm pour *Cussonia barteri*

La croissance en hauteur est toujours soumise à des aléas (notamment au niveau de la chute des rameaux terminaux) qui rendent sa mesure difficilement exploitable. Sur les trois années d'observation, la croissance en hauteur de *Piliostigma* et de *Crossopteryx* a été pratiquement nulle ; celle de *Bridelia* et de *Curatella* a été respectivement de 5 et de 14 centimètres par an.

Crossopteryx febrifuga et *Piliostigma thonningii* sont les espèces dont la croissance est la plus lente dans les savanes de Lamto ; celle de *Lsidelia fessuginea* est plus sensible et plus régulière. *Cussonia barteri*, espèce au bois très tendre, se distingue encore des autres espèces par sa croissance bien plus rapide. Celle-ci l'est particulièrement chez les jeunes pousses au port monocaule et il est fréquent d'observer de nouvelles tiges de plus d'un mètre de hauteur quelques mois après les feux. C'est cette espèce qui possède en outre le taux de mortalité le plus élevé.

Il importe de noter que les variations interannuelles de la croissance sont très fortes. Obtenues sur trois années, les valeurs ci-avant doivent être considérées comme un ordre de grandeur qui ne pourra être réellement affiné que sur un laps de temps bien plus long.

Grâce aux corrélations obtenues entre les caractéristiques pondérales et les mesures externes, il est possible de calculer la variation des éléments de la biomasse entre deux mesures.

Tableau IV : Variation de la biomasse ligneuse (en kg/ha) dans une savane arbustive

	Strate	Bois	Racines
1970	2 — 8 m	28 600	12 800
	+ de 8 m	4 000	1 200
	TOTAL	32 600	14 000
1973	2 — 8 m	27 100	12 200
	+ de 8 m	6 800	2 500
	TOTAL	33 900	14 700
Augmentation en 3 ans		1 300	700
% d'augmentation annuelle		1,3	1,6

L'augmentation annuelle de la biomasse, tant épigée qu'hypogée, est en moyenne proche de 1,5 % sur l'ensemble des faciès. Les différences observées pour cette parcelle ne nous paraissent pas significatives et devront être revues sur la base d'un plus grand nombre d'années de mesures.

Les productions de matière hypogée revêtent une importance particulière dans la mesure où la matière morte est entièrement consommée et décomposée. Au contraire, la matière organique épigée finit en grande partie dans les flammes et les productions aériennes ne sont que partiellement réincorporées au sol et sous une forme peu efficace.

Les variations de biomasse à l'intérieur de chaque strate permettent de suivre l'évolution structurale du faciès. Ainsi, en trois ans, la densité de la strate arbustive (2-8m) a nettement diminué au profit de la strate supérieure qui s'est enrichie de la forte croissance de quelques individus précédemment dans les classes inférieures.

Il ne s'agit pas d'une évolution stable ; elle ne concerne qu'un nombre restreint de pieds très localisés. Il n'y a pas de réelle transformation du milieu et la disparition de l'un d'eux ouvrira une large brèche qui sera à nouveau conquise par la strate arbustive.

Productions annuelles

Les productions annuelles (feuilles et pousses de l'année) sont calculées à partir des corrélations établies pour chaque espèce et vérifiées (ajustement des variations interannuelles) par les récoltes de litière. La production de feuilles et de pousses de l'année étant beaucoup plus importantes que celle de bois, sa variation d'une année à l'autre affecte largement la production globale des ligneux. Cela, ajouté aux variations du cycle annuel de la défoliation donne une valeur écologique majeure aux productions annuelles des arbres et des arbustes.

Production nette globale et importance relative des divers types de producteurs

Le tableau V fournit une première estimation de la production nette globale annuelle due aux ligneux dans la savane arbustive étudiée :

Biomasse épigée	32,6
Biomasse hypogée	14,3
Accroissement de la biomasse épigée	0,49
Accroissement de la biomasse hypogée	0,21
Production de feuilles et de pousses annuelles	2,32
Production nette annuelle	3 t/ha

Il est intéressant de comparer cette valeur à celles obtenues pour les herbacées et les rôniers (CÉSAR et MENAUT, 1974). Bien que formant une biomasse importante, les rôniers ne donnent que de faibles productions ; seule celle des feuilles est notable, mais ces dernières, très riches en matières minérales, sont peu consommées ou décomposées et brûlent. Au contraire, les herbacées ne fournissent qu'une faible partie de la charge épigée globale (environ 15 %) tout en apportant plus de 80 % des productions aériennes. Cependant, en l'absence de grands herbivores, seule une très faible part de la production est consommée ; production qui n'a presque pas le temps de se décomposer avant les feux et est pratiquement brûlée tous les ans. En revanche, les feuilles et une grande partie des pousses de l'année des ligneux tombent surtout à un moment où elles constituent la seule matière végétale disponible, fournissant en pleine saison sèche, refuge et nourriture aux animaux, recouvrement et apport organique au sol.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGNOULS (G.) et GAUSSEN (H.), 1953. Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Hist. Nat. Toulouse*, 88 (3-4) : 193-239.
BRAY (R.G.) et GORHAM (E.), 1964. Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Res.*, 2 : 100-158.

- CESAR (J.) et MENAUT (J.C.), 1974. Le peuplement végétal. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. Liaison des Chercheurs de Lamto*, numéro spécial 1974, fasc. 2 : 161 pp.
- DEVINEAU (J.L.), 1975. Etude quantitative des forêts-galeries de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire). Thèse de Spécialité, Paris, 1975, 190 pp.
- HOPKINS (B.), 1968. Vegetation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. V. The vegetation on the savana site with special reference to its seasonal changes. *J. Ecol.*, 56 : 97-115.
- LAMOTTE (M.), 1973. Les travaux de la station de recherches de Lamto. *Ann. Univ. Abidjan*, E, 6 (2) : 13-17.
- LECORDIER (C.), 1974. Le climat. In : Analyse d'un écosystème tropical humide. la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. Liaison des Chercheurs de Lamto*, numéro spécial 1974, fasc. 1 : 45-103.
- MENAUT (J.C.), 1971. Etude de quelques peuplements ligneux d'une savane guinéenne de Côte-d'Ivoire. Thèse de Spécialité, Paris, 1971, 141 pp.
- 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.* 5(1) : 27-39.
- RAUNKIAER (C.), 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford, 632 pp.
- RIOU (G.), 1974. Les sols. In : Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Bull. Liaison des Chercheurs de Lamto*, numéro spécial 1974, fasc. 1 : 3-44.