

pes ~

L'IMPORTANCE DES ÎLOTS FORESTIERS DE SAVANE HUMIDE POUR LA CONSERVATION DE LA FAUNE DE FORÊT DENSE EN CÔTE D'IVOIRE

Michael MÜHLENBERG*, Anh GALAT-LUONG**, Pierre POILECOT***,
Bernd STEINHAEUER-BURKART* et Ingeträut KÜHN*

En Afrique de l'Ouest, on trouve sur quelques centaines de kilomètres, du 5° au 12° degré de latitude Nord, une succession de formations végétales allant de la forêt dense sempervirente à la savane subsoudanienne. La zone de transition, entre les 8° et 10° degrés de latitude Nord, est particulièrement intéressante : la forêt n'y est plus fermée, mais divisée en îlots dispersés dans la savane. Des galeries forestières bordent les fleuves, qui coulent généralement du Nord au Sud, des savanes subsoudaniennes à la forêt dense humide.

Contrairement aux îlots forestiers d'Europe centrale créés par l'homme dans les zones de cultures au cours de la dernière centaine d'années, ceux des savanes humides font partie du paysage végétal traditionnel et existent sous leur forme actuelle depuis des siècles (Aubreville, 1950 ; Spichiger, 1975). Le Parc National de la Comoé ne contient actuellement plus de forêts denses humides (Maley, 1987). La forêt dense humide de Côte d'Ivoire s'est formée après le dernier maximum glaciaire et n'a donc pas plus de 11 000 ans. Elle a pour origine un refuge forestier ayant subsisté entre les limites actuelles du Liberia et de la Guinée (Maley, 1987).

Plusieurs auteurs se sont posés des questions sur l'origine des formations de savane sous climat forestier. Aubreville (1949) et Adjanohoun (1964) pensent que les interventions humaines en furent la cause principale, tandis que Schnell (1952) et Aubreville (1962) insistent aussi sur l'influence des variations paléoclimatiques. En revanche, pour Avenard (1971) et Avenard *et al.* (1972, 1974), les facteurs géomorphologiques et édaphiques seraient prépondérants.

Nous avons commencé à étudier, principalement dans le Parc National de la Comoé, au Nord-Est de la Côte d'Ivoire, des îlots forestiers de différentes tailles, plus ou moins isolés (Figures 1, 2 et 3). Nos premiers inventaires faunistiques ont concerné la savane qui les entoure, où des observations sur de grandes surfaces ont été effectuées par avion. Dans le cadre de son développement, le Parc National de la Comoé est généralement considéré, contrairement aux parcs du Sud du pays, comme un parc « de Savane ». Toutefois, les dénombrements effectués à pied et en

* Ökologische Station der Universität Würzburg, OT Fabriktschleichach, D 8602, Rauhenebrach, RFA.

** Centre ORSTOM de Dakar, B.P. 1386 Dakar, Sénégal.

*** Ministère des Eaux et Forêts, École Forestière de Bouaké, Côte d'Ivoire.



voiture ont révélé qu'une grande partie des espèces végétales et animales qu'il renferme atteignent, dans ces îlots forestiers, la limite nord de leur aire de distribution, par ailleurs centrée sur la zone de forêt dense. De ce fait, nous les considérons comme « espèces de forêt dense ». Dans ce travail, nous évaluerons leur proportion au sein de la flore et de la faune de savane humide et comparerons leur répartition entre les différents types d'îlots forestiers.

Deux hypothèses sur la formation de ces îlots forestiers seront ensuite discutées. L'avenir des populations d'espèces d'origine forestière dans les zones de savane sera enfin envisagé sur la base de considérations biogéographiques, tout en gardant à l'esprit que seule une meilleure connaissance de la dynamique de leurs populations pourra un jour permettre d'établir un pronostic réaliste sur leur avenir.

Nos résultats ne sont que préliminaires, mais l'urgence de protéger les espèces de forêt dans ces régions implique une prise de conscience immédiate de ces questions.

SITES D'ÉTUDE

Les observations ont été effectuées dans le Parc National de la Comoé (P.N.C.). Le P.N.C. est situé en savane soudanienne et subsoudanienne, au Nord-Est de la Côte d'Ivoire. Il s'étend du 8°5' au 9°6' de latitude Nord et du 3°1' au 4°4' de longitude Ouest. Avec ses 11 500 km² de superficie, c'est le plus grand parc du pays.

La majeure partie du P.N.C. est située, d'après Eldin (1971), dans la zone climatique subsoudanienne, avec une moyenne annuelle des précipitations oscillant entre 1 100 et 1 600 mm. La saison des pluies débute en mars-avril et dure jusqu'en octobre. Elle est à son maximum en août et septembre. Le nord du Parc est situé en zone climatique soudanienne, la partie sud dans la zone mésophile. Soixante-quinze pour cent de la partie sud de la superficie du P.N.C., et 81 % de la partie nord (Roth *et al.*, 1979), sont occupés par les types très divers de savane arbustive et arborée, d'origine anthropique (Bégué, 1937). Les formations climax originelles étaient vraisemblablement des forêts semi-décidues, sans strate herbacée au Sud, et des forêts claires avec strate herbacée au Nord. Knapp (1973) et surtout Schnell (1976, 1977), ont publié des revues générales très documentées sur la végétation de l'Afrique occidentale tropicale et Adjanohoun et Aké Assi (1967) ont plus particulièrement étudié la flore du Nord de la Côte d'Ivoire. La composition de la flore graminéenne a été étudiée par César (1978). Dans la partie sud du Parc (au Sud du 9° degré de latitude Nord), des îlots forestiers occupent 8,4 % de la superficie du Parc et les forêts-galeries 2,3 % (Roth *et al.*, 1979).

Guillaumet et Adjanohoun (1971) classent les îlots forestiers de la zone soudano-guinéenne parmi les forêts sèches et denses. Or, à l'occasion d'un inventaire floristique partiel de trois de ces îlots forestiers, nous avons pu montrer qu'un certain nombre d'espèces qui y vivent sont caractéristiques de formations forestières denses humides, et plus précisément de type semi-décidu. C'est le cas de *Celtis zenkeri*, *Nesogordonia papaverifera*, *Holoptelea grandis*, *Tetrapleura tetraptera*, *Drypetes floribunda*, *Gilgiana*, *Demettia tripetala*, et *Schrebera arborea*. Les îlots contiennent toutefois aussi certains éléments floristiques reliques des forêts sèches, comme *Anogeissus leiocarpus* et *Diospyros mespiliformis*, ce qui les rapproche des forêts sèches et denses.



Figure 1. — Vue aérienne d'une partie d'un grand îlot forestier (environ 200 ha), du Parc National de la Comoé (îlot n° 1). Il est connecté à la galerie forestière de la Comoé. La physionomie de la végétation est presque aussi diversifiée qu'en forêt humide.

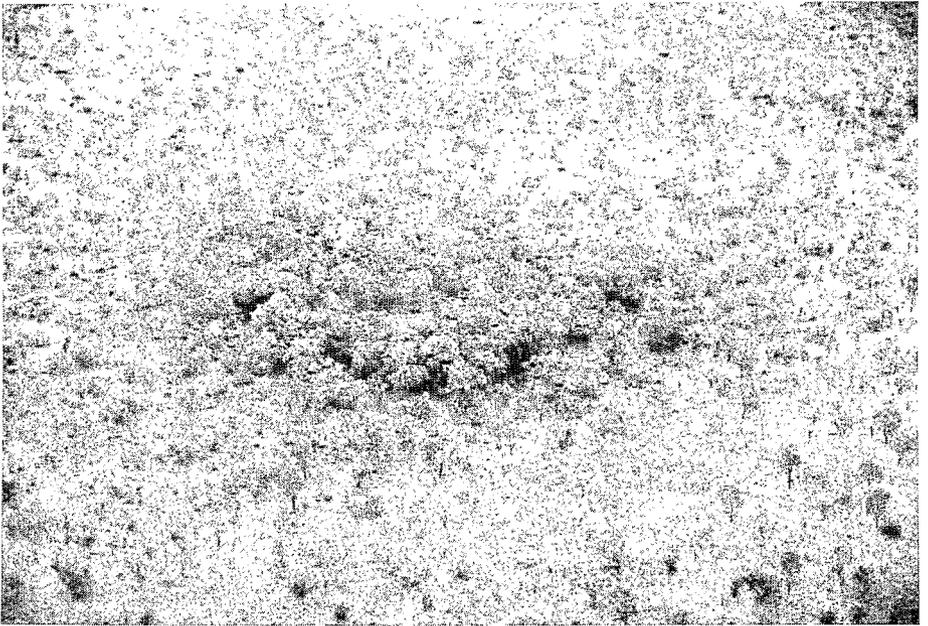


Figure 2. — Vue aérienne d'un petit îlot forestier (environ 1 ha) très isolé dans la savane du Parc National de la Comoé (îlot n° 3).

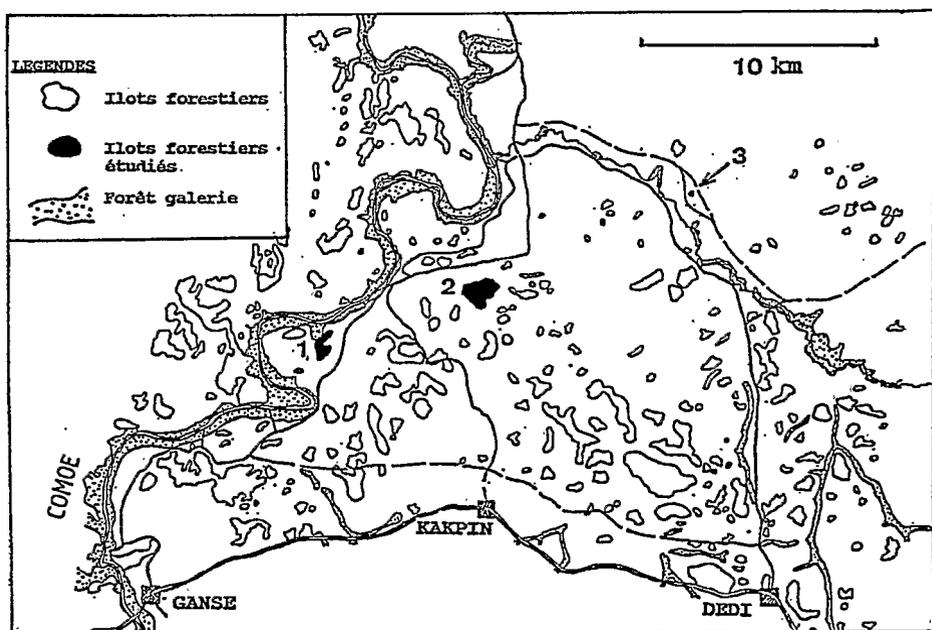


Figure 3. — Localisation géographique des trois îlots forestiers étudiés.

Les trois îlots forestiers étudiés peuvent donc être définis comme appartenant à un type intermédiaire entre la forêt dense humide semi-décidue et la forêt sèche et dense, tout en se rapprochant plutôt de cette dernière.

MÉTHODES

Les inventaires géobotaniques du P.N.C. sont basés d'une part sur la détermination des espèces de 19 parcelles d'étude de 100×20 m réparties dans les différentes régions du Parc, et d'autre part sur une cartographie avec dénombrement des différentes espèces ligneuses. La répartition et la superficie des différentes formations végétales ont été établies en utilisant à la fois des photos aériennes et des observations faites le long de transects au sol ou aériens (Roth *et al.*, 1979).

Pour les arbres, les inventaires ont été effectués le long de transects, tous d'égale longueur, parcourus à pied. L'échantillonnage a été arrêté lorsqu'il n'apparaissait plus, ou très rarement, d'espèces nouvelles.

Les inventaires de Vertébrés supérieurs ont été effectués sur plusieurs années selon différentes méthodes. Pour les Mammifères et les Oiseaux, les observations ont été faites le long de layons traversant de part en part les îlots forestiers considérés. D'autres méthodes ont été employées en plus de ces relevés sur transects. En ce qui concerne les Oiseaux, des enregistrements de chants ont été effectués à l'aide d'un miroir parabolique, puis rediffusés pour sonder la présence

de certaines espèces. Dans chaque îlot considéré, des Oiseaux ont été capturés avec des filets japonais disposés dans trois stations choisies dans le sous-bois, en clairière et en périphérie des îlots, avec au total 72 m (3 × 24 m) de longueur de filet par îlot. Les captures se sont étalées sur trois semaines, en saison sèche.

Pour les Mammifères, les indices indirects comme les empreintes et les fèces, ont également été pris en compte lors de contrôles pédestres réguliers le long des transects. Après chaque échantillonnage, ces indices ont été effacés ou supprimés. Dans le cas des Primates, le « playback » de certaines vocalisations (les « cris forts », Gautier, 1975) ont permis des repérages plus rapides et plus exhaustifs.

Déterminer pour chaque espèce animale son degré de dépendance vis à vis de la forêt nécessiterait une étude approfondie de chacune d'elles. Afin d'être immédiatement opérationnelle pour la conservation, et pour que son application ait la même valeur pour toutes les espèces, une définition objective, bien qu'arbitraire, fut utilisée. L'appartenance des espèces animales aux deux catégories d'habitats, savane ou forêt, a été établie en calculant, pour chaque espèce, le nombre d'individus observés (et leur pourcentage) dans chacun de ces habitats, lors de dénombrements effectués en 1976, 1978 et 1980. Les différents habitats ont été distingués en appliquant la classification de la végétation du P.N.C. utilisée par Roth *et al.* (1979) et par Mühlberg et Steinhauer-Burkart (1981). Pour chaque espèce, le nombre d'animaux observés, ou estimés, lors des recensements aériens systématiques, a été noté en fonction de l'habitat (Steinhauer-Burkart, 1987). Les espèces ont été classées comme appartenant à un habitat donné quand plus de 75 % des observations avaient été faites dans le dit habitat. La présence ou l'absence de ces espèces dans la forêt de Taï a été également utilisée pour confirmer le bien fondé du choix de ce critère.

RÉSULTATS

Origine des espèces. Pourcentage d'espèces d'origine forestière

La distribution de 190 espèces ligneuses observées dans les îlots forestiers de la Comoé est résumée dans le Tableau I. Les résultats montrent que la moitié des

TABLEAU I

Distribution des espèces d'arbres dans différents habitats du Parc National de la Comoé.

	Nombre d'espèces observées	Pourcentage
Seulement dans les îlots forestiers :	46	24
Dans les îlots forestiers et les galeries :	24	13
Dans les îlots forestiers et les savanes :	17	9
Dans les îlots forestiers, les galeries et les savanes :	9	5
Seulement en dehors des formations ci-dessus :	94	49
TOTAL :	190	100

espèces d'arbres présentes n'existent ailleurs que dans des formations forestières, et qu'un quart n'est présent que dans les îlots forestiers. A titre de comparaison, douze espèces d'arbres seulement sont communes à la forêt de Taï et à la Comoé, mais nos inventaires de Taï ne sont pas exhaustifs (Roth *et al.*, 1979 ; Merz, 1982).

La flore arborée et arbustive a été analysée en détail dans quelques îlots forestiers de la partie Sud du P.N.C. Dans trois de ces îlots, couvrant au total 500 ha, 45 espèces d'arbres ont été identifiées, dont plus de la moitié sont originaires de la forêt dense (Tableaux II et III).

TABLEAU II

*Appartenance des espèces d'arbres
de trois îlots forestiers du Parc National de la Comoé.*

	Nombre d'espèces observées	Pourcentage
Espèces de forêt semi-décidue :	26	56
Espèces de forêt sèche :	5	11
Espèces de forêt claire :	1	2
Espèces trouvées dans plusieurs habitats :	14	31
TOTAL :	46	100

Soixante et une espèces de Mammifères et 456 espèces d'Oiseaux ont été recensées dans le P.N.C. (Roth *et al.*, 1979 ; Brunel *et al.*, 1980). Dans l'état actuel de nos connaissances sur les préférences d'habitat de ces espèces, il apparaît qu'environ un quart des Mammifères et un cinquième des Oiseaux sont des espèces forestières (Tableau IV).

De toutes les espèces de Mammifères du P.N.C., 47,5 % vivent aussi dans la forêt de Taï. Pour les Oiseaux, le pourcentage est de 27,4 %, mais il faut tenir compte de ce qu'il n'existe pas d'inventaire ornithologique complet de la forêt du Sud-Ouest ivoirien (Thiollay, 1985, Tableau V).

Presque la moitié des 41 espèces d'Oiseaux recensées par observation directe et capture standardisée au filet lors d'une prospection de 4 semaines (avril 1986) dans les trois îlots forestiers est composée d'espèces de forêt dense humide (Figure 4, Tableau VI).

Pourcentage d'espèces communes entre îlots forestiers

Si l'on compare la composition de la flore ligneuse dans trois îlots forestiers du P.N.C. distants seulement les uns des autres de 6 à 9 km, de nettes différences apparaissent entre eux. Le pourcentage maximum d'espèces d'arbres communes à deux îlots n'atteint en effet que 8 % (Figure 5) !

TABLEAU III

Liste des espèces d'arbres dans les trois îlots forestiers.

(T) : sur termitière ; FG : forêt galerie ; D : Arbres dominants ; d : Arbres dominés ;
o : Arbustes (sous-bois) ; IF1 : Ilot Forestier 1 : a - partie proche de la galerie,
b - partie éloignée de la galerie.

ESPÈCES	FAMILLE	HABITAT						
		Forêt semi décidue	Forêt sèche	Forêt claire	IF 1		IF 2	IF 3
					a	b		
<i>Afraegle paniculata</i>	RUTACEAE	Lisière	x			d	d	o
<i>Albizia ferruginea</i>	MIMOSACEAE	x				D		
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	COMBRETACEAE		x	x		d	D	D
<i>Antiaris africana</i>	MORACEAE	x					D	
<i>Aphania senegalensis</i>	SAPINDACEAE	x	x					d
<i>Blighia sapida</i>	SAPINDACEAE	x				D		
<i>Cassipourea congoensis</i>	RHIZOPHORACEAE	FG				o	o	o
<i>Ceiba pentandra</i>	BOMBACACEAE	x	x				D	D
<i>Celtis integrifolia</i>	ULMACEAE		x				d	
<i>Celtis zenkeri</i>	ULMACEAE	x				D	D	D
<i>Chlorophora excelsa</i>	MORACEAE	x	x				D	D
<i>Christiana africana</i>	TILIACEAE	x FG				d		
<i>Clausena anisata</i>	RUTACEAE	Lisière	Lisière					o
<i>Cola cordifolia</i>	STERCULIACEAE			x			D	D
<i>Craibia atlantica</i>	PAPILIONACEAE	FG				o		
<i>Cynometra megalophylla</i>	CAESALPINIACEAE	FG				D	D	D
<i>Detarium senegalense</i>	CAESALPINIACEAE		x			d		d
<i>Dialium guineense</i>	CAESALPINIACEAE	x	x			d	d	d
<i>Dichapetalum guineense</i>	CHAILLETIACEAE	x				d	d	
<i>Diospyros abyssinica</i>	EBENACEAE	x	x			o	o	d
<i>Diospyros ferrea</i>	EBENACEAE	FG				o	o	
<i>Diospyros mespiliformis</i>	EBENACEAE	x	x			D	D	D
<i>Drypetes floribunda</i>	EUPHORBIACEAE	FG					o	
<i>Drypetes gilgiana</i>	EUPHORBIACEAE	x				o	d	o
<i>Elaeophorbia grandifolia</i>	EUPHORBIACEAE	x				d		
<i>Emneastemon barteri</i>	ANNONACEAE	x FG						o
<i>Erythrophleum guineense</i>	CAESALPINIACEAE	FG	x					D
<i>Fagara zanthoxyloides</i>	RUTACEAE		x					o
<i>Ficus dekdekana</i>	MORACEAE	x	x			o		
<i>Gardenia nitida</i>	RUBIACEAE		x				o	o
<i>Holoptelea grandis</i>	ULMACEAE	x						D
<i>Kigelia africana</i>	BIGNONIACEAE	x FG						d
<i>Lonchocarpus cyanescens</i>	PAPILIONACEAE	FG						o
<i>Malacantha heudelotiana</i>	SAPOTACEAE	x					d	
<i>Mallotus oppositifolius</i>	EUPHORBIACEAE	x	x					o
<i>Manilkara multinervis</i>	SAPOTACEAE	FG	x			d		d
<i>Mimusops kummel</i>	SAPOTACEAE	FG						d
<i>Nesogordonia papaverif.</i>	TILIACEAE	x					D	
<i>Oxyanthus racemosus</i>	RUBIACEAE	x	x			o	o	o
<i>Saba senegalensis</i>	APOCYNACEAE	FG						o
<i>Schrebera arborea</i>	OLEACEAE	x						D
<i>Tamarindus indica</i>	CAESALPINIACEAE			x (T)				d
<i>Tapura fischeri</i>	CHAILLETIACEAE	?				o	o	o
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	MIMOSACEAE	x				d	d	
<i>Uvaria chamae</i>	ANNONACEAE	FG						o

TABLEAU IV

*Habitat préférentiel des Mammifères
et des Oiseaux observés dans les îlots forestiers
et les savanes du Parc National de la Comoé*

MILIEUX	MAMMIFÈRES		OISEAUX	
	Nombre d'espèces observées	Pourcentage	Nombre d'espèces observées	Pourcentage
Forêt	16	26	94	21
Savane	25	41	153	34
Forêt et savane	20	33	204	45

TABLEAU V

*Présence simultanée des espèces d'arbres, d'Oiseaux
et de Mammifères dans les Parcs Nationaux de Taï et de la Comoé.*

- 1) ROTH *et al.* (1979). 2) Pas de sous-espèces discernées. 3) GUILLAUMET (1967).
4) 45 dans les trois îlots forestiers, dont 15 espèces communes avec celles de Taï.
5) THIOLLY (1985). 6) BRUNNEL *et al.* (1980).

	Nombre d'espèces présentes		
	à Taï	communes à Taï et à la Comoé	à la Comoé
Oiseaux	234 (5)	125 (2)	456 (6)
Mammifères	56 (1)	29 (2)	61 (1)
Arbres	542 (3)	52 (3)(1)	190 (1)(4)

L'inventaire des Oiseaux de ces mêmes trois îlots forestiers ne prétend pas être exhaustif et les résultats présentés ici ne sauraient avoir la même valeur que ceux concernant les arbres. Ils sont cependant remarquablement similaires (Figure 6). Les méthodes d'échantillonnage utilisées étaient très standardisées, mais il se peut que les taux de similitude de peuplement eussent été plus élevés si nous avions augmenté le nombre des échantillonnages. Toutefois, les mêmes méthodes appliquées en Europe, en République Fédérale d'Allemagne, montrent

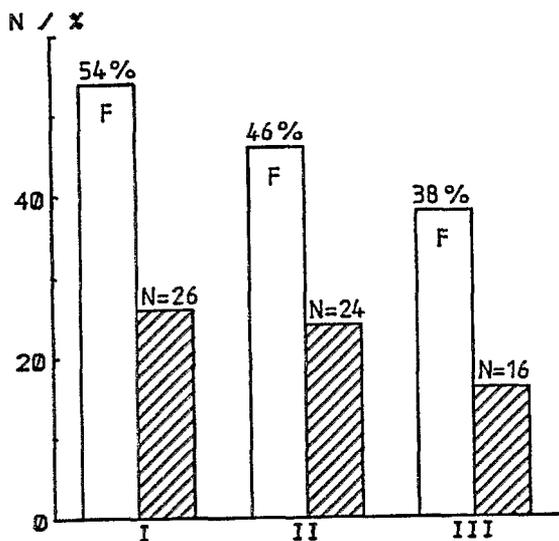


Figure 4. — Appartenance des espèces d'arbres et d'Oiseaux des trois îlots forestiers étudiés au Parc National de la Comoé. F : espèce de forêt humide (N = 41). En hachures : les espèces de savane.

TABLEAU VI

Liste des espèces d'Oiseaux des trois îlots forestiers.

sav. aa = savane arborée et arbustive ; sav. herb. = savane herbeuse ;
 sav. arb. = savane arbustive ; cl. f. = clairières de forêts ;
 O = observé ; C = capturé ; E = entendu.

FAMILLE/ESPÈCE	PRÉSENCE DANS LES ÎLOTS FORESTIERS			PRÉFÉRENCE D'HABITAT	PREUVE
	IF 1	IF 2	IF 3		
THRESKIORNITHIDAE					
<i>Hagedashia hagedash</i>			x	forêt galerie	O
ACCIPITRIDAE					
<i>Aquila rapax</i>	x	x		sav. aa	O
<i>Aquila wahlbergi</i>	x			sav. aa	O
<i>Buteo auguralis</i>	x	x		terrain boisé, lisière	O
PHASIANIDAE					
<i>Numida meleagris</i>			x	sav. herb.	O
<i>Guttera edouardi</i>	x	x		forêt	O
COLUMBIDAE					
<i>Streptopelia decipiens</i>	x			sav. herb.	O
<i>Treron australis</i>	x			sav. aa/forêt	O
MUSOPHAGIDAE					
<i>Tauraco persa</i>		x		forêt/forêt galerie	O
ALCEDINIDAE					
<i>Alcedo quadibrachys</i>	x			forêt/forêt galerie	O

FAMILLE/ESPÈCE	PRÉSENCE DANS LES ÎLOTS FORESTIERS			PRÉFÉRENCE D'HABITAT	PREUVE
	IF 1	IF 2	IF 3		
<i>Ispidina picta</i>			x	terrain boisé	C
<i>Halcyon leucocephala</i>	x	x	x	sav. herb. et arbustive	O,C
CORACIIDAE					
<i>Eurystomus glaucurus</i>	x	x		sav. aa	O
BUCEROTIDAE					
<i>Tockus nasutus</i>			x	sav. aa	O
<i>Tockus semifasciatus</i>	x	x		terrain boisé	O,E
<i>Bycanistes fistulator</i>	x	x		forêt dense	O
<i>Bycanistes cylindricus</i>	x			forêt dense	O
<i>Bycanistes subcylindricus</i>	x	x		forêt dense	O
CAPITONIDAE					
<i>Pogoniculus chrysoconus</i>	x			sav. aa	O
INDICATORIDAE					
<i>Indicator indicator</i>	x	x	x	sav. arb. - forêt dense	O,C
LANIIDAE					
<i>Prionops plumata</i>	x	x		sav. boisée claire, cl f	O
<i>Dryoscopus gambensis</i>		x	x	sav. aa	O,E
<i>Tchagra senegala</i>		x		sav. herb. - sav. arb.	O
<i>Laniarius ferrugineus</i>		x	x	forêt - sav. arb.	O
ORIOOLIDAE					
<i>Oriolus auratus</i>	x		x	forêt ouverte	O
<i>Oriolus nigripennis</i>		x		forêt ouverte	O
DICRURIDAE					
<i>Dicrurus adsimilis</i>	x	x		sav. herb.	O
STURNIDAE					
<i>Lamprocolius chalybaeus</i>	x			sav. aa	O
<i>Cinnyricinclus leucogaster</i>			x	terrain boisé - sav. arb.	O
CAMPEPHAGIDAE					
<i>Coracina pectoralis</i>		x		sav. aa, forêt ouverte	O
PYCNONOTIDAE					
<i>Pyrhurus scandens</i>	x	x		forêt galerie	C,O
<i>Bleda canicapilla</i>		x		forêt	C
<i>Criniger calurus</i>	x	x		forêt, forêt galerie	O
TURDIDAE					
<i>Erythropygia leucosticta</i>	x			forêt dense	C
<i>Alethe diademata</i>	x	x	x	forêt dense	E
<i>Cossypha niveicapilla</i>	x		x	forêt secondaire	C
<i>Turdus pelios</i>	x	x		sav. herb. - forêt	C,E
SYLVIIDAE					
<i>Cameroptera brevicaudata</i>	x	x	x	sav. herb. - forêt, buissons	C
MUSCICAPIDAE					
<i>Fraseria cinerascens</i>	x	x		forêt à proximité d'eau	O
<i>Melaenornis edelioides</i>		x		sav. aa, lisière	O
<i>Platysteira cyanea</i>			x	sav. aa, lisière	C
<i>Elminia longicauda</i>			x	forêt, forêt galerie	C
<i>Tchitreia rufiventer nigriceps</i>	x	x	x	forêt dense	C,O
NECTARINIIDAE					
<i>Anthreptes gabonicus</i>	x			forêt galerie	O
<i>A. collaris subcollaris</i>			x	lisière	C

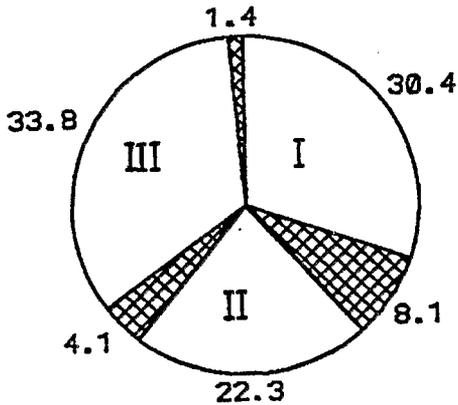


Figure 5. — Taux de similitude de peuplement (pourcentage de « recouvrement ») des espèces d'arbres de trois îlots forestiers du Parc National de la Comoé.

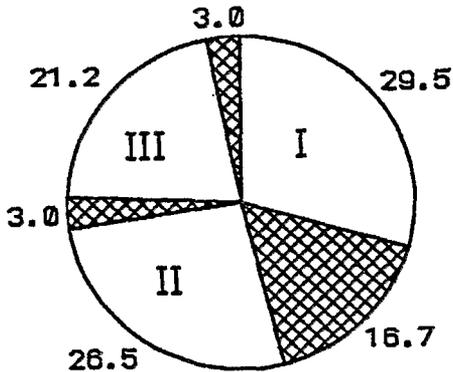


Figure 6. — Taux de similitude de peuplement (pourcentage de « recouvrement ») des espèces d'Oiseaux de trois îlots forestiers du Parc National de la Comoé.

qu'il y a, dans ce cas, 77 % d'espèces communes entre les avifaunes de deux îlots forestiers voisins de 3,4 et 156,4 ha de superficie, et 33 % d'espèces communes à sept îlots forestiers — le nombre total d'espèces étant de 44 (Werres, *comm. pers.*).

DISCUSSION

Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer les différences constatées dans le peuplement de nos différents îlots forestiers, au moins pour les arbres. Elles peuvent, en effet, résulter d'une régression du couvert forestier qui n'a laissé subsister que des forêts-reliques témoins. Mais elles peuvent aussi refléter une recolonisation de la région par des espèces forestières pionnières (Figure 7).

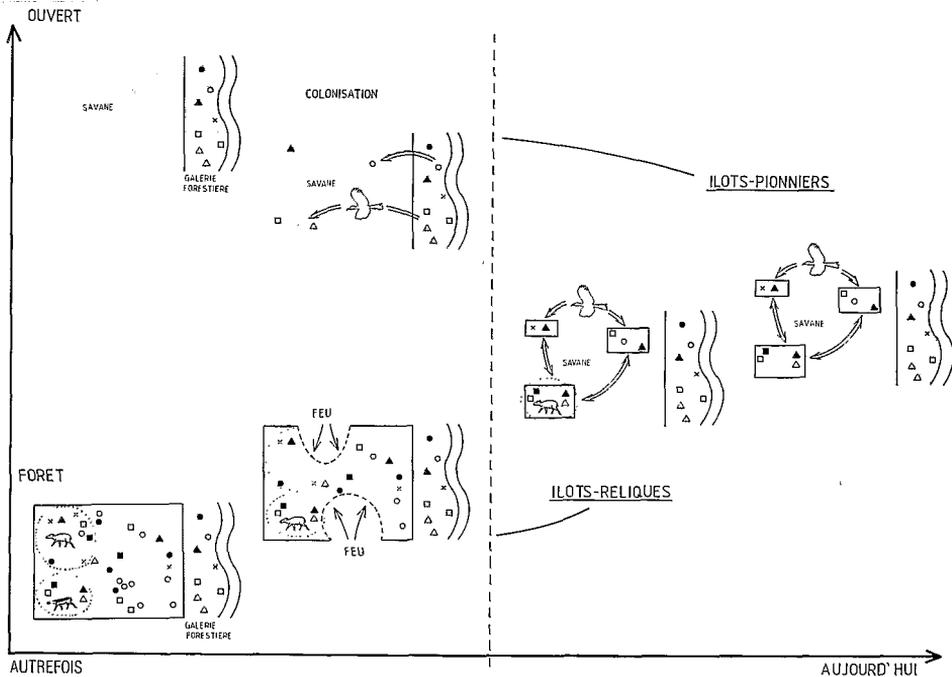


Figure 7. — Origine des îlots forestiers selon les deux hypothèses possibles sur leur origine : îlots-reliques ou îlots-pionniers. (D'après MÜHLENBERG, 1988a)

Hypothèse des îlots forestiers reliques. Dans ce cas, ce serait le feu, essentiellement d'origine humaine, qui aurait ouvert et morcelé l'ancien couvert forestier. Les forêts tropicales humides n'étant pas des écosystèmes homogènes, les parcelles qui subsistent pourraient donc avoir des peuplements différents. On peut supposer aussi, que ces îlots reliques n'ont pu survivre pendant les phases sèches que là où les conditions pédologiques étaient pour eux les plus favorables, par exemple là où ils faisaient originellement partie de forêts-galeries plus étendues.

Quand la surface de l'îlot forestier est trop petite pour leurs besoins, les espèces animales sédentaires disparaissent souvent peu à peu, en particulier au-dessus d'une certaine taille. Dans le cas des îlots forestiers étudiés (d'une surface pouvant atteindre 300 ha) on doit donc s'attendre à des durées de « relaxation » (1) très inférieures à 1 000 ans (Diamond, 1976). Si l'on tient compte des valeurs calculées pour le taux d'extinction des espèces des « presqu'îles » (Terborgh, 1974), la moitié des espèces pourrait déjà avoir disparu en 400 ans. C'est cette valeur que nous avons adoptée comme âge approximatif des îlots forestiers en savane guinéenne, du moins en première approximation. Toutefois, du fait que les îlots forestiers sont groupés les uns par rapport aux

(1) Au sens de la durée nécessaire à l'établissement d'un équilibre où le taux d'immigration de nouvelles espèces égale le taux d'extinction des espèces présentes.

autres comme les îles d'un archipel, le coefficient d'extinction a probablement été inférieur à celui calculé pour des îlots isolés (Mühlenberg *et al.*, 1977).

Hypothèse des îlots forestiers pionniers. L'installation des arbres en milieu « ouvert » nécessite des conditions pédologiques appropriées. Les associations arborées et arbustives existantes peuvent favoriser l'implantation d'espèces forestières, puis le développement de leurs premières populations. Les anciennes termitières offrent également des conditions pédologiques favorables à l'implantation des végétaux forestiers. La terre qui les compose est en effet riche en éléments minéraux, en bases totales échangeables (CaO, MgO, K²O), en eau, et en micro-organismes cellulolytiques ammonifiants et nitrifiants. Inversement, on note une diminution du nombre de bactéries fixatrices d'azote. En plus d'une meilleure aération du sol, les termitières permettent aussi une protection partielle contre les feux de brousse. Au P.N.C., on trouve en effet sur ces termitières, outre les quelques espèces forestières mentionnées plus haut, des espèces comme *Diospyros mespiliiformis* (très caractéristique), *Fagara xanthoxyloides* (une espèce de forêt sèche), *Khaya senegalensis* (réputée pour sa résistance aux termites du fait de l'accumulation dans son bois de substances toxiques), *Cola cordifolia*, *Cassia sieberiana*, *Tamarindus indica* et *Uvaria chamae*. Bégué (1937) écrivait déjà que « les associations végétales termitophiles sont composées d'essences appartenant aux formations (forestières) fermées ». Les anciennes termitières pourraient donc bien avoir été à l'origine de l'établissement de petits îlots forestiers en savane.

Dans cette seconde hypothèse, les galeries forestières ont certainement constitué un réservoir d'espèces ligneuses forestières que certains animaux peuvent ensuite disséminer activement. Vingt-sept des 45 espèces d'arbres (soit 60 %) que nous avons identifiées dans les trois îlots du P.N.C. produisent effectivement des fruits attractifs pour les animaux. Des oiseaux, des singes, des éléphants, des céphalophes et des écureuils font partie de leurs consommateurs et constituent des agents de dissémination potentiels. L'asynchronisme de la fructification des diverses espèces d'arbres oblige par ailleurs les frugivores à se déplacer en forêt, ou des galeries forestières aux îlots forestiers voisins, ou même d'un îlot forestier à un autre. Toutefois les consommateurs itinérants ne sont pas toujours des disséminateurs efficaces. Au contraire des touracos et des pigeons frugivores, les perroquets, par exemple, par leur manière de manger, exploitent les fruits d'une façon défavorable à la dissémination de leurs graines.

Outre la zoochorie, le hasard peut aussi jouer un grand rôle. La nature des premiers arbres colonisateurs influencera le développement des pionniers qui arriveront ensuite, ce qui entraînera des dissemblances de composition floristique entre les différents îlots forestiers.

La faune de ces forêts pionnières n'a, par ailleurs, peut-être pas encore atteint son niveau d'équilibre. De nouvelles espèces peuvent encore arriver, voire être artificiellement introduites par l'homme, alors que d'autres disparaîtront. Se pose alors, dans ce contexte, le problème de la « saturation » en espèces d'un tel écosystème. Celle-ci dépend elle-même de l'occupation des niches potentielles par les immigrants. Y-aura-t-il moins d'espèces si ces derniers élargissent leurs niches écologiques ? Il est bien connu que la diversité spécifique des faunes insulaires est faible comparativement à celle des faunes continentales (MacArthur et Wilson, 1967). Un facteur d'élargissement des niches dans les biotopes insulaires peut aussi être la diminution du nombre de prédateurs (Case, 1975). Un autre peut être le moindre nombre d'espèces en compétition (Diamond, 1970). Un bon exemple en est fourni par la comparaison de la communauté de Simiens de la forêt de Taï,

un parc national en Côte d'Ivoire d'une surface de 3 500 km², avec celle de la forêt de Pirang, un îlot forestier de Gambie, d'une surface de 70 ha. A Taï, en présence de sept autres Cercopithécidés, le Colobe bai *Colobus badius badius* est le singe le plus inféodé (92 %) aux strates les plus élevées (Galat-Luong, 1983 ; Galat et Galat-Luong, 1985a). Dans l'îlot forestier de Pirang, en Gambie, au contraire, le Colobe bai *C. b. temminckii* a élargi sa niche en faisant siennes certaines caractéristiques de l'utilisation de l'espace des espèces absentes. Dans cet îlot forestier où le Colobe bai est le seul Simien forestier, ce singe utilise fréquemment la strate inférieure dans laquelle il peut passer jusqu'à 18 % de son temps (contre 8 % à Taï), voire même le sol dans des proportions relativement importantes (2,4 % à Pirang, 15 % dans un îlot forestier voisin, contre 0,1 % à Taï, Galat-Luong, 1988).

Contrairement à cet exemple d'élargissement de niche, les différences relevées entre les communautés d'oiseaux d'îlots forestiers voisins laissent supposer que différentes espèces peuvent occuper des niches analogues. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour démontrer le degré d'un tel remplacement d'espèces par leurs « équivalents écologiques ». Les îlots forestiers offrent des conditions particulièrement propices à de telles expériences.

Y-a-t-il des espèces préadaptées à la vie dans les îlots forestiers de la savane guinéenne ? Les oiseaux forestiers frugivores sont les premières auxquelles l'on pense, car ils sont souvent nomades (Terborgh, 1985) et font partie des premiers colonisateurs dans la succession des forêts secondaires (Brosset, 1985). Le Simien à prédominance frugivore qui présente le plus grand domaine vital dans la forêt de Taï est un Cercocèbe, le *Cercocebus atys*. Or, cette espèce typiquement forestière est l'une de celles dont l'aire de répartition s'étend le plus vers le Nord le long de la Comoé (Galat-Luong, *obs. pers.*). Il en est de même pour le Chimpanzé, *Pan troglodytes*. La nature des supports de locomotion est un autre facteur à envisager pour les Primates. A Taï, le Magistrat *Colobus polykomos* et les trois petites espèces de Simiens forestiers de Côte d'Ivoire : le Pétauriste *Cercopithecus petaurista*, la Mone *C. campbelli* et le Colobe de Van Beneden *Colobus verus*, utilisent les basses strates dans des proportions relativement importantes (Galat, 1983 ; Galat-Luong, 1983 ; Galat et Galat-Luong, 1985). Elles sont, de ce fait, prédisposées à s'adapter aux forêts dégradées et secondaires, aux galeries et îlots forestiers, ou à leur colonisation. C'est effectivement ce qui se passe au P.N.C.

CONCLUSION

Les résultats que nous venons de présenter doivent être considérés comme préliminaires, car ils reposent essentiellement sur des observations et comptages faits en saison sèche. L'étude d'un cycle annuel complet s'impose donc, ne serait-ce que pour savoir si, et à quel point, l'avifaune des îlots forestiers se modifie pendant la saison des pluies. Toutefois, même si la situation que nous avons décrite ne se manifeste que pendant la saison sèche, les faits mis en évidence n'en sont pas moins réels. D'une manière générale, on estime que la mobilité des oiseaux de forêt est faible (Diamond et Hamilton, 1980 ; Dowsett et Dowsett-Lemaire, 1985 ; Brosset et Erard, 1986). De toutes les espèces que nous avons observées, seules 17 % sont migratrices et présentes à une seule saison (voir Brunel *et al.*, 1980). Une seule de ces espèces vit dans tous les îlots, et quatre sont

communes aux deux plus grands. Deux migrateurs « à courte distance » seulement ont été observés dans l'un des îlots. Aussi les différences entre l'avifaune des différents îlots forestiers restent-elles importantes.

Une étude détaillée de la capacité de colonisation des espèces de forêt dense humide sera également nécessaire pour déterminer quelles espèces peuvent se maintenir en populations fragmentées au sein des îlots forestiers. Les communautés multispécifiques sont les plus atteintes par l'isolement et disparaissent en premier lieu (Bierregaard, 1985). Les espèces qui utilisent des ressources hétérogènes sur de grandes surfaces doivent par contre être avantagées. En revanche, les frugivores semi-nomades nécessitent, pour pouvoir se maintenir, un effectif minimal de population sur de très grandes réserves (Terborgh, 1985). La partie sud du Parc National de la Comoé (au Sud du 9^e parallèle) peut, semble-t-il, suffire à leurs besoins, à condition que les îlots forestiers jouissent dans l'avenir d'une stricte protection. Certaines espèces forestières ne sont peut-être représentées actuellement que par quelques immigrants, continuellement renouvelés, qu'il faudra protéger pour assurer éventuellement la recolonisation de plus grandes surfaces. Dans ce contexte, les éléments du paysage utilisables comme corridors, les galeries forestières en particulier, doivent faire l'objet d'une attention toute spéciale. Diamond (1981) pense en effet, que la distance séparant un îlot forestier de l'aire d'origine de l'espèce considérée (« source area ») est un facteur plus important que la forme et la superficie de l'îlot forestier lui-même.

La dynamique des populations morcelées et isolées en savane guinéenne n'est pas encore connue. L'étendue de cette zone, qui renferme un grand nombre d'îlots forestiers, dépasse largement la surface de la forêt primaire de Côte d'Ivoire non encore perturbée par l'Homme.

La plupart des espèces ont une distribution hétérogène et peuvent être considérées comme des métapopulations (Schaffer, 1985). Extinctions locales, colonisations de nouveaux sites et échanges entre populations sont des phénomènes courants. Lorsqu'une population est en équilibre, le flux des émigrants et le nombre de sites occupés restent constants, alors que l'emplacement de ces sites peut changer en permanence (Wilson, 1975).

Une meilleure compréhension des processus d'extinction et de colonisation apparaît indispensable, car si le but d'un programme de conservation est bien d'assurer la survie des espèces, il importe en premier lieu de protéger les habitats propres à ces espèces, même quand ils sont provisoirement inoccupés. Augmenter le nombre de parcelles protégées en savane subsoudanienne devrait diminuer aussi bien la probabilité d'extinction des populations de certains sites que celle de l'ensemble de la métapopulation (Schaffer, 1985).

À l'avenir, il faudrait davantage tenir compte de la zone des îlots forestiers dans les projets de gestion de la faune en Afrique de l'Ouest. Il importe en particulier d'en assurer la conservation en savane. Seule la protection d'une grande superficie de ces mosaïques de forêt-savane permettrait de conserver la diversité de peuplement des îlots forestiers de cette région (Howe, 1984 ; Hubbel et Forster, 1986 ; Mühlenberg, 1988).

SUMMARY

Three « forest islands » were studied during the dry season in the Comoé National Park, north-east Ivory Coast.

Preliminary surveys of the trees, mammals, and birds, were carried out from 1976 to 1980. On the whole, about half of the species recorded were found to be rain forest species. Furthermore, marked differences in tree flora, and in mammal and bird communities, were found to occur between neighbouring « forest islands ». For instance, 8 % only of the tree species were shared by adjacent (6 to 9 km apart) « forest islands ».

The possible origin of such obvious differences in community structure is discussed. It is still unclear whether these « forest islands » are « relics » of former large forest blocks, or represent « pioneer » stages of forest recolonization. In any case, such a forest-savanna mosaic might help to preserve a number of rain forest species within the more humid parts of the western african savanna belt. Up to now, their importance for the conservation of forest plant and animal taxa has generally been underrated.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les Autorités administratives de Côte d'Ivoire et de Gambie pour les facilités accordées au cours de notre travail.

Nous exprimons aussi toute notre reconnaissance à Monsieur le Professeur François Bourlière pour ses avis et conseils, ainsi qu'au Professeur Christian Erard pour ses critiques constructives.

REFERENCES

- ADJANOHOON, E. (1964). — *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale*. ORSTOM, Paris.
- ADJANOHOON, E. et AKE ASSI, L. (1967). — Inventaire floristique des forêts claires soudanaises et soudanaises en Côte d'Ivoire septentrionale. *Ann. Univ. Abidjan, Fac. Sc.*, 3 : 89-141.
- AUBREVILLE, A. (1949). — *Climats, forêts et désertification de l'Afrique Tropicale*. Société d'Éditions Géographiques Maritimes et Coloniales, Paris.
- AUBREVILLE, A. (1950). — *Flore Forestière Soudano-Guinéenne*. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales. Paris.
- AUBREVILLE, A. (1962). — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 3 : 16-84.
- AVENARD, J.M. (1971). — Aspects de la géomorphologie. In : *Le Milieu Naturel de la Côte d'Ivoire*. ORSTOM, Paris, pp. 11-72.
- AVENARD, J.M., BONVALLOT, J., LATHAM, M., RENARD-DUGERDIL, M. et RICHARD, J. (1972). — *Quelques aspects du contact forêt-savane dans le Centre et l'Ouest de la Côte d'Ivoire. Etude descriptive*. ORSTOM, Centre d'Adiopodoumé. Abidjan. Rapport multigraphié, 378 pp.
- AVENARD, J.M., BONVALLOT, J., LATHAM, M., RENARD-DUGERDIL, M. et RICHARD, J. (1974). — *Aspects du contact forêt-savane dans le Centre et l'Ouest de la Côte d'Ivoire. Etude descriptive*. Travaux et documents de l'ORSTOM, Paris, 35.
- BÉGUÉ, L. (1937). — Contribution à l'étude de la végétation forestière de la haute Côte d'Ivoire. *Publ. Com. Et. Hist. Sc. Afr. Occ. Fr.*, Sér. B, 4.
- BIERREGAARD, Jr., R.O. (1985). — Changes in bird communities in virgin forest and isolated Amazonian forest fragments. *Ibis*, 128 : 166-167.
- BROSSET, A. (1985). — Response of birds to habitat modification in Gabon. *Ibis*, 128 : 171-172.
- BROSSET, A. et ERARD, C. (1986). — *Les oiseaux des régions forestières du Nord-Est du Gabon. Ecologie et comportement des espèces*. Volume 1, Supplément 3 à *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 297 pp.
- BRUNEL, J., CHAMPROUX, J.P., PARELIUS, D., RENSON, G., THIOLAY, J.M., MÜHLENBERG, M., ROBBEN, J., THAL, J., GILBERT, J., KUHN, I. et WERRES, W. (1980). — *Liste des oiseaux du Parc National de la Comoé*. FGU Kronberg, 48 pp.

- CASE, T.J. (1975). — Species numbers, density compensation and the colonization ability of lizards on islands in the Gulf of California. *Ecology*, 56 : 3-18.
- CÉSAR, J. (1978). — *Végétation, flore et valeur pastorale des savanes du Parc National de la Comoé*. Centre de Recherches Zootechniques Minankro-Bouaké (CRZ), 54 pp.
- DIAMOND, A.W. (1976). — Relaxation and differential extinction on land-bridge islands : Applications to natural preserves. *Proc. 16th Int. Ornithol. Congress, 1974*, pp. 616-628.
- DIAMOND, A.W. (1981). — Reserves as oceanic islands : lessons for conserving some East African montane forests. *Afr. Jour. Ecol.*, 19 : 21-25.
- DIAMOND, A.W. et HAMILTON, A.C. (1980). — The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. *Jour. Zool. Lond.*, 191 : 379-402.
- DIAMOND, J.M. (1970). Ecological consequences of island colonization by Southwest Pacific birds. I. Types of niche shifts. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 67 : 529-536.
- DOWSETT, R.J. et DOWSETT-LEMAIRE, F. (1985). — Population dynamics and the mobility of forest birds in Malawi. *Ibis*, 128 : 169-170.
- ELDIN, M. (1971). — Le Climat. In : *Le Milieu Naturel de la Côte d'Ivoire*. Mémoires ORSTOM, Paris, 50, pp. 73-108.
- GALAT, G. (1983). — *Socio-écologie du Singe vert (Cercopithecus aethiops sabaeus), en référence de quatre Cercopithécinés forestiers sympatriques (Cercopithecus atys, Cercopithecus campbelli, C. diana, C. petaurista) d'Afrique de l'ouest*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- GALAT, G. et GALAT-LUONG, A. (1985a). — La communauté de primates diurnes de la forêt de Taï Côte d'Ivoire. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 40 : 3-32.
- GALAT, G. et GALAT-LUONG, A. (1985b). — *Structure of two African Guenon communities. Resource partitioning and ecological niches*. Communication au Symposium « Biologie, Phylogénie et Spéciation chez les Cercopithèques forestiers ». 20-22 août 1985. Station Biologique de Paimpont, Université de Rennes.
- GALAT-LUONG, A. (1983). — *Socio-écologie de trois Colobes sympatriques, Colobus badius, C. polykomos et C. verus du Parc National de Taï, Côte d'Ivoire*. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- GALAT-LUONG, A. (1988). — Monkeys in the Pirang forest. In : *Pirang. Ecological Investigations in a Forest Island in the Gambia*. Stiftung Walderhaltung in Afrika, Hamburg, und Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Hamburg, Warnke Verlag, Reinbek, pp. 187-208.
- GAUTIER, J.-P. (1975). — *Etude comparée des systèmes d'intercommunication sonore chez quelques Cercopithécinés forestiers Africains. Mise en évidence de corrélations phylogénétiques et socio-écologiques*. Thèse de Doctorat es Sciences Naturelles, UER Sciences du Comportement et de l'Environnement, Rennes.
- GUILLAUMET, J.-L. (1967). — *Recherches sur la végétation et la flore du bas-Cavally (Côte d'Ivoire)*. Mémoires ORSTOM, 20. Paris, 249 pp.
- GUILLAUMET, J.L. et ADJANOHOUN, E. (1971). — *La Végétation de la Côte d'Ivoire*. Mémoires ORSTOM, Paris, 50 : 161-268.
- HOWE, H.F. (1984). — Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biol. Cons.*, 30 : 261-268.
- HUBBEL, S.P. et FOSTER, R.B. (1986). — Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest communities. In : *Community Ecology*, DIAMOND, J. and CASE, T.J. (eds), Harper and Row, New York : pp. 314-329.
- HUSTON, M., (1979). — A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist.*, 113 : 81-101.
- KNAPP, R. (1973). — *Die Vegetation von Afrika*. Stuttgart : Fischer.
- MACARTHUR, R.H. et WILSON, E.O. (1967). — *The theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey.
- MALEY, J. (1987). — Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Paleoecology of Africa*, 18, 1987 : 307-334.
- MERZ, G. (1982). — *Untersuchungen über Lebensraum und Verhalten des Afrikanischen Waldelefanten im Taï-Nationalpark der Republik Elfenbeinküste unter dem Einfluss der regionalen Entwicklung*. Dissertation, Universität Heidelberg.

- MÜHLENBERG, M. (1988a). — Ecology of tropical forest islands. In : *Pirang. Ecological Investigations in a Forest Island in the Gambia*. Stiftung Walderhaltung in Afrika, Hamburg, und Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Hamburg, Warhke Verlag, Reinbek : 187-208.
- MÜHLENBERG, M., LEIPOLD, D., MADER, H.J. et STEINHAEUER-BURKART, B. (1977). — Island Ecology of Arthropods. I. Diversity, niches and resources on some Seychelles Islands. *Oecologia*, 29 : 117-134.
- MÜHLENBERG, M. et STEINHAEUER-BURKART, B. (1981). — *Parc National de la Comoé*. Colordruck, Heidelberg, 45 pp.
- MÜHLENBERG, M. (1988b). — Konzptentwicklung und Möglichkeiten praktischer Umsetzung von Biotopverbundsystemen. In : *Biotopvernetzung in der Kulturland-schaft II. Symposiums-bezricht. Schriftenreihe Angewandter Naturschutz*, 5 : 14-31.
- ROTH, H.H., MÜHLENBERG, M., ROBEN, P., BARTHLOTT, W. (1979). — *Etat actuel des Parcs Nationaux de la Comoé et de Taï ainsi que de la Réserve d'Azagny et propositions visant à leur conservation et à leur développement aux fins de promotion du tourisme*. P.N. 73.2085.6, 4-tomes, FGU-Kronberg GmbH.
- SCHAFFER, M.L. (1985). — The metapopulation and species conservation : the special case of the Northern Spotted Owl : pp. 86-99. In : *Ecology and Management of the Spotted Owl in The Pacific Northwest. United States Forest Service Technical Report PNW-185*. R.J. GUITERREZ and A.B. CAVEY (eds.).
- SCHNELL, R. (1952). — Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne. In : *Mélanges botaniques, Mém. I.F.A.N.*, 18 : 41-236.
- SCHNELL, R. (1976/77). — *La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Gauthiers-Villars, Paris.
- SPICHTER, R. (1975). — *Contribution à l'étude du contact entre flores sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V Baoulé et de son extension nord-ouest (Côte-d'Ivoire centrale)*. Thèse de Doctorat de l'Université de Genève.
- STEINHAEUER-BURKART, B. (1987). — Dénombrement et distribution des grands mammifères du Parc National de la Comoé (Côte d'Ivoire). Notes sur la grandeur des troupeaux et leurs saisons de reproduction. *Mammalia*, 51 : 283-303.
- TERBORGH, J. (1974). — Preservation of natural diversity : the problem of extinction-prone species. *Bioscience*, 24 : 715-722.
- TERBORGH, J. (1985). — Population densities of Amazonian birds : implications for conservation. *Ibis*, 128 : 165-166.
- THIOLLAY, J.-M. (1985). — The West African forest avifauna : a review. In : *Conservation of tropical forest birds. ICBP Techn. Publ. 4*. DIAMOND, A.W. et LOVEJOY, T.E. Eds. Cambridge, England : 171-186.
- WILSON, E.O. (1975). — *Sociobiology : The New Synthesis*. Belknap Press, Cambridge MA.