

# 3

## Formation et évolution des recrûs sur savanes

GASTON ACHOUNDONG, JOSEPH YOUTA HAPPI, BERNARD GUILLET, JACQUES BONVALLOT, VÉRONIQUE KAMGANG BEYALA

### Introduction

En Afrique la région guinéo-congolaise est essentiellement occupée par des forêts denses humides. Les forêts ombrophiles, les plus rapprochées des côtes, sont auréolées par des forêts semi-caducifoliées. Les forêts semi-caducifoliées sont à leur tour bordées par des savanes dites savanes guinéennes, encore appelées savanes périforestières (Figure 1). Les savanes guinéennes ou périforestières sont caractérisées par la présence d'îlots de forêts semi-caducifoliées entourés de savanes. Actuellement la forêt semi-caducifoliée transgresse les savanes guinéennes. Cette transgression s'observe en Côte d'Ivoire (Miège, 1966 ; Dugerdil, 1970 ; Guillaumet et Adjanohoun, 1971 ; Spichiger, 1975), au Ghana

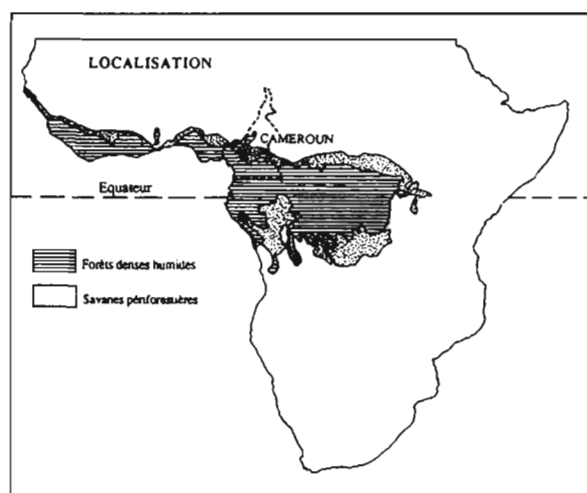


Figure 1 Localisation des forêts humides et savanes périforestières en Afrique.

(Swaine *et al.*, 1976) ; au Nigeria (Keay, 1959b), au Cameroun (Letouzey, 1968, 1985), en Centrafrique (Sillans, 1958 ; Boulvert, 1990), en Ouganda (Eggeling, 1947), au Zaïre (Lebrun, 1936), au Congo (Schwartz *et al.*, 1990 ; De Foresta, 1990).

Les savanes guinéennes sont actuellement sous un climat humide, reconnu comme étant favorable à la forêt. Ces savanes qui sont donc anormalement localisées du point de vue écologique, sont-elles le résultat de la destruction par l'homme ou le témoin d'une période climatique passée plus aride que l'actuelle ? Le problème a déjà fait couler beaucoup d'encre, et il se dégage depuis une vingtaine d'années un consensus favorable à une origine paléoclimatique (De Foresta, 1990). En effet, à la suite d'Aubreville (1962), les chercheurs admettent à présent que cette transgression est une adaptation de la végétation aux modifications climatiques. Certaines savanes ne sont plus en équilibre avec le climat actuel et elles tendent à retrouver cet équilibre par la voie de la reforestation (Letouzey, 1968).

L'une des orientations du programme ECOFIT est de pouvoir dater et évaluer l'ampleur des changements qui ont marqué les écosystèmes forestiers tropicaux. Dans le cas précis de la transgression, évaluer la vitesse de l'envahissement des savanes par les forêts ne peut être possible que si le mécanisme de la progression est bien connu.

Exécutés pour la plupart en lisière, certains travaux botaniques visant surtout à mettre cette progression en évidence la présentent comme une très lente avancée de la forêt sur les savanes (Spichiger, 1975b ; Swaine *et al.*, 1976 ; Puyravaud *et al.*, 1994). Le rythme de progression

ainsi mis en évidence n'est pas compatible avec les vastes espaces conquis par la forêt en périodes relativement courtes. Letouzey (1968) observe au Cameroun des embroussailllements si rapides qu'ils apparaissent sur deux jeux de photographies aériennes prises à trois ans d'intervalle. Les divers modes de cet envahissement rapide ont été récemment résumés par Youta Happi (1996) : densification du couvert ligneux des savanes, essaimage des taches de forêt en savane, envahissement de surfaces importantes par la forêt, disparition totale des taches de savanes incluses.

La présente étude vise à valider par des critères botaniques ces observations de photographie aérienne en montrant qu'actuellement la forêt de Kandara se compose de recrûs à divers stades d'évolution.

### Sites d'étude et méthodes

Un site est sélectionné dans les savanes guinéennes du Cameroun (savanes périforestières). Au Cameroun ces savanes s'étendent de 4° à 6° N sur une bande de près de 150 km de largeur sur 550 km de longueur (Figure 2). C'est une zone de mosaïques forêts-savanes qui marque la transition entre la forêt dense semi-caducifoliée et les savanes soudaniennes. Son aire recouvre une zone de climat subéquatorial marquant elle aussi une transition

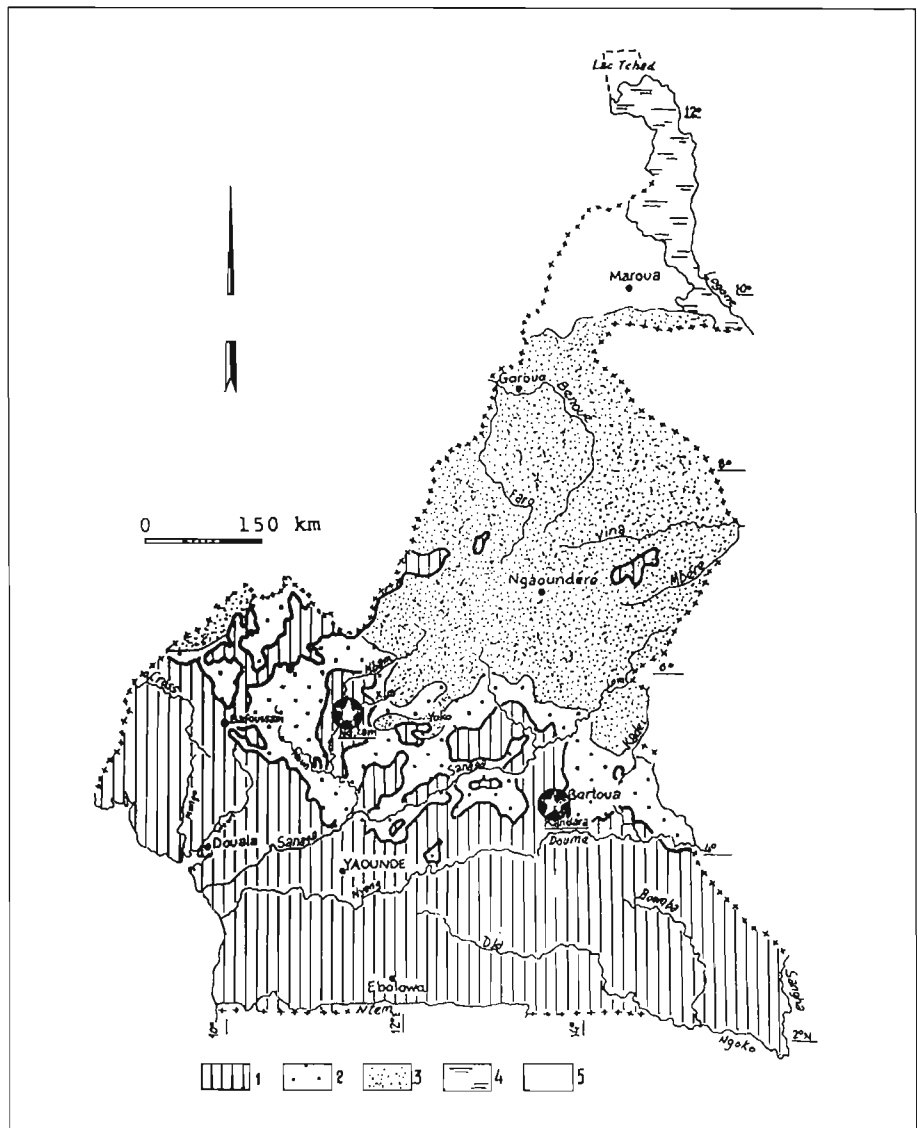
entre un climat équatorial forestier à quatre saisons et un climat tropical soudanien à deux saisons. Le total pluviométrique varie entre 1350 et 1500 mm. Kandara, le site d'étude sélectionné est situé au Sud de Bertoua (Figure 2). Il se localise entre l'interfluve de la rivière Soukato et la rivière Djo. L'altitude maximale est de 640 m. Les pentes sont douces excepté aux abords des rivières. La végétation est constituée d'une savane incluse dans une forêt semi-caducifoliée (Figure 3).

L'un de nous (B. V. Kamgang) a ouvert à Kandara onze layons parallèles espacés les uns des autres par des intervalles réguliers de 200 m. Les layons partent de la rivière Soukato et se terminent à la rivière Djo. Plusieurs visites des onze layons nous ont permis de constater que la savane de Kandara est auréolée par trois bandes concentriques de formations végétales différentes par leur physionomie et leur composition floristique. De la savane à la rivière, on traverse successivement une lisière à *Margarifaria discoidea*, puis une forêt à *Albizia* et enfin une forêt à *Rinorea*. Les trois bandes sont plus nettement représentées le long des layons 5 et 7 (Figure 3). Nous avons choisi leur partie sud pour une étude plus détaillée.

Par sa taille plus basse et sa flore ligneuse pauvre, la lisière apparaît visiblement différente des deux autres

Figure 2 Principales unités phytogéographiques du Cameroun et localisation de Kandara.

- (1) Forêt sempervirente et semi-décidue ;
- (2) Savane périforestière et incluse ;
- (3) Savane arborée soudano-guinéenne ;
- (4) Prairie inondable ;
- (5) Steppe à épineux.



formations. Mais, pour illustrer les différences physiologiques et floristiques qui nous permettent de montrer la juxtaposition de deux forêts, la forêt à *Albizia* et la forêt à *Rinorea*, nous avons besoin de critères plus objectifs. Pour cela, nous avons effectué des relevés dans chacun des deux faciès, sur une surface totale de 15 000 m<sup>2</sup>. Dans cette surface tous les arbres de plus de 10 cm de circonférence ont été déterminés et leur circonférence relevée au niveau de la poitrine. Pour chaque espèce recensée, les indices suivants sont calculés : densité relative, surface terrière relative, IVI (Importance Value Index) (Curtis et McIntosh, 1951) ou sa forme réduite IVIr (Importance Value Index réduit) (Pellissier, 1995).

Pour illustrer la variation de la surface terrière de la lisière à la forêt âgée, nous avons, le long des layons 5 et 7, délimité des parcelles rectangulaires contiguës de 30 m × 10 m disposées comme suit : 30 m le long du layon et 10 m perpendiculairement au layon. À l'intérieur de chaque parcelle ainsi délimitée, tous les arbres de plus de 10 cm de circonférences ont été déterminés et leur circonférence relevée au niveau de la poitrine.

La surface terrière de chaque espèce est calculée. À partir de cette dernière, on établit la surface terrière totale de la parcelle en faisant la somme des surfaces terrières de toutes les espèces recensées dans la parcelle.

Les indices utilisés sont au nombre de six :

1. *Densité relative* : La densité relative de l'espèce A dans une parcelle donnée est égale au rapport entre nombre d'individus de l'espèce A de la parcelle et le nombre total d'individus de toutes les espèces recensées dans la parcelle, multiplié par 100.

$$Dr A = \frac{\text{Nombre d'individus de l'espèce A} \times 100}{\text{Nombre total des individus de toutes les espèces}}$$

2. *La surface terrière relative* : la surface terrière relative de l'espèce A est le rapport entre la surface terrière de tous les individus de l'espèce A, et la somme des surfaces terrières des toutes les espèces de la surface inventoriée multipliée par 100.

$$Str A = \frac{\text{Surface terrière de l'espèce A} \times 100}{\text{Somme des surfaces terrières de toutes les espèces}}$$

3. *IVI : Importance Value Index* = densité relative + surface terrière relative + fréquence relative

$$IVI = Dr A + St A + Fr A$$

4. *IVIr : Importance Value Index réduit* = densité relative + surface terrière relative

$$IVIr A = Dr A + Str A$$

5. *L.D : Leading dominant* = espèces ayant la plus grande valeur de l'IVIr.

6. *Indice de la richesse spécifique I/E* : l'indice de la richesse spécifique est égal au rapport du nombre d'individus I par le nombre d'espèces E.

$$I/E = \frac{\text{Nombre d'individus}}{\text{Nombre d'espèces}}$$

## Évidence d'un embroussaillement rapide

### Quatre formations végétales juxtaposées

Un transect de la savane à la rivière traverse quatre formations végétales à divers stades de développement. Ces stades d'évolution témoignent des changements récents, marquant les transformations de la savane en forêt

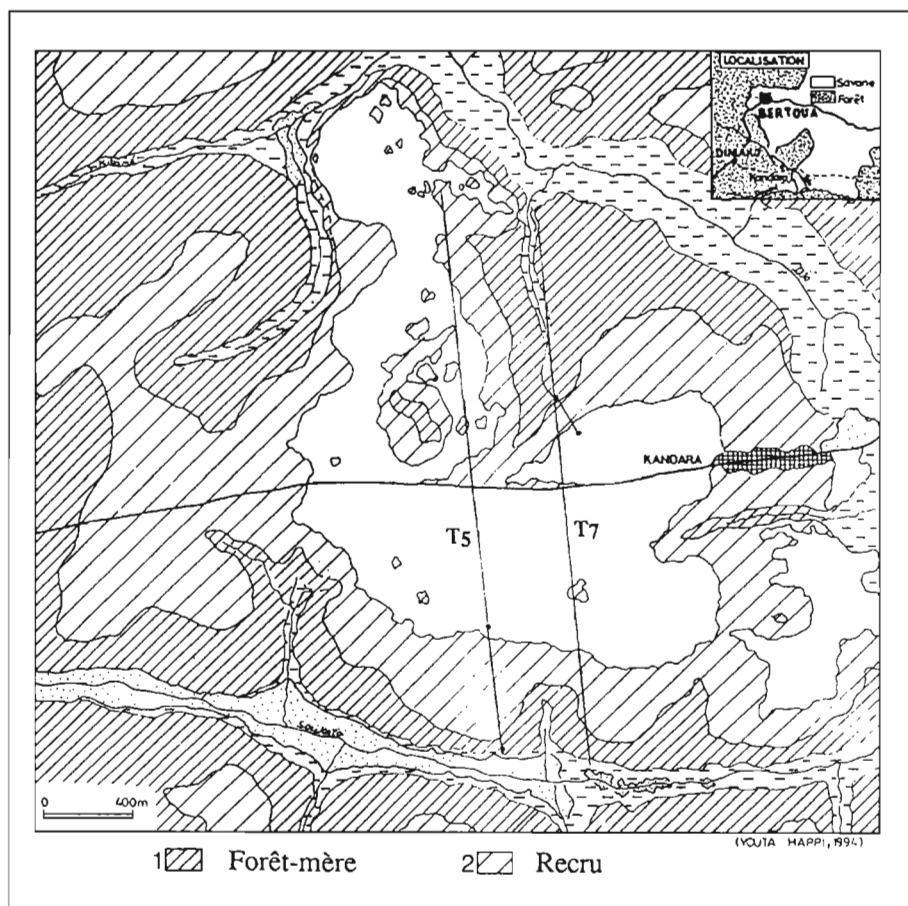


Figure 3 Kandara : principales unités de végétation et localisation des transects T<sub>5</sub> et T<sub>7</sub>.

mature. On rencontre successivement : la savane à *Imperata cylindrica*, la lisière à *Margaritaria discoidea*, la forêt à *Albizia*, la forêt à *Rinorea*.

#### La savane à *Imperata cylindrica*

La savane à *Imperata cylindrica* est caractérisée par la présence d'espèces suffrutescentes émergeant du tapis graminéen. Elles appartiennent aux genres suivants : *Abrus*, *Borrelia*, *Crotalaria*, *Desmodium*, *Dissotis*, *Lippia*, *Triumpheta*. Cette savane est riche en *Albizia* spp (trois espèces). Les autres arbustes relativement bien représentés sont *Markhamia lutea*, *Fernandoa adolfi-friderici* et *Voacanga africana*. Ces arbustes parsèment plus fréquemment les sommets des termitières. *Dichrostachys cinera* est localement abondant, formant des taches importantes. Les arbustes typiques de savane sont peu nombreux. Ils sont représentés par des rares pieds chétifs de *Bridelia ferruginea* et *Annona senegalensis*. Cette rareté des arbustes de savane est une propriété bien connue des savanes incluses (Hopking, 1983). Séparées des espèces soudaniennes les savanes incluses s'appauvrissent progressivement en taxons de savane. La savane de Kandara est une formation rélictuelle ; c'est un lambeau de la grande savane périforestière séparé de cette dernière par la reforestation dont la vitesse diffère suivant les différentes directions.

#### La lisière à *Margaritaria discoidea*

À la limite forêt-savane, Spichiger (1975) distingue la lisière *sensu stricto* et la lisière *sensu lato*. La lisière *sensu stricto* est représentée par l'arrêt de la dominance des graminées et leur remplacement par des herbacées. C'est une ligne car cette lisière est très nettement tranchée. (Le passage brutal du tapis graminéen à un fourré non graminéen traduit l'opposition entre plantes de lumière et plantes d'ombre. Peu de plantes de savane supportent les stations ombragées). Les herbacées forment toujours des fourrés. Ceux-ci recouvrent les plantules des espèces forestières. Lorsque les plantules poussent et surciment les fourrés, on obtient des buissons. Fourrés et buissons constituent un bouclier, un pare-feu efficace, protégeant les plantules forestières ainsi que les fûts des premiers arbres de la forêt, qui demeurent en retrait. À Kandara, ces fourrés sont constitués de *Chromolaena odorata*, *Aframomum latifolium*, ou *Pteridium aquilinum*. Ces herbacées sont enlacées de nombreuses lianes appartenant pour la plupart au genre *Dioscorea*. Les herbacées non graminéennes marquent le début de la lisière *sensu lato*. C'est la région où coexistent généralement les essences sèches (À Kandara, la lisière *sensu lato* ne comporte que des espèces ligneuses de forêt puisque les

espèces de savane ont presque totalement disparu de la savane incluse) et les essences humides. Sa largeur est variable suivant le type de contact. Des herbacées, on passe insensiblement à une végétation ligneuse. *Margaritaria discoidea*, *Antidesma venosum* sont les arbustes les plus abondants de la lisière à Kandara. Les espèces compagnes les plus fréquentes sont *Psychotria* sp., *Cephaelis peduncularis*, *Funtumia elastica*, *Allophyllus africana*, *Voacanga africana*, *Bridelia micrantha*. On note ici l'absence totale de certaines essences pourtant très fidèles des lisières. C'est le cas de : *Lannea nigriflora*, *Harrisonia* sp., *Hymenocardia ulmoides*.

Du côté de la forêt, les essences de lisière sont progressivement remplacées par des arbres à croissance rapide comme *Albizia*, *Cordia platythyrsa*, *Rauvolfia macrophylla*. Du côté de la savane la lisière *sensu stricto* grignote la savane. Ce type de progression a été particulièrement bien étudié par Spichiger (1975) et par Puyravaud (1994). Il assure une avancée très lente de quelques m/siècle (Hopking, 1983). Cette progression reste cependant très efficace à cause du nombre élevé des lisières. En 25 ans elle assure une augmentation de 25 % du recouvrement ligneux de la Réserve de Lamto (Gauthier, 1990). Dans certains cas cette progression peut s'accélérer et gagner 60 à 110 m par siècle (Schwartz *et al.*, 1996).

#### La forêt à *Albizia*

Physionomie : Derrière la lisière *sensu lato*, la forêt présente un secteur très riche en *Albizia adianthifolia*, espèce qui domine nettement la strate supérieure. Cette richesse en *Albizia* est restreinte à une bande de près de 450 m de profondeur et se raréfie près des rivières. La richesse en *Albizia* constitue l'élément floristique et physiognomique le plus apparent permettant de distinguer ce faciès de la forêt à *Rinorea*. Outre cet indice floristique la structure de la forêt présente des signes de jeunesse manifeste : voûte émaillée de nombreuses trouées, prédominance des cimes plates, présence de nombreuses tiges moyennes, avec rareté de très gros arbres (Tableau 1), lianes abondantes. Ces caractéristiques structurales sont typiques d'une forêt immature (De Foresta, 1991). Un autre élément très caractéristique de la physionomie de la forêt à *Albizia*, est l'abondance dans cette zone des termitières effondrées mais dont les traces sont nettement visibles. Autour de ces termitières se retrouvent avec une répétition et une constance remarquables les plus grosses tiges observées dans cette zone.

#### La composition floristique de la forêt à *Albizia*

Dans 15 000 m<sup>2</sup> nous avons recensé 1 519 tiges réparties en 89 espèces. L'indice de la richesse spécifique I/E est ici

Classes des circonférences en cm	Forêt à <i>Albizia</i>		Forêt à <i>Rinorea</i>	
	Densité tiges/ha	Densité relative %	Densité tiges/ha	Densité relative %
>300	10	2.6	25	5.6
200-299	14	3.7	25	5.6
100-199	74	19.3	107	23.7
50-99	286	74.4	293	65.1
	384		450	

Tableau 1 Densités des arbres de plus de 300 cm de circonférence.

égale à 17. Cette valeur relativement élevée signifie que chaque espèce est représentée par un grand nombre de tiges. On sait que dans les communautés végétales, cet indice croît lorsque la diversification diminue, et décroît lorsque la diversification augmente (Achoundong, 1996). La même variation s'observe chez les populations d'oiseaux. Baillon (1996) fait remarquer en effet que lorsque l'avifaune augmente qualitativement, le nombre d'individus par espèce diminue.

La structure floristique est analysée à l'aide de l'indice IVIr. D'après cet indice les espèces dominantes sont : *Albizia adianthifolia*, *Funtumia elastica*, *Canthium* sp., *Tabernaemontana crassa*.

*Albizia adianthifolia* est le leading dominant dans ce recrû. Avec plus de 35 %, il réalise une très forte proportion de la surface terrière mais ne constitue qu'une très faible part des effectifs (Figure 4). La grande valeur de son IVIr est le fait de la grande taille de ces représentants. Les plus gros arbres du recrû appartiennent à cette espèce.

*Funtumia elastica* montre un comportement similaire : effectif faible, recouvrement plus important. Seulement ses représentants n'atteignent pas les grandes dimensions des *Albizia*. Le plus gros pied de *Funtumia elastica* dans le recrû de Kandara a un diamètre de 47 cm.

*Canthium* sp. est après *Albizia adianthifolia* et *Funtumia elastica*, l'espèce qui montre le plus grand IVIr en recrû. Contrairement à ces deux espèces, *Canthium* sp. réalise une grande proportion des effectifs, mais ne forme qu'une faible part de la surface terrière (Figure 4). C'est un arbre abondant, qui forme surtout des tiges moyennes. D'autres petits arbres représentés par un grand nombre de tiges ne réalisant qu'une faible surface terrière sont : *Tabernaemontana crassa*, *Sterculia rhinopetala*, *Myrianthus arboreus* (Figure 4).

Parmi ces dominantes il y a des pionniers ayant participé les premiers à la constitution du couvert forestier qui a remplacé la savane. Germant dans des conditions

de lumière forte et doués d'une grande capacité de croissance, ces arbres ne peuvent pourtant pas assurer la stabilité du couvert qu'ils ont formé car ils ont une durée de vie brève. C'est le cas de *Albizia adianthifolia*, *Canthium* sp., *Markhamia lutea*, *Myrianthus arboreus*, *Chaetacme aristata*. Certaines sont des espèces qui ne régénèrent plus dans les conditions actuelles de sous-bois du recrû. C'est le cas de *Chaetacme aristata*, de *Canthium* sp. et dans une moindre mesure de *Markhamia lutea*. Les deux premières n'existent ni en savane ni en forêt dense âgée. Le graphe des variations des effectifs par classes des circonférences est en forme de cloche ou une allure très proche. Cette forme est typique des espèces qui ne régénèrent pas en sous-bois (Figure 5). *Chaetacme aristata* et *Canthium* sp. peuvent être considérées comme espèces indicatrices de recrû.

Le deuxième groupe des dominants en recrû est constitué des espèces forestières nées dans les tous premiers stades de recrû. Ils vivront longtemps en recrû et seront les compagnes des espèces d'avenir. C'est le cas de *Cordia platythyrsa*, *Rauvolfia macrophylla*, *Keayodendron bridelioides*, *Trilepisium madagascariense*. Comme *Albizia adianthifolia*, ils doivent leur important IVIr surtout à la taille de leurs représentants. Leurs énormes branches horizontales cassent, créant des grands chablis. Ces chablis, moteurs essentiels de la sylvigénèse, permettent la mise en place des dominants du troisième groupe.

Le troisième groupe des dominants est constitué des espèces forestières qui actuellement sont en transit dans les strates inférieures et germent abondamment en sous-bois. Tous sont pour la plupart représentés par des sujets de petite taille (circonférence > 100 cm). Ce sont les arbres d'avenir qui dans les forêts semi-caducifoliées matures sont des grands arbres. Ce sont *Funtumia elastica*, *Sterculia rhinopetala*, divers *Celtis*, *Sterculia tragacantha*. Pour *Funtumia elastica* et *Sterculia rhinopetala*, la courbe représentant les variations des effectifs par

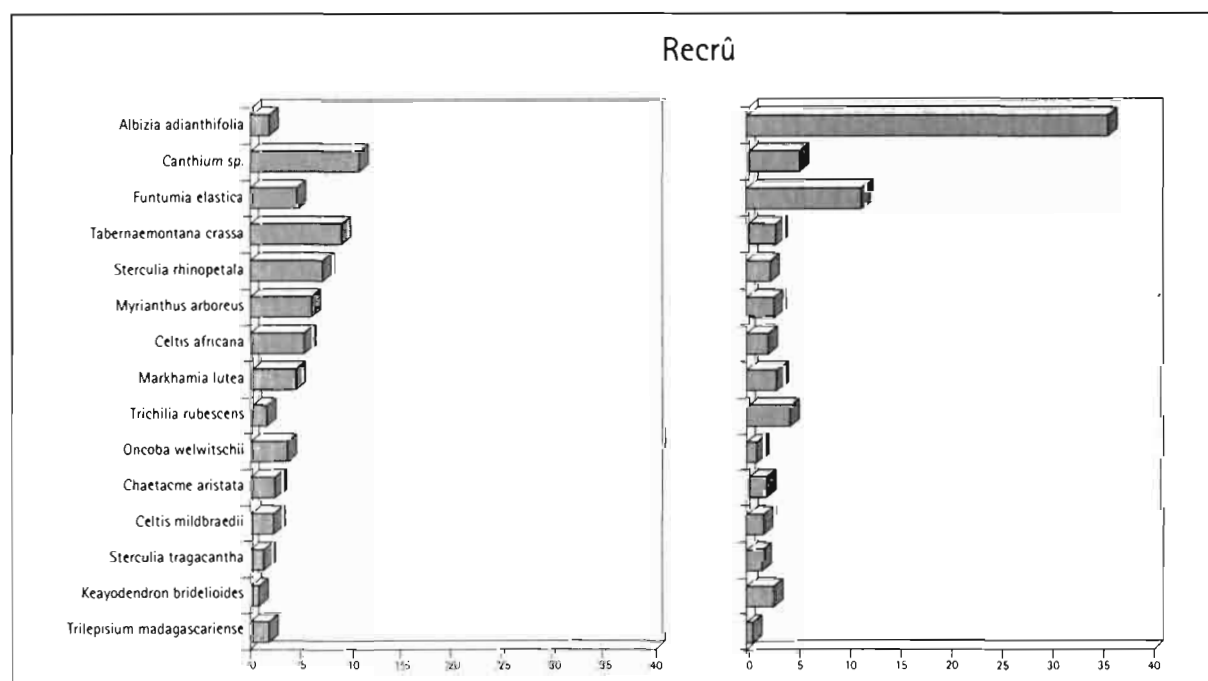


Figure 4 Densité relative et surface terrière des quinze espèces les plus représentatives de la forêt à *Albizia adianthifolia*.

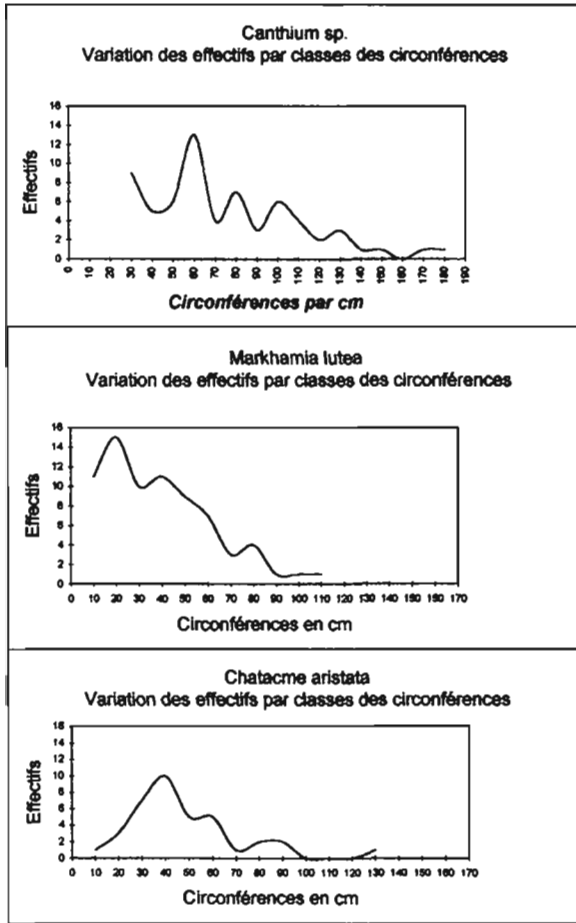


Figure 5 Courbes des variations des effectifs par classes de circonférences chez les espèces typiques de recrû.

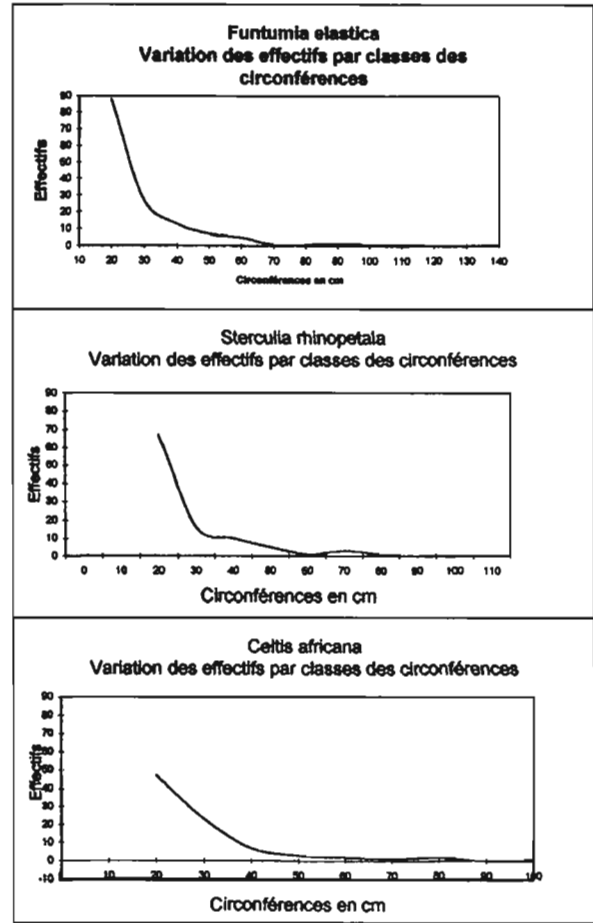


Figure 6 Courbes des variations des effectifs par classes de circonférences chez les espèces d'avenir en recrû.

classe de circonférence descend progressivement vers la droite, ce qui indique pour ces espèces une bonne régénération en sous-bois (Figure 6)

Le quatrième groupe des dominants comporte des espèces pionnières de sous-bois qui à la différence de leur homologue de la voûte vont se maintenir et régénérer en sous-bois de forêt mature. C'est le cas de *Tabernaemontana crassa*, *Trichilia wehvietschii*, *Oncoba wehvietschii*, *Voacanga penduliflora* et divers *Dicranolepis*. *Myriathus arboreus* ne subsiste en forêt mature que dans les chablis. Ainsi, la forêt à *Albizia* évoluera progressivement vers une forêt à Sterculiacées et Ulmacées, terme ultime de l'évolution des recrûs sur savanes.

#### La forêt à *Rinorea*

##### Physionomie

La forêt à *Rinorea* borde une forêt de physionomie et composition floristique différentes de la forêt à *Albizia*. Contrairement à la forêt à *Albizia*, elle renferme une large proportion de grands arbres (Tableau 1). La hauteur de la strate supérieure relativement plus élevée peut être comprise entre 35-50 m. Les espèces y sont relativement plus diversifiées. Par conséquent aucune espèce ne domine nettement. Les formes des cimes sont plus variées qu'en recrû. Aucun type de cime ne domine nettement, bien que les cimes en boule, triangulaires ou en trapèze soient relativement bien représentées (*Triplochiton scleroxylon*, *Amphimas pterocarpoides*, *Erythrophloeum suaveolens*, *Milicia excelsa* etc.). On y

recense 450 tiges de diamètre supérieur à 50 cm soit une densité de 300 tiges à l'ha pour cette tranche de diamètre. L'arbre le plus gros atteint une circonférence de 633 cm. Pour la même tranche de diamètre, on compte dans la forêt à *Albizia* 384 arbres, soit une densité de 256 tiges à l'ha. Le record de circonférence est atteint par un arbre de 465 cm de circonférence.

##### Composition floristique de la forêt à *Rinorea*

Dans 15 000 m<sup>2</sup> nous avons recensé 991 tiges réparties en 91 espèces. L'indice de la richesse spécifique I/E est de 10,8. Cette valeur est inférieure à celle qui a été notée dans la forêt à *Albizia*. Cette valeur plus basse qu'en recrû signifie qu'en forêt à *Rinorea*, chaque espèce est représentée par un nombre plus petit d'individus. Par rapport à la forêt à *Albizia*, la forêt à *Rinorea* a une biodiversité plus grande.

Les espèces dominantes sont : *Rinorea dentata*, *Triplochiton scleroxylon*, *Piptadeniastrum africanum*, *Tabernaemontana crassa*, *Rinorea batesii*. Quatre espèces sont très abondantes mais ne forment qu'une faible proportion de la surface terrière. Ce sont *Rinorea dentata*, *Tabernaemontana crassa*, *Rinorea oblongifolia*, *Rinorea batesii* (Figure 7). *Triplochiton scleroxylon*, *Piptadeniastrum africanum* sont au contraire deux espèces peu abondantes mais représentées par des gros sujets, ce qui explique leur grand IVI<sub>r</sub> (Figure 7).

Comme en recrû, les dominants en forêt mature se répartissent en plusieurs groupes. Le premier groupe ras-

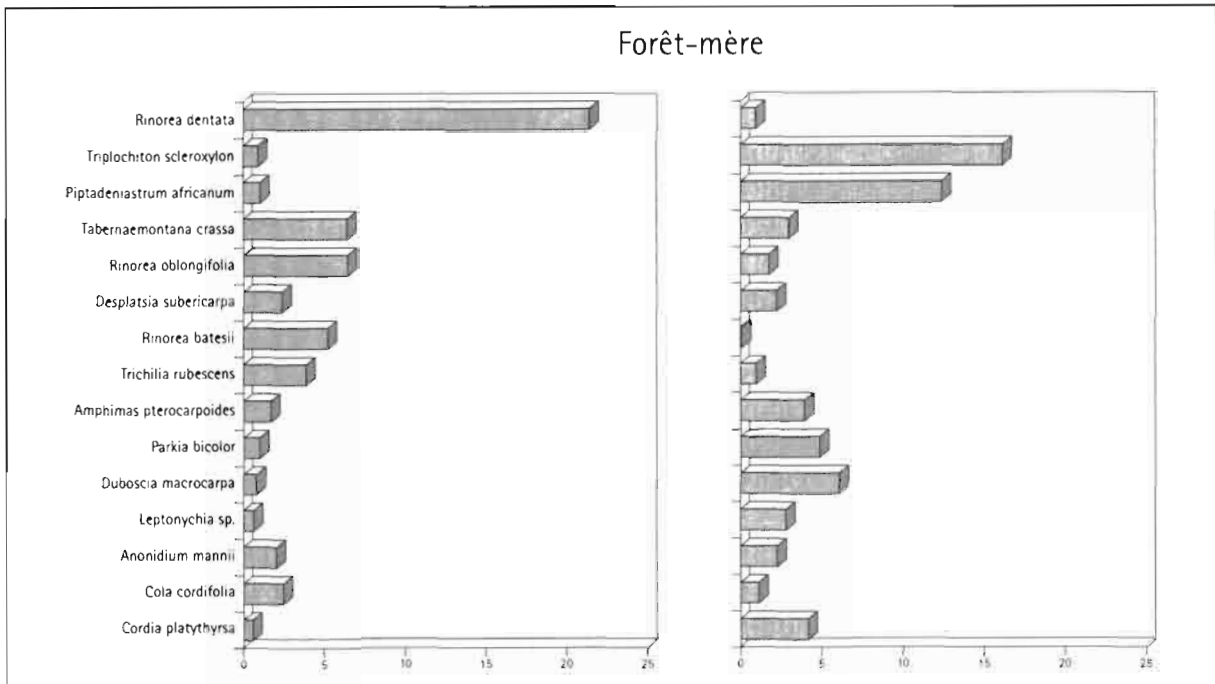


Figure 7 Densité relative et surface terrière des quinze espèces les plus représentatives de la forêt à *Rinorea*.

semble les grands arbres de la forêt semi-caducifoliée. Leur présence dans la strate supérieure indique d'après Letouzey (1985) le stade ultime de l'évolution des recrûs sur savane. Parmi eux, on peut classer: *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba*, *Piptadeniastrum africanum*, *Amphimas pterocarpoides*, *Duboscia macrocarpa*, *Desplatsia subericarpa*, *Parkia bicolor*. Le deuxième groupe comporte les espèces de recrû qui résistent plus ou moins longtemps en forêt âgée. C'est le cas de *Cordia platythyrsa*. Le troisième groupe comporte des espèces exclusives de sous-bois très évolué; ce sont des espèces typiques de forêt mature complètement absentes dans les recrûs. À Kandara, seuls les *Rinorea* sont les représentants abondants de ce groupe. D'autres éléments de ce groupe existent mais sont peu abondants. Ce sont: *Sloetiopsis usambarensis*, *Leptonychia multiflora*, *Dicranolepis* spp. et dans une moindre mesure *Anonidium mannii*.

En définitive, les différences physiologiques et floristiques séparant la forêt à *Albizia* de la forêt à *Rinorea* ressortent nettement si on compare les IVI de quinze espèces les plus représentatives de chacun des deux faciès. En effet les histogrammes des variations des IVI de ces quinze espèces montrent les faits suivants :

1. Le L.D de la forêt à *Albizia* a un IVI (37 pour *Albizia*) environ deux fois plus grand que celui de la forêt à *Rinorea* (23 pour *Rinorea*). Ceci exprime le fait que le phénomène de dominance est plus net en recrû qu'en forêt plus mature. Ici il y a un arbre (*Albizia adianthifolia*) qui cache la forêt. Ce phénomène est moins accentué en forêt âgée où les espèces sont plus diversifiées.
2. Les L.D de la forêt à *Albizia* ne sont pas les mêmes que ceux de la forêt à *Rinorea* plus mature. Si l'on classe par ordre décroissant les quinze premières espèces de plus grand IVI de chaque faciès, on obtient deux lots floristiquement différents (Figures 8 et 9). Deux espèces seulement sont com-

munes. *Tabernaemontana crassa* et *Trichilia rubescens* présentes et importantes dans les deux faciès sont les espèces de sous-bois qui se mettent très tôt en place aux premiers stades du recrû. Contrairement aux pionniers de la voûte elles vont se maintenir en sous-bois où elles régénèrent bien. À ces pionniers de sous-bois se joindront, dans les parties les plus ombragées, lorsque le sous-bois sera assez évolué, les *Rinorea*, *Sloetiopsis usambarensis* et *Diospyros*.

### Variation structurale de la lisière à la forêt âgée

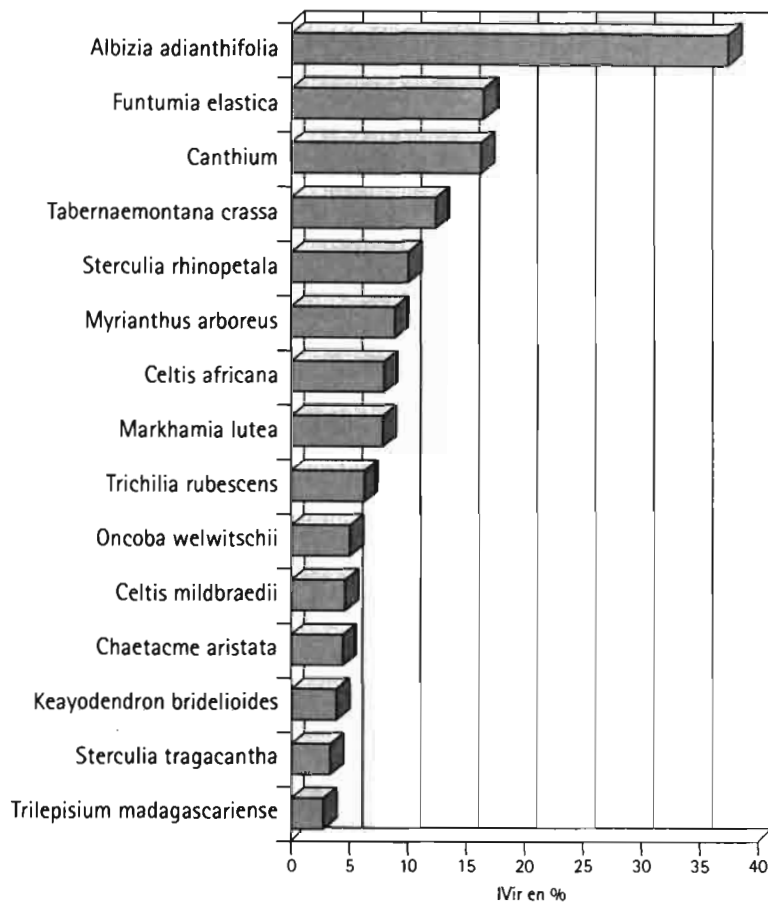
#### Donnée d'une observation visuelle

Un cheminement de la lisière vers l'intérieur de la forêt révèle un fait inattendu: les pionniers sont dispersés sans ordre dans toutes les directions. Les pieds d'*Albizia adianthifolia* situés près de la lisière sont aussi gros que ceux localisés plus à l'intérieur de la forêt. Il en est de même des tiges des autres pionniers: *Canthium* sp., *Chaetacme aristata*, *Cordia platythyrsa*, *Rauvolfia macrocarpa*, *Markhamia lutea*. On n'assiste pas ici à une augmentation de diamètre des individus vers l'intérieur de la forêt comme c'est le cas chez les Okoumés observés dans le littoral congolais (Schwartz, 1996). Visuellement, la physiologie de la forêt à *Albizia* ne varie donc pas sensiblement lorsqu'on progresse vers l'intérieur de la forêt. Il se dégage au contraire une impression d'homogénéité. Cette impression est confortée par la distribution homogène suivant toutes les directions des termitières qu'entourent des gros arbres.

#### Variation de la surface terrière de la lisière à la forêt à *Rinorea*

Pour vérifier l'impression visuelle donnée par la physiologie, nous étudions la surface terrière qui est une donnée objective. La Figure 10 illustre les variations de

### Variation des IVir des 15 principales espèces en recrû



**Figure 8**  
Variation des IVir  
des quinze espèces  
les plus représentatives  
de la forêt à  
*Albizia adianthifolia*.

la surface terrière de la lisière à la rivière. L'allure générale de cet histogramme peut en gros être assimilable à celle du graphe d'une fonction en escalier comportant 4 paliers. Les caractéristiques de ces paliers sont condensées dans le tableau 2.

Le palier 1 correspondant à la lisière est une mince bande où la surface terrière est extrêmement faible. C'est le faciès ligneux le plus jeune, encore en phase d'installation. Sa petite extension est due, d'une part à la faible vitesse de progression en lisière *sensu stricto*, d'autre part à sa résorption par la forêt en lisière *sensu lato*.

Le palier 2 correspondant à la première frange de la forêt à *Albizia* est une bande relativement plus étendue que la première. La surface terrière y est également plus importante. C'est une forêt secondaire jeune. Visuellement, sa physionomie n'est plus différente de celle des autres faciès de la forêt à *Albizia*.

Le palier 3 représente une large bande, avec une surface terrière relativement élevée. Il correspond à la

deuxième frange de la forêt à *Albizia* la plus interne, la plus proche de la forêt à *Rinorea*. C'est une forêt secondaire âgée.

Le palier 4 représente une petite bande, avec des surfaces terrières très élevées. Il correspond à la forêt à *Rinorea* qui est une forêt mature.

Sur chaque palier, les surfaces terrières des parcelles varient en dents de scie. Les amplitudes sur chaque palier sont faibles. Ces variations traduisent d'une part les inégalités de croissance dues à plusieurs aléas (chablis, termitières, pionniers), et d'autre part l'ancienneté des parcelles. On note en particulier que toutes les parcelles de grande surface terrière ( $St > 1 \text{ m}^2$ ) contiennent une grande proportion de pionniers. Par contre les plus basses valeurs de la surface terrière n'apparaissent que dans les parcelles qui n'ont pas de pionniers (Figure 10). Il apparaît que la surface terrière reflète bien l'état de développement de chaque faciès. On peut donc s'en servir pour établir la maturité relative des différents faciès.

Numéro du palier	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>
St <sub>Max</sub> = St maximale en m <sup>2</sup>	0,09	1,2	2,3	3,9
St <sub>Min</sub> = St minimale	0,00	0,5499	0,6982	2
Ecart : St <sub>Max</sub> et St <sub>Min</sub>	0,09	0,650	1,6	0,786
Distance de la lisière (m)	0-30	30-180	180-480	480-540
Type de forêt	Buisson	Forêt à <i>Albizia</i>	Forêt à <i>Albizia</i>	Forêt à <i>Rinorea</i>

**Tableau 2** Caractéristiques des différents paliers P1 à P4.



### Variation des IVir des 15 principales espèces en forêt âgée

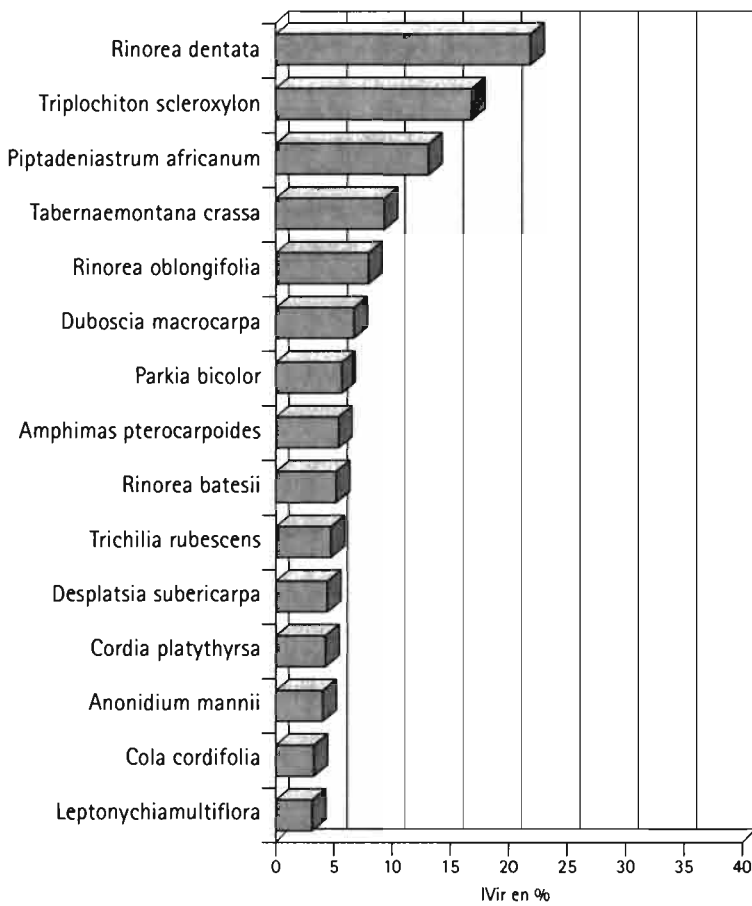


Figure 9 Variation des IVir des quinze espèces les plus représentatives de la forêt à Rinorea.

### Variation de la surface terrière par parcelle de 30 x 10 m

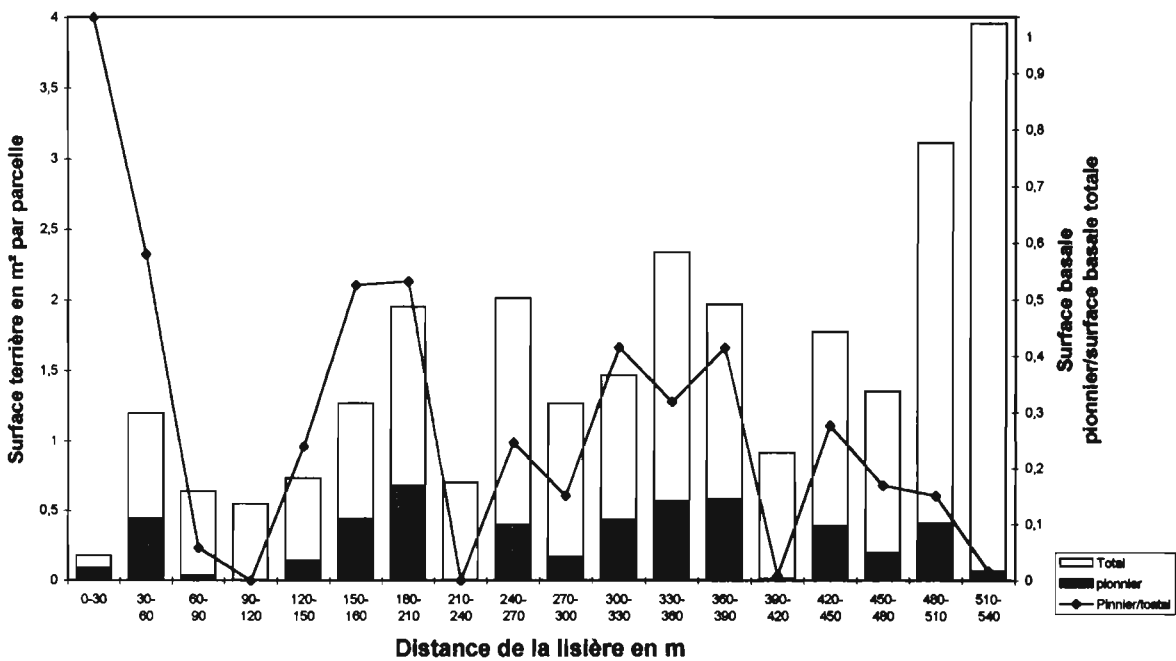


Figure 10 Variation de la surface terrière de la lisière à la rivière.

Les points de la forêt à *Rinorea* ont une surface terrière supérieure à ceux de la forêt à *Albizia*. Dans la forêt à *Albizia*, les points de grande surface terrière qui sont aussi ceux ayant des pionniers sont probablement des pôles de reforestation. Ils sont donc plus forestiers que les points sans pionniers.

## Discussion et conclusion

Le recrû de Kandara s'étend sur plus de 450 m de profondeur. L'allure de l'histogramme (Figure 10) simulait le graphe d'une fonction en escalier suggère que le recrû s'est installé par phases successives et non par une progression continue de la lisière. La plus ancienne phase a mis en place la forêt correspondant au palier 3. La phase la plus récente a généré le recrû correspondant au palier 2. Les forêts correspondantes sont actuellement en phase de maturation. Selon une expression de Spichiger (1975), « elles affirment leur caractère forestier ». La forêt évolue vers un type mésophile plus marqué en éliminant les vestiges du recrû par une régénération d'essences humides. La compétition n'est plus entre flore sèche et flore humide en lisière, mais entre flore éphémère et flore de plus en plus longévive en recrû. Globalement l'importance des pionniers diminue de la lisière à la forêt-mère.

La forêt à *Albizia*, dans sa structure actuelle est l'équivalent des forêts clairsemées à strates inférieures de Marantacées décrites au Congo et observées au Cameroun par Letouzey (1968). Toutefois, dans les forêts à *Albizia*, l'évolution vers les forêts semi-caducifoliées est en cours, il n'y a pas de blocage. D'après leur origine elles sont comparables aux forêts à Okoumés et aux forêts à *Lophira alata*. Elles sont comme les forêts à *Lophira alata* issues d'un embroussaillage rapide. À la différence de l'Okoumé et *Lophira alata*, les *Albizia* sont moins longévives.

Si une installation par simple progression de la lisière est à exclure, le phénomène susceptible d'avoir généré ces forêts est l'essaimage à grande distance. Ce phénomène décrit par Spichiger (1975) est confirmé par Gauthier (1990) et plus récemment par Youta Happi (ce volume). Cet auteur admet plusieurs variantes. Dans la première variante, l'essaimage à longue distance des pionnières entraîne des nodules de reforestation sous le couvert des arbres de savane. Ces îlots élimineront peu à peu la flore de savane préexistante. Ce mode de progression nécessite un couvert ligneux savanicole assez dense. Pour la deuxième variante, l'installation des pionnières se fait en pleine savane parmi les herbes, par un apport massif des semences d'*Albizia*. C'est cette deuxième variante qui a dû se produire à Kandara où la savane est particulièrement pauvre en ligneux savanicoles. Aujourd'hui on observe une abondante régénération d'*Albizia* en savane. Cette espèce douée d'une croissance exceptionnellement rapide peut atteindre une croissance de 2 m par an. C'est probablement autour des *Albizia* que les îlots de reforestation se sont formés. Les termitières semblent avoir joué un rôle important. On observe autour d'elles une grande concentration de gros arbres. Ces termitières seraient les pôles de colonisation plus efficaces que des pieds isolés d'*Albizia*. Elles for-

ment en savane des îlots boisés. Ces îlots se coalescent ensuite. Ce mode d'afforestation peut induire l'embroussaillage très rapide des vastes espaces en l'absence de feux et en présence des porte-graines. C'est ce mode d'embroussaillage qui a généré le recouvrement ligneux des savanes du Texas (Archers, 1990). C'est enfin ce que nous observons actuellement en lisière nord de la forêt semi-décidue où le phénomène peut concerner des centaines de milliers d'hectares. Au Cameroun la zone favorable à une telle extension couvre près de 1 000 000 hectares.

L'importance écologique et économique de ce phénomène est méconnue et délaissée dans les plans d'aménagement forestier. Il constitue pourtant une opération naturelle d'afforestation peu coûteuse. Les forestiers camerounais auraient pu en tirer meilleur parti. Au lieu d'ouvrir de vastes chantiers à coût de milliards, pour planter sans assurance des essences exotiques aux conséquences écologiques imprévisibles, on gagnerait à protéger des feux, dans les zones peu habitées, des parcelles de savane judicieusement choisies. Le salaire de quelques gardes suffirait. On obtiendrait à moindre frais des forêts plus riches et écologiquement plus certaines, suivant le vieux principe de la sylviculture française, « imiter la nature, hâter son œuvre ».

## Références

- Achoundong, G. 1996. Les forêts sommitales au Cameroun. Végétation et flore des collines de Yaoundé. *Bois et Forêts des Tropiques*, 247, 37-52.
- Archer, S. 1990. Development and stability of grass/woody mosaics in a subtropical savanna parkland, Texas, U.S.A. *Journal of Biogeography*, 17, 453-462.
- Aubreville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciation quaternaires. *Adansonia*, 2,1, 16-84.
- Baillon, F. 1996. L'avifaune de la région Tikar (Cameroun). *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 121-122.
- Boulvert, Y. 1990. Avancées ou recul de la forêt Centrafricaine. Changements climatiques, influence de l'homme et notamment des feux. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris Didactiques, ORSTOM, p. 353-366.
- Curtis, J. T. ; McIntosh, R. P. 1951. An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. *Ecology*, 32, 476-496.
- De Foresta. 1990. Origine et évolution des savanes intramyombiennes (R.P. du Congo). II. Apport de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. Paris Didactiques, ORSTOM, p. 326-335.
- Dugerdil, M. 1970. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire. II Note floristique sur les îlots de forêts semi-décidue. *Candollea*, 25, 52, 235-243.

- Eggeling, W. J. 1947. Observations on the ecology of Budongo rain forest, Uganda. *Journal of Ecology*, **34**, 20-87.
- Gauthier, L. 1990. Contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea*, **45**, 625-641.
- Guillaumet, J. L. ; Adjanohoun, E. 1971. La végétation de Côte d'Ivoire. *Le milieu naturel de Côte d'Ivoire*, Éditions de l'ORSTOM, Paris, p. 161-263.
- Hopking, B. 1962. The vegetation of the Olokemeji forest reserve, Nigeria. I. General features and research site. *Journal of Ecology*, **50**, 559-598.
- . 1983. Tropical savannas : successional processes. Dans : F. Bourlière (dir. publ.), *Tropical savannas*, Elsevier, Amsterdam, *Ecosystems of the world*, **13**, 605-616.
- Lebrun, J. 1936. La forêt équatoriale congolaise. *Bull. Agr. Congo Belge*, **27**, 163-192.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique*. Paul Lechevalier, Paris, **49**, 511 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500 000*. Institut de la carte internationale de la végétation/Institut de la recherche agronomique, Toulouse/Yaoundé.
- Miège, J. 1966. Observations sur les fluctuations des limites forêts-savanes en Basse Côte d'Ivoire. *Annales de la Faculté des Sciences*, Dakar, **19**, 149-166.
- Pellissier, R. 1995. *Relation entre l'hétérogénéité spatiale et la dynamique de renouvellement d'une forêt dense humide sempervirente. (Forêt d'Uppangala-Ghâts Occidentaux de l'Inde)*. Thèse. Université Claude Bernard, Lyon I, 236 p.
- Pyravault, J. P *et al.* 1994. Ecotone structure as an indicator of changing forest-savanna boundaries (Linganamakki Region, Southern India). *Journal of Biogeography*, **21**, 581-593.
- Sillans, R. 1958. *Les savanes de l'Afrique centrale. Essai sur la physionomie, la structure et le dynamisme des formations végétales ligneuses des régions sèches de la République Centrafricaine*. Paris, 423 p.
- Spichiger, R. 1975. *Contribution à l'étude des flores sèches et humides sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V-Baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire centrale)*. Thèse. École Normale Supérieure, Paris, 261 p.
- Swaine, M. D. *et al.* 1976. The forest-savanna boundary in West- Central Ghana. *Ghana Journal of Science*, **16**, 1, 35-52.
- Youta-Happi, J. ; Bonvallot, J. La disparition des savanes au centre Cameroun entre 1950 et 1990. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).

# Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,  
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES



Les responsables d'édition adressent leurs sincères remerciements à  
Christian Levêque, Samy Mankoto, Bernard Riéra et Léo Rona-Beaulieu.

Ouvrage publié avec le soutien de :

Centre national de la recherche scientifique, Programme Environnement,  
vie et sociétés, 3, rue Michel-Ange, F-75016 Paris

UNESCO, 7 place de Fontenoy, F-75007 Paris  
Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB)  
Projet PNUD ZAI/97/001-ERAIFT

Ministère des affaires étrangères  
Comité MAB France

IRD (Institut de recherche pour le développement),  
313, rue Lafayette, F-75010 Paris

ISBN 92-3-203753-X  
Mise en page : Valérie Herman  
Impression : Imprimerie Jouve  
Photo de couverture : Lac Tabéré, Adamaoua, Cameroun

© UNESCO 2000