

9. Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en basse Côte d'Ivoire

Daniel-Yves ALEXANDRE
Botaniste ORSTOM,
ORSTOM, 08 B.P. 2002 Abidjan 08, Côte d'Ivoire.

RÉSUMÉ

Des observations sur la germination, la dissémination et la démographie de l'arbuste cicatriciel *Trema guineensis* ont été effectuées dans trois zones de Basse Côte d'Ivoire présentant un gradient d'influence anthropique.

Ces différents caractères permettent d'expliquer la place prépondérante de *Trema guineensis* dans le cas de cycles culturaux associant une jachère suffisamment longue à des cultures sarclées de plus d'un cycle vivrier.

MOTS-CLÉS : Germination — Dissémination — Croissance — Reconstitution — Basse Côte d'Ivoire.

ABSTRACT

Germination, dissemination and growth habits of *Trema guineensis* have been studied in three contrasting areas of Lower Ivory-Coast, differing mostly by nature and intensity of human impact.

Results have been used to tentatively explain the particular place taken by this small weed-tree species in the traditional agricultural bush fallow system.

KEY WORDS : Germination — Dissemination — Growth — Secondary succession — Lower Ivory Coast.

Trema guineensis est un arbuste héliophile à port très caractéristique répondant au « modèle de Roux » (Hallé et Oldeman, 1970, pp. 103 à 108), dont les rameaux horizontaux peuvent présenter une intéressante « réversion spontanée vers l'orthotropie », formant une sorte de réitération atypique. Le genre *Trema*, avec en Amérique *T. micrantha*, est pantropical. C'est partout une espèce « cicatricielle » dominant localement les « brousses secondaires » (Aubréville, 1947).

En basse Côte d'Ivoire, nous distinguons 2 phénotypes nettement différents. Un phénotype « vert », dont les jeunes rameaux sont verdâtres, les grosses tiges brunâtres et les feuilles plutôt petites à bord légèrement ourlé. La floraison de ce type est très précoce; le nombre de fleurs et de fruits, formés à l'aisselle de chaque feuille, élevé; la croissance est moins rapide que celle du type suivant. Ce phénotype est le seul que l'on rencontre à Adiopodoumé sur sables tertiaires.

A Divo, sur sol argileux, on trouve, en mélange avec le précédent, un deuxième phénotype « rouge ». Les jeunes rameaux de ce type sont rouge bordeaux, les vieilles tiges brun sombre à noires; les feuilles sont

assez grandes et leur bord peu ourlé. La floraison de ce type est tardive, ne commençant que sur les individus de plus d'un an, et le nombre de fleurs et de fruits nettement plus faible que sur l'autre type. Ce phénotype a une croissance très rapide.

A Adiopodoumé, un individu du type « vert » a montré les principaux caractères du type « rouge » après une application massive d'engrais azoté. Il se peut donc que ces deux phénotypes aient une origine tropique.

1. LA PLAGE DE *TREMA GUINEENSIS* DANS LA SUCCESSION

Nous avons observé la présence de *Trema guineensis* dans plusieurs stations :

— Dans les chablis naturels de la forêt du Banco, là où le sol a été décapé en surface par l'arrachage des racines superficielles. *Trema* apparaît alors en compagnie d'autres héliophiles : *Musanga*, *Macaranga spp.*,

etc. Notons que dans ces chablis, les zones dont le sol reste intact ne sont pas colonisées par les espèces héliophiles et les plants préexistants peuvent y amorcer une croissance rapide. Là où, au contraire, le sol a été arraché sur une épaisseur importante, il ne s'installe aucune régénération. La toxicité du sol est vraisemblablement en cause (alumine libre) (G. Reversat, com. pers.).

— Dans la région d'Adiopodoumé après défrichage. Nous avons observé encore récemment un important semis de *Trema guineensis* lors de l'extension des champs de l'ORSTOM pris sur une forêt secondaire âgée d'environ 30 ans. Si l'on peut encore trouver cette espèce dans les environs, elle devient cependant de plus en plus rare et, avec elle, les espèces d'écologie voisine : *Musanga*, *Macaranga*... Les recrûs sur cultures sont à l'heure actuelle dominés par des espèces herbacées, en particulier *Eupatorium odoratum* récemment introduit; les espèces ligneuses proviennent le plus souvent de rejets (*Baphia nitida*, *Heisteria parvifolia*, *Albizia* spp., *Glyphaea brevis*...) ou de grosses graines zoochores (*Elaeis guineensis*, *Sterculia tragacantha*...). Parmi les facteurs qui sont à l'origine de cette évolution floristique et structurale des recrûs, le raccourcissement du cycle des jachères est certainement l'un des principaux.

— A Divo, sur le terrain de l'IFCC, où *Trema* est de loin l'espèce dominante des recrûs après destruction de la forêt semi-décidue. Il est associé de façon constante avec *Ceiba pentandra* et *Ricinodendron heudelotii* ainsi que *Solanum torvum*, parfois dominant, et *S. verbascifolium* d'introduction récente. *Carica papaya* et *Musanga cecropioides* contribuent à donner à ces recrûs leur physionomie.

— Dans la région de Taï où l'espèce, présente dans les recrûs, n'est jamais dominante sauf autour des villages. Dans cette région, l'espèce dominante est *Macaranga hurifolia* associé à *M. barteri* (De Namur, ce recueil). Contrairement au *Trema guineensis*, les *Macaranga* n'apparaissent jamais en très forte densité (environ 1/m²). Il semble bien que *Trema* soit en expansion rapide dans cette région.

2. ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DES PEUPELEMENTS DE *TREMA GUINEENSIS*

L'examen d'échantillons de terre prélevés en forêt à Divo et à Adiopodoumé, a montré que des graines de *Trema* sont présentes dans les 5 cm superficiels du sol, donc avant défrichage.

L'extraction est faite par tamisage et séparation densimétrique. Les graines mortes flottent sur l'eau et les gravillons peuvent être séparés des graines viables

dans une dilution de bromoforme. Une simple dissection permet de s'assurer de la viabilité des graines.

La densité moyenne des graines par m² de sol de forêt est de l'ordre de 300 avec localement des densités 10 fois plus fortes. L'étude de ces pics et de leur distribution permet de leur assigner comme origine la plus probable l'emplacement d'un ancien *Trema* depuis longtemps disparu.

Des prélèvements ont été effectués à diverses époques de l'année. Aucune différence dans la densité des graines n'a été décelée. Guevara et Gomez-Pompa (1972), par contre, ne trouvent des graines de *T. micrantha* dans le sol de deux forêts denses (pas des formations secondaires) qu'en mars et mai.

Le nombre de plantules qui apparaissent après défrichage ainsi que leur distribution montrent que ce sont bien les graines présentes dans le sol avant défrichage qui sont à l'origine du recrû. De plus, on note que lors des défrichements au bulldozer, les zones superficiellement décapées sont dépourvues de *Trema*, ce qui montre bien que c'est de cet horizon que proviennent les graines.

Quand les pluies sont suffisantes — les défrichements se font toujours en saison sèche — les premières germinations apparaissent au bout de 4 à 5 semaines et la germination se poursuit pendant 1 à 2 mois. Le taux de germination, estimé par prélèvement de sol, est alors de 70 % environ.

Expérimentalement, avec des graines extraites du sol et aussitôt semées à $\pm 2,5$ cm de profondeur puis arrosées tous les jours, les plantules apparaissent le 11^e jour et la germination se poursuit jusqu'au 30^e jour. Le taux de germination atteint alors ± 80 % (fig. 1).

Dans les recrûs, la densité des semis est très élevée : plus de 200 plantules par m² et, localement jusqu'à 3 000.

Sur le terrain, on ne décèle pas de différence de densité entre les zones brûlées et les parcelles défrichées mécaniquement. Le traitement expérimental des graines avant semis par la chaleur, en étuve sèche à 80 °C, pendant des durées variant de 0 à 18 mm, est de même sans effet sur la germination des graines de *Trema* (fig. 2).

Par contre, alors que les peuplements de *T. guineensis* des zones brûlées sont pratiquement purs, les parcelles non brûlées sont colonisées également par des espèces herbacées (*Cleome*, *Amaranthus*, *Physalis*, *Talinum*...). Ainsi sans avoir d'effet direct sur la germination, le feu peut se montrer un facteur favorable au recrû à *Trema* en éliminant une certaine compétition. Les attaques d'insectes qui peuvent détruire les jeunes plantules sont également très rares après brûlis, ce qui est un autre effet positif du feu.

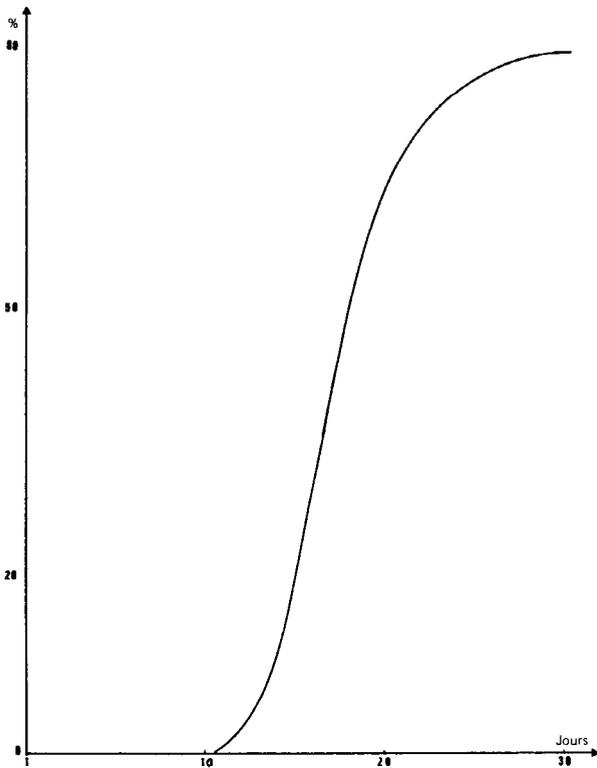


FIG. 1. — Germination de *Trema guineensis*. Graines extraites du sol : 750.

La croissance initiale de *Trema* n'est pas très rapide. Elle se montre nettement plus faible que celle des espèces herbacées concurrentes qui germent, en outre, plus rapidement (souvent des espèces à cycle en C4, *Amaranthus*... (Gomez-Pompa et Vazquez-Yanes, 1974).

Expérimentalement à Adiopodoumé, en compétition avec *Panicum maximum*, nous avons observé que pour une faible densité de la graminée, la germination de *Trema* n'est pas entravée mais que les plantules, rapidement surcimées, sont éliminées. Pour une forte densité de *Panicum*, la germination de *Trema* est entravée. Si on arrache le *Panicum* alors qu'il atteint le stade floral, on voit alors apparaître des plantules de *Trema*, preuve que des graines sont restées viables. On voit là toute l'importance que peuvent avoir les pratiques culturales (âge de la jachère, brûlis, désherbage ou sarclage) sur l'installation de l'arbuste au moment de l'abandon du champ.

La phase de croissance rapide du *Trema* peut apparaître 6 mois après le défrichement. La hauteur des arbustes est alors de 50 cm environ. A 1 an, le peuplement atteint 6 m de haut, ce qui représente une croissance de près de 1 m par mois. Les individus surcimés disparaissent alors ainsi que les branches

basses. A 3 ans, le peuplement a atteint son plein développement : 8 m à Adiopodoumé (type vert), plus de 11 m à Divo (type rouge). C'est à cet âge que l'on voit souvent apparaître le « dépérissement ».

C'est un processus qui apparaît en saison sèche et prend parfois une allure contagieuse mais pas toujours. L'arbuste se dessèche à partir de la cime, mais une période pluvieuse peut faire apparaître un rejet basal à croissance très rapide, dont la longévité n'excède cependant pas une année. Les individus en peuplement ne dépassent ainsi qu'exceptionnellement l'âge de 6 ans. Il convient néanmoins de remarquer que les individus isolés semblent atteindre une plus grande longévité, peut-être plus de 10 ans.

Lors du dépérissement, les arbustes sont attaqués par de nombreux parasites animaux (Cérambicides dans le tronc) ou végétaux (Loranthacées et surtout un champignon non identifié sur les racines). La mort des arbustes ne semble cependant pas liée à aucun de ces parasites qui seraient des parasites de faiblesse, n'attaquant pas les jeunes en pleine croissance. Nous considérons qu'il s'agit plutôt d'un phénomène de sénescence normale, peut-être surtout au niveau des racines comme semblent l'indiquer les crises au moment de la sécheresse. Selon F. Kahn (com. pers.), la mort au moment où le volume racinaire ne peut plus augmenter serait une des caractéristiques des arbres pionniers.

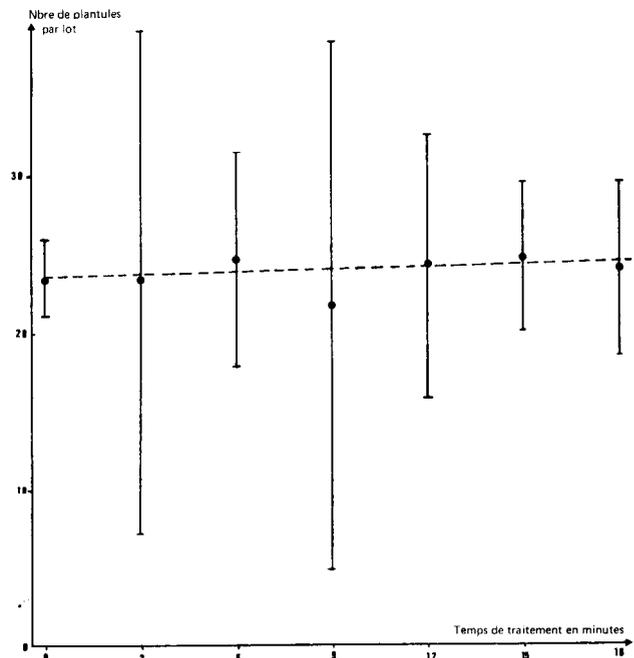


FIG. 2. — Effet d'un traitement par la chaleur sèche (80 °C) sur la germination de *Trema guineensis* 4 × 30 graines par traitement).

Des remarques analogues ont été faites par d'autres comme Horn (1974). La plasticité architecturale des espèces secondaires est insuffisante pour leur permettre de se survivre. Ainsi que le note Kahn, les espèces pionnières appartiennent toutes aux modèles structuraux les plus simples et les moins plastiques.

3. QUELQUES CARACTÈRES BIOLOGIQUES

Le fruit de *T. guineensis* est une petite drupe violet foncé/noire à maturité. Le phénotype « vert » produit des fruits toute l'année avec un maximum en décembre-janvier, suivi du minimum en avril. Le phénotype « rouge » peu productif peut également porter des fruits mûrs toute l'année mais avec un maximum en décembre.

Ainsi que Trejo-Perez (1976) en Amérique du sud sur *T. micrantha*, nous observons de nombreux oiseaux consommant les fruits mais les espèces que nous voyons le plus régulièrement (*Pycnonotus barbatus* Desfontaines et *Zosterops senegalensis* Bonaparte) sont des espèces qui ne sont généralement rencontrées qu'en milieu ouvert (Bannerman, 1953). L'attraction des oiseaux par un fruit presque noir semble inhabituelle (Van Der Pijl, 1972). D'après nos observations, cette couleur se rencontre, en Côte d'Ivoire, plutôt chez les espèces disséminées par des chauves-souris (cf. *Strombosia glaucescens*, *Scytopetalum tieghemii*...). L'attraction des oiseaux est peut-être renforcée par l'abondance et la régularité de la fructification (Janzen, 1969, Smythe, 1970).

La graine est subsphérique et mesure en moyenne 1,6 mm d'épaisseur, 2 mm de long et autant de large. Le tégument extrêmement dur possède des ornements spécifiques et protège la graine lors de son transit dans le tube digestif des oiseaux disséminateurs.

La production de fruits est importante. Nous avons en effet estimé la production totale de fruits pour un peuplement de 3 ans (type vert) à 100 000 fruits par m², estimation basée sur le nombre de nœuds et le nombre de fruits moyen par nœud. Si l'on tient compte du taux de parasitisme qui est de l'ordre de 50 %, chaque m² de peuplement de *Trema* peut ensemencher 166 m² de terrain à raison de 300 graines/m², ce qui est considérable. A titre de comparaison, chez *Macaranga barteri* l'entrée en production ne se fait pas avant la 5^e année; chez *M. huriifolia* il faudrait, d'après de Namur, 3 ans pour que les arbustes atteignent la maturité. Chez ces deux espèces le nombre de fruits produits est au moins 10 fois plus faible que chez *Trema*, ce qui s'explique par le poids des graines (± 20 mg) (Harper et al., 1970), et le taux de parasiti-

tisme avoisine 100 % dans tous les échantillons récoltés. Ces observations expliquent la relative rareté des graines de *Macaranga* dans le sol.

Les graines de *Trema* qui sont dispersées ou qui tombent sous les semenciers ne germent pas. Un ou plusieurs facteurs externes les maintiennent donc en dormance jusqu'à disparition du couvert végétal, propriété commune à de nombreuses espèces des stades pionniers (Budowski, 1965). Parmi les facteurs du milieu modifiés par l'ouverture de la végétation, le spectre de la lumière semble être un des facteurs, sinon le facteur le plus important (Gorski, 1975). La perturbation du sol, comme le montrent nos observations au Banco ainsi que les expériences de Keay (1960) ou Bell (1970), est également importante. C'est en favorisant l'aération du sol que la perturbation du sol pourrait agir (Müllverstedt, 1963). L'élévation de température lors du passage du feu est également un facteur de levée de dormance chez quelques espèces (Vazquez-Yanes, 1974, Ponce de Leon, 1976) mais nos observations et nos expériences montrent que ce n'est pas le cas chez *Trema* (fig. 2). Le feu est surtout un facteur de destruction des graines sensibles, qui ne favorise le *Trema* que parce que ses graines sont plus résistantes que la plupart (Went et al., 1952, Brinkmann et Vieira, 1971, Day, 1972).

4. ESSAI D'INTERPRÉTATION DE LA DISTRIBUTION DE *TREMA GUINEENSIS*

D'après bon nombre d'auteurs dont Aubréville (*loc. cit.*), la dominance d'un recrû par une espèce plutôt que par une autre est le fait du plus pur des hasards. Quand on considère les chablis spontanés en forêt naturelle, on comprend que leurs caractères largement imprévisibles puissent permettre la coexistence d'un grand nombre d'espèces cicatricielles, qui n'y ont d'ailleurs pas là leur optimum écologique. Par contre, lorsqu'on considère les recrûs de jachères, on est amené, aussi bien en considérant la dominance quasi totale de telle espèce dans telle région qu'en constatant, au fur et à mesure de l'évolution de l'emprise humaine et des façons culturales, un remplacement d'une espèce par une autre, à chercher là les raisons qui pourraient permettre d'expliquer ces observations.

En quoi les caractéristiques écologiques de *Trema guineensis* peuvent-elles permettre d'expliquer sa disparition autour d'une grande ville, dans la région d'Adiopodoumé, ou au contraire son extension dans la région de Taï ?

Bien des auteurs tels que Keelman (1969), Rappaport (1971) ou Moody (1974) ont montré que la pratique

des jachères forestières avait pour raison d'être essentielle la lutte contre les mauvaises herbes. Dans le nord de la Côte d'Ivoire, Peltre (com. pers.) arrive à la même conclusion concernant l'abandon des champs, malgré la différence des conditions écologiques.

Dans la région de Taï, le cycle cultural classique ne comportait naguère encore qu'une seule mise en culture suivie de l'abandon immédiat des champs. Ce cycle répondait aux exigences de l'unique culture : le riz, espèce faiblement compétitive à l'égard des mauvaises herbes et qui, par son cycle court, n'en freine pas le développement. A cet abandon précoce coïncide un recrû à *Macaranga* spp. L'actuelle stabilisation des villages et l'introduction, même à petite échelle, d'autres plantes vivrières, conduisent à un allongement de la période de culture coïncidant avec le développement de *Trema*.

Dans la région de Divo, par ailleurs bien différente à maints égards, la culture traditionnelle est une poly-culture associée. Le cycle prolongé de la plupart des espèces cultivées (supérieure à l'année : manioc, bananes, taros...), ainsi que le pouvoir herbicide élevé de plusieurs d'entre elles (maïs, manioc...) autorisent un cycle de culture de plusieurs années, également suivi d'une longue jachère. A ces pratiques on trouve associés des recrûs à *Trema guineensis*.

Les mêmes pratiques culturales étaient utilisées dans les environs d'Adiopodoumé avant le développement explosif de la population et les mêmes espèces y étaient cultivées. *Trema* était là aussi dominant. Le manque de terre actuel a contraint l'agriculteur à raccourcir les jachères et avec ce raccourcissement se sont développés les recrûs herbacés.

On peut donc dire que dans l'ordre des perturbations croissantes, *Trema* tient une place intermédiaire entre les *Macaranga* de Taï et les herbacées d'Adiopodoumé. Cette classification illustre la tendance, par ailleurs souvent décrite, au remplacement des espèces à production de graines petites mais très nombreuses par des espèces à graines de plus en plus grosses et de moins en moins nombreuses quand on se rapproche des conditions climatiques. Dans cette échelle, entre *Trema guineensis* et les herbacées, on pourrait placer le *Solanum* ainsi que le parasolier (*Musanga cecropoides*) et, à l'opposé, une espèce à graines dormantes mais de grosse taille : *Riciodendron heudelotii*.

5. DISCUSSION ET CONCLUSION

Grâce à son entrée en production précoce et au grand nombre de graines produites, *Trema guineensis* peut se contenter d'une durée de jachère relativement

courte mais une réduction excessive de cette durée conduit à son remplacement par les espèces à pouvoir reproducteur encore plus grand, à croissance initiale importante, à germination rapide et relativement insensibles à la sécheresse (plantes en C4).

La jachère prolongée permet le surcimage des herbacées, leur disparition et la diminution du nombre de graines viables dans le sol. De plus, l'accumulation dans le temps de matériaux ligneux permet un brûlis plus intense, seul capable de détruire les graines sensibles.

La relative lenteur de la germination de *Trema guineensis* et son taux partiel permettent la survie d'un nombre de graines suffisant après quelques sarclages. Sur ce point *Musanga* se montrerait plus favorisé mais son entrée en production tardive suppose une jachère très longue. *Macaranga*, au contraire, avec son petit nombre de graines, ne peut supporter aucun sarclage mais, dans le cas où aucun désherbage n'est effectué, il est favorisé par sa plus grosse graine qui lui permet de survivre à une courte période d'ombrage et de démarrer plus rapidement. Sa faible précocité ne s'accommode que de jachères assez longues.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 4 décembre 1978.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (A.), 1947. — Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Bois For. Trop. 2 : 24-35.
- BELL (C. R.), 1970. — Seed distribution and germination experiments, in : « A Tropical Rain Forest », Odum ed., D : 177-182.
- BANNERMAN (D. A.), 1953. — The birds of West and Equatorial Africa. — Oliver et Boyd ed., London, 2 vol., 1526 p.
- BRINKMANN (W. L. F.) et VIEIRA (A. N.), 1971. — The effect of burning of germination of seeds at different soil depths of various tropical tree species. *Turrialba* 21 : 77-82.
- BUDOWSKI (G.), 1965. — Distribution of tropical american rain forest species in the lighth of successional processes. *Turrialba* 15 : 40-42.
- DAY (B. E.), 1972. — Non chemical weed control, in « Pest Control Strategies for the Future ». N.A.S. : 330-338.
- GOMEZ-POMPA (A.) et VAZQUEZ-YANES, 1974. — Studies on the secondary succession of tropical lowlands : the life cycle of secondary species. Proc. 1st Int. Cong. Ecol., La Haye : 336-342.

- GORSKI (T.), 1975. — Germination of seeds in the shadow of plants. *Phys. Plant.* 34 : 342-346.
- GUEVARA (S.) et GOMEZ-POMPA (A.), 1972. — Seeds from surface soil in a tropical region in Vera-Cruz, Mexico. *J. Arnold Arboretum Harvard Univ.* 53 : 312-335.
- HALLE (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. — Masson ed., 178 p.
- HARPER (J. L.), LOVELL (P. H.) et MOORE (K. G.), 1970. — The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1 : 327-356.
- HORN (H. S.), 1974. — The ecology of secondary succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5 : 25-38.
- JANZEN (D. H.), 1969. — Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23 : 1-27.
- KEAY (R. W. J.), 1960. — Seeds in forest soil. *Nigeria Forest Inf. Bull. N S.* 4.
- KEELMAN (M. C.), 1969. — Some environmental components of shifting cultivation in upland Mindanao. *J. Trop. Geogr.* 28 : 40-56.
- MOODY (K.), 1974. — Weeds and shifting cultivation. Shifting cultivation and soil conservation in Africa. *F. A. O. Soils Bull.* n° 24.
- MÜLLVERSTEDT (R.), 1963. — Recherches sur les causes de l'accroissement de la levée des mauvaises herbes après le désherbage mécanique. *Weed Res.* 3 : 298-303.
- PIJL (L. van der), 1969. — Principles of dispersal in higher plants. Springer, New York, 153 p.
- PONCE DE LEON (L.), 1976. — Etude de l'écophysiologie de la germination chez quelques espèces savanicoles et forestières de Lamto. *Bull. Liaison Chercheurs de Lamto*, mars 1976.
- RAPPAPORT (R. A.), 1971. — The flow of energy in an agricultural society. *Scientific American* 225 (3) : 116-132.
- SMYTHE (N.), 1970. — Relationship between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Natur.* 104 (935) : 25-35.
- TREJO PEREZ (L.), 1976. — Disseminacion de semillas por aves en « Los Tuxtlas », Vera-Cruz. In « Regeneracion de selvas », A. Gomez-Pompa et al. ed. : 447-470.
- VAZQUEZ-YANES (C.), 1974. — Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus*. *Turrialba* 24 (2) : 176-179.
- WENT (F. W.), JUHREN (G.) et JUHREN (M. C.), 1952. — Fire and biotic factors affecting germination. *Ecol.* 33 : 351-364.