

Some Aspects of the Seasonal Ecologic Periodicity
and Plant Activity in an Evergreen Rain Forest
of the Ivory Coast

F. Bernhard-Reversat¹, C. Hutte¹ and G. Lemee²

Some researches have been undertaken since 1966 on the primary production of a natural forest of the southern Ivory Coast: the Banco National Park in the vicinity of Abidjan.

A poor ferrallitic soil has originated from a sandy substrate and supports a "Psammohygrophilic" forest described under the name of *Turraeanthus africana* - *Heisteria parvifolia* Association, which covers a plateau notched with narrow valleys.

The climate, of subequatorial type, is characterized by a double alternance of very rainy and relatively dry seasons with unequal duration and intensity. Solar radiation and temperature show a single annual alternance, with a maximum in the main dry season (November to May) and a minimum in the short dry season (August). These different combinations of hydric and energetic factors result in four very different seasons.

1 - Evolution of soil water content.

The water content at field capacity represents about 480 mm of rain between depths of 0 to 230 cm. It is reduced to 345 mm by the middle of the main dry season. The seasonal variation is 50% in the upper 100 cm, only 24% between 130 and 230 cm, 17% between 480 and 580 cm. At the beginning of rainy seasons, replenishing occurs quickly from the surface of the soil while the deep horizons still keep drying.

2 - Effective evapotranspiration (ETR).

When water was not draining deeper than 230 cm, ETR has been calculated from rain records and variations of soil water content. It may vary between 5 and 35 mm per week; the highest values, observed at the beginning and the end of the main dry season, are comparable with the potential evapotranspiration (ETP). During the small dry season, the ETR is only a little different from the ETP.

3 - Litter fall.

The annual fall of leaf litter averages 8,2 t/ha, with eight months of important defoliation (Oct. to May)

¹Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, Côte-d'Ivoire

²Laboratoire d'Ecologie végétale, Faculté des Sciences
91 - Orsay, France.

O. R. S. T. O. M. 16 JUL 1974

Collection de Référence

n° 6955 Bot.

and four months of reduced defoliation (June to Sept.). The maximum occurs in January-February, the minimum in August. There is no correlation with precipitation, but the correlation is strongly significant with incident radiation ($r=0,79$). In fact, maxima of the various species do not coincide and they spread out from October to May.

The fall of flowers and fruits is about 1 t/ha in a year and follow the same periodicity as the leaves.

With branches and twigs the total litter amounts to 11 to 13 t/ha/year.

4 - Mineral elements contribution by total litter.

The major bioelement content of the litter being, on the plateau site, roughly the same through the year, the monthly curve of litter contribution is close to that of litter fall. It is, for one year, 170 kg N, 8 kg P, 28 kg K, 60 kg Ca and 51 kg Mg per ha.

5 - Litter decomposition.

Mensual decomposition coefficients show a relation with pluviosity and with litter fall. The soil mesofauna, which contributes to this disparition, is much more important in the litter during the wet season than during the dry season.

6 - Diameter growth of trees.

Maximal growth is found at the beginning of the main rainy season (basal area increases of 1, 1 dm²/ha weekly); it regularly diminishes and eventually stops during the great dry season, with sometimes a shrinkage being observed, caused by internal water deficit. The correlation between growth and ETR is highly significant ($r = 0,78$): these two processes are linked with radiative energy and soil water availability.

With respect to this complex climatic rhythm the adjustment of biological rhythms is diversified at the species and even the individual levels, whereas a distinct seasonal rhythm establishes itself at the level of the biocoenotic entity. On account of dissimilar characters of seasons and different taxonomic composition of forest phytocoenoses, the same annual periodicity could not be found in all equatorial or subequatorial forests; a natural classification could come out of a comparison of their ecological and biological periodicity.

Quelques Aspects de la Périodicité Ecologique et
de l'Activité Végétale Saisonnière en Forêt Ombrophile
Sempervirente de Côte-d'Ivoire

F. Bernhard-Reversat¹, C. Huttel¹ et G. Lemee²

¹Centre O.R.S.T.O.M. d'Adiopodoumé, Abidjan, Côte-d'Ivoire

²Laboratoire d'Ecologie végétale, Faculté des Sciences,
91 - Orsay, France

Des études sur la productivité primaire de la forêt ombrophile sempervirente de Côte-d'Ivoire sont entreprises depuis 1966 par l'Office de la Recherche scientifique et technique outre-mer (O.R.S.T.O.M.) dans le cadre du Programme biologique international. Deux forêts ont été choisies comme représentatives des deux principaux types forestiers de la basse Côte-d'Ivoire: le parc national du Banco et la forêt classée de Yapo.

Le présent exposé concerne la seule forêt du Banco, située à 4 km à l'Ouest d'Abidjan, sur sables détritiques continentaux d'âge tertiaire. Le relief consiste en un plateau ondulé découpé par des vallons étroits. Deux stations ont été choisies pour les études intensives, l'une sur le plateau, l'autre en fond de talweg. Le première sera seule envisagée ici.

La végétation arborescente comprend en moyenne par ha 280 arbres de circonférence supérieure à 40 cm, avec une surface terrière de 35 m². Le nombre des espèces ligneuses est en moyenne de 65 par ha. Les espèces les plus abondantes sur le plateau sont Turraeanthus africana, Dacryodes klaineana, Coula edulis, Allanblackia parviflora, Strombosia glaucescens. Les études phytosociologiques faites par G. Mangenot (1955) dans la forêt ivoirienne ont conduit celui-ci à considérer la végétation de la forêt du Banco comme représentative d'un groupement localisé aux sables de la partie orientale du pays lagunaire ivoirien; il a donné à cette forêt "psammohygrophile" le nom de Turraeantho-Heisterietum, du nom de deux espèces caractéristiques et abondantes: Turraeanthus africana et Heisteria parvifolia.

I - Description du climat

Les moyennes mensuelles des précipitations sont calculées d'après 33 ans de relevés de l'ASECNA à l'école forestière du Banco; les données de la durée d'insolation et les températures moyennes mensuelles nous ont été fournies par le laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM d'Adiopodoumé, situé à une quinzaine de km de la forêt du Banco; ces dernières sont calculées sur 10 ans.

Le diagramme des précipitations mensuelles (Fig. 1A) montre deux saisons des pluies bien marquées, l'une dont le maximum est en juin (grande saison des pluies) et l'autre dont le maximum est en octobre (petite saison des pluies), séparées par deux saisons sèches de novembre à mai et en août.

La durée journalière de l'insolation (Fig. 1B) n'est jamais très élevée: d'octobre à mai elle varie entre 4, 5 et 6,5 heures; de juin à septembre elle est plus faible, entre 2 et 4 heures, avec un minimum en août.

Le rayonnement solaire total varie entre 240 cal cm² jour en grande saison des pluies, en juin-juillet, plus de 550 cal cm² jour vers la fin de la grande saison sèche en mars-avril; un minimum relatif s'observe en décembre-janvier.

L'amplitude de variation annuelle des températures moyennes (Fig. 1C) est faible, inférieure à 4° C. Les mois les plus chauds, de février à mai, ont une température moyenne de 27° ou 28° C. Cette moyenne décroît de mai à août, mois pour lequel elle est de 24, 3° C, puis augmente de nouveau.

Les deux saisons sèches sont donc sensiblement différentes pour l'ensoleillement et la température, et ces deux facteurs définissent deux saisons dans l'année; par

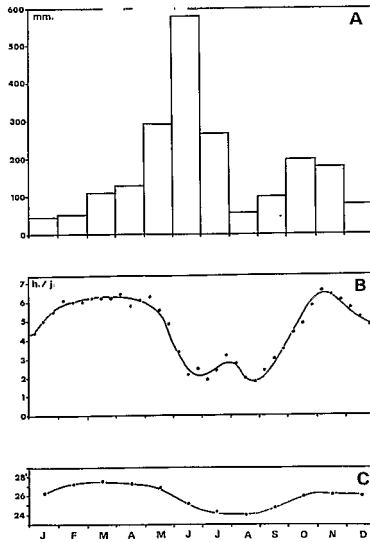


Fig. 1. A. Précipitations moyennes mensuelles. Moyennes calculées sur les 33 dernières années d'après les relevés de l'ASECNA effectués à l'école forestière du Banco.
 B. Insolation journalière. Moyennes calculées par décades sur les dix dernières années.
 C. Températures moyennes mensuelles. Moyennes calculées sur les dix dernières années.
 (B, C. : Relevés effectués par le laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM à Adiopodoumé).

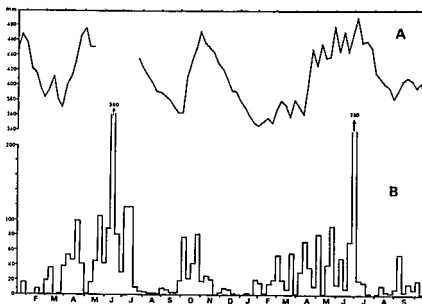


Fig. 2. Evolution saisonnière de la réserve d'eau dans le sol entre 0 et 2,3 m (A) et pluviosité hebdomadaire sous couvert (B) en 1969-70 dans la forêt du Banco.

380 mm à la fin de la petite saison sèche.

La reconstitution de la réserve hydrique du sol au début des saisons pluvieuses est rapide: elle est réalisée en un mois.

2 - Variations du profil hydrique (Fig. 3).

Les variations d'humidité sont maximales au voisinage de la surface où la densité des racines est la plus élevée (C. Huttel 1968).

Au début des saisons des pluies, la recharge se fait rapidement depuis la surface, de telle sorte que les horizons superficiels se réhumidifient alors que les horizons profonds continuent encore de s'assécher.

L'amplitude de variation est de l'ordre de 50% dans les 127 cm supérieurs (niveaux A, B et C, Fig. 3), mais n'est plus que de 24% dans la tranche de sol de 127 à 230 cm (niveau D). Le tube de 6 m mis en place ultérieurement a permis de constater qu'à la profondeur de 480 à 580 cm la seule variation notable est le passage, avec un mois et demi de retard sur les horizons superficiels, des masses d'eau de la saison des pluies (niveau E). Dans cette tranche de sol peu exploitée par les racines et faiblement atteinte par les eaux de pluie, l'amplitude de variation n'est plus que de 17%.

III - Estimation de l'évapotranspiration réelle (ETR)

A partir des mesures hebdomadaires des précipitations et de l'humidité du sol on a pu calculer la quantité d'eau perdue par évapotranspiration à partir du couvert forestier. Les précipitations sont recueillies par 24 pluviomètres de 500 cm² de surface répartis au hasard sur 300 m² de forêt. Les variations du stock d'eau du sol soustraites algébriquement des précipitations nous donnent l'ETR. Cette ETR n'étant pas compte de l'interception des précipitations par le couvert végétal, est calculée par défaut. Par cette méthode, il nous est impossible de la calculer pour les périodes de fortes précipitations pendant lesquelles une grande partie de l'eau percole le sol au-delà de 2,50 m.

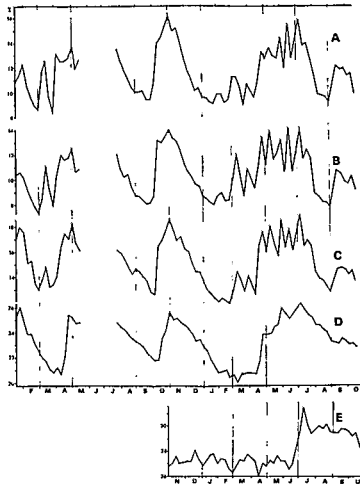


Fig. 3. Evolution de l'humidité du sol en pourcentage volumique en 1969-70.

Mesures hebdomadaires.

A : 0 à 27 cm

D : 127 - 230 cm

B : 27 à 67 cm

E : 480 - 580 cm

C : 67 à 127 cm

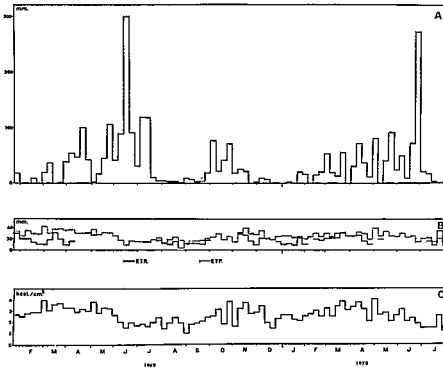


Fig. 4. A. Précipitations en mm sous couvert dans la forêt du Banco.

Mesures hebdomadaires.

B. ETR hebdomadaire en mm calculée pour la forêt du Banco, ETP hebdomadaire en mm mesurée à Adiopodoumé par le laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM.

C. Rayonnement global hebdomadaire en kilocalories par cm^2 mesuré à Adiopodoumé par le laboratoire de Bioclimatologie de l'ORSTOM.

précipitations pendant les saisons sèches.

Pour la période étudiée, les variations des précipitations et de l'ETR définissent les saisons suivantes:

(1) Mesures effectuées par pesée en continu d'un monolithe de terre (60 x 60 x 65 cm) avec une couverture herbacée rase (M. Eldin 1968).

- saison sèche en février-mars 1969;
- saison humide s'installant probablement dès le début avril 1969 et persistant jusqu'au début août 1969;
- saison sèche en août-septembre 1969, très marquée sur la courbe des précipitations, mais où l'ETR n'accuse qu'une faible différence par rapport à l'ETP;
- saison humide d'octobre à début novembre 1969;
- saison sèche entrecoupée d'épisodes humides de novembre 1969 à avril 1970.

La comparaison ETR-ETP permet ainsi de mieux définir sur le plan biologique la durée et l'intensité des périodes sèches.

IV - Chute de litière

1 - Litière de feuilles

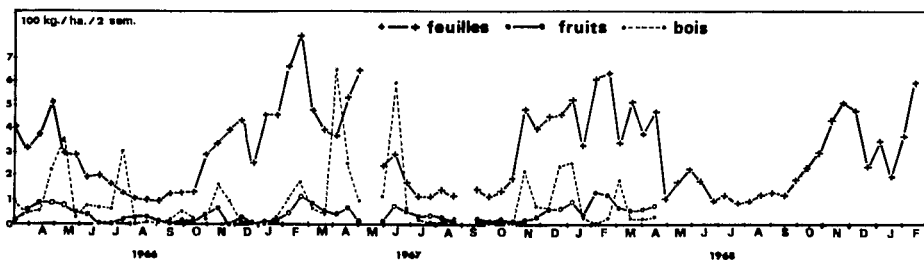


Fig. 5 . Chute de litière exprimée en quintaux par ha de forêt en deux semaines, d'avril 1966 à février 1969.

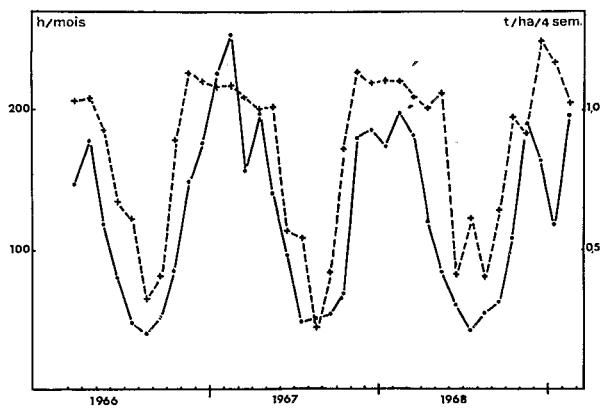


Fig. 6 . Comparaison des variations de la chute de litière (trait plein) et du nombre d'heures d'insolation par mois (trait pointillé).

respectivement pendant la grande et la petite saison sèche. La Figure 6 montre par contre une certaine correspondance entre la courbe de chute de feuilles et celle du nombre d'heures d'insolation par mois. Il semble donc que la défoliation soit liée à l'influence de l'énergie lumineuse plutôt qu'aux précipitations: la corrélation est fortement significative ($r = 0,79$ pour une période de 36 mois) entre la chute de feuilles et l'insolation mensuelle.

Il est possible qu'un rayonnement fort produise une accélération de la sénescence et de l'abscission des feuilles des strates supérieures qui le reçoivent directement.

Njokue (1963-1964) affirme de même le phénomène saisonnier de la chute de feuilles au Nigeria n'est pas lié aux pluies. Il montre d'autre part que la production de feuilles chez de jeunes plants d'arbres est sensible à une variation d'une heure de la photopériode et Longman (1966) confirme l'importance de ce phénomène dans la croissance des arbres d'une forêt tropicale. En basse Côte-d'Ivoire l'amplitude annuelle des variations de la photopériode est seulement de 35 minutes et son influence sur la défoliation des arbres reste hypothétique.

2 - Chute de fruits et de fleurs

La quantité annuelle de fruits et de fleurs récoltés a été pour deux années de mesures respectivement de 0,98 et 1,22 t/ha. Ces chiffres sont certainement inférieurs à la production réelle, car les fruits sont consommés par les animaux dès leur chute et même avant celle-ci. La chute de fleurs et de fruits suit la même périodicité que la défoliation, bien que cela apparaisse moins nettement (Fig. 5): la plus grande partie de ces organes tombe pendant la grande saison sèche avec un maximum en février.

3 - Chute de bois

Les quantités mesurées pendant deux ans sont de 2,20 et 2,96 t/ha avec une très faible précision due à une surface de récolte insuffisante en égard à l'irrégularité de la chute des branches. Nous avons observé que la quantité de bois tombe était importante pendant les tornades (Avril-Mai particulièrement, mais occasionnellement les tornades peuvent se produire à toute époque) et d'autre part pendant les périodes pluvieuses (Juin-Juillet, Octobre), car le bois pourri sur pied tombe quand il est gorgé d'eau.

V - Apport d'éléments minéraux par la litière

Des dosages ont été faits régulièrement au cours de l'année sur la litière, afin d'estimer, en y ajoutant les éléments apportés grâce au pluviolessivage (dont la mesure est en cours), la circulation annuelle d'éléments

entre la végétation et le sol. On a ainsi calculé que l'apport total (feuilles, fruits, fleurs et bois) était, en un an et pour un hectare, de 170 kg d'azote, 8 kg de phosphore, 28 kg de potassium, 60 kg de calcium et 51 kg de magnésium¹.

Les courbes de la quantité d'éléments apportés par la litière de feuille au cours de l'année (Fig. 7) se rapprochent beaucoup de la courbe de chute de feuilles, car les variations de teneur de la litière en ces éléments au cours de l'année sont moins importantes que celles de la quantité de litière. Ainsi la plus grande part des éléments minéraux est apportée au sol entre octobre et mai.

VI - Décomposition de la litière

Ce terme est pris ici au sens large, synonyme de disparition. Il a été montré fréquemment (Jenny et al. 1949, Laudelout et Meyer 1954, Nye 1961, Madge 1965) que dans les forêts tropicales humides la disparition de la litière est très rapide; il en est de même au Banco, où le coefficient de Jenny, corrigé par Nye (1961) et défini par le rapport de la chute de litière annuelle à la quantité moyenne de litière accumulée sur le sol, est de 3,3 dans le site décrit ici, et peut être plus élevé dans d'autres sites.

Cette décomposition rapide est due aux conditions favorables toute l'année. En 1969-70, l'humidité de la litière accumulée sur le sol a été mesurée. En un an l'humidité (exprimée par rapport au poids humide) n'a jamais été inférieure à 34%; elle n'atteint cette valeur qu'en décembre et janvier et reste supérieure à 40% pendant le reste de l'année. L'humidité maximum de la litière se situe entre 70 et 80% et on constate que cette valeur peut être atteinte très rapidement: en effet la quantité d'eau nécessaire pour passer de 35 à 75% d'humidité correspond, pendant la période où la litière est la plus abondante (3 t/ha), à l'équivalent d'un apport d'eau d'environ 0,7 mm.

La méthode utilisée pour étudier les variations saisonnières de la disparition de la litière est basée sur le calcul d'un coefficient mensuel de décomposition à partir des données de la chute de litière et de l'accumulation sur le sol (Bernhard, 1970). Il est défini par

$$k' = \frac{A - \frac{dL}{dt}}{L}$$

où A est la chute de litière par unité de temps et L le quantité de litière sur le sol. En prenant pour unité de temps le mois (ou 4 semaines) on obtient, après 2

¹Ces valeurs, qui sont celles du site de plateau décrit

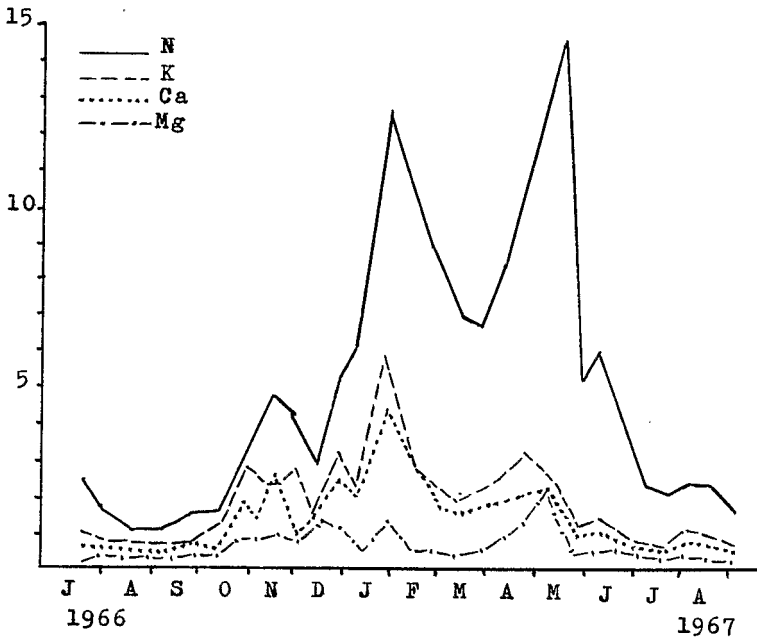


Fig. 7. Apport d'éléments minéraux majeurs au sol par la litière de feuilles.

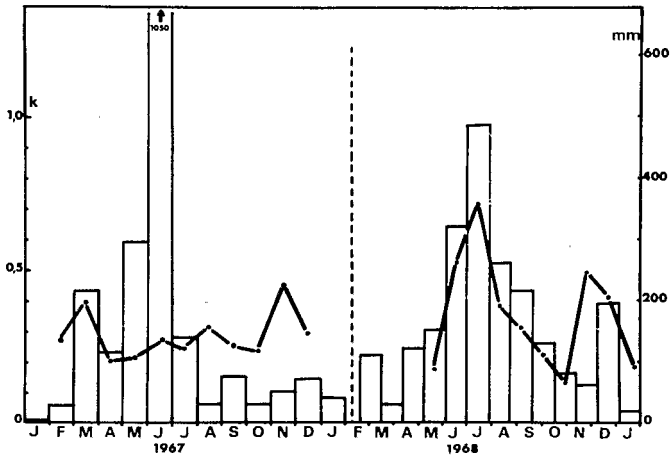


Fig. 8. Variations saisonnières du coefficient mensuel de décomposition K (trait épais) et de la pluviosité (rectangles). En 1967 l'unité de temps est le mois, en 1968 elle est de quatre semaines.

approximations simples,

$$k' = \frac{A - (L_1 - L_0)}{(L_1 + L_0)/2}$$

où L_0 est la quantité de litière sur le sol au début du mois et L_1 cette quantité à la fin du mois.

Les variations de ce coefficient sont montrées par la figure 8 sur laquelle sont représentées aussi les précipitations. La première année, la vitesse de décomposition a été plus importante en mars, pendant les premières pluies importantes et en novembre quand les feuilles recommencent à tomber et constituent un apport de matériel rapidement décomposable au début. La deuxième année,

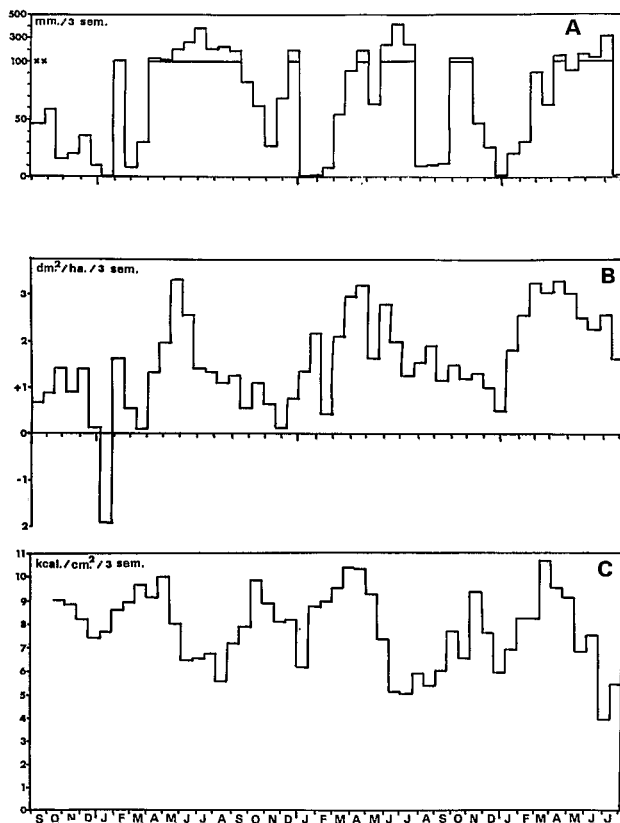


Fig. 9 . A . Précipitations au Banco en mm par périodes de trois semaines
 xx : changement d'échelle au-dessus de 100 mm.
 B . Augmentation de surface terrière exprimée en dm^2 d'augmenta
 par ha de forêt entris semaines.
 C . Rayonnement global en kilocalories cm^2 par période de trois
 semaines.

ha en 3 semaines. A cette période, les pluies ont le caractère d'averses violentes qui rechargent rapidement le sol en eau, et elle alternent avec des périodes ensoleillées, ce qui crée des conditions favorables à une photosynthèse active.

2. Après ce maximum, la vitesse de croissance diminue régulièrement, indépendamment des précipitations. On observe par contre un certain parallélisme entre l'évolution de la vitesse de croissance et celle du rayonnement incident, qui diminue au cours de cette période plusieurs

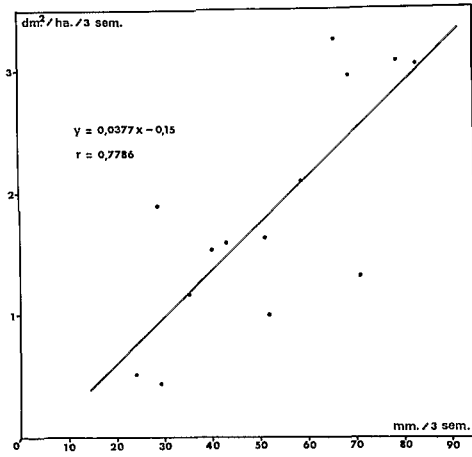


Fig. 10. Corrélation entre l'ETR en mm et l'augmentation de surface terrière exprimée en dm^2 par ha, pour des périodes de trois semaines.

Conclusions

La description quantitative des cycles évolutifs annuels de facteurs de l'environnement et de leur relation avec la production végétale dans un écosystème forestier de zone subéquatoriale a permis de mettre en évidence leurs caractéristiques et leurs relations.

Les facteurs climatiques ou liés au climat présentent une évolution annuelle de caractère différent: la durée du jour, la température, le nombre journalier d'heures d'insolation et l'énergie du rayonnement solaire (ces deux derniers cependant avec un léger minimum au solstice d'hiver) montrent une alternance simple à deux phases; les précipitations, l'humidité du sol, l'évapotranspiration réelle présentent une double alternance qui conduit à une succession de quatre phases annuelles d'importance inégale et plus ou moins bien différenciées selon les années. De cette périodicité différente des facteurs de nature énergétique et de nature hydrique résulte une succession de quatre saisons de caractère différent.

Vis-à-vis de ce rythme climatique complexe, l'ajustement des processus biologiques est diversifié au niveau des espèces et même de individus, alors qu'au niveau de l'entité phytocénotique forêt un rythme saisonnier global s'établit de façon nette.

Ainsi le maximum très accentué de chute des feuilles qui couvre toute la durée de la grande saison sèche est-il constitué par une succession de chutes de plus courte durée des feuilles des différentes espèces, dont certaines présentent même deux maxima distincts. L'intensité de l'activité cambiale, dont l'évolution n'est pas synchrone pour les différentes espèces et les arbres d'une espèce donnée, présente cependant pour l'ensemble du peuplement un maximum très marqué en début de la grande saison des pluies, où coïncident les conditions favorables pour la croissance: rayonnement encore important, recharge du sol en eau disponible, libération massive des éléments minéraux stockés dans la litière en saison sèche. L'excellente corrélation observée entre l'ETR et l'activité cambiale s'explique par le fait que ces phénomènes sont contrôlés l'un et l'autre par le flux d'énergie incidente et le niveau des réserves d'eau dans le sol.

Il est vraisemblable que cette périodicité annuelle de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire ne se retrouve pas de façon identique dans toute la zone climatique à double périodicité saisonnière, en raison des caractères différents des phases de cette succession et peut être, dans une certaine mesure, de la composition taxinomique des phytocénoses forestières. Une comparaison de la périodicité saisonnière écologique et biologique dans les écosystèmes forestiers de zone équatoriale pourrait conduire à une classification de ceux-ci.

BIBLIOGRAPHIE

- Bernhard, F. 1970. Etude de la litière et de sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte-d'Ivoire. *OEcol. Plant.* 5(3): 247-266.
- Cachan, P. et J. Duval. 1963. Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. *Ann. Fac. Sci. Dakar.* 8:5-87.
- Eldin, M. 1968. Nouvelle installation d'enregistrement précise et économique, de l'évapotranspiration potentielle. *L'Agron. trop.*, 11:1182-1199.
- Hopkins, B. 1966. Vegetation of the Olokemeji forest Reserve, Nigeria. IV - The litter and soil, with special reference to their seasonal changes. *J. Ecol.* 54:687-703.
- Huttel, C. 1968. Répartition verticale des racines dans une forêt dense humide sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. *U.W. Afr. Sci. Ass. 6^e Conf. Abidjan, Communic.*
- Jenny, H., S. P. Gessel and F. T. Bingham. 1949. Comparative studies of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.* 68:419-432.
- Laudelout, H. et S. Meyer. 1954. Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. *C. R. 5^e Congr. int. Sci. du Sol, vol. II.* 267-271.
- Longman, K. A. 1966. Effects of the length of the day on growth of West African trees. *J.W.A.S.A.* 11(1-2): 3-10.
- Madge, D. S. 1965. Leaf fall and letter disappearance in a tropical forest. *Pedobiologia.* 5:272-288.
- Mangenot, G. 1955. Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire. *Etudes éburnéennes. IFAN. Abidjan.* 4:5-61.
- Njokue. 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I. Observations on mature trees. *J. Ecol.* 51:617-624.
- Nye, P. H. 1961. Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Pl. and Soil.* 13:333-346.