

CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE ET DE LA PRODUCTION HERBACÉE DANS LES SAVANES SOUDANIENNES DE NAZINGA (BURKINA FASO). COMPARAISON AVEC D'AUTRES SAVANES OUEST-AFRICAINES*

par Anne FOURNIER

ORSTOM, 213 rue Lafayette — 75010 PARIS
et École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Production primaire herbacée - Savanes soudanien-
nes - Burkina Faso.

KEY-WORDS : Herbaceous primary production - Sudanese savan-
nas - Burkina Faso.

RÉSUMÉ (Travail original)

Les phytomasses maximales herbacées aériennes mesurées à Nazinga en 1985 ont varié entre 2,5 et 5 t/ha dans des faciès de savane herbeuse à savane boisée, tandis que la production primaire aérienne nette atteignait 3,5 à 8 t/ha. Le cycle de la production aérienne, réparti sur 4 à 7 mois, s'est révélé fortement lié à la saison des pluies. Le rapport entre production primaire et phytomasse maximale aériennes a varié de 1,0 à 1,2. Les phytomasses souterraines, qui représentent en moyenne 80 % du total, ont varié de 3 à 10 t/ha, la production annuelle souterraine valant 8 à 9,5 t/ha. Les valeurs sont comparées à celles d'autres localités d'Afrique de l'Ouest.

SUMMARY (Original scientific paper)

Seasonal variation in herbaceous plant phytomass and productivity of the Sudanese savannas et Nazinga (Burkina Faso). Comparaison with other savannas of West Africa

Maximum aboveground phytomass of herbaceous plants was measured at Nazinga during 1985 in several grass to wooded savannas. They ranged from 2,5 to 5 t/ha while net primary production reached 3,5 to 8 t/ha. The cycle of aboveground production, lasting 4 to 7 months, was strongly linked to the rainy season. The ratio between aboveground net primary production and maximum phytomass ranged from 1,0 to 1,2. Underground phytomass (mean value, 80 % of total) ranged from 3 to 10 t/ha with an annual primary production of 8 to 9,5 t/ha. Data are compared to those of other localities in West Africa.

INTRODUCTION

Un certain nombre de synthèses sur la structure et le fonctionnement des savanes tropicales ont été publiées ces dernières années, elles correspondent à la nécessité d'essayer de dégager les lois générales régissant ces milieux qui occupent de très vastes superficies mais sont encore très imparfaitement connus (HUNTLEY et WALKER, 1982 ; SANFORD *et al.*, 1982 ; BOURLIÈRE, 1983 ; BOOYSEN et TAINTON, 1984 ; TOTHILL et MOTT, 1985). Ces ouvrages confrontent des études maintenant relativement nombreuses mais très diverses dans leurs buts, leurs méthodes et leur localisation géographique. Cette grande diversité rend, dans la plupart des cas, les comparaisons entre écosystèmes assez délicates. Parallèlement aux efforts de synthèses générales il semble donc important de développer dans des écosystèmes relativement peu différents entre eux, des recherches fondées sur des méthodes identiques de manière à permettre des comparaisons sur des bases sûres.

Le présent travail, consacré aux cycles saisonniers de la

phytomasse et de la production primaire de la strate herbacée des savanes soudaniennes de Nazinga au Burkina Faso, se situe dans le prolongement d'une série d'études initiées à Lamto en Côte d'Ivoire dans le cadre du Programme Biologique International (voir LAMOTTE, 1967). Il complète une série de données réunies sur les savanes préforestières de Lamto par CESAR (1971) et ABBADIE (1983) puis dans les savanes soudano-guinéennes de Ouango-Fitini au nord de la Côte d'Ivoire par FOURNIER (1982 a et b). La présentation des cycles saisonniers et des valeurs de production primaire de Nazinga va déboucher, au travers d'une comparaison avec Lamto et Ouango-Fitini, sur une ébauche de caractérisation fonctionnelle des savanes soudaniennes.

Le ranch de Gibier de Nazinga (1°36'W, 11°09'20"N, 280 m d'altitude) s'étend sur une superficie d'environ 800 km² au centre sud du Burkina Faso à l'emplacement d'une ancienne forêt classée. Aucune activité agricole ne s'y exerce depuis plusieurs dizaines d'années, la protection de la faune est assurée sur l'ensemble du territoire et seule une petite zone est actuellement consacrée à l'élevage de gibier. Une présentation générale du Ranch de Nazinga a été donnée par LUNGREN (1975) et une carte de végétation par DEKKER (1985).

*Reçu le 12 juin 1986, accepté le 30 avril 1987.

Fonds Documentaire ORSTOM



010015118

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote : B * 15118 Ex : 1

Le climat de Nazinga est tropical sec avec une saison des pluies de mai à septembre et une saison sèche d'octobre à avril. Bien que la zone du Ranch ait été comprise entre les isohyètes 1.000 et 1.100 mm pour la période antérieure à 1961, les années suivantes ont été bien plus sèches et Nazinga s'est trouvé dans la bande 900 à 1.000 mm entre 1961 et 1970 puis dans la bande 800 à 900 mm entre 1971 et 1980. Le total annuel n'atteint finalement que 750 à 850 mm ces dernières années. Une étude de SPINAGE (1984), analysant sur plusieurs décennies le climat de la région de Nazinga, conclut cependant qu'il n'existe pas de tendance à l'assèchement à long terme. Les températures annuelles moyennes de la région sont comprises entre 27,6°C et 27,9°C (ASECNA).

Les sols, développés sur un substrat granitique, sont du type ferrugineux tropical.

Nazinga fait partie de la région phytogéographique soudano-zambézienne au sens de LEBRUN (1947), du domaine soudanien, du secteur soudanien méridional et du district Est-Volta Noire (GUINKO, 1984 et à paraître). Comme dans toute cette partie de l'Afrique, la strate herbacée est dominée par les Graminées pérennes, et des feux de brousse, allumés par l'homme depuis des temps reculés, parcourent chaque

année la majeure partie du territoire. Dans les savanes africaines, la présence, la hauteur et le couvert des arbres et des arbustes déterminent toute une série de variations physiologiques dont une classification en quatre grands types a été proposée lors du colloque de Yangambi (voir TROCHAIN, 1957). Ces types physiologiques s'ordonnent généralement selon la topographie, les savanes herbeuses se situant sur les plateaux cuirassés ou les bas de versant alternativement saturés en eau puis très secs, et le boisement s'accroissant sur les sols plus profonds et mieux drainés. Conformément à ce schéma, le paysage de Nazinga est un ensemble de savanes plus ou moins hautes et denses, les formations forestières sont rares et de faible étendue, la plus grande partie du ranch est couverte de savanes arbustives et arborées tandis que les savanes boisées et herbeuses ainsi que les forêts claires ne représentent que de petites superficies.

Six parcelles qui correspondent à la gamme des faciès existant sur le ranch ont été sélectionnées pour le suivi de la phytomasse au cours de l'année 1985 ; leurs sols sont tous du type ferrugineux tropical lessivé. Les principales caractéristiques de ces sites d'étude sont présentées au tableau I.

TABLEAU I

Principales caractéristiques des sites sélectionnés pour le suivi de la phytomasse à Nazinga en 1985

N° du site	Désignation	Principales espèces ligneuses (L) et herbacées (H)	Couvert ligneux en %	Situation Topographique	Horizon cuirasse (profondeur)
S1	Savane herbeuse à <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Schizachyrium sanguineum</i>	<i>Andropogon ascinodis</i> (H) <i>Schizachyrium sanguineum</i> (H)	2 %	plateau	30 cm
S2	Savane arbustive à <i>Gardenia erubescens</i> et <i>Terminalia laxiflora</i>	<i>Gardenia erubescens</i> (L) <i>Terminalia laxiflora</i> (L) <i>Ximena americana</i> (L) <i>Andropogon ascinodis</i> (H) <i>Schizachyrium sanguineum</i> (H)	5 %	haut de pente	absent
S3	Savane arborée à <i>Terminalia laxiflora</i> et <i>Detarium microcarpum</i>	<i>Terminalia laxiflora</i> (L) <i>Detarium microcarpum</i> (L) <i>Andropogon ascinodis</i> (H) <i>Hyparrhenia smithiana</i> (H)	20 %	mi-pente	60 cm
S4	Savane boisée à <i>Terminalia laxiflora</i> et <i>Crossopteryx febrifuga</i>	<i>Terminalia laxiflora</i> (L) <i>Crossopteryx febrifuga</i> (L) <i>Andropogon ascinodis</i> (H) <i>Brachiaria jubata</i> (H) <i>Elionurus pobeguinii</i> (H)	30 %	haut de pente	absent
S5	Savane boisée à <i>Isoberlinia doka</i> et <i>Acacia dudgeoni</i>	<i>Isoberlinia doka</i> (L) <i>Acacia dudgeoni</i> (L) <i>Andropogon ascinodis</i> (H) <i>Andropogon schirensis</i> (H)	40 %	mi-pente	absent
S6	Savane à annuelles sur bowal	<i>Loudetiopsis kerstingii</i> (H) <i>Andropogon fastigiatus</i> (H)	2 %	plateau	10 cm

Site n°1. — Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*

Ce premier site est une savane herbeuse selon la classification de Yangambi (TROCHAIN, 1957) elle se situe sur un plateau et son sol présente un horizon cuirassé vers 30 cm de profondeur. Les Graminées pérennes les plus abondantes sont *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*.

Site n°2. — Savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora*

Localisée en haut de pente, cette savane arbustive présente un couvert ligneux très clair (5 %) assuré essentiellement par les trois espèces : *Gardenia erubescens*, *Terminalia laxiflora* et *Ximena americana*. La strate herbacée y est dominée par deux Graminées pérennes : *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*. Le sol ne possède pas d'horizon cuirassé mais des taches et concrétions à partir de 60 cm de profondeur.

Site n°3. — Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum*

La troisième parcelle, située à mi-pente, est une savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* dont le couvert atteint environ 20 %. Les herbacées les plus abondantes sont les Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Hyparrhenia smithiana*. Un horizon cuirassé se rencontre vers 60 cm dans le profil pédologique.

Site n°4. — Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*

Cette savane boisée de haut de pente présente un recouvrement ligneux de 30 % assuré principalement par *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*. Trois espèces de Graminées pérennes y dominent la strate herbacée : *Andropogon ascinodis*, *Brachiara jubata* et *Elionurus pobeguinii*. Le profil pédologique présente des taches et concrétions à partir de 30 cm.

Site n°5. — Savane boisée à *Isobertinia doka* et *Acacia dudgeoni*

Dans cette parcelle où le couvert ligneux est le plus élevé, avec une valeur de 40 %, les deux principales espèces ligneuses sont *Isobertinia doka* et *Acacia dudgeoni*, tandis que les deux Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Andropogon schirensis* dominent la strate herbacée. Située à mi-pente, cette savane boisée présente un profil pédologique à taches et concrétions au-delà de 45 cm.

Site n°6. — Savane à annuelles sur bowal

La dernière parcelle est une formatin herbeuse d'annuelles à *Loudetiopsis kerstingii* et *Andropogon fastigiatus* sur un plateau cuirassé dont le sol ne dépasse pas 10 cm d'épaisseur.

II — MÉTHODES D'ÉTUDE

1. L'ESTIMATION DE LA PHYTOMASSE

L'évaluation de la phytomasse aérienne et souterraine est faite par la méthode de la récolte qui est particulièrement fiable grâce à sa simplicité et à sa précision (FOURNIER et LAMOTTE, 1983). Elle consiste à couper au ras du sol la matière végétale aérienne sur des placettes échantillon et à prélever des «monolithes» de sol pour l'extraction des racines.

A Nazinga l'évaluation de la phytomasse aérienne sur chacun des sites a été faite à partir de 5 placettes carrées de 2 m de côté, soit 20 m² au total. Les racines ont été étudiées à partir de 20 prélèvements à la sonde de 8 cm de diamètre à trois niveaux de profondeur (0 à - 10 cm, - 10 à - 20 cm et - 20 à - 30 cm). Les échantillons de sols ont ensuite été lavés sur tamis pour la séparation des racines.

Un type d'échantillonnage très voisin du précédent a également été utilisé dans les deux autres localités qui vont être fréquemment citées dans le texte à titre de comparaison : Lamto (voir CESAR, 1971 ; ABBADIE, 1983) et Ouango-Fitini (FOURNIER, 1982 a).

2. L'ÉVALUATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

La production primaire a été évaluée par la méthode de la somme des accroissements inspirée de GOLLEY (1965) et de MILNER et HUGHES (1968). Elle consiste à faire la somme des accroissements de la biomasse ou matière vivante entre les coupes en tenant compte également des accroissements de la nécromasse ou matière morte pendant les mêmes intervalles. La formule explicitant ce type de calcul est :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \Delta N_i)$$

où :

P est la production primaire,

i le numéro d'ordre de la coupe,

ΔB_i la variation positive de biomasse depuis le relevé précédent,

et ΔN_i la variation positive de nécromasse depuis le relevé précédent.

La nécessité de tenir compte d'un passage possible de la matière du compartiment vivant au compartiment mort en l'absence de toute production impose cependant un certain nombre de conditions sur le signe et les valeurs relatives de ΔB_i et ΔN_i pour leur intégration au calcul. Ces conditions sont détaillées dans FOURNIER et LAMOTTE (*op. cit.*).

Pour les parties souterraines, le calcul de la production primaire a également été effectué par la somme des accroissements. Compte-tenu de l'inexistence de méthodes à la fois fiables et rapides pour séparer la matière vivante et la matière morte pour les racines, l'étude a porté sur l'ensemble du matériel végétal. C'est donc sur les variations de la phytomasse dans sa totalité (biomasse + nécromasse) que le calcul de production a été réalisé. Pour augmenter la précision de l'évaluation ainsi faite, la production de chacun des niveaux de profondeur a d'abord été estimée séparément puis la production totale a été calculée en sommant ces valeurs. Les problèmes particulièrement délicats que pose l'évaluation de la production des parties souterraines ne sont pas tous résolus, un ouvrage entier leur a d'ailleurs été consacré (BOHM,

1979). Il ne faut donc pas perdre de vue que les estimations disponibles dans la littérature comme celles qui sont présen-

tées ici restent des approximations.

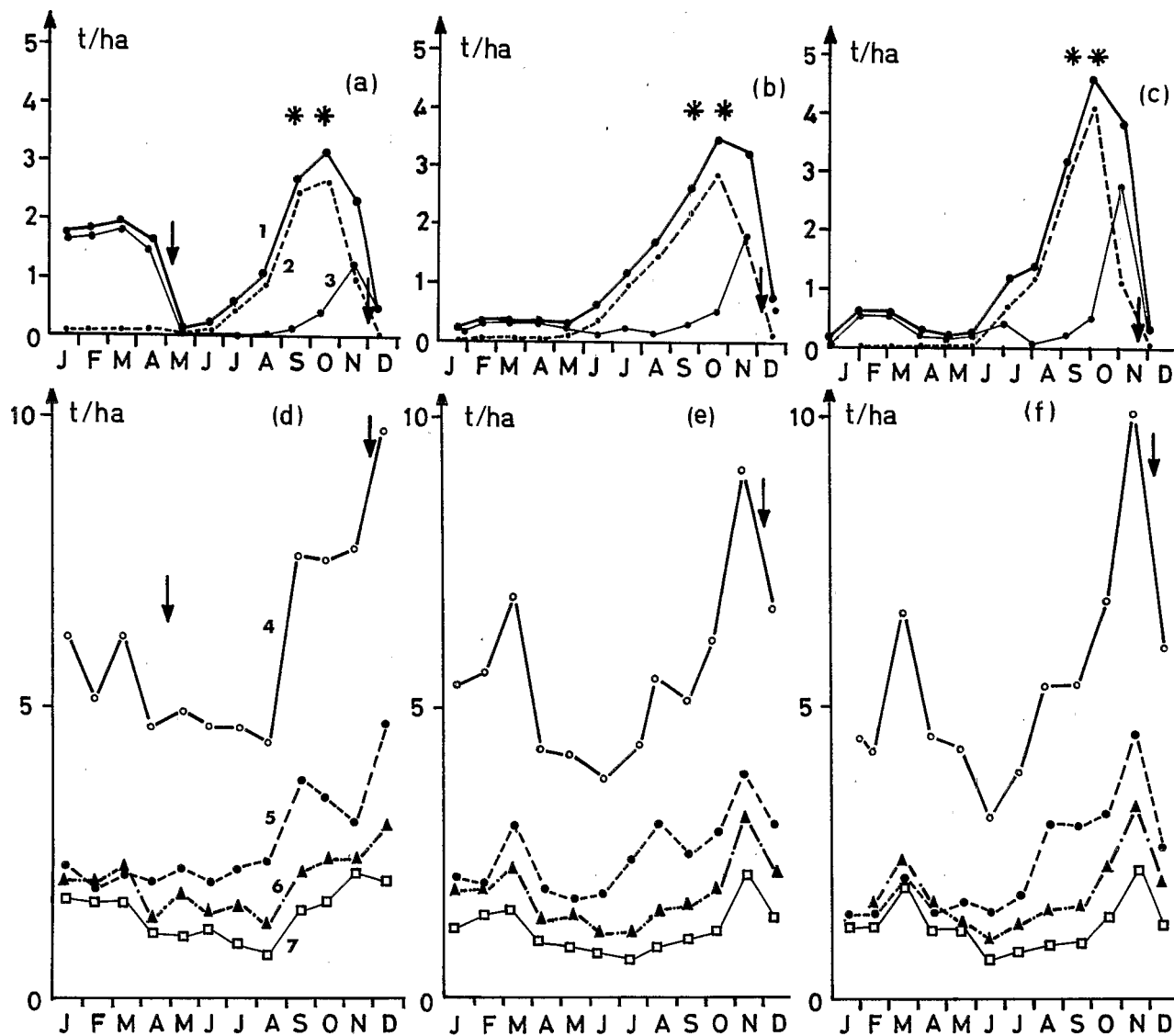


FIG. 1. — Cycle saisonnier de la phytomasse aérienne et souterraine herbacée dans trois savanes de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso) en 1985.

Savane herbeuse à *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* (site n°1) : a) parties aériennes ; d) parties souterraines.

Savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* (site n°2) : b) parties aériennes ; e) parties souterraines.

Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* (site n°3) : c) parties aériennes ; f) parties souterraines.

LEGENDE : Flèche : PASSAGE DU FEU. — Étoiles : période de floraison-fruitification des Graminées pérennes.

Parties aériennes

- 1 : ●—● phytomasse
- 2 : ●—● biomasse
- 3 : ●—● nécromasse

Parties souterraines

- 4 : ○—○ total de 0 à -30 cm
- 5 : ●—● couche 0 à -10 cm
- 6 : ▲—▲ -10 à -20 cm
- 7 : □—□ couche -20 à -30 cm

III — RÉSULTATS

1. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE AÉRIENNE

Dans l'ensemble de la masse végétale ou phytomasse ont été distinguées la biomasse ou matière vivante et la nécromasse ou matière morte, dont les cycles d'évolution sont analysés séparément.

1.1. Le cycle saisonnier de la biomasse aérienne

Trois phases distinctes peuvent être reconnues dans l'évolution de la biomasse (Fig. 1 et 2) : la repousse de saison sèche, la croissance vigoureuse de saison des pluies et la sénescence.

1.1.1. La repousse de saison sèche

Cette première phase prend place entre janvier et mai ou juin, elle correspond à l'apparition, plus ou moins précoce selon les sites, d'une biomasse qui reste faible.

En début d'année il y a tout d'abord extrêmement peu de matière vivante dans la savane boisée à *I. doka* (S5, fig. 2 a) et absolument rien dans la savane boisée à *T. laxiflora* (S4, fig. 2 b) ni dans la savane sur bowal (S6, fig. 2 c). Il faut attendre avril (savane à *I. doka*, S5) ou même mai (savane à *T. laxiflora*, S4 et bowal, S6) pour voir apparaître les premières pousses vertes en nombre appréciable.

Une faible biomasse de moins de 0,05 t/ha existe cependant déjà à la même époque dans la savane arbustive claire (S2, fig. 1 a) et dans la savane arborée (S3 fig. 1 c). Cette faible biomasse reste stable dans le premier site mais disparaît en février et avril dans la savane arborée.

Le cas de la savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1 fig. 1 b) est un peu particulier puisque le feu n'y est pas passé en 1984 : la biomasse y est déjà relativement importante en janvier (0,14 t/ha) mais diminue légèrement en février et mars. Le passage tardif du feu, en avril 1985, modifie cependant peu le schéma d'évolution de la biomasse dans cette savane car la quantité de matière végétale ainsi détruite se reconstitue rapidement.

1.1.2. La croissance vigoureuse de saison des pluies

A partir de juin ou juillet selon les sites la croissance des plantes devient vigoureuse et la biomasse augmente fortement. Une accélération de la vitesse d'accumulation de la

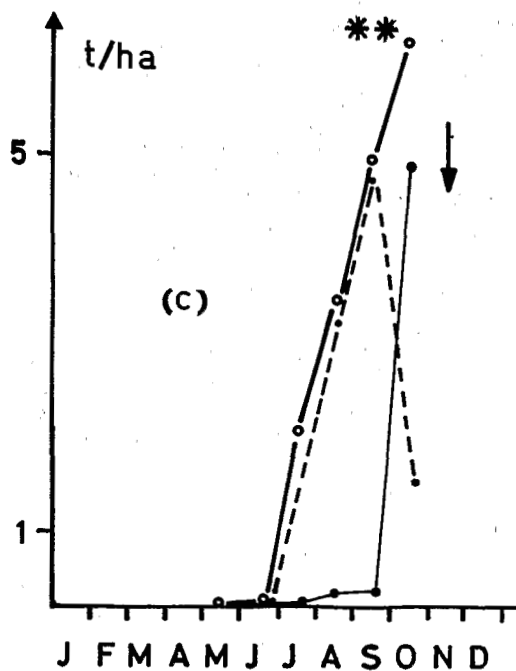
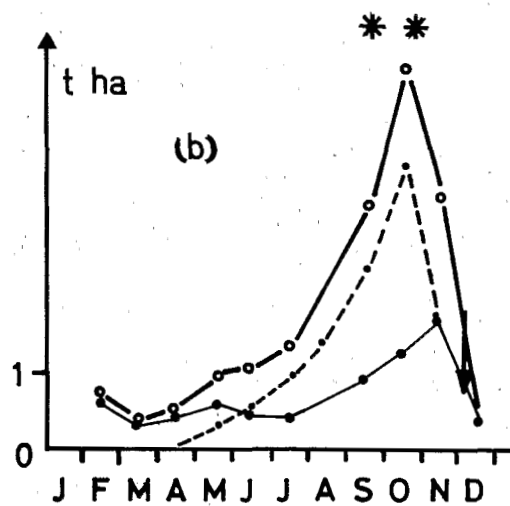
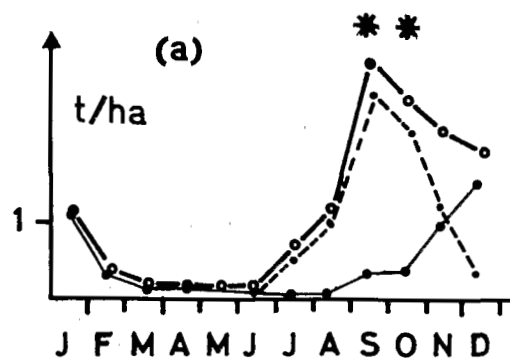


FIG. 2. — Cycle saisonnier de la phytomasse herbacée aérienne dans trois savanes de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso) en 1985.

a) Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* : site n°4

b) Savane boisée à *Isobertinia doka* et *Acacia dudgeoni* : site n°5

c) Savane à annuelles sur bowal : site n°6

Mêmes légendes que la figure 1.

biomasse, se traduisant sur les courbes par un point d'inflexion, se produit même pour trois des parcelles en août : la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1), la savane arborée à *T. laxiflora* (S3) et la savane boisée à *T. laxiflora* (S4), tandis que dans les autres savanes l'augmentation reste plus régulière. Les vitesses d'accumulation de la biomasse, voisines de 2 à 3 kg/ha/jour au début de cette phase atteignent plus de 40 ou 50 kg/ha/jour à la fin. Entre juin et juillet la biomasse augmente même de 84 kg/ha/jour dans la formation sur cuirasse !

Les valeurs maximales de biomasse sont atteintes à la fin de cette phase, c'est-à-dire en septembre dans la savane boisée à *T. laxiflora* (S4) et sur le bowal (S6) et en octobre dans les quatre autres sites.

1.1.3. La phase de sénescence

Dès la fin de la fructification des Graminées, leurs feuilles et tiges se dessèchent et meurent en grand nombre. Ce phénomène occasionne une diminution brutale de la biomasse entre octobre et novembre : en l'espace d'un mois, les valeurs chutent de moitié environ. Cette sénescence coïncide avec le retour à la saison sèche et le passage des feux de brousse qui détruisent le reste de la matière vivante. Ces feux ne font sans doute toutefois qu'accélérer la disparition de la matière verte qui se produirait sans eux comme en témoigne le cas de la savane boisée à *T. laxiflora* (S4). Dans ce site qui n'a pas brûlé lors du cycle d'étude (1985) une diminution de moitié de la biomasse se produit à nouveau entre novembre et décembre.

1.2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA NÉCROMASSE AÉRIENNE

L'évolution de la nécromasse comporte deux phases : la longue stagnation de début d'année et l'augmentation de fin de saison des pluies (Fig. 1 et 2).

1.2.1. La stagnation de début d'année

Le cas le plus fréquent est celui où le feu, en passant vers le mois de novembre, a consommé l'essentiel de la matière herbacée du cycle précédent, dont il ne subsiste plus qu'une faible nécromasse inégalement répartie sur le terrain.

Quasiment nulle dans le cas de la formation à herbes annuelles sur bowal (S6), cette nécromasse est légèrement plus élevée sur les quatre autres parcelles brûlées peuplées de pérennes (S2, S3, S4 et S5). La différence entre le site S6 et les quatre autres s'explique par le fait que les chaumes des espèces pérennes sont généralement plus coriaces et moins secs que ceux des annuelles lors du passage du feu. L'intensité et la qualité de la combustion dépendent en effet d'un certain nombre de facteurs parmi lesquels l'heure de la journée, la force et la direction du vent, ainsi que la quantité et l'état du combustible végétal. C'est aux variations de ces paramètres qu'il convient d'attribuer les petites différences de nécromasse observées entre les quatre sites S2, S3, S4 et S5.

Il arrive parfois qu'il n'y ait pas de feu, ou qu'il passe très tardivement comme dans la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) où il n'est survenu que fin avril 1985. Une quantité importante de matière morte, de l'ordre de 2 t/ha dans le cas de cette savane, reste alors en place. Le passage du feu, fin avril, a ramené la nécromasse d'environ 2 t/ha à environ 0,02 t/ha et ce bas niveau s'est maintenu jusqu'en septem-

bre. Cette phase de stabilité de la nécromasse est longue puisqu'elle dure 7 à 8 mois.

Dans toutes les savanes, qu'elles soient brûlées ou épargnées par le feu, la nécromasse reste donc stable durant toute la première partie de l'année jusque vers août ou septembre tandis que la biomasse a déjà commencé à augmenter.

1.2.2. L'augmentation de fin de saison des pluies

Vers août, septembre ou même seulement octobre, s'engage la deuxième phase qui est celle de l'accumulation de la nécromasse. A cette époque la biomasse continue encore à augmenter mais les nombreux organes formés quelques mois plus tôt deviennent alors senescents et passent à la nécromasse. Lorsque la fructification des Graminées est achevée, le phénomène de sénescence se généralise et l'accumulation de la nécromasse connaît une brusque accélération en novembre, un mois après le maximum de la biomasse qui, elle, se met à diminuer rapidement. Cette accélération est particulièrement marquée dans la formation à annuelles (S6) où la nécromasse passe en un mois de moins de 0,5 t/ha à presque 6 t/ha.

L'accumulation de la nécromasse est généralement interrompue par le passage du feu en novembre. Il semble toutefois que, sans lui, le maximum serait atteint plus tard, vers décembre ou janvier comme le suggère l'évolution de la nécromasse dans la savane boisée à *T. laxiflora* (S4, fig. 2 b) épargnée par l'incendie en 1985.

2. LE CYCLE SAISONNIER DE LA PHYTOMASSE SOUTERRAINE

L'étude des racines, qui nécessite des travaux de terrain et de laboratoire très lourds, n'a été faite que pour trois parcelles qui sont : la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1), la savane arbustive claire (S2) et la savane arborée (S3).

2.1. Le cycle saisonnier global de la phytomasse souterraine

Quatre phases distinctes peuvent être reconnues dans l'évolution annuelle de la phytomasse souterraine : l'augmentation de début d'année, la phase transitoire de stabilité, l'augmentation de saison des pluies et la diminution de fin de cycle (Fig. 1).

2.1.1. L'augmentation de début d'année

Toutes les courbes d'évolution de la phytomasse de racines présentent le même phénomène en début d'année. Après une courte période de stabilité (janvier à février) la phytomasse augmente d'environ 1 ou 2 t/ha en un mois, puis diminue d'au moins la même quantité le mois suivant (mars à avril).

2.1.2. La phase transitoire de stabilité

Cette phase de stabilité est de longueur variable selon les sites : elle ne dure qu'un mois pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) mais deux mois pour la

savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2) et quatre mois pour la savane herbeuse à *A. ascinodis*.

2.1.3. L'augmentation de saison des pluies

Cette étape correspond au doublement de la masse des racines en l'espace de 4 ou 5 mois. C'est ainsi que le maximum absolu de la phytomasse souterraine est atteint dès novembre pour la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2) et pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3), mais seulement en décembre pour la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1). Il se produit toutefois un ralentissement au cours de cette augmentation rapide, ce que traduit le palier observé sur la courbe entre août et septembre dans la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) et dans la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) et entre septembre et novembre dans la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2).

2.1.4. La diminution de fin de cycle

La phytomasse des racines diminue à nouveau d'une quantité de 2 à 4 t/ha en l'espace d'un mois pour la savane arbustive (S2) et pour la savane arborée (S3), tandis que cette phase n'apparaît pas pour la savane herbeuse (S1).

2.2. Les variations saisonnières de la répartition des racines en fonction de la profondeur

A Nazinga, comme dans la plupart des milieux herbacés, la masse des racines est plus importante en surface que dans les horizons plus profonds et ceci reste vrai tout au long de l'année (Fig .1).

Par ailleurs les variations saisonnières de la phytomasse s'amortissent avec la profondeur, les courbes d'évolution des horizons - 20 à - 30 cm présentent moins d'irrégularité en valeur absolue que celles des couches 0 à 10 cm. Ce phénomène est plus ou moins marqué selon les sites et les périodes. Le maximum de mars résulte ainsi d'une augmentation de la phytomasse affectant toutes les couches dans la savane arborée (S3) mais seulement les deux couches superficielles dans les deux autres sites (S1 et S2). C'est à une diminution de la masse des racines dans la seule couche superficielle (0 à 10 cm) qu'est dû le palier observé au cours de la phase d'augmentation décrite au paragraphe 2.1.3.

3. LA PRODUCTION PRIMAIRE

3.1. La production primaire annuelle aérienne

Les valeurs de la production primaire aérienne de l'année 1985 s'échelonnent entre un peu plus de 3 t/ha et un peu moins de 8 t/ha.

La production la plus élevée est celle de la formation à annuelles sur cuirasse (S6) avec 7,66 t/ha.

Viennent ensuite la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) avec 4,80 t/ha puis la savane boisée à *I. doka* (S5) avec 5,34 t/ha.

La savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) atteint 3,83 t/ha tandis que la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T.*

laxiflora (S2) et la savane boisée à *T. laxiflora* et *C. febrifuga* (S4) ne produisent respectivement que 3,51 et 3,12 t/ha.

3.2. La production primaire annuelle souterraine

Les valeurs obtenues pour la production primaire souterraine sont plus élevées que celles des parties aériennes puisqu'elles dépassent toutes 7,5 t/ha.

La production la plus forte se rencontre dans la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) avec 9,41 t/ha. Les deux autres sites présentent des valeurs plus faibles : 9,07 t/ha pour la savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1) et 7,80 t/ha pour la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2).

3.3. La production primaire annuelle totale

Si les valeurs de production obtenues pour les parties aériennes et les parties souterraines sont sommées pour évaluer la production totale, les valeurs de 14,21 t/ha, 13,33 t/ha et 11,3 t/ha sont respectivement obtenues pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3), la savane herbeuse à *A. ascinodis* (S1) et la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* (S2). Le classement par ordre d'importance de la production, que l'on considère la part des organes aériens, celle des racines ou l'ensemble, reste donc le même pour ces trois sites.

3.4. La répartition mensuelle de la production primaire

La figure 3 présente la répartition mensuelle de la production aérienne pour tous les sites et de la production souterraine pour les sites 1, 2 et 3.

Il apparaît que la production aérienne n'est appréciable (plus de 0,10 t/ha) que pendant 4 à 7 mois selon les sites, entre avril et octobre.

Dans l'ensemble c'est à partir de juin que l'activité de production aérienne des savanes commence effectivement, elle se poursuit ensuite régulièrement jusqu'en octobre. Le premier site à produire de la phytomasse aérienne est la savane boisée à *I. doka* et *A. dudgeoni* (S5), son activité s'étale sur sept mois, d'avril à octobre. Les sites 1 et 2 (savane herbeuse à *A. ascinodis* et savane arbustive claire à *G. erubescens*) produisent de manière appréciable pendant cinq mois, de juin à octobre. Pour les trois autres sites, l'activité n'est importante que durant quatre mois : de juillet à octobre pour la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) et pour la formation à annuelles sur cuirasse (S6), et de juin à septembre pour la savane boisée à *T. laxiflora* et *C. febrifuga* (S4).

La production aérienne maximale coïncide avec la floraison ou la précède immédiatement. La forte production postérieure à la floraison qui apparaît sur l'histogramme de la savane sur cuirasse (S6) n'est qu'un artefact dû à l'intervalle de coupe un peu long pour cette formation à annuelles à évolution rapide. La coupe de septembre a en effet été effectuée un peu avant le développement maximal de la strate herbacée et la production correspondant à la fin de la floraison a donc été comptée avec celle du mois suivant.

Au total, la longueur de la période de production aérienne est pratiquement la même que celle de la saison des pluies

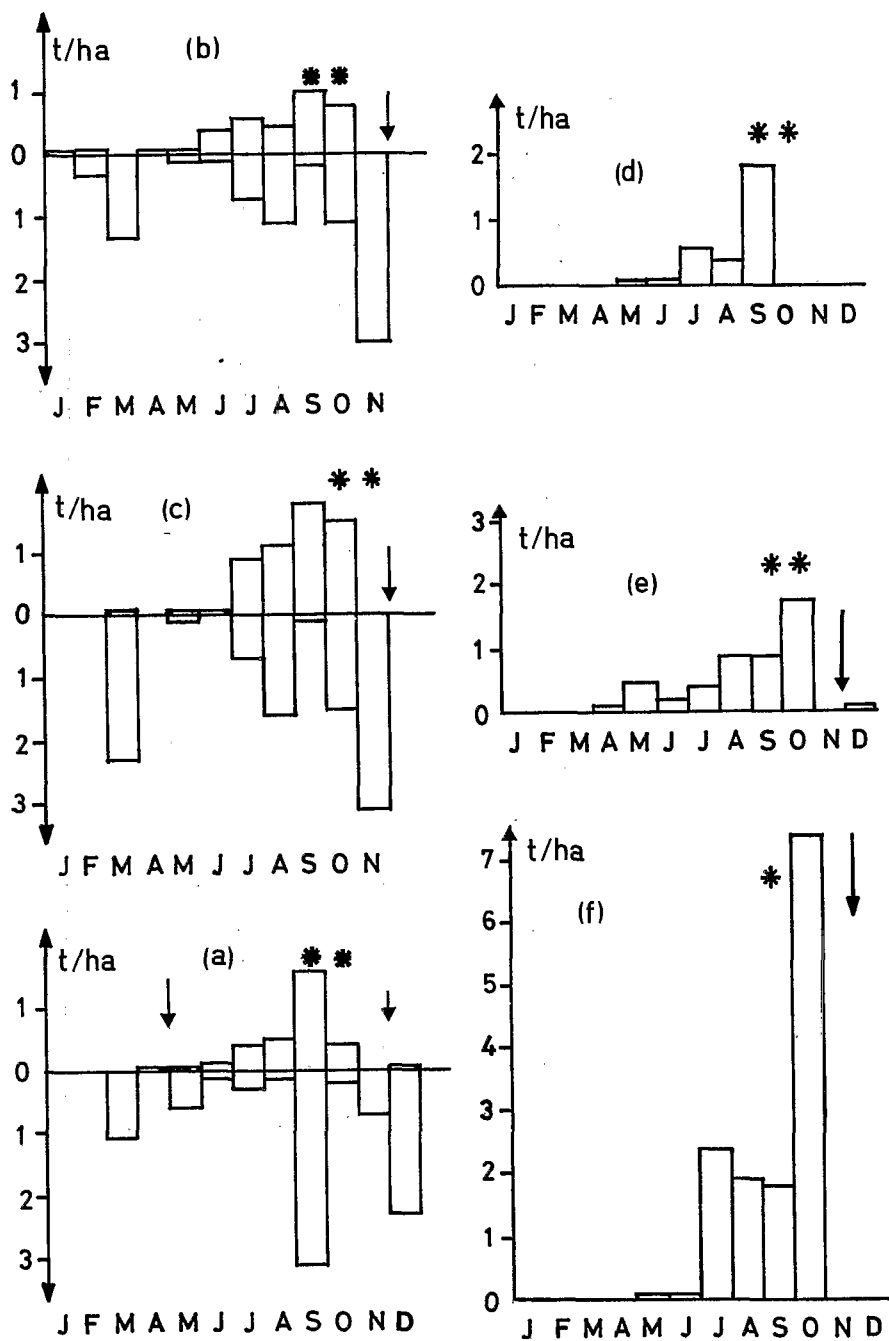


FIG. 3. — Répartition mensuelle de la production primaire dans six sites de savane de Nazinga (zone soudanienne du Burkina Faso) en 1985.

a), b) et c) : parties aériennes et souterraines

a) Savane herbeuse à *Andropogon ascinoset* *Schizachyrium sanguineum* (site n°1).

b) Savane arbustive claire à *Gardenia erubescens* (site n°2).

c) Savane arborée à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum* (site n°3).

d), e) et f) : parties aériennes seulement

d) Savane boisée à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga* (site n°4).

e) Savane boisée à *Isobertinia doka* et *Acacia dudgeoni* (site n°5).

f) Savane à annuelles sur bowal (site n°6).

LEGENDE : Flèche : passage du feu. — Étoiles : période de floraison-fruitification des Graminées pérennes.

mais l'accumulation de phytomasse commence un mois plus tard.

La production souterraine est moins régulièrement répartie que la production aérienne et se déroule pendant 5 à 9 mois selon les sites (Fig. 3 a, b, c). C'est la savane arborée à *T. laxiflora* et *D. microcarpum* (S3) qui a la période d'activité la plus courte et la production la plus élevée. La savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1) atteint presque la même valeur de production mais son activité se répartit sur 9 mois tandis que la savane arbustive claire à *G. erubescens* et *T. laxiflora* produit pendant 7 mois.

Il existe une période d'activité précoce, en mars, bien avant la production aérienne ne soit appréciable. Les productions aérienne et souterraine s'équilibrent ensuite plus ou moins pendant la saison des pluies et un regain d'activité de saison sèche se manifeste en novembre ou décembre, après la floraison-fruitification. L'histogramme de production de la savane herbeuse à *A. ascinodis* et *S. sanguineum* (S1) laisse penser que la production souterraine s'y est faite après le passage du feu, époque où il ne subsiste pas le moindre organe vert (Fig. 3 a). Il ne s'agit là bien entendu que d'un artefact dû à l'espacement entre les récoltes. Le relevé de novembre a eu lieu le 21 et l'accumulation de phytomasse qui s'est faite entre cette date et le passage du feu (vers le 8 décembre) n'a été prise en compte que dans le relevé du 19 décembre.

Au total la production des racines, très élevée, a donc lieu sur une période plus étendue et de façon moins régulière que celle des parties aériennes.

IV — DISCUSSION

Il est intéressant de pouvoir comparer les potentialités des divers milieux et leurs modes de fonctionnement, mais les données précises de production primaire, fondées sur des études de cycles de phytomasse, sont très rares. A défaut de telles données, les valeurs de la phytomasse maximale, plus accessibles, sont souvent utilisées comme estimations de la production primaire.

La première partie de la discussion va porter sur des données relativement nombreuses concernant les phytomasses

maximales. Les facteurs qui, de manière générale, affectent leur valeur vont être passés en revue et les données de Nazinga vont être replacées dans le contexte des régions guinéennes et soudanaises.

La seconde partie de la discussion va être consacrée aux données peu nombreuses relatives à la production primaire elle-même. La valeur globale de la production primaire à Nazinga et ses variations saisonnières sont comparées à celles d'autres sites.

La discussion s'appuiera essentiellement sur quelques localités pour lesquelles la collecte des données a été faite selon des méthodes très semblables à celles utilisées à Nazinga, ce qui permet une comparaison sur des bases solides. Il s'agit essentiellement de Lamto en zone guinéenne et de Ouango-Fitini en zone soudanienne de Côte-d'Ivoire. Les principales caractéristiques de ces localités fréquemment citées dans le texte sont brièvement présentées dans le tableau II.

1. LES VALEURS DE LA PHYTOMASSE MAXIMALE

1.1. Remarques générales

La situation observée à un moment donné résulte de l'interaction, sur des périodes plus ou moins longues, de divers facteurs avec la végétation. La phytomasse maximale atteinte est influencée par les conditions climatiques générales de la zone et en particulier par celles de l'année considérée, mais aussi par la nature des sols, par l'importance du couvert ligneux et, dans une certaine mesure, par la composition floristique de la communauté. L'influence du feu est un peu de même nature que celle du climat dans la mesure où son passage, absolument constant dans les savanes, semble une des conditions de leur maintien sous leur forme actuelle. Pour les écosystèmes de savane c'est bien plutôt l'absence de feu qui constitue un cas exceptionnel et si elle persiste sur de longues périodes elle conduit, d'après les quelques résultats connus, à une transformation du milieu et en particulier de l'équilibre entre végétaux ligneux et herbacés. Le feu doit donc être considéré comme intimement lié à la végétation de savane (SANFORD, 1982 a et b ; MC NAUGHTON, 1985 ; MENAUT *et al.*, 1985) et seule l'influence de la date de son passage sera discutée ici.

TABLEAU II

Principales caractéristiques des localités citées dans le texte

Zone phytogéographique	Localité	Substrat géologique	Pluviosité annuelle moyenne	Type de climat	Longueur de la saison sèche
guinéenne	Lamto (5°02'W, 6°13'N)	granite	1218	guinéen	4 ou 5 mois
soudano-guinéenne	Mankono (7°11'W, 8°4'N)	granite	1255	transition	5 ou 6 mois
	Ouango-Fitini (4°01'W, 9°35'N)	schiste	1050	soudanais	6 mois
soudanienne	Nazinga (1°36'W, 11°9'N)	granite	995	soudanais	7 mois

Il est évident que, globalement, les phytomasses maximales atteintes en climat humide sont supérieures à celles des climats plus secs. Ce fait peut être illustré par la comparaison de valeurs obtenues en zone guinéenne à Lamto et en zone soudanienne à Ouango-Fitini et Nazinga pendant les années 1982 à 1985 (tab. III). Toutefois, comme l'ont montré CESAR (1981) et plusieurs autres auteurs dont MILLIGAN et SULE (1982), c'est la répartition des précipitations au cours de l'année plus que leur total absolu qui importe en un site donné. En zone guinéenne à quatre saisons, c'est l'intensité de la petite saison sèche et l'abondance des pluies pendant la seconde saison pluvieuse qui déterminent l'importance de la phytomasse maximale (CESAR, 1981). L'exemple des années 1980 à 1983 à Lamto peut être proposé comme illustration de cette assertion (Fig. 4). Dans une savane herbacée à *Loudetia simplex* la phytomasse maximale de l'année 1982 a été supérieure à celle de 1980 malgré un total pluviométrique plus faible, parce que la petite saison sèche a été moins rigoureuse. L'année 1983, qui présentait à la fois un total bas, une petite saison sèche très marquée et une seconde saison des pluies peu arrosée, n'a permis la production que d'une phytomasse faible. En zone soudanienne, c'est essentiellement la longueur de la saison humide et la précocité des premières pluies qui sont déterminantes. Comparant les valeurs obtenues lors des années 1978 et 1979 dans les mêmes savanes de quatre localités du nord de la Côte d'Ivoire, CESAR (1981) constate qu'une avance des pluies de respectivement 20 jours, 30 jours, 30 jours et 50 jours en 1979 conduit pour les phytomasses maximales à un rapport de 1,04 de 1,16, de 1,22 et de 1,43 avec les valeurs de 1980. L'influence des conditions climatiques est ainsi tout à fait déterminante : elle

est même assez grande pour conduire dans certains cas à des variations allant du simple au double dans un même site (CESAR et MENAUT, 1974).

L'importance de la position topographique n'est pas moindre car c'est d'elle que dépendent pour une large part le régime hydrique et la nature des sols (voir par exemple l'étude de POSS et VALENTIN, 1983 et celle de MILLIGAN et SULE, 1982). En règle générale les fortes phytomasses herbacées se rencontrent dans les bas-fonds humides (Tab. III) et les plus faibles sur les sols minces des plateaux cuirassés, aussi bien en région guinéenne qu'en région soudanienne. Pour des exemples concernant les localités de Lamto et de Ouango-Fitini le lecteur peut se reporter à CESAR et MENAUT (1974) et à FOURNIER *et al.* (1982). Par ailleurs les phytomasses sont évidemment plus élevées sur sols chimiquement riches que sur sols pauvres et sur sols à forte teneur en éléments fins que sur sols à fractions grossières importantes (CESAR, 1982). Il faut toutefois noter que la teneur en matière organique des sols est elle-même liée au climat (JONES, 1973 ; KADEBA, 1978 et 1982) et au type de végétation présente.

Un troisième facteur se joint aux précédents pour limiter la phytomasse herbacée, il s'agit de l'influence dépressive du couvert ligneux. Ce phénomène est bien connu et de nombreux exemples peuvent le mettre en évidence (voir la liste de travaux cités par BARNES, 1982). Il a été vérifié dans les sites de Lamto (CESAR, 1971), Ouango-Fitini (FOURNIER *et al.*, 1982) et Nazinga (OUEDRAOGO, 1985) : Ainsi, les valeurs des phytomasses maximales mesurées le long d'une

TABLEAU III

Influence du climat sur la phytomasse maximale :
comparaison de quelques exemples de la zone guinéenne et de la zone soudanienne

LIEU	DATE	FORMATION VEGETALE	PHYTOMASSE maximale t/ha (poids de matière sèche)
Lamto (5°02'W 6°13'N) Zone guinéenne	23.XI.1983	Savane herbacée de plateau à <i>Loudetia simplex</i>	6,14 ± 0,35
	09.XI.1983	Savane arbustive à Andropogonées	7,93 ± 1,33
	14.XI.1983	Savane arborée de bas-fond à <i>Andropogon macrophyllus</i>	14,01 ± 3,31
Ouango-Fitini (4°01'W 9°35'N) Zone soudanienne	24.X.1982	Savane herbacée de bas de pente à <i>Loudetia simplex</i>	3,54 ± 0,71
	22.X.1982	Savane arbustive	5,08 ± 1,12
	01.XI.1982	Savane boisée de bas-fond à <i>Andropogon macrophyllus</i>	8,63 ± 1,72
Nazinga (1°36'W 11°09'N) Zone soudanienne	21.X.1985	Savane herbacée de plateau à <i>A. ascinodis</i> et <i>S. sanguineum</i>	3,22 ± 0,82
	20.X.1985	Savane arbustive claire de haut de pente	3,45 ± 0,62
	04.XI.1984	Savane boisée de bas-fond à <i>Andropogon tectorum</i> et <i>Cymbopogon giganteus</i>	9,36 ± 2,32

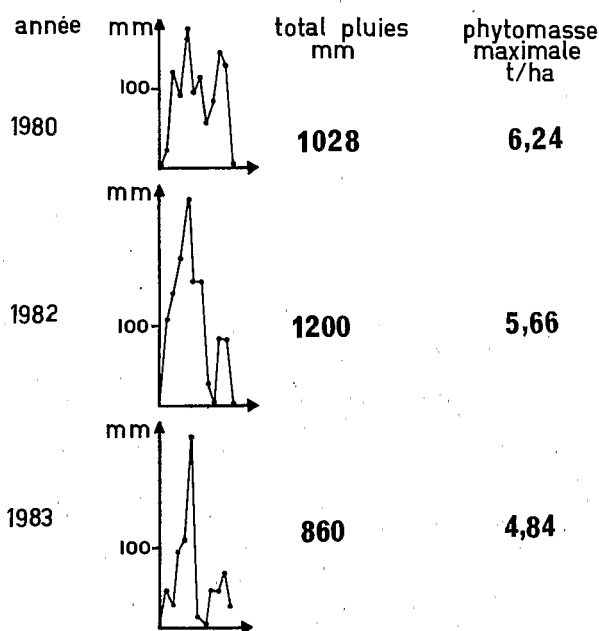


FIG. 4. — Influence de la répartition des pluies sur la phytomasse aérienne maximale, exemple d'une savane à *Loudetia simplex* de bas de pente à Lamto (zone guinéenne).

toposéquence à Nazinga peuvent-elles être regroupées en deux classes : moins de 4 t/ha pour un couvert supérieur à 28 % et environ 5t/ha pour un couvert plus clair (tab. IV). Dans certains cas toutefois il semble que la situation la plus favorable soit un couvert clair qui, sans limiter trop la lumière, protège la strate herbacée d'un échauffement excessif préjudiciable à la photosynthèse (SANFORD, 1982 b). Les mécanismes de la coexistence entre arbres et herbes dans des savanes naturelles font actuellement l'objet de toute une série de recherches. Un modèle théorique explicatif a été conçu par WALTER (1971) puis formulé de manière mathématique par WALKER et NOY-MEIR (1982). La confrontation à des données de terrain en a récemment confirmé la validité (KNOOP et WALKER, 1985). Ce modèle se fonde sur la subdivision du sol en deux couches différemment exploitées par les herbes et les arbres pour leur alimentation hydrique. Les premières utiliseraient préférentiellement la couche superficielle tandis que les seconds puiseraient essentiellement dans la couche profonde. Dans la mesure où il prend en compte une bonne partie des facteurs énumérés précédemment, ce modèle constitue un bon outil de prévision des phytomasses maximales en un point donné.

Par ailleurs il faut dire un mot de l'importance de la composition spécifique de la strate herbacée. Bien que, pour une composition floristique donnée, les valeurs de la phytomasse puissent largement varier sous l'effet des facteurs énumérés ci-dessus, il n'en reste pas moins que la localisation des espèces est fondamentalement liée aux conditions du milieu et que les potentialités productives ne sont pas les mêmes pour tous les taxons. Il va de soi qu'une liste floristi-

TABLEAU IV

Influence dépressive du couvert ligneux sur la phytomasse maximale, exemple d'une toposéquence à Nazinga en zone soudanienne (d'après OUEDRAOGO, 1985)

Situation topographique et formation végétale	Couvert ligneux (tous ligneux)	Phytomasse maximale t/ha (poids de matière sèche)
Savane arbustive à <i>Combretum collinum</i> haut de pente.	15 %	5,31 ± 1,24
Savane arbustive à <i>Combretum collinum</i> haut de pente.	17 %	4,89 ± 2,04
Savane boisée à <i>Terminalia avicennioides</i>	27 %	4,91 ± 1,06
Savane arbustive à <i>Pteleopsis suberosa</i> et <i>Detarium microcarpum</i> bas de pente	32 %	3,72 ± 1,11
Savane boisées à <i>Pteleopsis suberosa</i> bas de pente	28 %	3,97 ± 1,16
Savane boisée à <i>Combretum collinum</i> et <i>Detarium microcarpum</i> bas de pente	39 %	3,73 ± 1,73
Savane boisée à <i>Pteleopsis suberosa</i> plateau	47 %	3,30 ± 1,50

que peut donner certaines indications quant à la phytomasse maximale prévisible. Une liste d'espèce de bas-fond, par exemple, va permettre de prédire une phytomasse potentielle élevée. Dans cette mesure, il est juste de dire que floristique et phytomasses maximales sont liées entre elles.

L'effet de la date de passage du feu de brousse sur la phytomasse maximale herbacée n'a fait l'objet que d'un petit nombre d'expérimentations dont les conclusions paraissent à première vue contradictoires. Dans certains cas ce sont les feux tardifs qui permettent la mise en place de la phytomasse la plus élevée (AFOLAYAN, 1978 ; OLA-ADAMS et ADEGBOLA, 1982 ; SANFORD, 1982 b) dans d'autres cas les feux précoces paraissent au contraire plus favorables (BROOKMAN-AMISSAH *et al.*, 1980), et certains autres résultats ne permettent pas de dégager une conclusion claire (ISICHEI, 1979 cité par SANFORD, 1982 b). SANFORD (1982 b) suggère que les différences d'effet de la date de

passage du feu seraient dues à des différences climatiques. Le passage du feu est presque toujours suivi d'une poussée de croissance intense, or dans les régions à saison sèche longue et rigoureuse cette repousse ne survit pas lorsque le feu est trop précoce. Dans les régions climatiquement plus humide au contraire, les repousses après un feu précoce sont capables de survivre à la saison sèche et l'effet du feu précoce n'est donc pas nécessairement mauvais. Cette explication semble cohérente et satisfaisante mais il paraît encore nécessaire de la mettre à l'épreuve en la confrontant aux résultats d'autres expérimentations menées principalement dans les régions sèches.

Au total la phytomasse herbacée maximale atteinte à un moment donné et en un point donné est conditionnée par toute une série de facteurs en interaction. Que l'accent soit mis sur les facteurs climatiques et les sols (DE LEEUW,

TABLEAU V

Phytomasse herbacée obtenue à Nazinga en 1984 et 1985, relation avec le couvert ligneux

Date	Formation végétale	Phytomasse maximale t/ha (poids de matière sèche)	Recouvrement ligneux (tous ligneux)
3 nov. 1984	Bas-fond herbeux à <i>Andropogon gayanus</i>	12,22 ± 4,66	0 %
4 nov. 1984	Bas-fond boisé à <i>Andropogon tectorum</i> et <i>Cymbopogon giganteus</i>	9,26 ± 2,32	70 %
2 nov. 1984	Savane claire sur butte cuirassée à <i>Hyparrhenia subplumosa</i>	2,00 ± 0,78	5 %
5 nov. 1984	Savane boisée à <i>Isberlinia doka</i>	2,58 ± 0,50	50 %
31 oct. 1984 20 oct. 1985	Savane arbustive claire de haut de pente à <i>Gardenia eurbescens</i> et <i>Terminalia laxiflora</i> (site n°2)	3,38 ± 0,91 3,45 ± 0,62	5 %
1 nov. 1984 19 oct. 1985	Savane arborée de milieu de pente à <i>Terminalia laxiflora</i> et <i>Detarium microcarpum</i> (site n°2)	3,65 ± 0,71 4,78 ± 2,22	20 %
3 nov. 1984 21 sept. 1985	Savane boisée de haut de pente à <i>Terminalia laxiflora</i> et <i>Crossopteryx febrifuga</i> (site n°4)	4,22 ± 0,78 3,20 ± 1,76	30 %
21 oct. 1985	Savane herbeuse de plateau à <i>Andropogon ascinodis</i> et <i>Schizachyrium sanguineum</i> (site n°1)	3,22 ± 0,82	3 %
23 oct. 1985	Savane boisée de mi-pente à <i>Isberlinia doka</i> et <i>Acacia dudgeoni</i> (site n°5)	5,15 ± 1,42	40 %
22 oct. 1985	Savane herbeuse d'annuelles sur plateau cuirassé à <i>Loude-tiopsis kerstingii</i> et <i>Andropogon fastigiatus</i> (site n°6)	7,65 ± 1,24	0 %
4 nov. 1984	Savane herbeuse d'annuelles sur cuirasse à <i>Loudetia</i> sp. et <i>Andropogon pseudapricus</i>	2,51 ± 0,89	0 %

1978 ; CESAR et HAVET, 1982) ou sur la compétition entre composés ligneux et herbacés (voir ci-dessus), les auteurs s'orientent actuellement pour les savanes vers l'élaboration de modèles prédictifs fondés essentiellement sur l'alimentation hydrique. Des tentatives commencent également à être faites pour simuler la production primaire elle-même (PRA-DO, 1984).

1.2. Les valeurs de phytomasse maximale obtenues à Nazinga en 1984 et 1985

Les phytomasses maximales atteintes à Nazinga en 1984 et 1985 dans divers milieux sont présentées dans le tableau V. Globalement les valeurs se révèlent plus faibles que celles des zones guinéennes (comparer avec le tableau III et la figure 4), ce qui est conforme aux remarques générales précédentes. La confrontation avec les données disponibles pour la zone soudanienne, et concernant en particulier sa bande méridionale dans le nord de la Côte d'Ivoire (Tab. III et IV), mettent également en évidence certaines différences. Il semble que les phytomasses du Ranch de Nazinga soient du même ordre de grandeur que celles des localités situées, comme lui, sur granites (CESAR, 1981), mais légèrement inférieures à celles des localités situées sur schistes (FOURNIER, 1982 b ; FOURNIER *et al.*, 1982 ; tableaux III et IV). Ce résultat est logique, lui aussi, puisque les sols issus de schistes sont plus argileux que ceux issus de granites et qu'il existe, dans ces régions, une liaison positive entre la teneur en argile et la fertilité chimique (voir les études de KADEBA, 1978, et de CESAR et HAVET, 1982). Compte tenu de l'importance des variations interannuelles et du petit nombre d'années d'observation de chacun des sites, la validité de cette différence mériterait toutefois d'être confirmée par des mesures supplémentaires.

A Nazinga les valeurs les plus élevées sont rencontrées dans les bas-fonds, comme il est habituel dans ces zones. Le plateau cuirassé du site n°6 surprend toutefois avec sa forte phytomasse. Les cuirasses sont généralement considérées comme des milieux peu productifs et, de fait, les phytomasses y sont souvent faibles (Tab. VI). Il arrive cependant que

certains faciès sur sols minces mais riches ou relativement profonds (plus de 20 cm) puissent atteindre des valeurs élevées. Ce phénomène n'est pas exceptionnel et une forte phytomasse avait déjà été mesurée dans un faciès à *Loudetia arundinacea* de Ouango-Fitini (Tab. VI). Le tableau VII permet de vérifier que le faciès à *Loudetiopsis kerstingii* de Nazinga correspond effectivement à un sol relativement riche.

Au total, les données réunies à Nazinga concordent bien avec ce que l'on sait déjà des phytomasses maximales des zones soudanienne et des facteurs qui les influencent. L'importance des phytomasses sur certains faciès de cuirasse, rarement signalée, mérite toutefois d'être soulignée.

1.2. Les phytomasses souterraines et leur rapport avec les phytomasses aériennes

Du fait de la difficulté de leur étude et du petit nombre de données disponibles, il est plus difficile de dégager des règles générales au sujet des racines qu'au sujet des parties aériennes. Un certain nombre de points sont cependant acquis et ont été vérifiés dans les savanes d'Afrique de l'Ouest. Le premier est que la masse des racines et généralement très supérieure à celle des organes aériennes et qu'elle décroît rapidement avec la profondeur. Une autre caractéristique bien connue du système racinaire est une très grande plasticité qui constitue d'ailleurs une des causes de la difficulté de son étude. La phytomasse souterraine est en effet capable de variations très rapides et de grande amplitude (voir CESAR 1971, 1984 ; FOURNIER, 1982 b et ABBADIE, 1983). Cette variabilité du système racinaire conduit à l'impossibilité d'en décrire l'évolution annuelle par un schéma simple et général et de se référer à un point de repère unique comme on le fait pour les parties aériennes avec la phytomasse maximale. Dès lors les comparaisons entre sites sont difficiles si l'on ne dispose pas du cycle complet. Ceci étant, les facteurs climatiques, topographiques, pédologiques, chimiques et floristiques énumérés au sujet des parties aériennes influent vraisemblablement tout autant sur les racines, bien que de

TABLEAU V

Valeurs de phytomassees maximales comparées de différents faciès de cuirasse et de savanes sur sols non cuirassés en zone soudanienne

Localité et date	Formation végétale	Phytomasse maximale t/ha (poids de matière sèche)
OUANGO-FITINI	Savanes sur cuirasse	
23.X.1982	Faciès à <i>Elymandra</i> sp. Faciès à <i>Loudetiopsis kerstingii</i>	2,54 2,93 ± 0,58
25.X.1982	Faciès à <i>Loudetiopsis kerstingii</i>	2,93 ± 1,47
25.X.1982	Faciès à <i>Diheteropogon hagerupii</i>	4,63 ± 0,52
25.X.1982	Faciès à <i>Loudetia arundinacea</i> sur sol épais (30 cm)	7,76 ± 1,34
OUANGO-FITINI	Savanes sur sols non cuirassés	
22.X.1982	Savane arbustive à <i>Detarium microcarpum</i>	5,08 ± 1,12
26.X.1982	Forêt claire à <i>Isobertlinia doka</i>	3,55 ± 0,16
30.X.1982	Bord de la Mare de Dalandjougou à <i>Vetiveria nigriflora</i> et <i>Seteria anceps</i>	6,93 ± 0,92

TABLEAU VII

Caractéristiques physicochimiques des sols des sites d'étude à Nazinga (1985)

Site	Profondeur en cm	Argile % (2μ)	Limon grossier % (20-50 μ)	Sable fin % (50-250 μ)	Sable grossier % (250-2000 μ)	Matière organique %	C total %	N total %
1								
Savane herbueuse à	0 à 10 cm	14,5	29,3	30,7	25,5	1,80	1,04	0,10
<i>A. ascinodis</i> et	10 à 20 cm	14,8	34,4	30,9	19,9	2,56	1,48	0,09
<i>S. sanguineum</i>	20 à 30 cm	21,8	29,2	27,4	21,6	1,85	1,07	0,07
2								
Savane arbust. claire	0 à 10 cm	8,0	21,6	25,3	45,1	1,63	0,95	0,05
à <i>G. erubescens</i> et	10 à 20 cm	10,5	19,7	22,0	47,8	0,94	0,55	0,04
<i>T. laxiflora</i>	20 à 30 cm	12,3	23,7	17,0	47,0	1,29	0,75	0,03
3								
Savane arborée à	0 à 10 cm	20,8	27,6	35,0	16,6	1,10	0,64	0,05
<i>T. laxiflora</i> et	10 à 20 cm	17,5	28,1	40,3	14,1	0,94	0,55	0,06
<i>D. microcarpum</i>	20 à 30 cm	24,5	23,7	34,1	17,7	1,72	1,00	0,06
4								
Savane boisée à	0 à 10 cm	9,3	27,1	27,5	36,1	1,53	0,90	0,05
<i>R. laxiflora</i> et	10 à 20 cm	11,0	25,9	26,2	36,9	0,79	0,46	0,03
<i>C. febrifuga</i>								
5								
Savane boisée à	0 à 10 cm	13,0	30,3	25,0	31,7	2,07	1,20	0,06
<i>I. doka</i> et	10 à 20 cm	16,0	26,1	24,2	33,7	0,83	0,48	0,03
<i>A. dudgeoni</i>								
6								
Savane à annuelles sur bowal	0 à 10 cm	23,3	48,1	16,9	11,7	3,60	2,09	0,12

manière probablement différente. Les deux types de comparaisons possibles dans l'état actuel de nos connaissances et à partir des données disponibles sont celle de la masse totale des racines et celle du rapport entre la masse des parties aériennes et des racines.

Conformément à l'une des règles énoncées précédemment, la phytomasse souterraine dépasse largement celle de la partie aérienne à Nazinga. Les valeurs varient de 3,18 à 10,09 t/ha selon les sites et les saisons. Cet ordre de grandeur est un peu inférieur à celui de deux parcelles suivies pendant l'année 1980 à Ouango-Fitini où les valeurs avaient varié entre 5,12 et 19,26 t/ha (FOURNIER, 1982 b). D'autres données plus ponctuelles réunies dans le nord de la Côte d'Ivoire entre 1979 et 1983, sont proches des précédentes et témoignent de la valeur générale des chiffres obtenus en ce qui concerne les régions soudanaises (Tab. VIII). En région guinéenne les valeurs paraissent plus élevées et se situent entre 10 et 20 t/ha (CESAR, 1971).

Pour comparer l'importance relative des parties aériennes et souterraines dans quelques milieux de savane en Afrique

de l'Ouest, le rapport entre la masse moyenne de la partie aérienne et la masse moyenne des racines a été calculé. Une quinzaine de valeurs ont ainsi été obtenues, dont la moitié concerne les régions soudanaises et l'autre moitié la zone guinéenne dans les quelques sites où un suivi régulier des phytomasses a été effectué pendant au moins un an (Tab. IX). L'examen de la dernière colonne du tableau révèle que les racines représentent en moyenne 60 à 85 % de la phytomasse. Dans les savanes préforestières de la zone guinéenne (Lamto) la part des racines apparaît plus grande pour les faciès herbueux (80 %) que pour les faciès à couvert ligneux plus dense (65 à 70 %). Cette tendance ne se manifeste pas nettement en zone soudanienne où les coefficients sont à peu près semblables pour tous les types de savane et équivalent à ceux des savanes herbueuses de Lamto. Il semble ainsi que plus un site est exposé à des variations brutales et importantes d'humidité à cause du climat ou à cause de l'absence de couverture ligneuse, plus la partie souterraine des herbes y prend de l'importance par rapport au reste. Ce résultat paraît logique dans la mesure où l'efficacité de l'approvisionnement en eau dépend largement de l'importance du système racinaire de la plante.

TABLEAU VIII

Quelques valeurs ponctuelles de phytomasse souterraine en zone soudanienne

Date	Site	Phytomasse des racines t/ha (poids de matière sèche)	
4.I.1983	Parc de la Comoé (nord de la Côte-d'Ivoire) Maré de Dalandjougou : — Formation herbeuse à <i>Vetiveria nigriflora</i> et <i>Setaria anceps</i> en bord de mare	0 à -30 cm	3,48 ± 0,87
	Ouango - Fitini		
3.I.1983	— Formation à <i>Loudetiopsis kerstingii</i> sur cuirasse	0 à -20 cm	5,34 ± 1,44
24.X.1982	— Savane herbeuse de plateau à <i>L. simplex</i>	0 à -30 cm	5,39 ± 1,74
31.XII.1982	— Savane herbeuse de plateau à <i>L. simplex</i>	0 à -30 cm	10,98 ± 1,90
22.X.1982	— Savane arbustive à <i>Detarium microcarpum</i>	0 à -30 cm	7,89 ± 1,89
30.I.1983	— Savane arbustive à <i>Detarium microcarpum</i>	0 à -30 cm	12,00 ± 2,44
Fin de cycle végétatif 1979	Mankono* (près de Seguéla Côte-d'Ivoire, sud de la zone soudanienne) Savane herbeuse à <i>Daniellia oliveri</i>	0 à -40 cm	13,70

* d'après CESAR (1984).

TABLEAU IX

Rapport de la phytomasse aérienne moyenne annuelle à la phytomasse souterraine moyenne annuelle dans diverses savanes des zones préforestières, soudano-guinéenne et soudanienne en Afrique de l'Ouest

Zone	Localité année de mesure	Auteur	Formation	Rapport aérien/souterrain	
				quotient	% parties souterraines
domaine guinéen	LAMTO 1969 Côte-d'Ivoire	CESAR (1971)	Savanes herbeuses	0,22	82 %
				0,23	81 %
	Savanes arbustives arborées ou boisées	0,39	72 %		
		0,51	66 %		
		0,43	70 %		
		0,40	71 %		
ABBADIE (1983)	Savane herbeuse	0,36	75 %		
	Savane arbustive	0,91	52 %		
domaine soudanais	OUANGO-FITINI 1980 Côte-d'Ivoire	FOURNIER (1982)	Savane herbeuse	0,26	79 %
			Savane arbustive	0,27	79 %
	NAZINGA 1985 Burkina Faso	FOURNIER (présent travail)	Savane herbeuse	0,22	82 %
			Savane arbustive et arborée	0,23	81 %
			0,27	79 %	

Légende : Rapport aérien/souterrain : La première colonne donne le rapport et la deuxième la proportion des racines dans le total.

TABLEAU X

Valeurs de la production primaire annuelle de divers sites de savane brûlée en zones guinéenne, soudano-guinéenne et soudanienne

Site	Année	Production aérienne t/ha	Production souterraine t/ha	Production totale t/ha	Rapport, prod. aérien./souter.	Phytomasse maximale t/ha	Rapport, prod. aérienne /phytomasse maximale
LAMTO							
— site 1	1 1969	8,30	24,25	32,55	0,34	6,94	1,20
— site 2	2	9,20	41,82 (2)	51,02	0,22	7,01	1,31
— site 3	3	15,40 (1)	25,20	40,60	0,61	9,88	1,56
— site 4	4	14,90	31,32	46,22	0,47	11,11	1,34
— site 5	5	12,80	19,64	32,44	0,65	6,96	1,84
— site 6	6	16,10	16,82	32,92	0,96	8,30	1,94
— site 7	7	14,50	12,65	27,15	1,15	6,89	2,10
LAMTO							
— site 1	8 1981	9,31	14,75	24,06	0,63	6,98	1,33
— site 2	9	13,65(3)	14,42(3)	28,07	0,95	9,82	1,39
OUANGO-FITINI							
— site 1	10 1980	6,41	14,39	20,80	0,45	5,80	1,10
— site 2	11	5,02(4)	14,80	19,82	0,34	4,98	1,01
NAZINGA							
— site 1	12 1985	3,83	9,07	12,90	0,47	3,22	1,19
— site 2	13	3,51 (5)	7,80	11,31	0,45	3,45	1,02
— site 3	14	4,80	9,41	14,21	0,62	4,78	1,00
— site 4	15	3,12	non	—	—	3,20	1,00
— site 5	16	5,34	mesurée	—	—	5,15	1,04
— site 6	17	7,66	—	—	—	7,65	1,00

(1) d'après MENAUT et CESAR (1982) dans l'ordre :

- 1 — savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
- 2 — savane herbeuse de transition à *Loudetia simplex*
- 3 — savane herbeuse à Andropogonées
- 4 — savane arbustive de transition à Andropogonées
- 5 — savane arbustive à Andropogonées, zone ouverte
- 6 — savane arbustive à Andropogonées, zone dense
- 7 — savane boisée à Andropogonées

(2) calculé d'après les données de CESAR (1971)

(3) d'après ABBADIE (1983) dans l'ordre :

- 8 — savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
- 9 — savane arbustive de transition à Andropogonées

(4) d'après FOURNIER et LAMOTTE (1983) dans l'ordre :

- 10 — savane arbustive à *Detarium microcarpum*
- 11 — savane herbeuse à *Loudetia simplex* et *Andropogon asciodis*

(5) sites décrits dans le texte, dans l'ordre :

- 12 — savane herbeuse de plateau à *Andropogon asciodis* et *Schizachyrium sanguineum*
- 13 — savane arbustive claire de haut de pente à *Gardenia erubescens* et *Terminalia laxiflora*
- 14 — savane arborée de mi-pente à *Terminalia laxiflora* et *Detarium microcarpum*
- 15 — savane boisée de haute de pente à *Terminalia laxiflora* et *Crossopteryx febrifuga*
- 16 — savane boisée de mi-pente à *Isoblerlinia doka* et *Acacia dudgeoni*
- 17 — Savane à annuelles sur bowal

2. LE CYCLE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

Le cycle de la population primaire à Nazinga a été présenté dans la première partie du texte avec l'analyse de l'évolution des phytomasses et de la répartition mensuelle de la production. La comparaison des valeurs de la production primaire dans plusieurs sites d'Afrique de l'Ouest va maintenant permettre une appréciation des variations qui existent le long d'un gradient climatique. L'examen du rapport entre la phytomasse maximale et la production primaire aériennes donnera ensuite une idée de l'imprécision des estimations faites à partir de la phytomasse maximale. Enfin, l'étude de la variation saisonnière de la production dans les diverses stations fournira le moyen de caractériser le mode de fonctionnement de la strate herbacée des savanes le long du gradient.

2.1. Les valeurs de la production primaire

L'examen des valeurs de la production primaire de Lamto, en zone guinéenne, et de Ouango-Fitini et de Nazinga en zone soudanienne, permet de dégager quelques généralités (Tab. X). Tout d'abord la production est plus faible en zone soudanienne qu'en zone guinéenne. Si l'on considère le total de la production (aérien + souterrain), les valeurs sont comprises entre 24 et 42 t/ha en zone guinéenne et entre 11 et 21 t/ha en zone soudanienne. Les deux localités de la région soudanienne se différencient toutefois l'une de l'autre car Ouango-Fitini présente des valeurs nettement supérieures à celles de Nazinga (19 à 21 t/ha contre 11 à 14 t/ha) pour l'année d'étude. Les productions aériennes, qui varient de 8 à 16 t/ha à Lamto, ne sont plus que de 3 à 7 t/ha en zone soudanienne et les productions souterraines, comprises entre 14 et 27 t/ha à Lamto, valent 8 à 14 t/ha en zone soudanienne. Le rapport des productions totales est ainsi de 1,7 entre Lamto et Ouango-Fitini et de 2,5 entre Lamto et Nazinga tandis que le même calcul effectué sur les productions aériennes donne des valeurs de 2 et 3, ce qui signifie que la diminution de la production primaire le long du gradient climatique affecte plus fortement les parties aériennes que les racines. La part de la production aérienne apparaît donc comme plus faible et moins variable en zone soudanaise (environ 30 % du total) qu'en zone guinéenne (25 à 50 % avec une moyenne de 39 %) : la constante priorité donnée aux racines semble donc être un trait distinctif de la région soudanienne.

Sur la base des données de phytomasse et de production précédentes, une valeur d'environ 85 % peut être avancée pour le renouvellement des racines (calculée comme le rapport de la phytomasse à la production) au cours d'un cycle de croissance à Nazinga. Le taux de renouvellement est le même à Ouango-Fitini (87 %) mais il se révèle plus variable à Lamto où ses valeurs s'échelonnent entre 77 et 96 % selon les sites.

2.2. Le rapport entre production primaire et phytomasse maximale

La phytomasse maximale est souvent utilisée comme mesure de la production primaire mais elle n'en représente qu'une estimation par défaut car toute une partie de la matière produite a déjà disparu avant l'obtention du maximum et n'est pas prise en compte. La sous-estimation est d'autant plus importante que le renouvellement de la matière végétale est plus rapide et que la saison de croissance est plus longue. C'est ainsi que le rapport entre production primaire et phytomasse maximale varie entre 1,30 et 2,10 à Lamto où la production s'étale sur 9 à 11 mois et seulement entre 1,00 et

1,20 en zone soudanienne où la production se fait sur 4 à 9 mois. La mesure de la phytomasse maximale semble donc constituer une approximation presque satisfaisante en zone soudanienne mais très inexacte en zone guinéenne.

L'étude détaillée de la dynamique de renouvellement des feuilles de Graminées à Lamto et Ouango-Fitini (FOURNIER, 1983 a et b, 1984) permet toutefois de penser que même les calculs fondés sur la somme des accroissements conduisent à sous-estimer le renouvellement de la matière végétale et donc la valeur de la production aérienne (FOURNIER et LAMOTTE, 1983). Les études actuellement en cours à Nazinga devraient permettre d'éclaircir ce point.

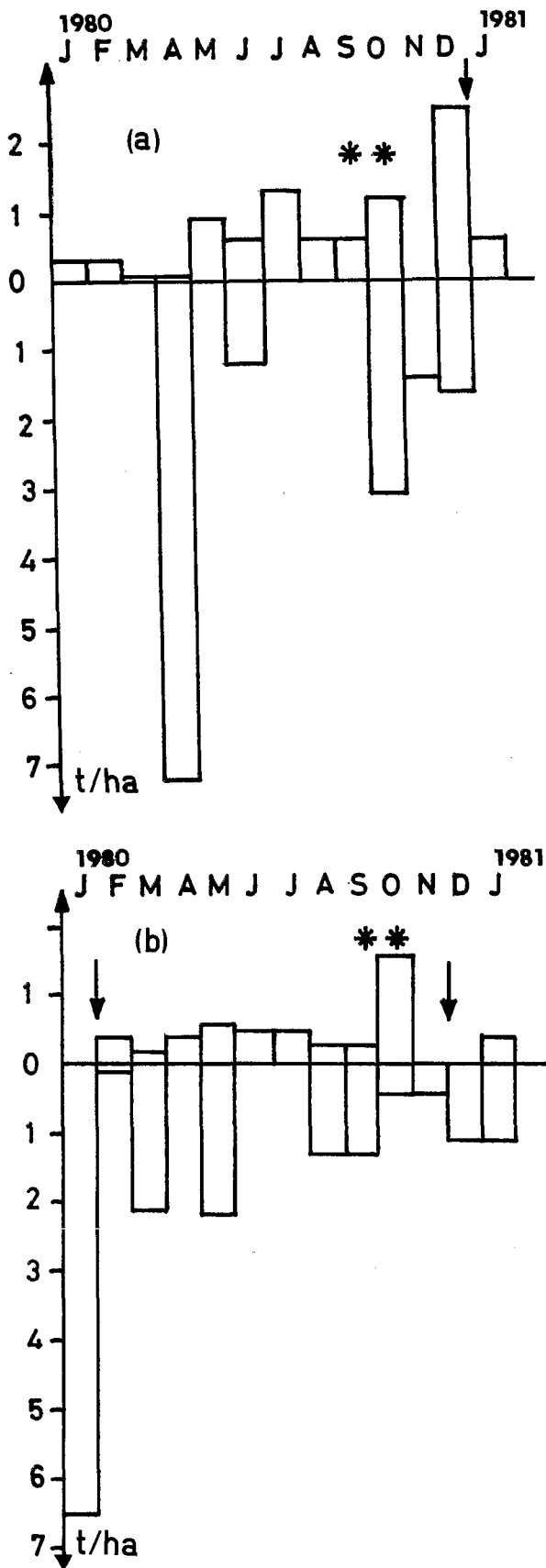
2.3. Les variations saisonnières de la production primaire

L'examen du cycle de la production primaire à Nazinga a révélé que la croissance des parties aériennes s'étend sur 4 à 7 mois et correspond à la saison pluvieuse avec un retard d'un mois. A Ouango-Fitini et à Lamto la production aérienne se répartit sur respectivement 9 à 10 mois et 10 à 11 mois ; la coïncidence avec les périodes pluvieuses est également bonne dans les deux localités (Fig. 5 et 6) et sur ce point aucune différence n'apparaît donc dans le mode de fonctionnement des savanes le long du gradient climatique.

Une coïncidence du maximum de la production primaire aérienne avec une période de floraison-fructification des Graminées a été notée comme quasiment constante à Nazinga. Cette coïncidence n'est pas toujours observée à Lamto où le maximum de production peut survenir à d'autres périodes de la floraison des espèces étant d'ailleurs bien plus étalée dans le temps. A Ouango-Fitini la correspondance n'est observée que pour l'un des deux sites (Fig. 5). Le petit nombre des données ne permet cependant pas de juger laquelle des deux situations est la plus répandue et des études supplémentaires du cycle de la production seraient nécessaires pour pouvoir trancher. Dans l'attente de telles données il semble toutefois légitime de considérer provisoirement la coïncidence entre floraison graminéenne et production maximale comme un trait caractéristique de la zone soudanienne.

A Nazinga la production des racines se répartit moins régulièrement dans l'année et dure plus longtemps (5 à 9 mois) que celle des parties aériennes. La situation semble différente à Ouango-Fitini (Fig. 5 et 6) où la production des racines, tout aussi irrégulière et s'étalant également sur 5 à 9 mois, dure moins longtemps que celle des parties aériennes. A Lamto la durée de production des racines est plus importante que dans les deux sites précédents (9 à 11 mois) et équivaut à peu près à celle des parties aériennes. Par ailleurs il ne semble pas exister de lien net entre production souterraine et climat ni entre production souterraine et production aérienne à Lamto. Plus au nord, à Ouango-Fitini, la production maximale des racines a lieu plutôt en début d'année, avant ou après le passage du feu, sans qu'un lien très évident n'apparaisse. La relation avec la croissance des parties aériennes n'y est pas non plus très sensible. A Nazinga en revanche le cycle d'évolution de la production racinaire paraît pouvoir être relié aux variations saisonnières climatiques tandis qu'un faible lien se dessine également avec le comportement des parties aériennes.

Il ressort assez clairement que la production est orientée préférentiellement sur les racines en début d'année avant même le retour de la saison des pluies. Lorsque la capacité d'alimentation en eau des plantes est ainsi assurée, la production est alors dirigée plus ou moins également entre parties aériennes et souterraines, avec un accident en septembre où les parties aériennes semblent nettement favorisées dans deux



sites (n°2 et n°3) sur les trois étudiés. Cette période est celle de l'élongation rapide des tiges avant la floraison et c'est aussi celle de la production maximale de la matière aérienne. Après la reproduction des Graminées, une réorientation de la production primaire en faveur des racines se fait à nouveau à partir de novembre. Elle correspond clairement à la mise en réserve des assimilats pour affronter la période sèche. Une partie de la production souterraine mesurée correspond vraisemblablement à la migration de produits carbonés depuis les parties aériennes sénescentes. Ainsi le cycle de production des racines paraît-il assez semblable dans les 3 sites d'étude de Nazinga et relativement bien rythmé par les saisons. Les études en cours permettront de confirmer si le déroulement du cycle est semblable d'une année à l'autre ou non.

La courte durée du cycle du développement des parties aériennes et la liaison du cycle des racines avec les saisons semblent ainsi des traits caractéristiques des savanes soudanaises.

CONCLUSION

Les mesures effectuées à Nazinga pendant les années 1984 et 1985 ont montré que les phytomasses herbacées aériennes maximales y ont varié de 2 à 12 t/ha environ depuis les formations sur cuirasse jusqu'aux bas-fonds. La plupart des valeurs mesurées dans les savanes herbeuses à boisées se répartissaient cependant entre 2,5 et 5 t/ha. La production primaire aérienne annuelle en 1985 a atteint 3,5 à 8 t/ha dans les six milieux où elle a été étudiée. Le cycle de la production aérienne, relativement court puisqu'il a duré seulement 4 à 7 mois selon les sites, s'est révélé fortement lié à la saison des pluies. Une coïncidence assez stricte entre la période de floraison-fructification des Graminées pérennes et celle de la production aérienne maximale a par ailleurs été observée. Il faut également noter que la productivité de ces milieux a pu atteindre par périodes des valeurs très élevées, de l'ordre de 50 kg/ha/jour (poids de matière sèche). Le rapport entre la production primaire aérienne (calculée par la méthode de la somme des accroissements) et la phytomasse maximale a varié de 1,0 à 1,2 pour les six faciès étudiés ; des travaux en cours permettent toutefois de penser que ce rapport est en réalité légèrement plus élevé.

Les phytomasses souterraines, bien plus importantes que celles des parties aériennes puisqu'elles représentent en moyenne sur l'année 80 % du total, ont varié au cours de 1985 de 3 à 10 t/ha environ pour trois faciès étudiés. Le cycle de la production souterraine s'est montré moins régulier que celui des parties aériennes et réparti sur une période légèrement plus longue de 5 à 9 mois. La production souterraine, annuelle, quant à elle, a atteint les valeurs de 8 à 9,5 t/ha ce qui correspond à 66 à 70 % du total. Le renouvellement des racines a pu être évalué à environ 85 % sur une année.

À l'issue de cette étude les quelques caractéristiques principales qui distinguent les savanes soudanaises de Nazinga des savanes soudano-guinéennes et guinéennes peuvent être énoncées. Tout d'abord la production primaire y est sensiblement plus faible, ce qui est le corollaire d'un cycle annuel de végétation plus court et plus strictement lié aux saisons. Le

FIG. 5. — Répartition mensuelle de la production primaire aérienne et souterraine dans deux sites de savane de Ouango-Fitini (zone soudano-guinéenne de Côte d'Ivoire) en 1980.

a) Savane arbustive à *Detarium microcarpum*.

b) Savane herbeuse à *Loudetia simplex* et *Andropogon ascinodis*.

Mêmes légendes que la figure 3.

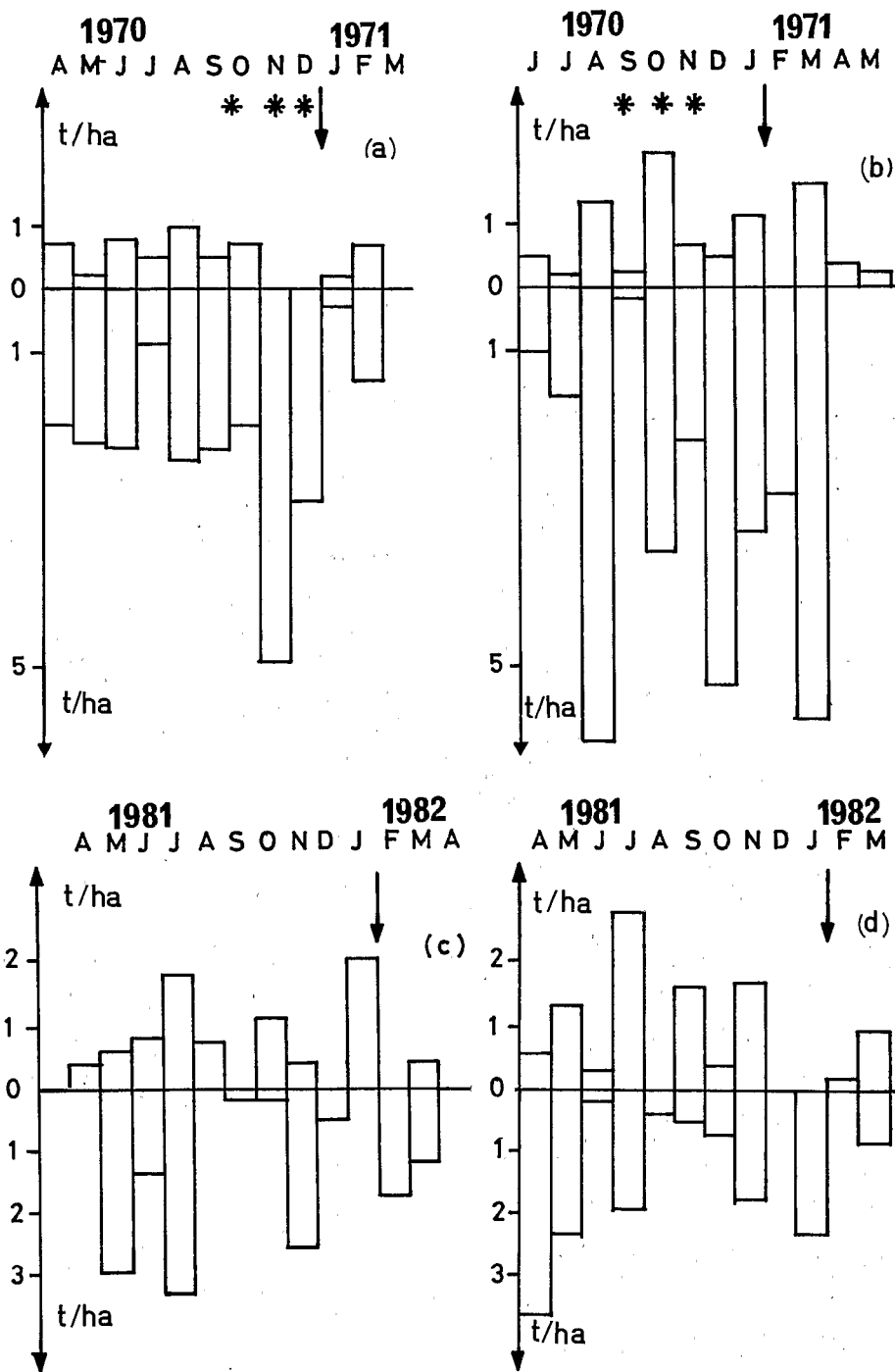


FIG. 6. — Répartition mensuelle de la production primaire herbacée aérienne et souterraine dans quatre sites de savane de Lamto (zone guinéenne de Côte d'Ivoire) en 1970 et 1981.

a) et b) d'après CESAR (1971)

- a) Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*
- b) Savane arbustive de transition à *Andropogonées*

c) et d) d'après ABBADIE (1983).

- c) Savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex*.
- d) Savane arbustive de transition à *Andropogonées*.

Mêmes légendes que la figure 3.

N.B.: Les périodes de floraison-fruitification n'ont pas été notées par ABBADIE (1983).

taux de renouvellement des racines est en conséquence également plus faible que dans les zones guinéennes tandis que la proportion de la production dévolue aux racines est plus constante. Malgré ces quelques différences, beaucoup de traits communs rapprochent toutes ces savanes dont le principal est sans doute la dominance de la strate herbacée par les Graminées pérennes. Ces plantes à vie relativement longue sont toutes construites selon le même schéma malgré quelques variations de détail ; elles se conforment au modèle architectural de TOMLINSON défini par HALLÉ *et al.* (1978). Constituées d'axes nombreux issus les uns des autres par ramification basale, elles répondent à la définition d'organismes à croissance clonale (HARPER, 1978). Elles se conforment également toutes au même type de stratégie de «compétitrices» au sens de GRIME (1979).

Ce type de stratégie se reconnaît à une série de caractéristiques génétiques qui permettent un taux élevé de captation des ressources dans une végétation dense et productive. Les plantes compétitrices peuvent ainsi produire un feuillage dense et une grande surface de racines pendant la saison favorable à la croissance, elles sont de plus capables de réajuster constamment la distribution spatiale des surfaces absorbantes, feuilles et racines, par le biais d'un renouvellement rapide de ces organes. Au total cette souplesse permettrait de répondre rapidement aux variations de la distribution des ressources du milieu. Parmi les traits particuliers de ces plantes, GRIME cite encore une durée de vie relativement longue, une floraison annuelle régulière avec une faible production de graines et la présence fréquente de bourgeons dormants. Les Graminées pérennes des savanes répondent ainsi parfaitement à la définition des «compétitrices».

La comparaison des cycles de phytomasse et de production mettent finalement en évidence l'unité du type de fonctionnement des savanes le long d'un gradient climatique depuis les régions préforestières jusqu'à la zone soudanienne. Les différences observées correspondent clairement aux réponses du même type de système soumis à des contraintes climatiques, en particulier hydriques, croissantes. L'hypothèse peut être proposée que le domaine des savanes représente en fait la zone où le type de stratégie le plus performant pour les espèces herbacées est celui de «compétitrices» au sens de GRIME.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBADIE (L.), 1983. — Contribution à l'étude de la production primaire et du cycle de l'azote dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Travaux des chercheurs de la station de Lamto*, 1, 135 p.
- AFOLAYAN (T.A.), 1978. — Grass biomass production in a northern Guinea savanna ecosystem. *Oecol. Plant.*, 13, 4, 375-386.
- BARNES (D.L.), 1982. — Management strategies for the utilization of southern African savannas. In : B.J. HUNTLEY et B.H. WALKER (éds). *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 626-656.
- BOHM (W.), 1979. — *Methods of studying root systems*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 187 p.
- BOOYSEN (P. de V.) et TANTON (N.M.), (éds.), 1984. — *Ecological effects of fire in South African ecosystem*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 426 p.
- BOURLIÈRE (F.), (éd.), 1983. — *Tropical savannas*. Ecosystems of the world 13, Elsevier, Amsterdam, 730 p.
- BROOKMAN-AMISSAH (J.), HALL (J.B.), SWAINE (M.D.) et ATTAKORAH (J.T.), 1980. — A reassessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. *J. Appl. Ecol.*, 17, 85-100.
- CESAR (J.), 1971. — Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Thèse de 3e cycle, Université de Paris, 95 p.
- CESAR (J.), 1981. — Cycle de la biomasse et des repousses après coupe en savane de Côte d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays Trop.*, 34, 1, 73-81.
- CESAR (J.), 1982. — Estimation de la biomasse maximum des savanes de Côte d'Ivoire au moyen de facteurs climatiques et édaphiques. Institut des savanes, Côte d'Ivoire, Bouaké, CRS n°09, 15 p.
- CESAR (J.), 1984. — Effet de l'exploitation par coupe sur le système racinaire d'une savane. Institut des savanes, Côte d'Ivoire, IDESSA Base Nord, Korhogo, note technique n°12/84 Pât, 35 p.
- CESAR (J.) et MENAUT (J.C.), 1974. — Le peuplement végétal des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, n° spéc., 2, 161 p.
- CESAR (J.) et HAVET (A.), 1982. — Evaluation de la biomasse herbacée annuelle au moyen des facteurs du milieu. Institut des savanes, Côte d'Ivoire, Bouaké, CRS n°23 Pât, 29 p.
- DEKKER (A.J.F.M.), 1985. — Edition de la carte de végétation de la région de Nazinga. F.A.O., Ouagadougou, F.O. : DP/UPV-/82/1008, 5 p., 1 carte.
- FOURNIER (A.), 1982 a. — Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire). Thèse de 3e cycle, Université de Montpellier, 168 p.
- FOURNIER (A.), 1982b. — Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, série E, 15, 63-94.
- FOURNIER (A.), 1983 a. — Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica. Oecol. Plant.*, 2, 183-203.
- FOURNIER (A.), 1983 b. — Contribution à l'étude de la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire), les grands traits de la phénologie et de la structure *Candollea*, 38, 1, 237-265.
- FOURNIER (A.), 1984. — Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). *Vegetatio*, 57, 177-188.
- FOURNIER (A.), HOFFMANN (O.) et DEVINEAU (J.L.), 1982. — Variations de la phytomasse herbacée le long d'une toposéquence en zone soudano-guinéenne, Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). *Bulletin de l'I.F.A.N.*, 44, sér. A, 1-2, 73-77.
- FOURNIER (A.) et LAMOTTE (M.), 1983. — Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux. *Ann. Univ. Abidjan*, série E, 17, 8-38.
- GOLLEY (F.B.), 1965. — Structure and function of an old field broomsedge community. *Ecol. Monogr.*, 35, 113-137.
- GRIME (J.P.), 1979. — *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester, 222 p.
- GUINKO (S.), 1984. — Végétation de la Haute-Volta. Thèse d'État, Université de Bordeaux.
- GUINKO (S.), à paraître. — Contribution à l'étude de la végétation et de la flore du Burkina Faso. I. Les territoires phytogéographiques. *Bull. IFAN*, série A, *Sci. Nat.*, 1, 46.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R.A.A.) et TOMLINSON (P.B.), 1978. — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 441 p.
- HARPER (J.L.), 1978. — The demography of plants with clonal growth. *Verh. Kon. Nederland. Akad. Wetent., Afd. Nat.*, 70, 27-48.
- HUNTLEY (B.J.) et WALKER (B.H.) (éds.), 1982. — *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg New York, 669 p.
- ISICHEI (A.O.), 1979. — Elucidation of stocks and flows of nitrogen in some Nigerian savanna ecosystems, Ph. D. thesis, Université de Ife, Nigeria.

- JONES (M.J.), 1973. — The organic matter content of the savanna soils of West Africa. *J. Soil. Sci.*, 24, 42-53.
- KADEBA (O.), 1978. — Organic matter status of some savanna soils of northern Nigeria. *Soil Sci.*, 125, 122-127.
- KADEBA (O.), 1982. — Studies on soil organic matter and nitrogen under savanna forest reserves. In : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, 24-32.
- KNOOP (W.I.) et WALKER (B.H.), 1985. — Interactions of woody and herbaceous vegetation in a Southern African savanna. *J. Ecol.*, 73, 235-253.
- LAMOTTE (M.), 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : présentation du milieu et du programme de travail, *Terre Vie*, 21, 3, 197-212.
- LEBRUN (J.), 1947. — *La végétation de la plaine alluviale au sud du Lac Edouard*, Publ. Inst. Parcs Nat. Congo belge, Bruxelles, 2 vol., 800 p.
- LEEUW (P.N. de), 1978. — The primary and secondary productivity of the savanna in the middle belt of Nigeria. Annual conference of the Nigeria society of animal production, Université de Ahmadu Bello, Zaria.
- LUNGREN (C.G.), 1975. — Proposition pour le projet de ranch de gibier à Nazinga pour la Haute-Volta. Association de développement de l'élevage de la faune africaine, Vancouver, Canada.
- MC NAUGHTON (S.J.), 1985. — Ecology of a grazing ecosystem : the Serengeti. *Ecological Monographs*, 53, 3, 259-294.
- MENAUT (J.C.) et CESAR (J.), 1982. — The structure and dynamics of a West African savanna. In : HUNTLEY (B.J.) et WALKER (B.H.) (éds.) *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, 80-100.
- MENAUT (J.C.), BARBAULT (R.), LAVELLE (P.) et LEPAGE (M.), 1985. — African savannas : biological systems of humidification and mineralization. In : TOTHILL (J.C.) et MOTT (J.J.) (éds.) *Ecology and management of the world's savannas*. *Australian Acad. Science*, Canberra, 14-33.
- MILLIGAN (K.) et SULE (B.), 1982. — Natural forage resource and their dietary value. In : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 190-207.
- MILNER (C.) et HUGHES (E.), 1968. — *Methods for the measurement of primary production of grasslands*. Blackwell Sc. Publ., Londres, I.P.B. Handbook n°6, 70 p.
- OLA-ADAMS (B.A.) et ADEGBOLA (P.O.), 1982. — Effects of burning crop and litter accumulation of derived savanna in the Olokemeji forest reserve. In : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 151-159.
- OUEDRAOGO (P.M.), 1985. — Étude de la relation herbe-arbre dans une savane naturelle soudanienne : phytosociologie et phytomasse maximale dans divers faciès de savane plus ou moins dense de la réserve de Nazinga (Burkina Faso). Mémoire de diplôme d'ingénieur des techniques du développement rural. Université de Ouagadougou, 91 p.
- POSS (R.) et VALENTIN (C.), 1983. — Structure et fonctionnement d'un système eau-sol-végétation. Une toposéquence ferrallitique de savane, (Katiola, Côte-d'Ivoire). *Cah. ORSTOM, sér. pédol.*, 20, 4, 341-360.
- PRADO (C.), 1984. — Modèle de la production primaire herbacée d'une savane à Lamto (Côte d'Ivoire). Mémoire de D.E.A., Université de Paris 6, E.N.S., 79 p.
- SANFORD (W.W.), 1982 a. — Savanna : a general review. In : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 3-23.
- SANFORD (W.W.), 1982 b. — The effects of seasonal burning : a review. In : SANFORD (W.W.) *et al.* (éds.) *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, p. 160-188.
- SANFORD (W.W.), YEFUSU (H.M.) et AYENI (J.S.O.), 1982. — *Nigerian savannas*, New Bussea, Kainji Lake Research Institute, Nigeria, 440 p.
- SPINAGE (C.A.), 1984. — Analyse des données de climat de Po et Léo en référence à Nazinga. F.A.O., Ouagadougou, F.O. DP-/UPV/82/008, doc. de travail n°4, 36 p.
- TOTHILL (J.C.) et MOTT (J.J.) (éds.), 1985. — *Ecology and management of the world's savannas*, Australian Acad. Science, Canberra, 384 p.
- TROCHAIN (J.L.), 1957. — Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Et. Centrafic.*, 13-14, p. 55-93.
- USMAN (S.S.), 1981. — Production of herbaceous material in the Guinea savanna. M. Sc. dissertation, Université de Ife, Nigeria.
- WALKER (B.H.) et NOY-MEIR (I.), 1982. — Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystem. In : HUNTLEY (B.J.) et WALKER (B.H.) (éds.) *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, p. 577-590.
- WALTER (H.), 1971 — Natural savannas. In : *Ecology of tropical and subtropical vegetation*, Oliver and Boyd Edinburgh, 539 p.

ANNEXE

Liste des espèces citées

ESPÈCE	Famille
<i>Acacia dudgeoni</i> Craib ex Hall.	MIMOSACEAE
<i>Andropogon ascinodis</i> C.B.Cl.	GRAMINEAE
<i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.	GRAMINEAE
<i>Andropogon gayanus</i> Kunth	GRAMINEAE
<i>Andropogon macrophyllus</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Andropogon schirensis</i> Hochst. ex. A. Rich.	GRAMINEAE
<i>Andropogon tectorum</i> Schum. et Thonn.	GRAMINEAE
<i>Brachiaria jubata</i> (Fig. et De Not.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Combretum collinum</i> Fresen.	COMBRETACEAE
<i>Crossopteryx febrifuga</i> (Afzel. ex G. Don) Benth.	RUBIACEAE
<i>Cymbopogon giganteus</i> Chiov.	GRAMINEAE
<i>Daniellia oliveri</i> (Rolfe) Hutch. et Dalz.	CAESALPINIACEAE
<i>Detarium microcarpum</i> Guill. et Perr.	CAESALPINIACEAE
<i>Diheteropogon hagerupii</i> Hitchc.	GRAMINEAE
<i>Elionurus pobeguinii</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Elymandra</i> sp.	GRAMINEAE
<i>Gardenia erubescens</i> Stapf et Hutch.	RUBIACEAE
<i>Hyparrhenia smithiana</i> (Hook. f.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Hyperrhenia subplumosa</i> Stapf	GRAMINEAE
<i>Isoberlinia doka</i> Craib et Stapf	CAESALPINIACEAE
<i>Loudetia arundinacea</i> (Hochst. ex. A. Rich.) Steud	GRAMINEAE
<i>Loudetia hordeiformis</i> (Stapf) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Loudetia simplex</i> (Nees) C.E. Hubbard	GRAMINEAE
<i>Loudetiopsis kerstingii</i> (Pilger) Conert	GRAMINEAE
<i>Pteleopsis suberosa</i> Engl. et Diels	COMBRETACEAE
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz) Alston	GRAMINEAE
<i>Setaria anceps</i> Stapf ex Massey	GRAMINEAE
<i>Terminalia avicennioides</i> Guil. et Perr.	COMBRETACEAE
<i>Terminalia laxiflora</i> Engl.	COMBRETACEAE
<i>Vetiveria nigriflora</i> (Benth.) Stapf	GRAMINEAE
<i>Ximения americana</i> L.	OLACACEAE