

## INTRODUCTION

PAR P. BLANDIN ET M.-L. CÉLÉRIER

Des forêts équatoriales jusqu'aux biocénoses arctiques, des déserts les plus arides jusque dans les communautés se trouvant aux plus hautes altitudes, dans tous les écosystèmes terrestres vivent des Araignées. Epigées, terricoles ou même endogées, elles forment des peuplements souvent très riches en espèces et parfois très denses, renfermant jusqu'à plusieurs centaines d'individus par mètre carré (BERLAND, 1932 ; TURNBULL, 1973 ; BLANDIN et al., 1979).

Omniprésentes, nombreuses, variées, les Araignées ne pouvaient manquer d'attirer l'attention des écologistes et les travaux qui leur sont consacrés sont de plus en plus abondants. En Europe, par exemple, le nombre de publications relatives aux populations et aux peuplements d'Araignées a augmenté de façon exponentielle au cours des vingt-cinq dernières années (CHRISTOPHE et al., 1979).

Sachant le rôle que peuvent jouer les prédateurs dans l'organisation et la régulation des biocénoses (PAINE, 1960 ; CONNELL, 1975), on est en droit de penser que les Araignées y remplissent une fonction importante. Pour l'apprécier, il faudrait d'abord connaître leur place dans les réseaux trophiques, mais il n'existe aucun écosystème pour lequel ce type d'information soit disponible. On sait que les Araignées exercent leur prédation surtout sur d'autres Arthropodes, en particulier sur les Insectes, mais aussi entre elles, parfois au sein de la même espèce. Elles sont à leur tour consommées par de nombreux Vertébrés, des Batraciens aux Mammifères, et par divers Arthropodes prédateurs ou parasites, en particulier des Diptères et des Hyménoptères (BERLAND, 1932 ; BRISTOWE, 1939-1941 ; LEPLANT, 1966 ; EDGAR, 1969 ; ITAMIES, 1971 ; ZIMKA, 1974 ; BARBAULT, 1974, 1975 ; BLANDIN et al., 1979).

Dans la plupart des écosystèmes, les proies potentielles des Araignées sont probablement très variées. Là où coexistent de nombreuses espèces d'Araignées, on

peut alors se demander si une étroite spécialisation dans le choix des proies limite la compétition interspécifique, ce qui permettrait de comprendre la richesse spécifique élevée de beaucoup de peuplements d'Araignées, ou si celle-ci s'explique autrement. Peu de recherches ont été faites dans ce domaine. Dans le cas des espèces construisant des toiles-pièges, il a été montré que la structure et l'emplacement de celles-ci conditionnent largement la nature des proies capturées (TURNBULL, 1973 ; UETZ et al., 1978). Pour les autres espèces, chassant à l'affût ou en se déplaçant, on sait qu'il en existe de nettement spécialisées, telles des myrmécophages (BERLAND, 1932), mais une certaine polyphagie paraît être souvent la règle : les tailles relatives du prédateur et de la proie auraient alors un rôle essentiel dans le déterminisme des captures. Il s'ensuit de là qu'une même espèce peut être la proie de nombreuses espèces d'Araignées : dans le cas précis d'un Insecte défoliateur, LOUGHTON et al. (1963) l'ont effectivement montré, d'élégante manière, à l'aide de tests immunologiques.

Tout ceci permet de penser que la richesse spécifique des peuplements d'Araignées pourrait en grande partie s'expliquer par le partage interspécifique du temps et de l'espace et par la répartition des individus en multiples classes de taille. Dans ces conditions, la compréhension de la fonction d'un peuplement d'Araignées au sein d'un écosystème suppose la description de sa structure spatiale, de sa structure en taille et de structure temporelle. Elle implique aussi la mesure du flux trophique traversant le peuplement, donc la connaissance de ce que les Araignées prélèvent sur l'ensemble des populations de proies et de l'utilisation qu'elles font de l'énergie ainsi ingérée. En d'autres termes, la fonction d'un peuplement d'Araignées doit être caractérisée quantitativement par la détermination de son bilan énergétique.

L'organisation spatiale des peuplements d'Araignées n'a été encore que très peu étudiée et il n'existe guère d'écosystème pour lequel on en ait une vue d'ensemble, si ce n'est certaines forêts tempérées (TURNBULL, 1960 ; ALBERT, 1976 ; BLANDIN et al., 1979). Il existe davantage de données sur les structures temporelles, encore qu'il s'agisse surtout de résultats obtenus à l'aide de pièges d'interception, qui donnent des images très biaisées des peuplements (UETZ et UNZICKER, 1976 ; CHRISTOPHE, 1979). Les observations relatives aux rythmes nycthémeraux sont également très rares (WILLIAMS, 1968 ; DONDALE et al., 1972 ; YEARGAN, 1975).

En ce qui concerne les bilans d'énergie, diverses approches sont possibles. MOULDER et REICHLER (1972) ont par exemple utilisé des traceurs radioactifs grâce

place et le rôle dans une perspective d'ensemble.

Les premiers travaux relatifs aux Arthropodes des savanes de Lamto vivant à la surface du sol et dans la strate herbacée ont fait ressortir la probable importance des Araignées : parmi les Arthropodes non sociaux bien échantillonnés par la technique des carrés de ramassage, elles constituent le groupe le plus abondant ; en biomasse, elles viennent au deuxième rang après les Acridiens (Y. et D. GILLON, 1967b). Certes, les méthodes de collecte employées ne concernaient pas les petits Insectes à déplacements rapides tels de nombreux Diptères et Hyménoptères ; leur prise en compte aurait peut-être changé le rang des Araignées dans le classement par abondance ; il n'en reste pas moins que celles-ci constituent, en dehors des Fourmis, le groupe de prédateurs le plus important parmi les Invertébrés épigés.

Nous nous sommes attachés à donner des peuplements formés par ces Araignées une image aussi fidèle que possible, tant en décrivant leur composition et leur structure spatio-temporelle qu'en tentant d'en préciser la place dans le fonctionnement des savanes.

La description structurale des peuplements s'appuie sur l'analyse des récoltes réalisées à diverses fins par de nombreux chercheurs et complétées par celles que nous avons faites lors de quelques missions. La détermination du bilan énergétique global de peuplements dont l'analyse a tôt fait ressortir la complexité posait de difficiles problèmes méthodologiques. Il nous a paru préférable d'établir de façon aussi précise que possible les bilans énergétiques individuels pour quelques espèces illustrant différents types biologiques afin de disposer de bases solides pour des estimations ultérieures à l'échelle des populations puis à celle des peuplements. Cette démarche comporte inévitablement deux points faibles ; la transposition au terrain de résultats obtenus en élevage ne va pas sans difficultés et par ailleurs les nécessaires extrapolations comportent une part de risque qu'il n'est pas toujours possible de mesurer. Cependant l'étude des bilans énergétiques ayant été faite pour plusieurs espèces dans des conditions identiques, on est en droit d'espérer en dégager des faits généralisables autorisant des extrapolations raisonnables.

Les problèmes de systématique, l'absence de toute étude comparable dans un autre écosystème herbacé tropical, la complexité des peuplements étudiés ont dressé d'inévitables barrières. Même si les faits moissonnés sont nombreux, notre travail ne constitue donc qu'une première approche, largement perfectible, de l'organisation et du fonctionnement d'une communauté d'Araignées savaniques.

place et le rôle dans une perspective d'ensemble.

Les premiers travaux relatifs aux Arthropodes des savanes de Lamto vivant à la surface du sol et dans la strate herbacée ont fait ressortir la probable importance des Araignées : parmi les Arthropodes non sociaux bien échantillonnés par la technique des carrés de ramassage, elles constituent le groupe le plus abondant ; en biomasse, elles viennent au deuxième rang après les Acridiens (Y. et D. GILLON, 1967b). Certes, les méthodes de collecte employées ne concernaient pas les petits Insectes à déplacements rapides tels de nombreux Diptères et Hyménoptères ; leur prise en compte aurait peut-être changé le rang des Araignées dans le classement par abondance ; il n'en reste pas moins que celles-ci constituent, en dehors des Fourmis, le groupe de prédateurs le plus important parmi les Invertébrés épigés.

Nous nous sommes attachés à donner des peuplements formés par ces Araignées une image aussi fidèle que possible, tant en décrivant leur composition et leur structure spatio-temporelle qu'en tentant d'en préciser la place dans le fonctionnement des savanes.

La description structurale des peuplements s'appuie sur l'analyse des récoltes réalisées à diverses fins par de nombreux chercheurs et complétées par celles que nous avons faites lors de quelques missions. La détermination du bilan énergétique global de peuplements dont l'analyse a tôt fait ressortir la complexité posait de difficiles problèmes méthodologiques. Il nous a paru préférable d'établir de façon aussi précise que possible les bilans énergétiques individuels pour quelques espèces illustrant différents types biologiques afin de disposer de bases solides pour des estimations ultérieures à l'échelle des populations puis à celle des peuplements. Cette démarche comporte inévitablement deux points faibles : la transposition au terrain de résultats obtenus en élevage ne va pas sans difficultés et par ailleurs les nécessaires extrapolations comportent une part de risque qu'il n'est pas toujours possible de mesurer. Cependant l'étude des bilans énergétiques ayant été faite pour plusieurs espèces dans des conditions identiques, on est en droit d'espérer en dégager des faits généralisables autorisant des extrapolations raisonnables.

Les problèmes de systématique, l'absence de toute étude comparable dans un autre écosystème herbacé tropical, la complexité des peuplements étudiés ont dressé d'inévitables barrières. Même si les faits moissonnés sont nombreux, notre travail ne constitue donc qu'une première approche, largement perfectible, de l'organisation et du fonctionnement d'une communauté d'Araignées savaniques.

CHAPITRE I

LES SAVANES DE L'AFRIQUE CENTRALE  
DES FACTEURS PHYSIQUES ET DE L'ÉTAT

PAR E. MATHIAS

PREMIERE PARTIE

MILIEU ET METHODES

km

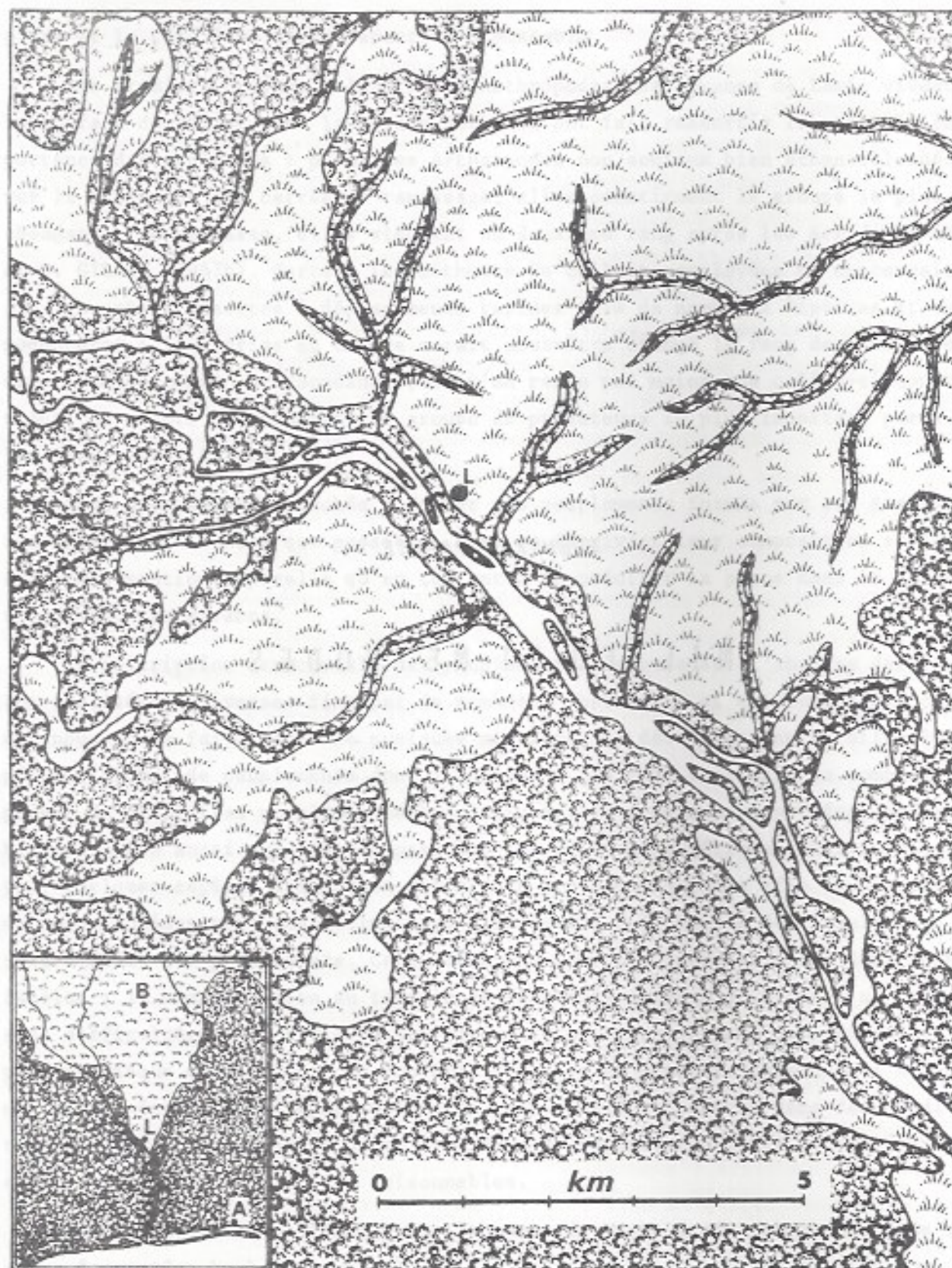


Fig. 1. Carte schématique de la région de Lamto montrant la répartition des savanes et des forêts. En bas à gauche, position géographique de Lamto. A : Abidjan ; B : Bouaké ; L : Lamto. D'après MONNIER, 1968 ; modifié.

## CHAPITRE I

# LES SAVANES DE LAMTO : TRAITS GÉNÉRAUX DES FACTEURS PHYSIQUES ET DE LA VÉGÉTATION

PAR P. BLANDIN ET M.-L. CÉLÉRIER

En Côte d'Ivoire, de vastes savanes s'enfoncent en coin dans la grande forêt humide, en donnant à son contact une mosaïque de formations herbacées et forestières. C'est dans ce secteur, en pleine zone tropicale humide, qu'est installée la Station de Lamto, par 6° 13' N et 5° 02' W. Elle se trouve en bordure de la galerie du Bandama, dans une région où savanes préforestières et forêts sont de fait étroitement imbriquées (fig. 1).

Le contexte climatique est favorable aux écosystèmes forestiers et les savanes ne se maintiennent que grâce aux feux annuels qui les parcourent au cœur de la saison sèche : en leur absence, des espèces de forêt s'installent dans les savanes qui régressent peu à peu (VUATTOUX, 1970, 1976 ; MENAUT, 1977). On conçoit ainsi que la structure et le fonctionnement des communautés savanicoles ne puissent être compris sans référence au rôle de ces feux.

Le palmier rônier Borassus aethiopum confère aux paysages une monotonie qui n'est qu'apparente. Si certaines étendues herbeuses peuvent par endroits donner naissance à un sentiment d'uniformité, celui-ci est vite dissipé lorsque l'on visite les environs de la Station. Les galeries forestières, les unes dépendantes du N'Zi, les autres du Bandama, ferment souvent abruptement l'horizon, délimitant de multiples savanes, herbeuses, arbustives ou même boisées. Les paysages combinent ainsi des composantes variées, dont la figure 2 offre une représentation synthétique.

Les altitudes s'échelonnent entre 70 et 140 m. Le modelé est déterminé dans ses grandes lignes par l'existence de deux réseaux hydrographiques : tandis que sur le versant du N'Zi les pentes sont faibles, elles peuvent dépasser 10° dans celui du Bandama. Dans le détail, les nombreux talwegs, les affleurements ro-

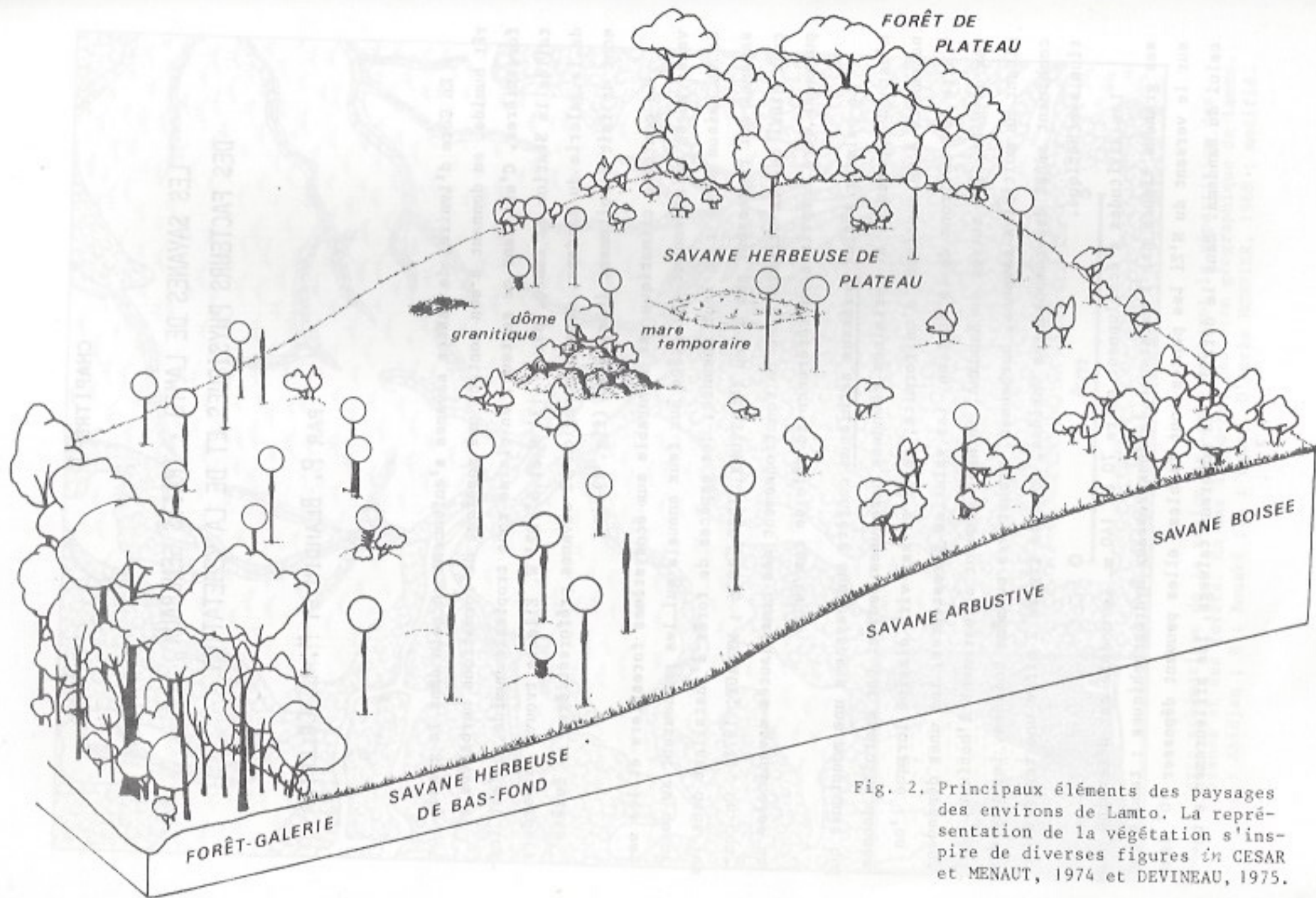


Fig. 2. Principaux éléments des paysages des environs de Lamto. La représentation de la végétation s'inspire de diverses figures in CESAR et MENAUT, 1974 et DEVINEAU, 1975.



cheux, la diversité des pentes créent une morphologie très variée.

La répartition des différents types de savane obéit essentiellement à des facteurs d'ordre édaphique dont les rôles respectifs ne sont pas aisés à démêler. Les roches-mères sont essentiellement des granites alcalins et calco-alcalins, mais aussi, localement, des amphibolites. De plus, il subsiste ici et là des témoins d'anciens systèmes morphoclimatiques, tels que des dépôts de terrasses, gravillons ou sables. La nature des sols varie en fonction de celle de la roche-mère, mais aussi en fonction de la topographie et des conditions de drainage. Les deux catégories les plus importantes comprennent l'une les sols ferrugineux tropicaux, sur granites et recouvrements sableux, l'autre les terres noires ou vertisols, sur amphibolites (RIOU, 1974).

Les formations herbacées, depuis les savanes herbeuses jusqu'aux savanes boisées, s'enchaînent typiquement selon une séquence qui peut être mise en relation avec les variations du lessivage et de la teneur en argile des sols depuis les bas de pentes jusqu'aux plateaux. Des savanes herbeuses à Loudetia simplex sont installées dans les bas-fonds sur des sols hydromorphes à pseudogley en principe incapables de retenir l'eau, mais néanmoins longuement saturés par la remontée de la nappe phréatique en saison des pluies. En sommet de pente et en plateau, des sols ferrugineux ocres à rouges, sablo-argileux, assurent une rétention correcte de l'eau ; ils supportent des savanes à Andropogonées à strate arbustive plus ou moins développée. Ce schéma ne se vérifie pas toujours, lorsque par exemple des conditions locales modifient le drainage : on trouve ainsi des savanes de plateau à Loudetia simplex. Il arrive aussi qu'un horizon concrétionnaire trop proche de la surface empêche le développement d'arbustes, entraînant l'existence de plages de savanes herbeuses à Andropogonées (CESAR et MENAUT, 1974).

Quoique sommaires, ces indications suffisent à faire ressortir le caractère hétérogène des savanes de Lamto, qui doit certainement se refléter dans l'organisation des zoocénoses. Il est néanmoins possible de dégager quelques caractéristiques majeures de la structure et du cycle annuel de la végétation qui conditionnent très directement la vie des communautés animales. Auparavant, pour les mieux comprendre, il est indispensable de décrire les principaux traits du climat local et les propriétés des feux de brousse.

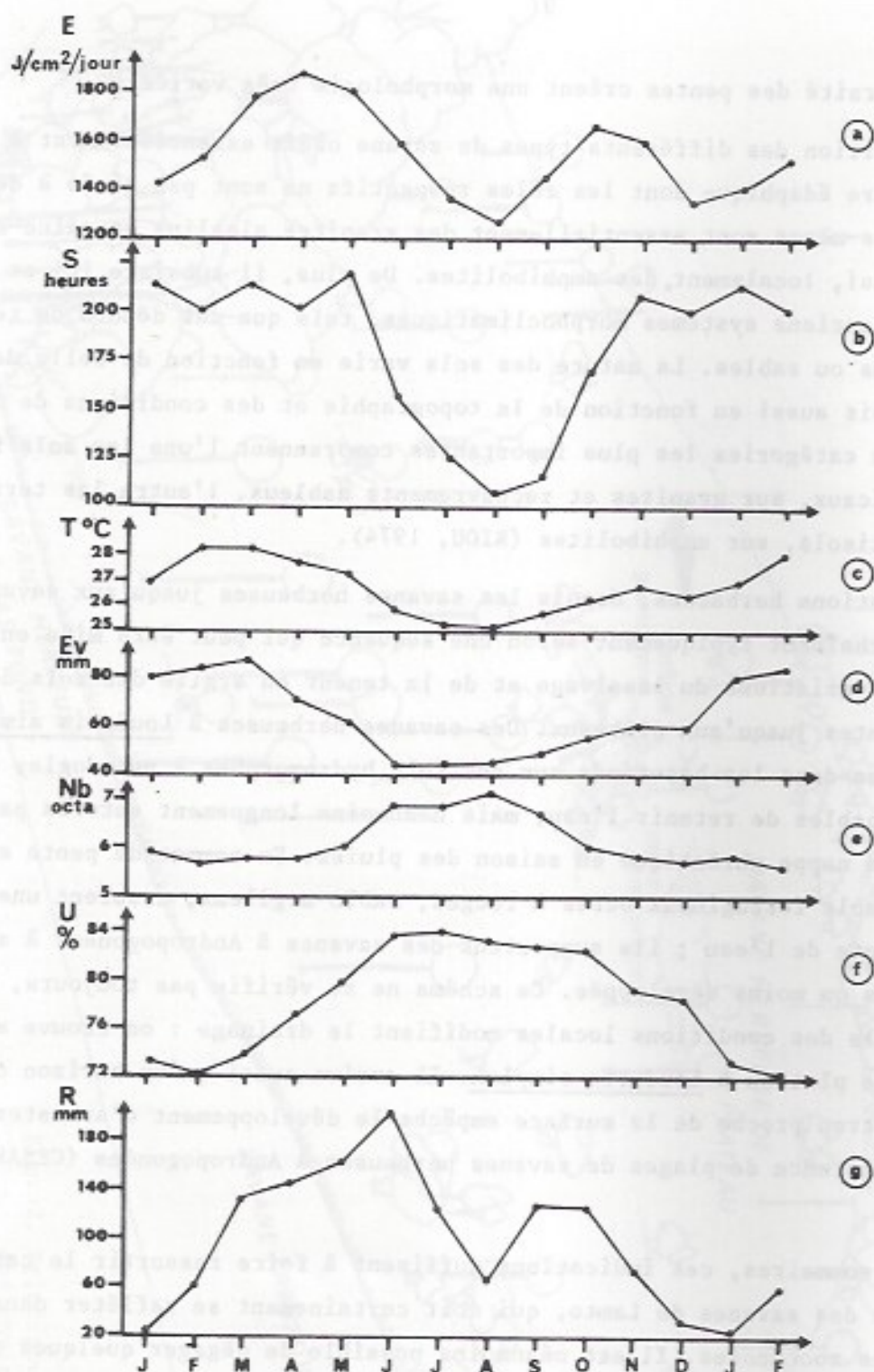


Fig. 3. Le climat moyen à Lamto : variations au cours du cycle annuel des principaux éléments du climat. a : rayonnement solaire global ; b : temps d'insolation ; c : température moyenne diurne ; d : évaporation "Piche" ; e : nébulosité moyenne ; f : humidité relative moyenne diurne ; g : précipitations ; (a et e d'après BONY, 1977 ; b, c, d, f, et g d'après LECORDIER, 1974 ; modifié).

## A. LE CLIMAT LOCAL

Le rayonnement solaire global incident, dont le total annuel est de l'ordre de 57 000 décajoules/cm<sup>2</sup>, montre des variations saisonnières prononcées. La quantité d'énergie reçue quotidiennement par unité de surface présente deux maximums le premier (1 868,6 joules/cm<sup>2</sup> en moyenne) généralement en avril, le second (1 663,2 joules/cm<sup>2</sup> en moyenne) en octobre (fig. 3). C'est presque toujours en juillet et août que cette quantité est la plus faible : elle n'atteint pas 1 400 joules/cm<sup>2</sup>, en moyenne (BONY, 1977).

En moyenne, les précipitations sont de l'ordre de 1 300 mm d'eau par an, mais il existe de grandes variations d'une année à l'autre (tabl. I).

TABLEAU I

Pluviométrie annuelle (R), de 1962 à 1975 (données de J.-L. TOURNIER).

Année	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968
R mm	1 520,8	1 639,6	1 138,4	1 078,9	1 558,7	959,0	1 688,6
Année	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
R mm	942,7	1 188,8	1 088,8	1 275,7	1 263,1	1 319,6	1 028,7

Si l'on considère les moyennes des précipitations mensuelles calculées sur plusieurs années, on constate que la répartition des pluies au cours du cycle annuel permet de définir 4 saisons (fig. 3). A la grande saison sèche (décembre-mars) fait suite la grande saison des pluies (avril-juillet) ; une petite saison sèche (août) précède une petite saison des pluies (septembre-novembre). En réalité les variations interannuelles sont si importantes (fig. 4) qu'il convient surtout de retenir l'opposition entre une saison sèche prononcée et une longue saison des pluies souvent interrompue en août par une nette diminution des précipitations.

Les variations d'autres éléments du climat soulignent aussi l'existence de ces deux périodes majeures. L'insolation, mesurée avec l'héliographe de Campbell-Stokes, varie peu de novembre à mai (elle est de l'ordre de 6 à 7 heures par jour), tandis qu'elle diminue très fortement jusqu'en août et septembre, où elle n'est plus que de 4 h par jour environ, sinon moins. La durée mensuelle moyenne d'insolation est ainsi toujours supérieure à 200 heures par mois de novembre à mai, tandis qu'elle dépasse à peine 100 heures en août (fig. 3). La température

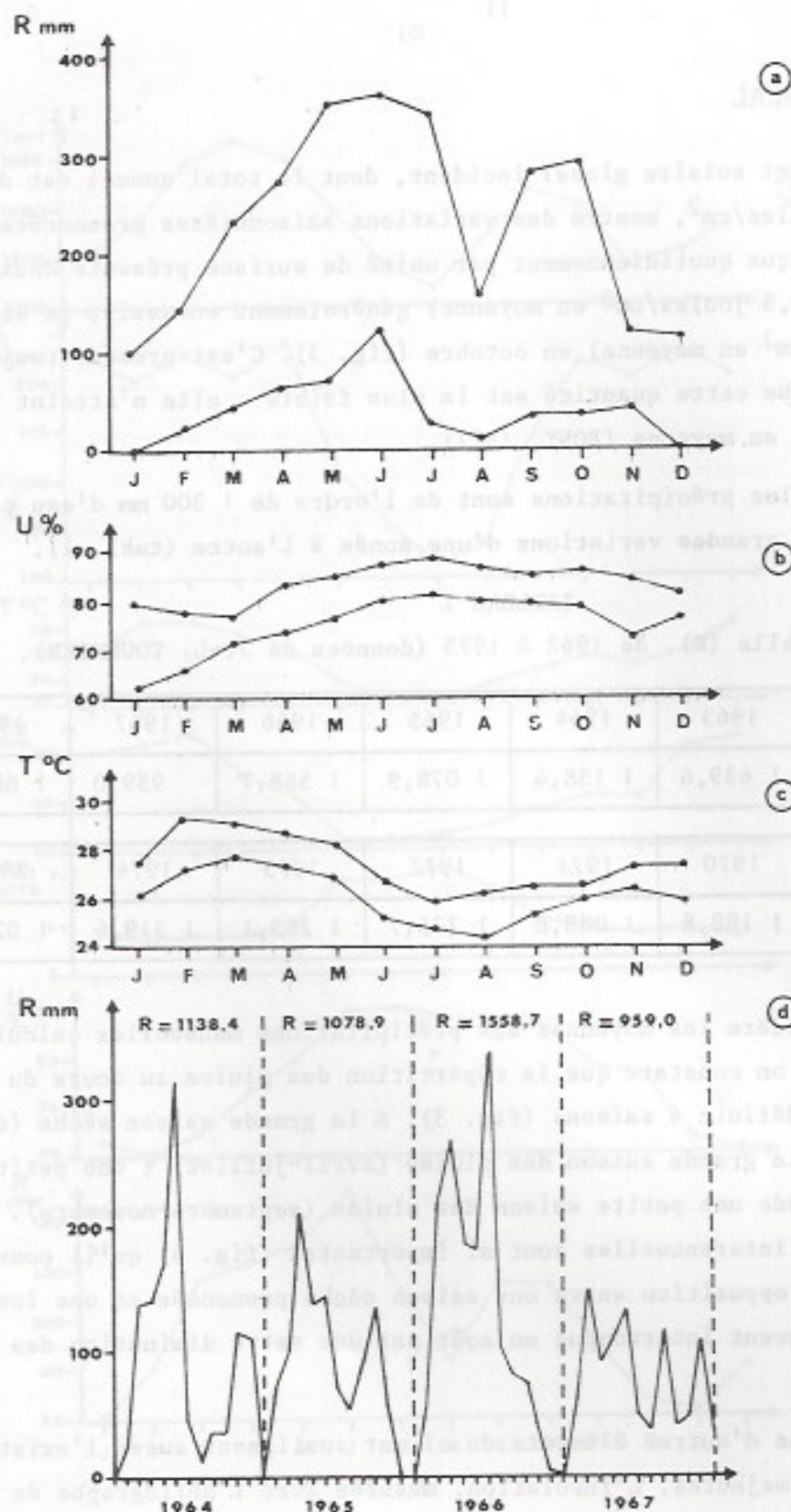


Fig. 4. La variabilité interannuelle du climat à Lamto. a : valeurs maximales et minimales des précipitations mensuelles observées à Lamto de 1962 à 1972 ; b : valeurs maximales et minimales de la moyenne mensuelle de l'humidité relative diurne observées pendant la même période ; c : valeurs maximales et minimales de la moyenne mensuelle de la température moyenne diurne observées pendant la même période ; d : répartition mensuelle des pluies au cours de 4 années successives. D'après LECOR-DIER, 1974 ; modifié.

diurne moyenne varie de façon analogue, mais entre d'étroites limites. C'est en juillet et en août qu'elle est la plus basse, étant de peu supérieure à 25° C, tandis qu'elle dépasse légèrement 28° C en février et mars. L'évaporation, telle qu'elle est mesurée avec l'évaporomètre Piche, varie à peu près parallèlement. La nébulosité et l'humidité relative montrent évidemment des variations inverses (fig. 3). En moyenne, l'humidité relative reste élevée et supérieure à 80 % de juin à octobre : le mois d'août est un mois humide même s'il n'est pas toujours pluvieux (LECORDIER, 1974).

Les résultats regroupés dans la figure 3 décrivent le climat moyen de Lamto. Celui-ci montre en réalité des variations interannuelles importantes. La figure 4 présente les valeurs extrêmes observées de 1962 à 1972 pour les quantités d'eau tombées chaque mois et pour les moyennes mensuelles de l'humidité relative et de la température diurne. Les précipitations varient parfois considérablement d'une année à l'autre ; de 1964 à 1967, par exemple, on observe une succession de cas très différents, aussi bien en ce qui concerne les quantités tombées que leur répartition en cours d'année. Les variations de l'humidité relative et de la température diurne sont moindres, d'une année à l'autre, si l'on considère leurs moyennes mensuelles. Toutefois, d'un point de vue biologique, les amplitudes réelles des variations sont plus importantes à considérer. Ainsi la température peut montrer une grande amplitude journalière, surtout en saison sèche ; d'une année à l'autre, cette amplitude varie entre 12 et 27° C.

Ainsi les variations interannuelles du climat de Lamto sont considérables (LECORDIER, 1974) ; elles ont sans doute des répercussions sur la production primaire et sur l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème. Ceci reste malheureusement peu connu. La prudence est en tout cas de rigueur lorsqu'il faut comparer des résultats obtenus différentes années.

## B. LES FEUX DE BROUSSE

Dans les savanes tropicales, des feux sont allumés par l'homme en réponse à de multiples motivations qui ont été décrites par MONNIER (1968). Il est certain que les origines de cette pratique sont fort lointaines et que les feux annuels ne peuvent être considérés comme des accidents : ils constituent un facteur écologique périodique d'une grande importance dont bien des auteurs ont admis le rôle essentiel dans le maintien des formations herbacées face à la progression des forêts (GILLON et PERNES, 1968).

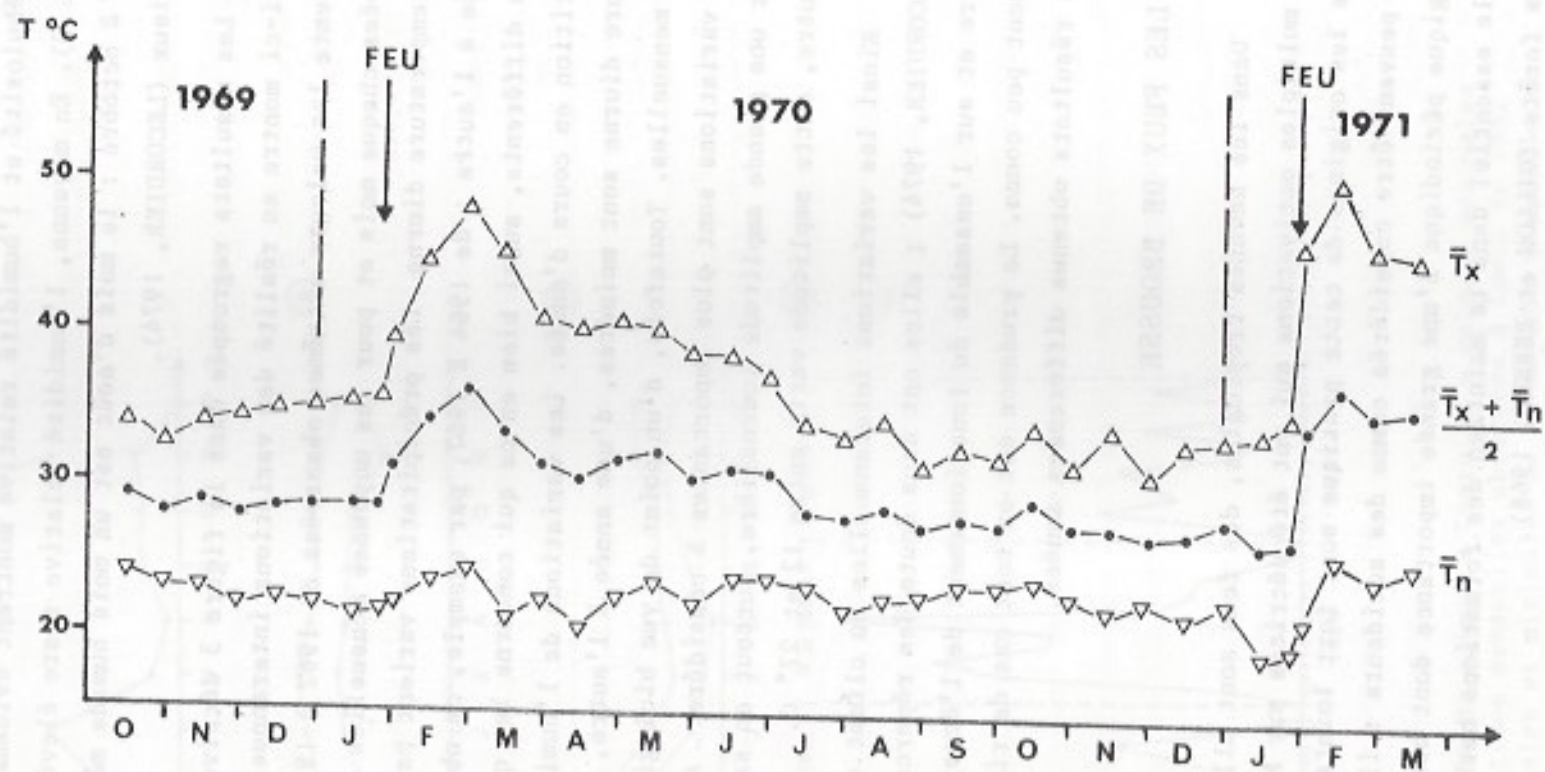


Fig. 5. Température du sol, entre 0 et 2 cm, dans une savane brûlée chaque année : valeurs moyennes bimensuelles des minimums journaliers ( $\bar{T}'_n$ ), des maximums journaliers ( $\bar{T}'_x$ ) et des moyennes  $\frac{\bar{T}'_x + \bar{T}'_n}{2}$ . D'après ATHIAS, 1973 ; modifié.

A Lamto, le feu est normalement allumé dans le courant de la grande saison sèche. Suivant le faciès de la végétation, la biomasse épigée des herbes est comprise, en poids sec, entre 6 et 9 t/ha, si l'on considère à la fois matière vivante et matière morte (CESAR et MENAUT, 1974). La propagation des flammes dépend de multiples facteurs dont les plus importants tiennent à la structure de la couche herbacée, c'est-à-dire à la distribution spatiale des matériaux combustibles. Les caractéristiques d'un feu dépendent aussi, évidemment, de l'humidité des herbes et de la vitesse du vent. La topographie joue un rôle important, la configuration locale du terrain pouvant favoriser ou au contraire entraver la progression du front de flammes. Il arrive que les feux s'éteignent d'eux-mêmes, le soir ou la nuit, mais, le plus souvent, ils s'arrêtent au contact de forêts-galeries ou de zones déjà brûlées (GILLON et PERNES, 1968).

La vitesse des feux, selon la force du vent, varie en gros entre 0,5 et 1,5 km à l'heure, mais des vitesses plus grandes encore peuvent être observées localement. Souvent, un feu lent laisse derrière lui des plages mal brûlées qui constituent autant de refuges possibles pour les animaux capables de se déplacer à l'approche des flammes. De multiples galeries forestières découpant les savanes, celles-ci ne brûlent pratiquement jamais en une seule fois et sur un seul front : ceci favorise encore la découverte de refuges au moins par les animaux les plus mobiles (GILLON et PERNES, 1968).

Lors du passage des flammes, la température au sol peut être très différente d'un point à l'autre : à 2 m de distance on a enregistré des températures de 75° C et 350° C. A l'intérieur des touffes d'herbes, près de leur base, la température ne s'élève guère au-delà de 65° C, pendant un temps très court. A 20 cm au-dessus du sol, dans la masse de la végétation, la température atteint 600° C ; elle est encore de 300° C à 1,5 m, c'est-à-dire à peu près au sommet de la strate herbacée. La température atteint 120° C à 3 m et 75° C à 4 m (GILLON et PERNES, 1968). A 5 cm en dessous de la surface du sol, on enregistre une élévation de 2° C ; à une profondeur de 10 cm, aucune variation sensible n'est détectée (ATHIAS, 1973).

Les feux laissent derrière eux un tapis de cendres duquel émergent les bases des touffes de Graminées et parfois quelques hampes florales épargnées par les flammes. L'épais matelas de la couche herbacée est détruit ; il constituait un écran amortissant les variations de la température et maintenant une humidité relative importante au-dessus du sol. Dorénavant, la surface du sol est exposée directement au rayonnement solaire qui est alors fortement absorbé : la tempéra-

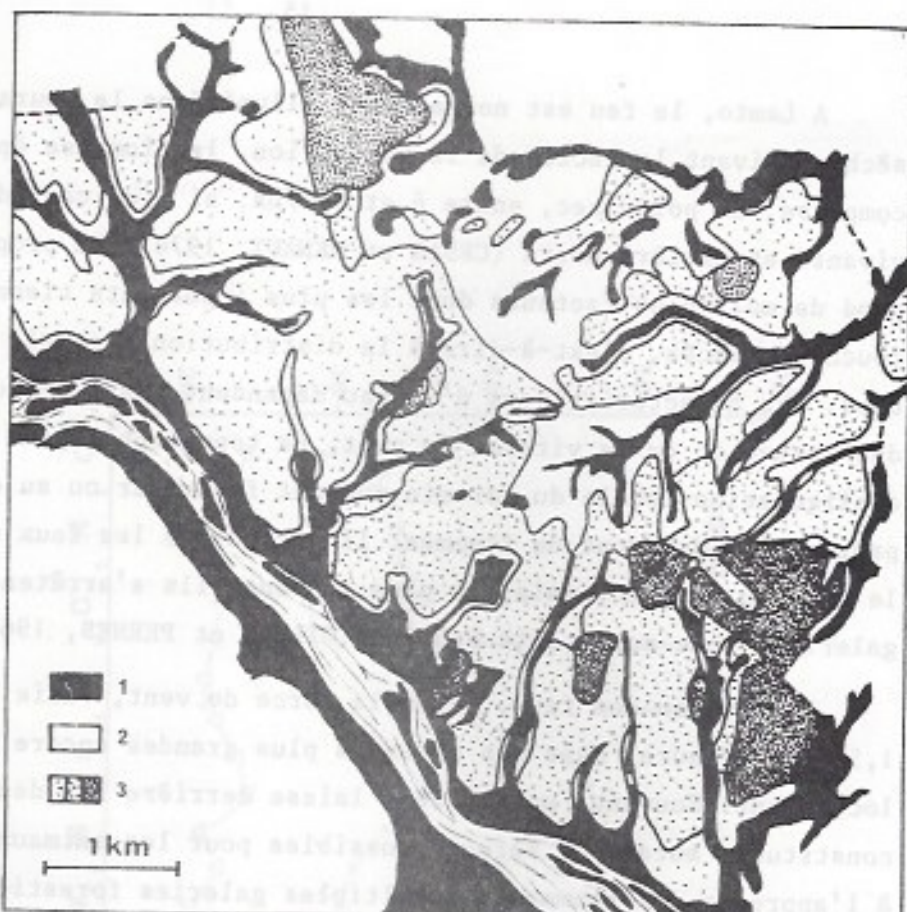


Fig. 6. La mosaïque savanes-forêts dans la réserve de Lamto.  
 1 : forêts ; 2 : savanes herbeuses à *Loudetia simplex* ; 3 : savanes à *Andropogonées* ; le pointillé plus ou moins dense évoque les principaux faciès, depuis les savanes boisées jusqu'aux savanes arbustives claires. D'après la carte de DE LA SOUCHÈRE et BADARELLO (1969), en CESAR et MENAUT, 1974 ; modifié.

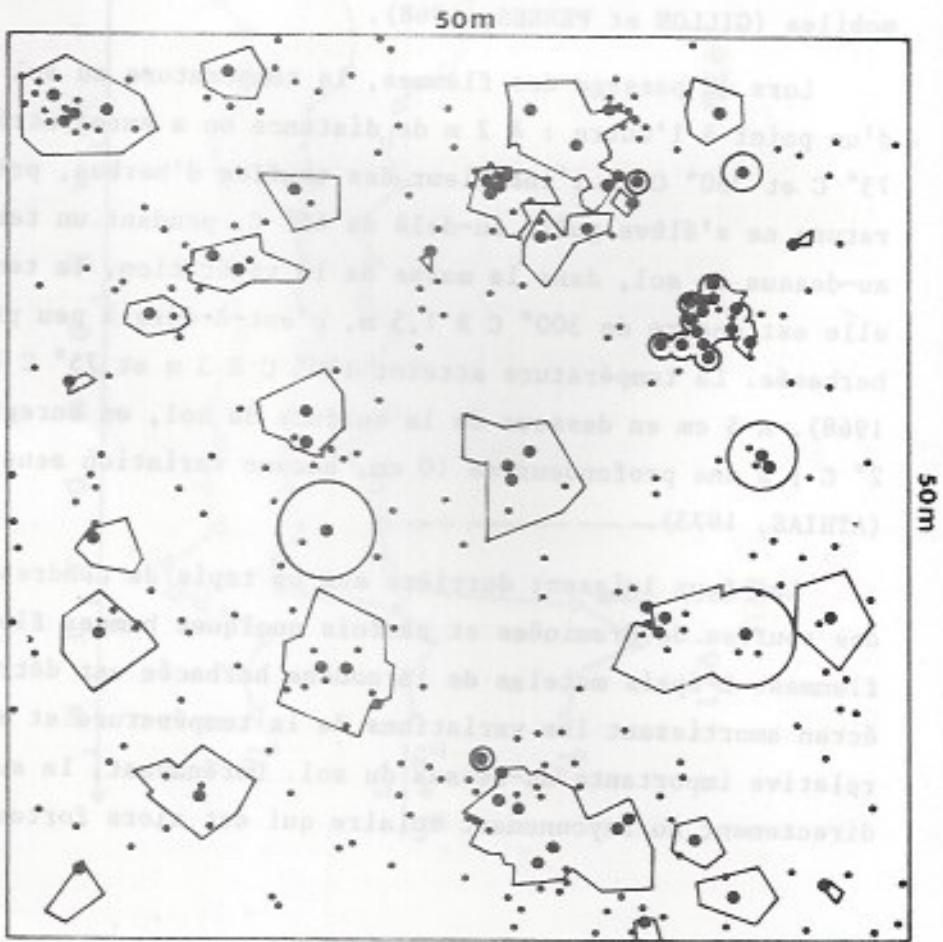


Fig. 7. Exemple de distribution des ligneux dans une savane arbustive. Les contours représentent schématiquement la projection des couronnes des arbustes et rôniers supérieurs à 2 m, les troncs étant indiqués par des gros points. Les petits points indiquent les emplacements des ligneux, germinations comprises, inclus dans la strate herbacée. D'après MENAUT, 1977 ; modifié.



ture de la couche superficielle du sol peut atteindre près de 50° C, l'amplitude journalière 28° C (fig. 5). Les éventuels survivants sont ainsi soumis à un microclimat radicalement modifié. Il faut toutefois souligner que le couvert arbustif dense de certaines savanes atténue considérablement les phénomènes observés dans les zones ouvertes, d'autant que le feu est suivi de la chute des feuilles qui forment une couche protectrice à la surface du sol.

### C. LA VEGETATION

La distribution des principales formations végétales à l'intérieur de la réserve de Lamto est illustrée de façon schématique par la figure 6, établie d'après une carte de DE LA SOUCHERE et BADARELLO publiée in CESAR et MENAUT (1974). Elle met en évidence l'imbrication des galeries forestières et des formations herbacées se traduisant par une mosaïque caractéristique des zones pré-forestières. Plusieurs faciès de savane ont été décrits (CESAR et MENAUT, 1974) ; leur répartition est déterminée par de multiples facteurs qui n'ont pu être totalement analysés. Néanmoins quelques faits ressortent assez clairement.

Les savanes à Andropogonées à faciès moyennement ouvert ou très ouvert (pointillés lâches ou très lâches sur la figure 6) se rencontrent en majeure partie dans le bassin versant du Bandama, qui montre des pentes assez fortes permettant un bon drainage. Le bassin versant du N'Zi, où les pentes sont dans l'ensemble beaucoup moins prononcées, offre en revanche une bien plus grande hétérogénéité. En particulier les sols hydromorphes de certains plateaux mal drainés sont couverts de savanes herbeuses à Loudetia simplex qui autrement ne se trouvent que dans les bas-fonds, le long des forêts-galeries. En certains endroits, parmi les plus élevés, sont installés des savanes arbustives denses ou même boisées, si le drainage est bon (pointillés denses et très denses sur la figure 6).

A titre d'exemple, la figure 7 montre la distribution des ligneux dans une savane arbustive dense à Andropogonées (d'après MENAUT, 1977). A cette échelle, on observe un autre type de mosaïque, liée à la répartition très discontinue des arbustes : ceux-ci tendent en effet à se grouper en bosquets, sous lesquels les conditions microclimatiques diffèrent sensiblement de celles qui règnent en dehors. Sous le couvert arbustif la strate herbacée est moins développée, de sorte que les feux y sont moins intenses : la régénération se trouve ainsi localement moins contrariée, aussi trouve-t-on davantage de jeunes ligneux au voisinage des arbustes (fig. 7). Les ligneux contenus dans la strate basse en zone ouverte sont principalement des germinations et des pousses de moins d'un an qui seront en ma-

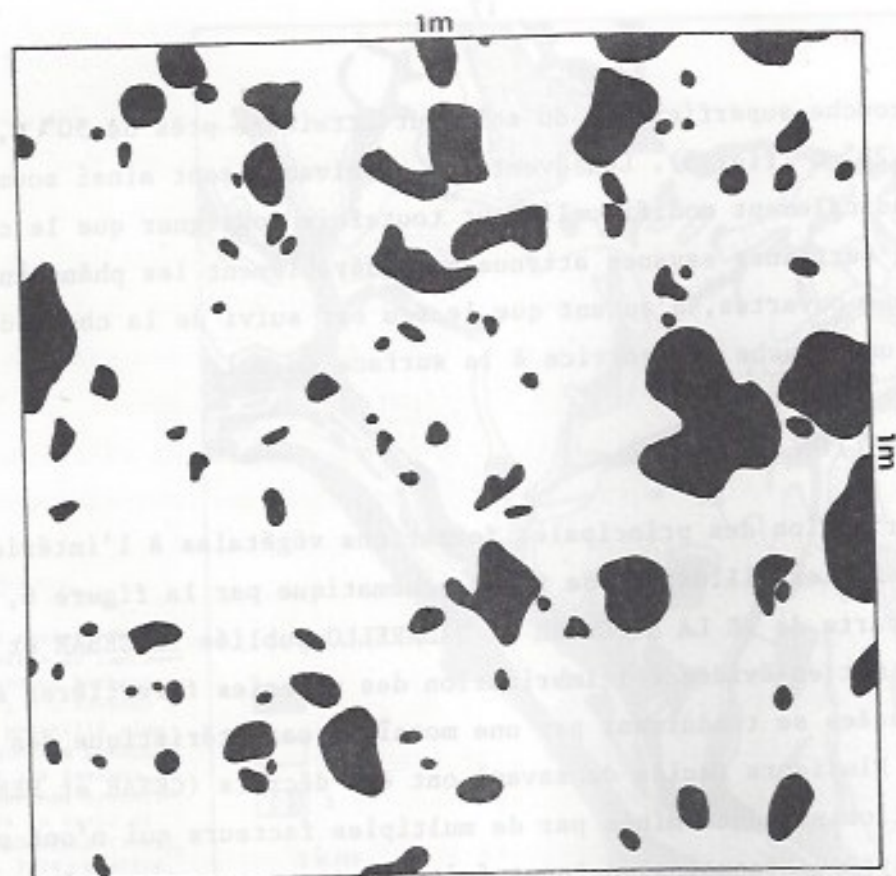


Fig. 8. Structure horizontale de la strate herbacée au niveau du sol dans une savane à *Andropogonées*, une semaine avant les feux. Les bases des touffes de Graminées sont représentées en noir. D'après CESAR et MENAUT, 1974 ; modifié.

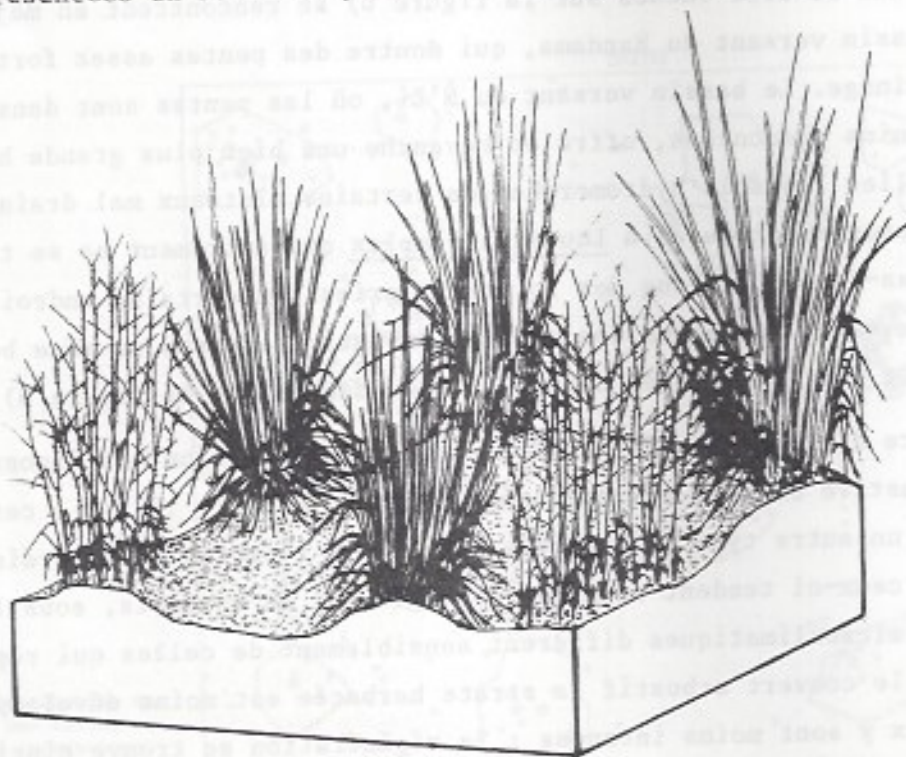


Fig. 9. Représentation semi-schématique de la structure de la strate herbacée, d'après des observations faites en juillet 1973.

porité détruites lors du prochain passage des feux (MENAUT, 1977).

On peut penser que l'hétérogénéité induite au niveau de la couche herbacée par le caractère agrégatif de la distribution des arbustes doit se répercuter dans la répartition des animaux. En revanche, dans les formations herbeuses où les ligneux hauts sont à peu près inexistantes, on peut espérer observer une répartition plus uniforme de la faune dans la strate herbacée.

Toutefois, à une plus grande échelle encore, on constate que cette strate est elle-même organisée en mosaïque. En premier lieu, elle est toujours formée d'un mélange d'espèces ; leurs proportions varient d'une part en fonction du degré d'hydromorphie du sol, d'autre part en fonction du degré de recouvrement de la strate arbustive (CESAR et MENAUT, 1974). En second lieu les Graminées poussent par touffes qui laissent entre elles de larges plages de sol nu : l'emprise au sol de ces touffes n'excède guère 20 % (fig. 8). La figure 9 donne une idée de l'aspect de la végétation et de la surface du sol dans le courant de la grande saison des pluies. Les touffes sont en général situées sur de légères surélévations probablement dégagées par l'action directe de pluies lorsque le sol n'est pas encore totalement protégé par la végétation dans les mois qui suivent les feux (ATHIAS, 1973). Ceci est parfois moins net pour les touffes de Loudetia simplex, qui sont plus lâches que celles des Andropogonées.

La figure 10 montre, à plus grande échelle, l'aspect de la strate herbacée vers le milieu de la saison des pluies, ici dans le cas où elle est formée de Loudetia simplex. Les touffes, peu serrées, sont séparées par des espaces de sol nu au-dessus desquels elles tendent à se rejoindre ; ce phénomène s'accroît ultérieurement avec la croissance des herbes qui peuvent alors former une couche continue à une certaine hauteur au-dessus du sol. Les feuilles mortes, sèches et plus ou moins recroquevillées, constituent une litière suspendue.

La structure verticale de la strate herbacée a été analysée avec précision par César grâce à la méthode des points-contacts ; la figure 11 présente quelques uns des résultats ainsi obtenus en mai-juin 1972 (CESAR et MENAUT, 1974). Dans les savanes herbeuses, la matière végétale vivante est la plus dense entre 6 et 25 cm au-dessus du sol. Le biovolume est déjà moins important entre 25 et 50 cm et il devient presque inexistant au-dessus. En revanche, la matière morte se trouve pour l'essentiel en dessous de 12,5 cm. Dans les savanes arbustives, le maximum de densité de la matière vivante se situe entre 25 et 50 cm, donc plus haut ; dans les savanes à couvert arbustif dense, le biovolume de la matière vivante est encore relativement important jusqu'à 1 m et la strate herbacée s'élève par points



Fig. 10. Architecture de la strate herbacée dans une zone à *Loudetia simplex*, d'après des observations faites en juillet 1973.

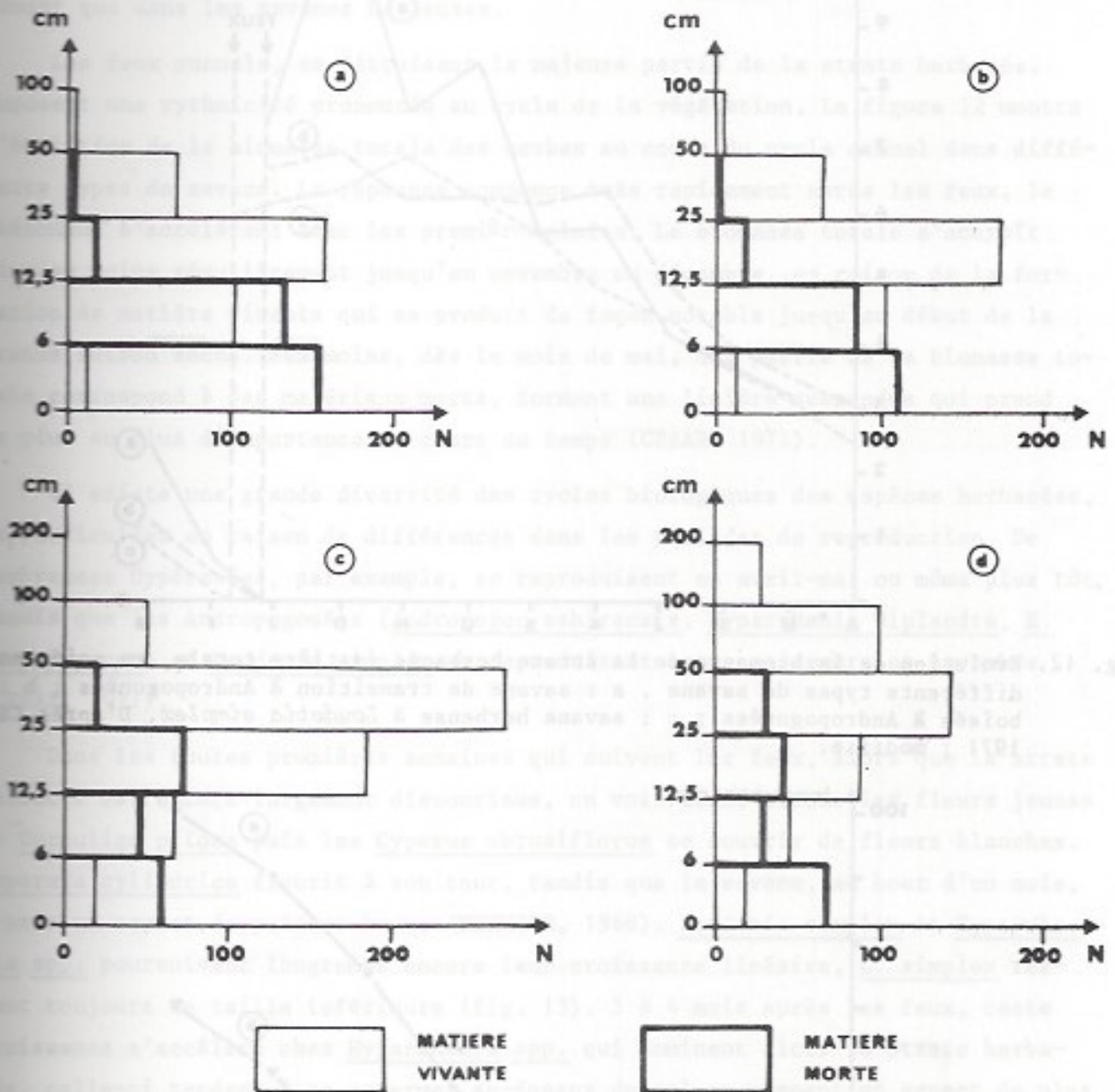


Fig. 11. Stratification du biovolume de la strate herbacée (exprimé en nombre N de contacts pour 100 points de mesure) dans différents types de savane en saison des pluies. a : savane herbeuse à *Loudetia simplex* ; savane herbeuse à Andropogonées ; c : savane arbustive claire à Andropogonées ; d : savane arbustive dense à Andropogonées. D'après CESAR et MENAUT, 1974 ; modifié.

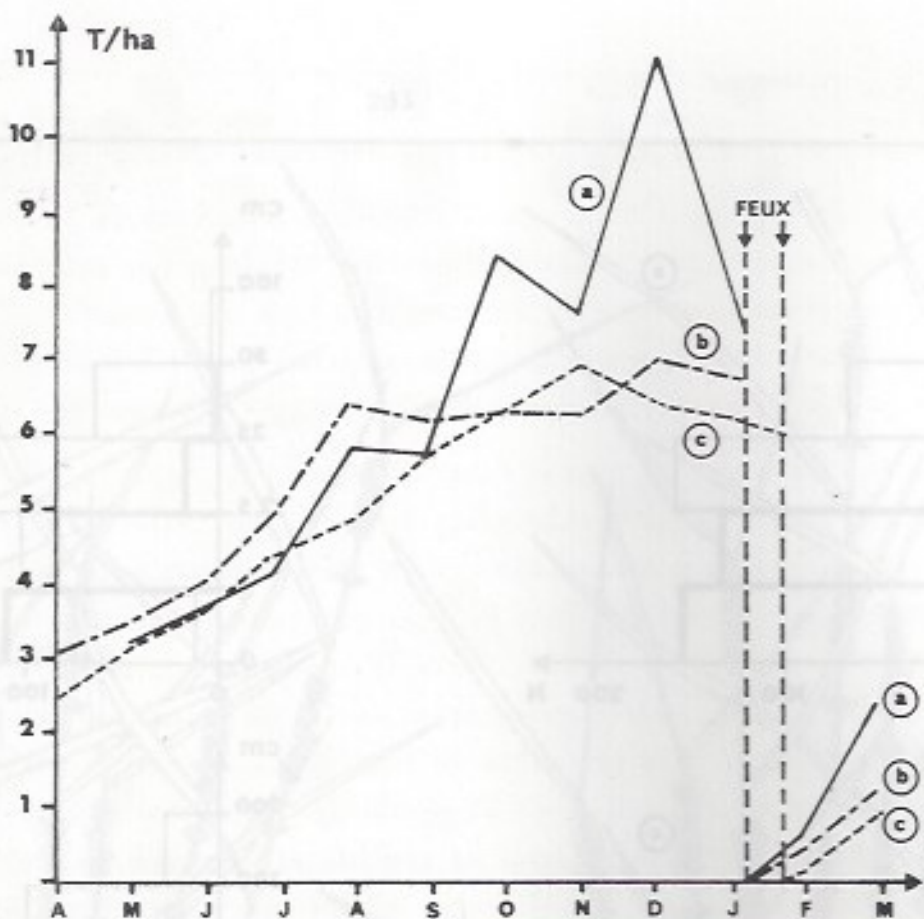


Fig. 12. Evolution de la biomasse de la strate herbacée (matière totale, en poids sec) dans différents types de savane. a : savane de transition à *Andropogonées* ; b : savane boisée à *Andropogonées* ; c : savane herbeuse à *Loudetia simplex*. D'après CESAR, 1971 ; modifié.

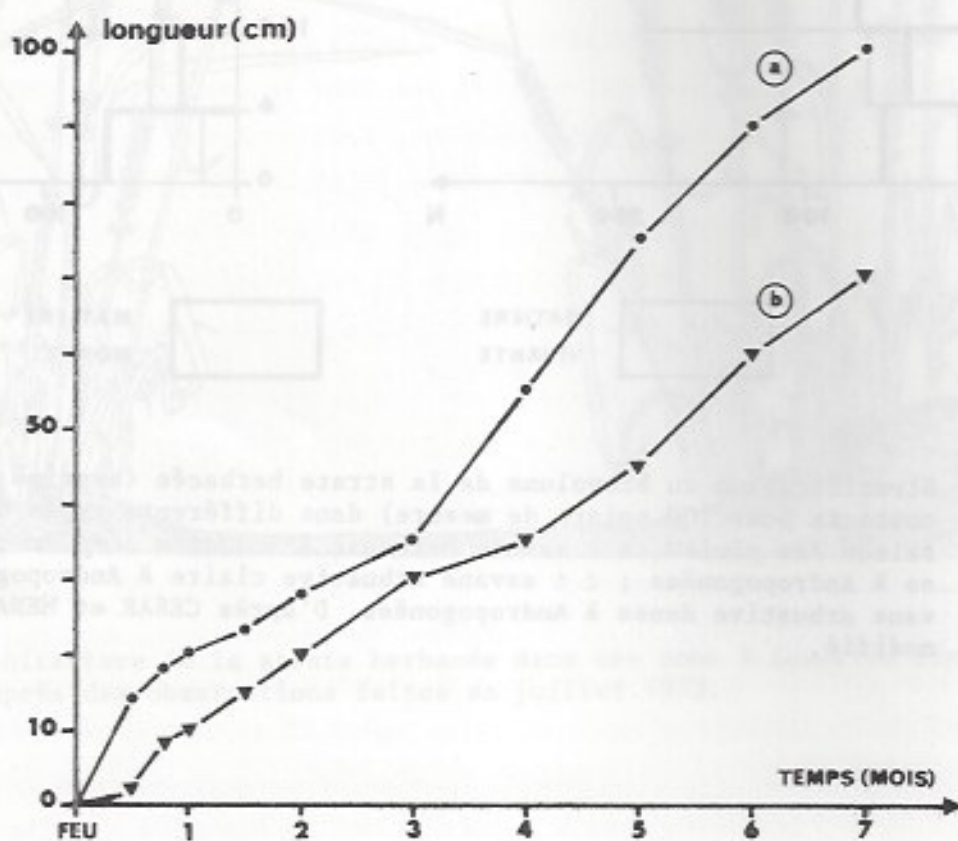


Fig. 13. Courbes de croissance linéaire de deux Graminées au cours de la repousse après les feux de janvier. a : *Hyparrhenia* sp. ; b : *Loudetia simplex*. D'après MONNIER, 1968 ; modifié.

jusqu'à 2 m. La matière morte est répartie entre 0 et 25 ou 50 cm, plus uniformément que dans les savanes herbeuses.

Les feux annuels, en détruisant la majeure partie de la strate herbacée, imposent une rythmicité prononcée au cycle de la végétation. La figure 12 montre l'évolution de la biomasse totale des herbes au cours du cycle annuel dans différents types de savane. La repousse commence très rapidement après les feux, le phénomène s'accéléralant avec les premières pluies. La biomasse totale s'accroît plus ou moins régulièrement jusqu'en novembre ou décembre, en raison de la formation de matière vivante qui se produit de façon notable jusqu'au début de la grande saison sèche. Néanmoins, dès le mois de mai, une partie de la biomasse totale correspond à des matériaux morts, formant une litière suspendue qui prend de plus en plus d'importance au cours du temps (CESAR, 1971).

Il existe une grande diversité des cycles biologiques des espèces herbacées, en particulier en raison de différences dans les périodes de reproduction. De nombreuses Cypéracées, par exemple, se reproduisent en avril-mai ou même plus tôt, tandis que les Andropogonées (Andropogon schirensis, Hyparrhenia diplandra, H. chrysargyrea) et Loudetia simplex se reproduisent entre septembre et novembre (CESAR, 1971).

Dans les toutes premières semaines qui suivent les feux, alors que la strate herbacée est encore largement discontinue, on voit ainsi sortir les fleurs jaunes de Curculigo pilosa puis les Cyperus obtusiflorus se couvrir de fleurs blanches. Imperata cylindrica fleurit à son tour, tandis que la savane, au bout d'un mois, a pris un aspect de pelouse haute (MONNIER, 1968). Loudetia simplex et Hyparrhenia spp. poursuivent longtemps encore leur croissance linéaire, L. simplex restant toujours de taille inférieure (fig. 13). 3 à 4 mois après les feux, cette croissance s'accélère chez Hyparrhenia spp. qui dominent alors la strate herbacée, celle-ci tendant à se refermer au-dessus du sol en prenant un aspect de plus en plus homogène (MONNIER, 1968). Vers août-septembre, 7 à 8 mois après les feux, la croissance ne concerne plus que les tiges porteuses d'épis. Pouvant atteindre 2 m, elles dominent le reste de la strate herbacée qui ne dépasse que peu 1 m au-dessus du sol sauf dans les savanes arbustives denses et boisées (CESAR et ME-NAUT, 1974).

Ainsi, la strate herbacée se transforme tout au long du cycle annuel, avant d'être brutalement détruite par les feux. Ceci conditionne évidemment la répartition spatiale des espèces animales vivant dans les herbes, notamment celle des araignées constructrices de toiles dont l'installation dépend de la structure de la végétation.

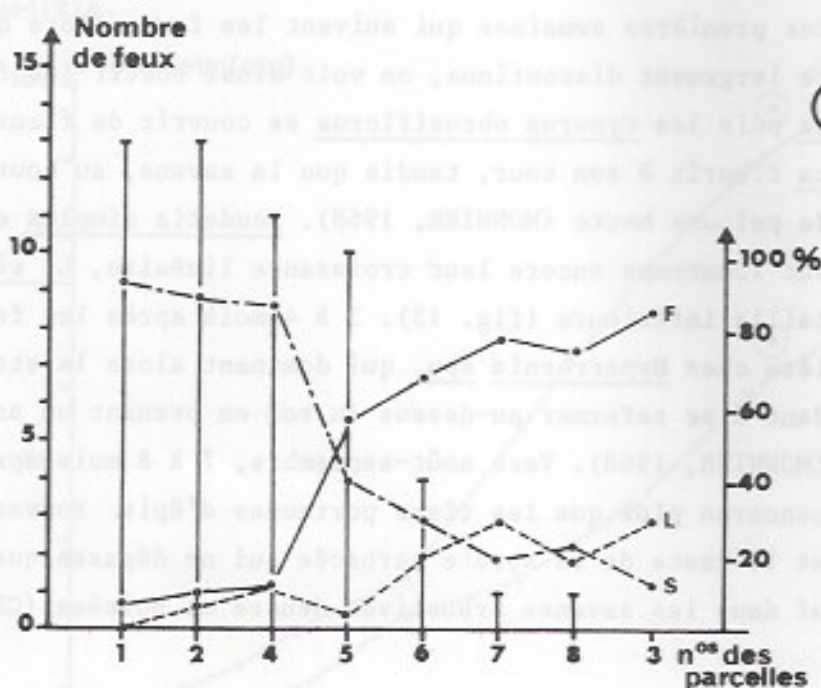
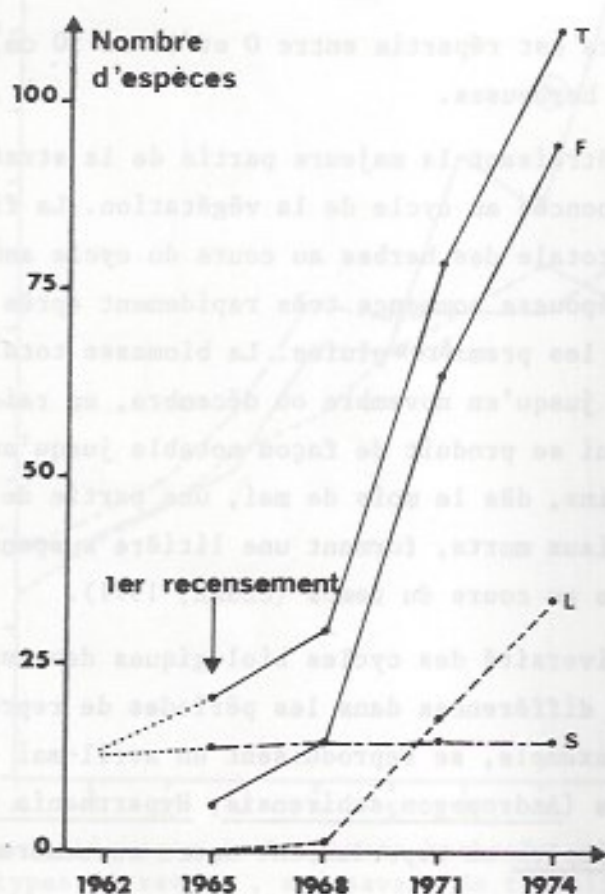


Fig. 14. Mise en évidence du rôle des feux dans la dynamique du contact forêts-savanes. a : évolution du nombre des espèces ligneuses d'une parcelle de haut de pente, protégée des feux depuis 1962 ; b : pourcentages observés en 1974 des différentes catégories de ligneux dans diverses parcelles classées suivant le nombre de feux annuels auxquels elles ont été soumises depuis 1962. T : nombre total d'espèces ; S : espèces de savane ; F : espèces de forêt ; L : espèces lianescentes. D'après VUATTOUX, 1976 ; modifié.



## D. L'EQUILIBRE FORÊTS-SAVANES

A l'échelle de temps (un peu plus de 10 ans) à laquelle ont été étudiées les savanes de Lamto, celles-ci paraissent stables là où les feux passent chaque année : le concept de "fire-climax" paraît pouvoir leur être appliqué. L'analyse démographique des peuplements de ligneux montre qu'ils sont dans l'ensemble correctement adaptés aux contraintes du milieu. Dans certains cas, toutefois, il est possible qu'une augmentation de ces contraintes (par exemple de la sécheresse) puisse entraîner une mortalité élevée des classes d'âge les plus jeunes qui alors n'assureraient plus la régénération. Ce risque est plus élevé dans les savanes arbustives claires, où le feu peut être violent, que dans les savanes fortement arbustives, la plus faible intensité du feu y permettant la survie d'un plus grand nombre de jeunes ligneux. Malgré la stabilité des savanes boisées et les caractéristiques de leur microclimat, il ne semble pas qu'elles puissent évoluer vers un milieu forestier si elles sont régulièrement brûlées : les plantes d'origine forestière ne paraissent pas pouvoir s'y établir durablement (CESAR et MENAUT, 1974).

C'est en réalité l'absence prolongée des feux qui rompt l'équilibre apparent des savanes, comme le montre l'évolution des zones protégées des feux aux environs immédiats de la Station de Lamto, évolution qui a été suivie sur des parcelles témoins par VUATTOUX (1970, 1976) ; (MENAUT, 1977).

Lorsqu'une savane n'est plus brûlée, on observe tout d'abord un accroissement des effectifs et de la taille individuelle des ligneux de savane. Le recouvrement de la strate arbustive augmente essentiellement par extension de l'emprise des bosquets. Entre ceux-ci, subsistent des plages herbeuses caractérisées par une épaisse litière suspendue créant en dessous des conditions microclimatiques assez stables : même en saison sèche, il peut y régner une humidité relative élevée. Ces plages régressent en raison inverse de l'extension des bosquets sous lesquels on observe un sol dégagé des herbes mais recouvert par une litière de feuilles sèches ; ce milieu est favorable à la germination et à la croissance de plantes de lisière et de forêt. La poursuite de ce processus se traduit par un encombrement de plus en plus important en arbres et en buissons qui peut se révéler défavorable pour diverses espèces de savane, mais sans doute à long terme seulement : Vuattoux n'a pas encore observé de diminution du nombre des espèces savaniques dans ses parcelles.

La figure 14a montre à titre d'exemple l'évolution du peuplement de ligneux dans une parcelle de savane arbustive à Andropogonées située en haut de pente ;

elle a été intégralement protégée des feux depuis 1962 (parcelle n°3 de Vuattoux). Le peuplement a été recensé tous les 3 ans de 1965 à 1974 ; son état probable en 1962 a pu être reconstitué (VUATTOUX, 1976). On constate tout d'abord une augmentation considérable de la richesse spécifique, due presque exclusivement à l'implantation d'espèces forestières, leur nombre passant de 7 à 95 : en effet le nombre des ligneux savanicoles, passé de 14 à 15 entre 1965 et 1968, est depuis resté constant. Parmi les plantes forestières qui se sont installées, on compte d'assez nombreuses espèces lianescentes, qui en 1974 atteignent 30 % du nombre total des espèces ligneuses présentes sur la parcelle. La figure 14b permet de comparer les peuplements de diverses parcelles en fonction du nombre des feux qu'elles ont subis depuis 1962 jusqu'en 1974. Le cas de la parcelle n°5, non brûlée en 1964, 1965 et 1968, montre que cette protection, bien que partielle, a permis un certain enrichissement en espèces forestières, leur nombre étant passé de 3 à 15 entre 1965 et 1974. Cependant une protection continue pendant 9 ans se traduit par un enrichissement plus spectaculaire : au cours de la même période le nombre des espèces forestières est passé de 1 à 33 dans la parcelle n°6, intégralement protégée depuis 1966. Les parcelles n°s 7 et 8, en principe protégées de façon continue depuis 1962, ont néanmoins brûlé accidentellement en 1967 : ceci ne semble pas avoir contrecarré un processus devenu irréversible (VUATTOUX, 1976).

L'étude des forêts-galeries menée par DEVINEAU (1975) montre que, protégées des feux, les lisières sont à l'origine d'une reforestation qui se réalise à partir d'un fourré bas formé d'espèces pionnières. Cette progression peut toutefois être fortement ralentie par des facteurs de nature édaphique. Lorsque ce n'est pas le cas, l'avance de la forêt peut être rapide : VUATTOUX (1976) cite le cas d'une savane incluse proche de la Station de Lamto soustraite aux feux depuis 1962 ; sa surface, de 400 m<sup>2</sup> à l'origine, n'était plus que de 175 m<sup>2</sup> en 1968 et a été entièrement colonisée par les espèces forestières vers la fin de 1971. Ce sont les sols de bas de pente, à hydromorphie temporaire, qui paraissent freiner le plus l'emboisement ; néanmoins, depuis 1968, des ligneux y prennent un grand développement (VUATTOUX, 1976).

Ces observations démontrent clairement qu'aux environs de Lamto, les feux de brousse annuels jouent un rôle essentiel dans le maintien des savanes face à la capacité d'expansion des forêts. C'est ce que confirme SPICHIGER (1977) qui considère ces feux comme le principal facteur limitant ou retardant la progression forestière, les autres facteurs étant d'ordre édaphique. Toutefois les travaux de Spichiger, menés à l'échelle régionale, montrent que dans l'ensemble

les formations forestières évoluent aux dépens des savanes malgré l'existence des feux.

## CONCLUSION

L'interprétation des diverses observations faites sur les peuplements animaux des savanes de Lamto doit tenir compte de quelques faits essentiels que ce chapitre a permis de dégager.

Il faut tout d'abord souligner l'importance de l'hétérogénéité spatiale de ces biotopes, qui offrent comme une succession de mosaïques emboîtées depuis l'échelle des paysages jusqu'à celles de la structure horizontale fine de la végétation. A cette hétérogénéité spatiale se surajoute une hétérogénéité temporelle liée à la transformation structurale continue de la couche herbacée au cours du cycle annuel, transformation qui a d'évidentes conséquences microclimatiques interférant avec les changements saisonniers du climat local. Celui-ci montre par ailleurs de grandes différences interannuelles (notamment en ce qui concerne le régime des pluies) introduisant une hétérogénéité temporelle supplémentaire, acyclique cette fois.

Il est ensuite bien évident que rien ne peut être compris de l'écologie de la faune si on ne se place dans le cadre de la dynamique du contact forêts-savanes. Le feu y joue un rôle essentiel ; phénomène de prime abord traumatisant, il apparaît à l'analyse comme un facteur stabilisant, du moins à l'échelle temporelle des observations faites à Lamto. En fin de compte la biologie des animaux (plus spécialement celle des espèces vivant dans la strate herbacée) doit être interprétée en fonction de leur adaptation d'une part au passage même du feu, d'autre part aux caractéristiques que celui-ci impose aux savanes.