

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

**Band:** 38 (1983)

**Heft:** 1

**Artikel:** 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

**Autor:** Fournier, Anne

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-879861>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 18.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# 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

ANNE FOURNIER

## RÉSUMÉ

FOURNIER, A. (1983). 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: 237-265. En français, résumé anglais.

La région de Ouango-Fitini (4°01' W., 9°35' N.) est couverte essentiellement par des savanes herbeuses, arbustives et boisées. Le déroulement du cycle de la végétation à partir du passage du feu est décrit succinctement et des valeurs de phytomasses maximales aériennes herbacées sont données pour divers milieux (4.78 à 6.27 t/ha, matière sèche). On présente en outre un schéma synthétique montrant les périodes d'augmentation des phytomasses aériennes et racinaires herbacées, ainsi que leurs liens avec la pluviométrie et avec la floraison des principales espèces. La structure horizontale (recouvrement) et verticale (stratification des organes aériens et souterrains) de la strate herbacée et son évolution pendant l'année sont également étudiées.

## ABSTRACT

FOURNIER, A. (1983). Contribution to the study of herbaceous vegetation of savanas for Ouango-Fitini (Yvory Coast). *Candollea* 38: 237-265. In French, English abstract.

In Ouango-Fitini region (4°01' W., 9°35' N.) the vegetation is a grass- tree- or woodland-savanna. The annual vegetation cycle is rapidly described from one burning time until the next one and figures of maximal standing crop are given for several study sites (4.78 to 6.27 t/ha, dry matter). A synthetic diagram has also been established, showing the periods of above and below-ground phytomasses increase, the rainfalls and the flowering time of the main species. Evolution of the horizontal and vertical structure of the grass layer (cover and stratification of above and below-ground organs) has been studied throughout the year.

## Introduction

Les savanes à herbes pérennes de l'Ouest africain couvrent de larges superficies et la mise en valeur de ces vastes territoires, peu ou mal utilisés par l'homme, est une question préoccupante pour les états africains. La connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes constitue un préliminaire indispensable à leur aménagement rationnel.

Le travail présenté dans cet article n'a pas été mené dans une optique d'application immédiate, mais il s'inscrit dans un programme d'étude visant à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes herbacés de la zone soudanaise (CÉSAR, 1971, 1981; SPICHIGER, 1975a et b). Le but à long terme est d'établir un schéma général de fonctionnement des savanes de l'Ouest africain. Une étude de l'évolution des biomasses des savanes de Ouango-Fitini a été faite (FOURNIER, 1982) et celle de la productivité primaire est en cours. Le présent article fournit les premières données sur la végétation et sur la structure spatiale des savanes de cette région où l'occupation humaine est peu importante.

## Le milieu naturel

La République de Côte-d'Ivoire (fig. 1) peut être divisée en deux grandes zones phytogéographiques: le domaine guinéen dans le sud, avec des pluies abondantes, et le domaine soudanais dans le nord avec une pluviométrie plus faible. Le domaine guinéen comprend un secteur ombrophile de forêt sempervirente et un secteur mésophile moins méridional de forêt dense ou semi-décidue, dans laquelle une partie au moins des arbres perdent leurs feuilles pendant la saison sèche. Le domaine soudanais peut également être subdivisé en un secteur subsoudanais, relativement humide, et un secteur soudanais proprement dit, plus sec (GUILLAUMET & ADJANOHOUN, 1971).

La précédente classification, très largement utilisée, repose sur des critères principalement physiologiques; elle est dans la ligne de très nombreux travaux antérieurs. D'autres terminologies ont cependant été proposées pour la classification phytogéographique de l'Afrique occidentale tropicale: KNAPP (1973) et surtout SCHNELL (1952, 1976, et 1977) les exposent et les discutent de façon détaillée.

Actuellement, la zone soudanaise est couverte par des savanes arbustives ou arborées et par des forêts claires, avec seulement quelques formations forestières dispersées. Cet état de la végétation paraît lié au passage régulier des feux sous l'action de l'homme et beaucoup d'auteurs considèrent que la végétation du nord de la Côte-d'Ivoire, comme la majorité des savanes de l'Ouest africain, correspond à un anthropoclimax de feu (MONNIER, 1968 et 1979). Le pro-

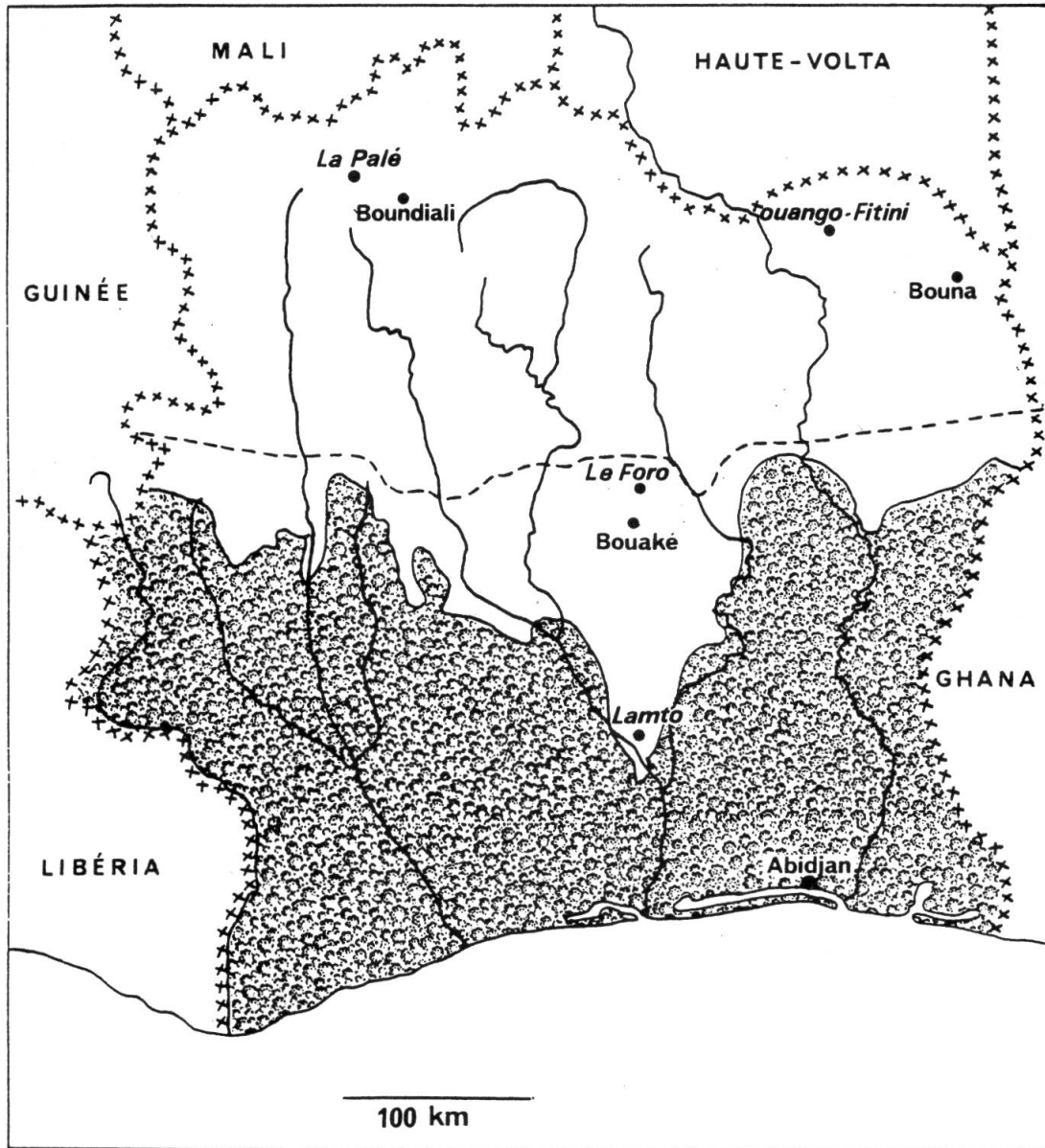


Fig. 1. — Limite des grandes zones phytogéographiques de la Côte-d'Ivoire (d'après GUILLAUMET & ADJANOHOUN, 1971).

blème de l'origine des savanes et de leur devenir climacique en l'absence de feu reste toutefois très discuté (SCHNELL, 1971, 1976 et 1977).

La station de Ouango-Fitini (4°01' W., 9°35' N.), située au nord-est de la Côte-d'Ivoire, à la limite septentrionale du Parc de la Comoé, appartient à la zone soudanaise. A cette latitude règne un climat à deux saisons, une saison sèche d'octobre à mars et une saison des pluies d'avril à septembre; la pluviométrie moyenne annuelle y atteint 1050 mm.

Le substrat géologique du nord-est de la Côte-d'Ivoire est constitué de deux roches: le granite et le schiste; dans la zone étudiée, aux alentours de Ouango-Fitini, c'est le substrat schisteux qui est présent et les sols sont en majorité des sols ferrugineux tropicaux issus de sols ferrallitiques (PERRAUD, 1971). On doit aussi noter dans la région la présence très fréquente d'un horizon cuirassé, souvent proche de la surface, qui réduit donc la zone de sol exploitable par les végétaux.

## **Les grands traits de la végétation**

### *1. La flore du domaine soudanais*

D'après GUILLAUMET & ADJANOHOON (1971), la flore du domaine soudanais est caractérisée par la dominance des familles de Caesalpiniaceae, Mimosaceae, Papilionaceae et des Graminaceae, de loin les plus nombreuses; ensuite viennent les Cyperaceae, Rubiaceae et Compositae. Les affinités biogéographiques indiquent un fort pourcentage d'espèces soudano-zambéziennes (77%) et un assez fort pourcentage d'espèces plurirégionales; la flore comporte peu d'espèces guinéo-congolaises (4%).

### *2. Les formations végétales des environs de Ouango-Fitini*

Les divers types de végétation qui se rencontrent dans la zone étudiée aux environs de Ouango-Fitini sont: les forêts denses sèches, les forêts claires, les savanes arborées ou arbustives, les savanes herbeuses et les végétations sur bowal (terme emprunté à la langue des Foula de Guinée pour désigner les cuirasses affleurantes, pluriel = bowé); elles sont inégalement réparties et la formation dominante est la savane arbustive (tabl. 1).

Les premières données sur la végétation forestière, dont l'étude est actuellement en cours, ont été publiées par DEVINEAU (1982). Une classification des formations savaniques de l'ensemble du Parc de la Comoé a été donnée par CÉSAR (1978).

<i>Type de végétation</i>	<i>Surface occupée</i>
Végétation à aspect steppique (bowal) .....	3.4%
Savane herbeuse .....	12%
Savane arborée et arbustive claire .....	28%
Savane arborée et arbustive dense .....	42%
Forêt claire .....	11%
Formation forestière édaphique (forêt galerie) .....	1.2%
Ilôt de forêt dense .....	1.6%

Tableau 1. – Distribution (en pourcentage) des types de végétation dans le nord du Parc de la Comoé (d'après la Coopération technique allemande (1979).

<i>Formation</i>	<i>Hauteur des ligneux</i>	<i>Couvert des ligneux</i>
Forêt claire .....	supérieure à 8 m	70 à 90%
Savane boisée .....	supérieure à 8 m	20 à 70%
Savane arborée .....	supérieure à 8 m	2 à 20%
Savane arbustive .....	inférieure à 8 m	2 à 70%
Savane herbeuse .....	inférieure à 8 m	0 à 2%

Tableau 2. – Critères de distinction entre les différentes formations savaniques d'après les recommandations du colloque de Yangambi (1956).

Dans le but d'uniformiser les nomenclatures utilisées, le Conseil scientifique pour l'Afrique au Sud du Sahara, réuni à Yangambi en 1956 (TROCHAIN, 1957), a recommandé une classification qui sera suivie ici; le tableau 2 rappelle les critères de distinction entre les différentes formations savaniques.

### 3. Présentation des parcelles d'étude

Cinq parcelles d'étude ont été choisies parmi les divers types de végétation présents dans la région. Les classes définies par le Colloque de Yangambi en fonction de la taille et de la densité des ligneux ne se superposent pas aux groupements floristiques.

La solution d'une classification en fonction des groupements floristiques ligneux, en indiquant pour chacun d'eux le ou les types physiologiques de végétation auxquels il se rattache selon la classification de Yangambi, a été proposée par CÉSAR (op. cit.); c'est celle qui a été adoptée ici pour la description des cinq parcelles. La composition floristique de la strate herbacée est largement influencée par la présence et la nature du couvert ligneux auquel il est donc légitime de se référer pour définir les groupements.

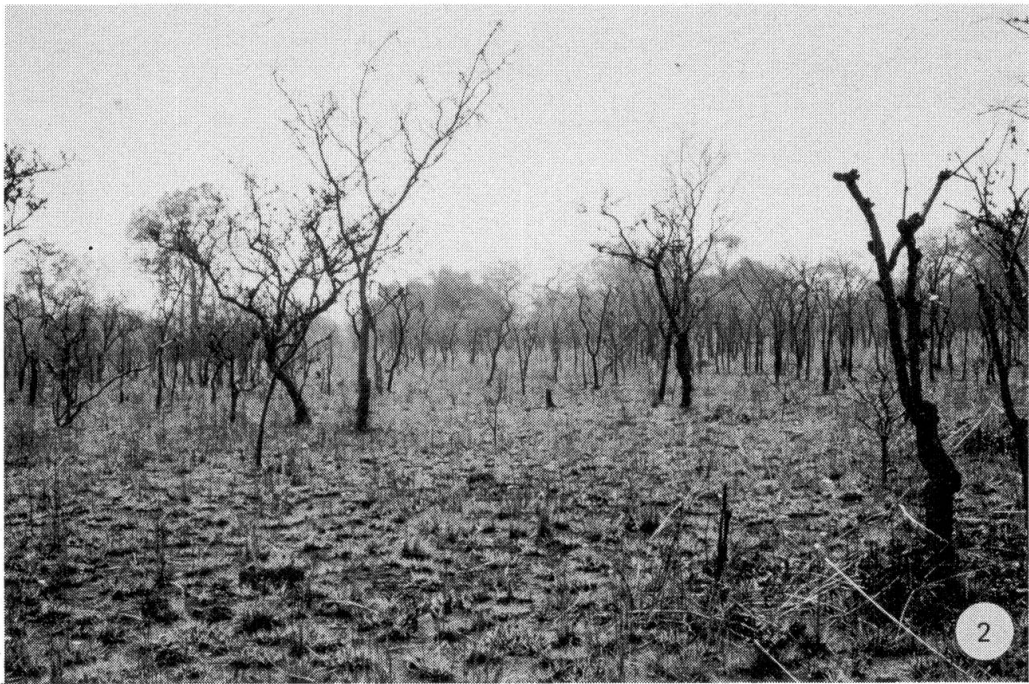


Fig. 2. – Parcelle de savane arbustive à *Detarium microcarpum* en janvier 1980 après les feux.

Fig. 3. – Parcelle de savane herbeuse à *Loudetia simplex* en fin de cycle, décembre 1980.

3.1. *Parcelle de savane arbustive à Detarium microcarpum (fig. 2).* – La situation topographique est celle d'un milieu de versant; la profondeur du sol est de 50 à 80 cm. Cette parcelle est située à quelques centaines de mètres du campement de Ouango-Fitini, sur le territoire du Parc de la Comoé.

Le recouvrement des ligneux atteint 30%. Sur la parcelle elle-même, les végétaux ligneux qui dominent sont *Butyrospermum paradoxum*, *Daniellia oliveri*, *Terminalia laxiflora* et surtout *Detarium microcarpum*. Les autres espèces ligneuses présentes sont *Annona senegalensis*, *Combretum ghasalense*, *Crossopteryx febrifuga*, *Diospyros mespiliformis*, *Entada africana*, *Gardenia erubescens*, *Maytenus senegalensis*, *Lanea* sp., *Piliostigma thonningii*, *Pseudoce-drela kotschy*, *Syzygium guineense*, et *Ximenia americana*.

Les Graminées dominantes sont *Andropogon ascinodis*, *Schizachyrium sanguineum* et *Andropogon schirensis* puis *Hyparrhenia smithiana*, *Monocymbium cerasiiforme* et *Panicum phragmitoides*.

Les autres familles représentées, mais qui ne dominent ni en nombre d'espèces, ni en nombre d'individus, sont:

- les Cyperaceae, avec *Scleria bulbifera*, *Fimbristylis ovata* et *F. ferruginea*;
- les Compositae, avec *Aspilia rudis* et plus rarement *Vernonia guineensis*;
- les Papilionaceae, avec *Indigofera paniculata* et Mimosaceae avec *Cassia mimosoides*;
- les Periplocaceae, avec *Raphionacme brownii*, et Acanthaceae avec *Lepidagathis anobrya*, ces deux dernières espèces sont toutefois très rares.

3.2. *Parcelle de savane herbeuse à Loudetia simplex (fig. 3).* – Cette seconde parcelle de milieu de versant est située sur le territoire du Parc de la Comoé, à une distance de 2 km environ du campement de Ouango-Fitini, sur la piste menant au carrefour de Gawi; le sol y atteint 30 à 60 cm de profondeur.

La végétation ligneuse y est suffisamment claire pour que l'on puisse parler de savane herbeuse. Un certain nombre d'espèces ligneuses sont toutefois situées sur ou aux abords immédiats de la parcelle: *Acacia dudgeoni*, *Annona senegalensis*, *Butyrospermum paradoxum*, *Cochlospermum planchoni*, *Combretum ghasalense*, *Entada africana*, *Gardenia erubescens*, *Piliostigma thonningii* et *Syzygium guineense*.

La Graminée *Loudetia simplex* domine nettement la strate herbacée, suivie par *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum*; une autre Graminée relativement abondante est *Andropogon schirensis*; les trois espèces *Monocymbium cerasiiforme*, *Ctenium newtonii* et *Hyparrhenia smithiana* ne se rencontrent que très rarement.

Parmi les Cyperaceae, trois espèces sont relativement abondantes: *Fimbristylis hispidula*, *F. ovata* et également *Scleria bulbifera*.

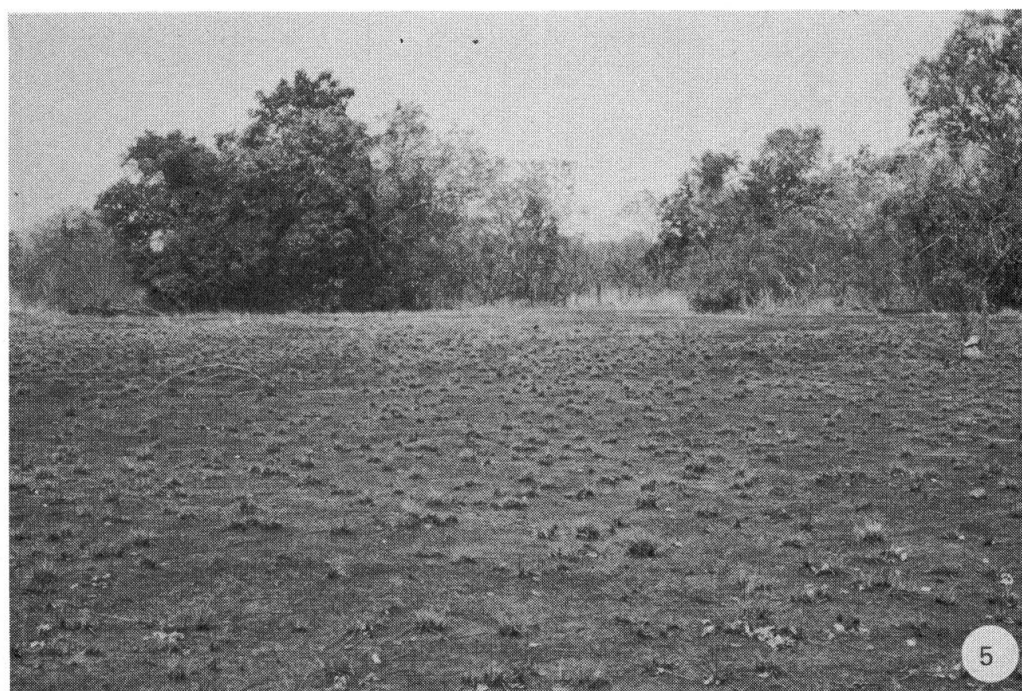
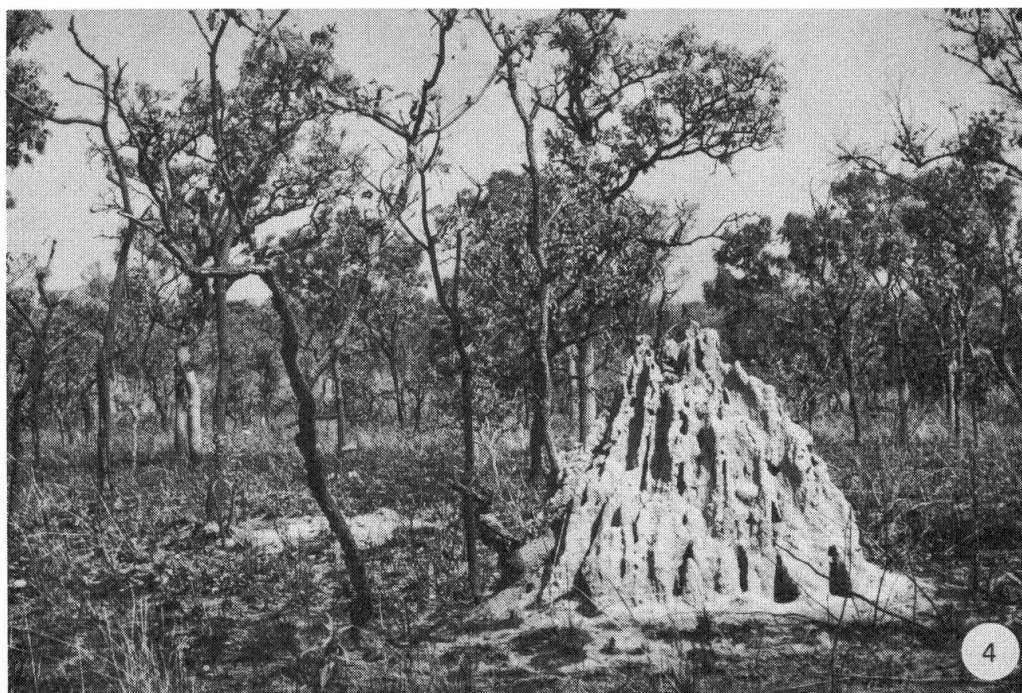


Fig. 4. — Parcelle de savane arborée à *Daniellia oliveri* (cliché Michel Lepage).

Fig. 5. — Parcelle du petit bowal en décembre 1980, quelques semaines après le feu.

Plusieurs Papilionaceae sont présentes, mais avec peu d'individus, ce sont *Tephrosia pedicellata*, *Eriosema griseum*, *Indigofera conferta*; en revanche *Dolichos chrysanthus* est régulièrement et abondamment réparti sur toute la parcelle.

Les autres espèces présentes mais plus rares sont *Cyanotis lanata* et *C. angusta* (Commelinaceae), *Striga asiatica* et *Striga* sp. (Scrofulariaceae), *Centaurea praecox* (Compositae) qui est assez régulièrement répartie dans toute la parcelle, ainsi que *Lepidagathis anobrya* (Acanthaceae) et *Euphorbia kerstingii* (Euphorbiaceae).

3.3. *Parcelle de savane arborée à Daniellia oliveri* (fig. 4). — Située hors du territoire du Parc de la Comoé, à une quinzaine de kilomètres du campement de Ouango-Fitini, cette parcelle se place en milieu de versant sur une pente très faible. Le recouvrement des ligneux est inférieur à 30%.

La flore ligneuse y est particulièrement riche, sans qu'aucune espèce ne domine nettement à l'exception de *Butyrospermum paradoxum* et de *Daniellia oliveri*. Les espèces rencontrées sont *Annona senegalensis*, *Bridelia ferruginea*, *Cochlospermum planchoni*, *Combretum ghasalense*, *Crossopteryx febrifuga*, *Diospyros mespiliformis*, *Ficus capensis*, *Gardenia aqualla*, *G. erubescens*, *G. ternifolia*, *Saba senegalensis*, *Lanea acida*, *Monotes kerstingii*, *Nauclea latifolia*, *Syzygium guineense*, *Terminalia laxiflora*, *Uapaca togoensis* et *Ximenia americana*.

Parmi les Graminées, *Andropogon ascinodis*, *Schizachyrium sanguineum*, *Monocymbium ceresiiforme* et *Hyparrhenia subplumosa* sont dominantes, mais on rencontre également: *Sorghastrum bipennatum*, *Elionurus pobeguinii* et plus rarement, près de la piste, *Urelytrum muricatum* et *Ctenium newtonii*.

*Bulbostylis filamentosa*, *Fimbristylis hispidula*, *F. scabrida* et surtout *Scleria bulbifera* représentent les Cyperaceae.

Des deux Rubiaceae présentes, l'une est fréquente, *Borreria octodon*, et l'autre plus rare, *Fadogia agrestis*.

Les Papilionaceae sont représentées par *Eriosema griseum* et *Indigofera nigriflora* et il existe quelques espèces d'autres familles: *Sopubia ramosa* (Scrofulariaceae), *Aedesia baumanii* (Compositae) et *Gladiolus klattianus* (Iridaceae).

3.4. *Parcelle du petit bowal* (fig. 5). — Cette cuirasse de faible superficie — une soixantaine de mètres de large — se situe entre la parcelle de savane herbeuse à *Loudetia simplex* et le campement de Ouango-Fitini.

Les deux Graminées dominantes sont *Loudetia simplex* et l'annuelle *Loudetiopsis kerstingii*, mais on rencontre aussi *Loudetia togoensis* et plus rarement *Panicum pansum* et *Sporobolus festivus* en bord de piste.



Fig. 6. – Parcelle de forêt claire à *Isoberlinia doka* en fin de cycle, novembre 1980 (zone peu dense).

Il existe plusieurs espèces à bulbe ou autres organes souterrains développés: *Scilla sudanica* (Liliaceae) et *Raphionacme brownii* (Periplocaceae), toutes deux assez fréquentes, et *Gladiolus klattianus*, observé en un seul exemplaire.

On trouve également *Heliotropium strigosum* (Borraginaceae), *Aneilema lanceolatum* (Commelinaceae), *Polygala arenaria* (Polygalaceae), *Borreria filifolia* (Rubiaceae) et *Ophioglossum costatum* (Ophioglossaceae).

3.5. Parcelle de forêt claire à *Isoberlinia doka* (fig. 6). – Cette parcelle est située hors du Parc de la Comoé, en bordure du plateau cuirassé dit du “champ d’aviation”, sur la piste de Ferkessédougou.

La strate ligneuse, au recouvrement voisin de 80%, est dominée par *Isoberlinia doka* et *Monotes kerstingii*. Outre les deux espèces déjà mentionnées, on peut rencontrer dans la strate ligneuse *Burkea africana*, *Combretum ghasalense*, *C. lamprocarpum*, *Diospyros mespiliformis*, *Entada africana*, *Landolphia* sp., *Pavetta crassipes*, *Pterocarpus erinaceus*, *Terminalia laxiflora* et *Vitex simplicifolia*.

Les Graminées dominantes sont *Andropogon ascinodis*, *Schizachyrium sanguineum*, puis *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia subplumosa*, on rencontre également *Andropogon pseudapricus*, *Hyparrhenia smithiana* et *Andropogon schirensis*.

La Cyperaceae *Scleria bulbifera* est assez abondante.

Deux Papilionaceae sont présentes en peu d'exemplaires, *Vigna racemosa* et *Tephrosia barbiger*.

Les espèces *Chlorophytum blepharophyllum* (Liliaceae), *Cyanotis longifolia* (Commelinaceae), *Stylochiton hypogaeus* (Araceae) et *Aspilia rudis* (Compositae) sont assez abondantes, tandis que les Euphorbiaceae *Sapium grahamii* et *Euphorbia бага*, ainsi que la Labiatae *Tinnea barteri*, sont rares.

### Les grands traits de la phénologie

L'incendie intervient habituellement dans la région entre novembre et février, la fin du mois de décembre étant la date officielle pour la mise à feu dans le Parc de la Comoé: le passage du feu détruit presque totalement la strate herbacée. La brève description du déroulement d'un cycle de végétation à Ouango-Fitini qui est donnée dans le paragraphe suivant, prendra le feu comme origine ou "point zéro"; dans la suite du texte, les expressions "en début de cycle" ou en "fin de cycle" se référeront toujours à cet événement.

Après le passage du feu, la repousse commence très tôt, mais reste lente puisque le début du cycle coïncide avec la saison sèche. La strate herbacée, d'abord très basse, s'élève peu à peu tandis que les tiges s'allongent et que le couvert se reconstitue (fig. 7 et 8).

Il y a peu de floraisons précoces dans la végétation herbacée de ces milieux, mais on peut citer la Compositae *Centaurea praecox* qui fleurit en février, donc très tôt après le feu.

Sur le bowal, peuplé essentiellement d'annuelles, les premières pluies, en avril, provoquent la germination et la floraison de toute une série de petites espèces non graminéennes à développement rapide qui mourront après quelques jours de sécheresse.

C'est entre mai et juillet, en pleine saison des pluies, que fleurissent et fructifient les Cyperaceae, deuxième groupe important après les Graminées.

Les Commelinaceae et Liliaceae des forêts claires fleurissent et fructifient au mois de juillet.

Les Graminées, famille largement prédominante dans les formations sava-nicoles, fleurissent et fructifient en fin de saison des pluies ou en début de saison sèche entre septembre et novembre, qu'il s'agisse des espèces pérennes des savanes proprement dites ou des annuelles des bowé.

La plupart des Papilionaceae et des autres espèces herbacées (Scrofulariaceae, Compositae, etc.) fleurissent également en fin de saison entre septembre et novembre.

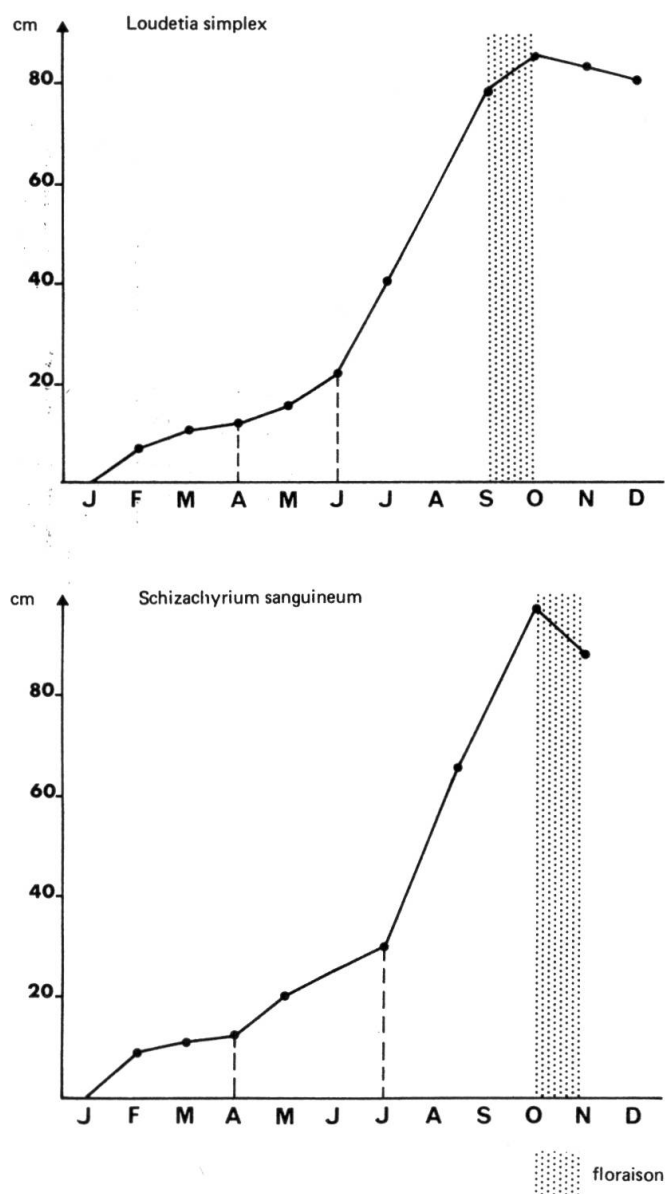


Fig. 7. — Elongation des tiges de deux espèces de Graminées en savane herbeuse à *L. simplex*: hauteur totale des touffes (Ouango-Fitini, 1980).

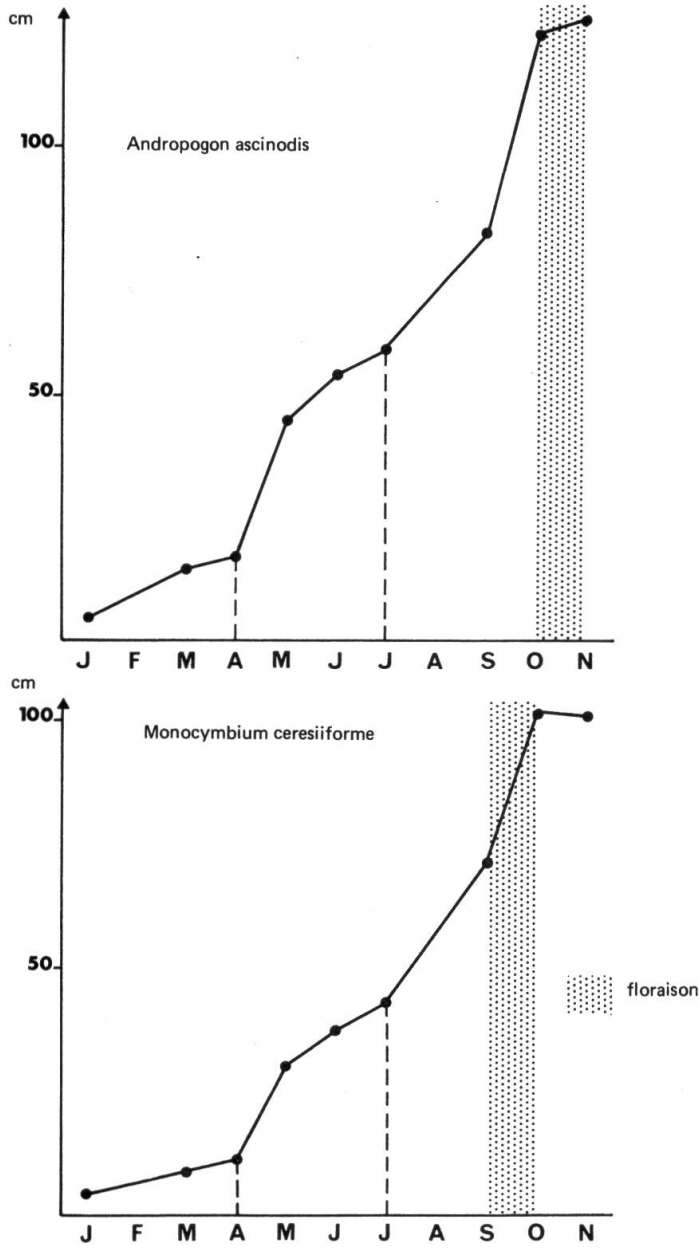


Fig. 8. — Elongation des tiges de deux espèces de Graminées en savane arbustive à *D. microcarpum*: hauteur totale des touffes (Ouango-Fitini, 1980).

Région	Type de milieu	Phyto- masse maximale t/ha	Epoque d'obten- tion	Pluvio- métrie de l'année (mm)
Ouango- Fitini (zone soudanaise)	Bawal .....	4.78	octobre	1088
	Savane herbeuse à <i>Loudetia simplex</i> .....	4.98	octobre	
	Forêt claire à <i>Isobertinia doka</i> .....	5.09	novembre- décembre	
	Savane arbustive à <i>Detarium microcarpum</i> .....	5.80	octobre	
	Savane arborée à <i>Daniellia oliveri</i> .....	6.27	novembre- décembre	

Tableau 3. – Phytomasses herbacées aériennes maximales (matière vivante + morte, poids de matière sèche) observées en 1980 à Ouango-Fitini.

En fin de cycle, la végétation, qui a atteint 1 m à 1.50 m de hauteur, commence à se dessécher.

Des mesures de la phytomasse maximale aérienne herbacée ont été faites en 1980 sur les cinq parcelles (tabl. 3): les valeurs obtenues s'échelonnent entre un peu moins de 5 t/ha et un peu plus de 6 t/ha (poids de matière sèche). Pendant cette année, la pluviométrie a atteint 1088 mm, valeur proche de la moyenne, mais le mois de janvier a été relativement humide et le mois de juin plutôt sec.

L'analyse détaillée du cycle de la phytomasse aérienne et souterraine dans la savane à *Detarium microcarpum* et dans la savane à *Loudetia simplex* pour le cycle correspondant à l'année 1980 a été donnée par ailleurs (FOURNIER, 1982). Un schéma synthétique mettant en évidence les périodes d'augmentation des phytomasses aériennes et racinaires pour ces deux parcelles ainsi que leurs liens avec la pluviométrie et les périodes de floraison des principales espèces, est donné dans les figures 9 et 10. Il apparaît que la principale production de racines a lieu d'une part dès les premières pluies qui précèdent le retour de la saison humide et d'autre part à l'époque de floraison des Graminées. De son côté, l'augmentation de la phytomasse aérienne est importante à trois périodes: juste après le passage du feu, alors que la pluviométrie est encore très faible, puis au retour de la saison des pluies, en avril, et enfin à l'époque de floraison des Graminées, entre septembre et octobre. L'examen des figures montre bien que des relations existent entre la pluviométrie et la croissance de la végétation, mais qu'elles ne sont pas simples. L'effet d'une pluie de même importance sera en effet très différent selon que cette pluie surviendra au début ou au milieu de la saison humide.

Il faut signaler par ailleurs que dans ces régions la phytomasse maximale peut varier de façon importante d'une année à l'autre dans une même station, en relation avec la quantité des précipitations et surtout avec leur répartition

*Légendes des figures 9 et 10.*

Passage du feu.



Pluviométrie, en mm, pendant la période précédant le relevé.



Augmentation de la phytomasse aérienne, exprimée en pourcentage de la phytomasse maximale (poids de matière sèche).



Augmentation de la phytomasse souterraine, exprimée en pourcentage de la phytomasse maximale (poids de matière sèche).

*Périodes principales de floraison*

## Savane arbustive

## GRAMINÉES

- 1) *Andropogon schirensis*
- 2) *Monocymbium cerasiiforme*
- 3) *Panicum phragmitoides*
- 4) *Schizachyrium sanguineum*
- 5) *Andropogon ascinodis*
- 6) *Hyparrhenia smithiana*

## CYPÉRACÉES

- a) *Fimbristylis hispidula*
- b) *Bulbostylis filamentosa*
- c) *Scleria bulbifera*
- d) *Fimbristylis ferruginea*

## AUTRES FAMILLES

- A) *Aspilia rudis*
- B, C et D) Papilionacées
- E) *Cassia mimosoides*

## Savane herbeuse

## GRAMINÉES

- 1) *Loudetia simplex*
- 2) *Andropogon schirensis*
- 3) *Monocymbium cerasiiforme*
- 4) *Andropogon ascinodis*
- 5) *Schizachyrium sanguineum*

## CYPÉRACÉES

- a) *Fimbristylis hispidula*
- b) *F. ovata*
- c) *Scleria bulbifera*

## AUTRES FAMILLES

- A) *Centaurea praecox*
- B) *Cyanotis lanata*
- C) *C. angusta*
- D) *Eriosema griseum*
- E) *Dolichos chrysanthus*
- F) *Striga* sp.
- G) *Lepidagathis anobrya*

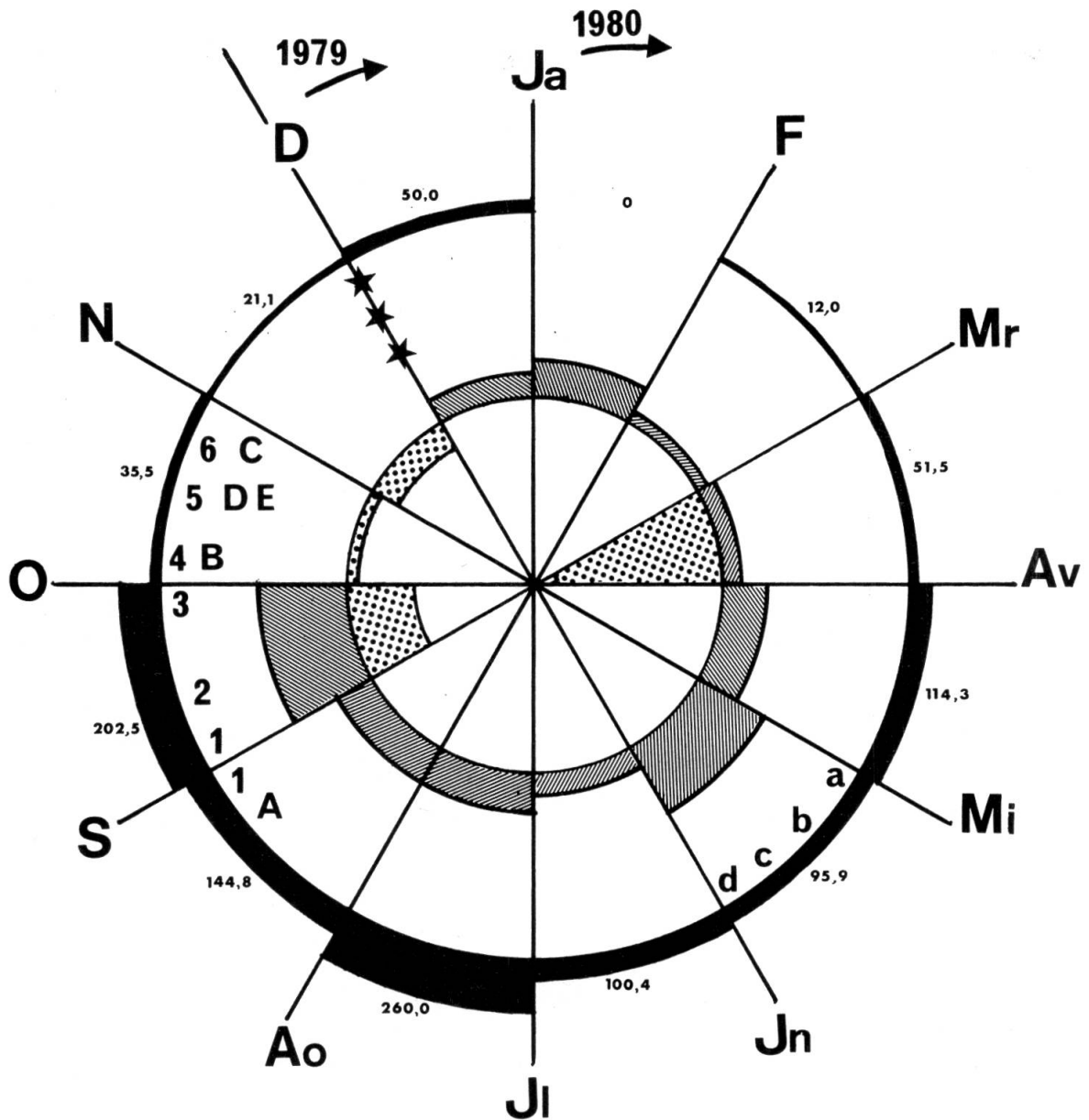


Fig. 9. – Diagramme phénologique des végétaux herbacés dans une savane arbustive à *Detarium microcarpum* (Ouango-Fitini, cycle de l'année 1980).

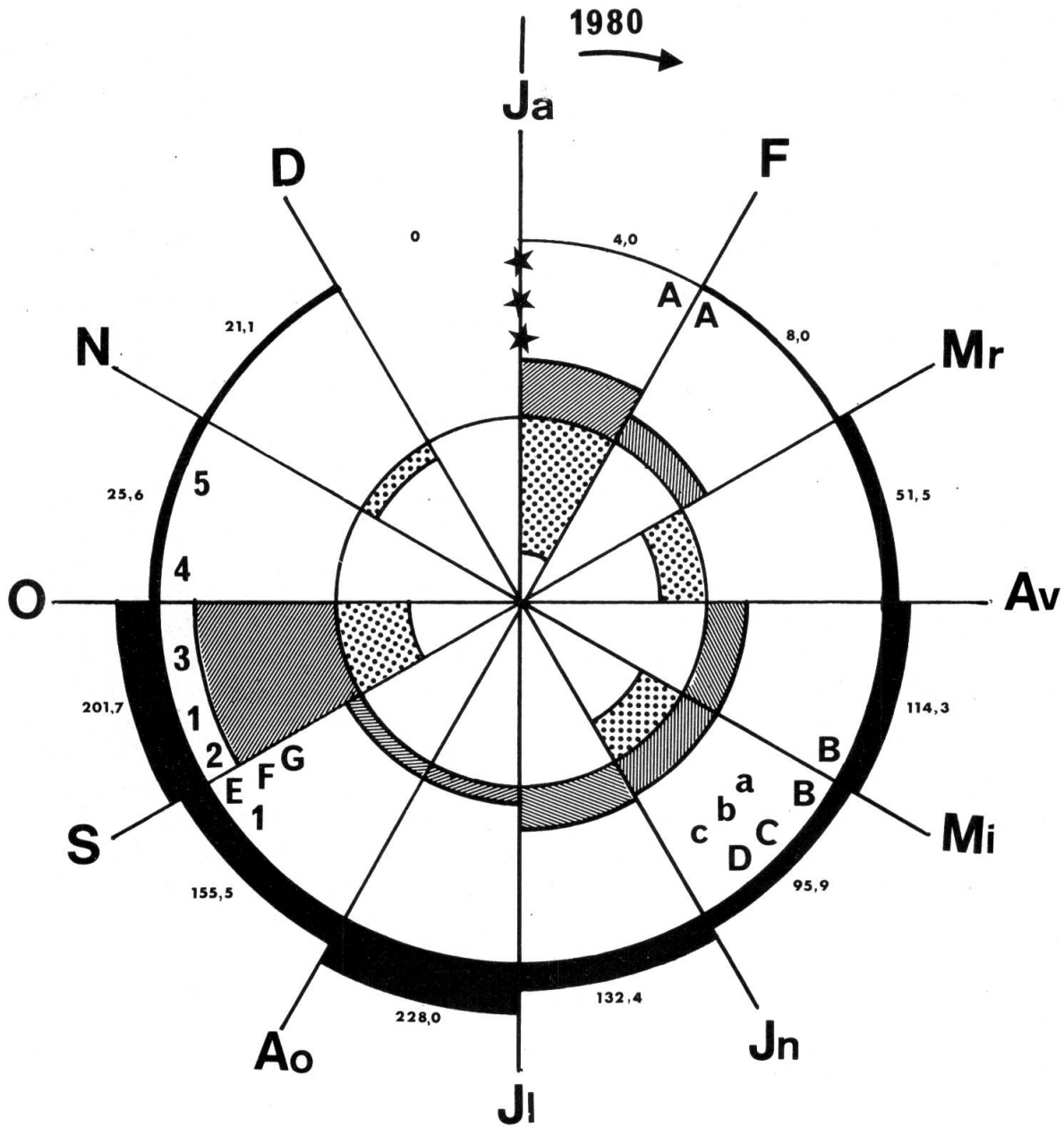


Fig. 10. – Diagramme phénologique des végétaux herbacés dans une savane herbeuse à *Loudetia simplex* (Ouango-Fitini, cycle de l'année 1980).

dans l'année (CÉSAR, 1981); aussi le schéma proposé ne vaut-il dans ses détails que pour l'année d'étude. La répartition des pluies variant sensiblement d'une année à l'autre, la répartition des périodes de production – dont ce schéma donne une première idée – peut varier elle aussi.

### Les grands traits de la structure spatiale

Une des caractéristiques de la structure horizontale de la strate herbacée est son recouvrement. Le recouvrement basal, qui correspond à la surface occupée par la base des touffes après le passage du feu, ne varie pratiquement pas au cours de l'année. Des mesures d'interception de la base des touffes par une ligne ont permis de l'estimer pour deux parcelles:  $12 \pm 3\%$  dans la savane herbeuse à *L. simplex* et  $14 \pm 5\%$  dans la savane arbustive à *D. microcarpum*. Des mesures des dimensions des touffes ont permis en outre d'estimer leur surface moyenne à environ  $40 \text{ cm}^2$  pour la savane arbustive.

L'évolution du recouvrement de la strate herbacée au cours du cycle de végétation a été étudiée par la méthode des points contacts dans les 5 parcelles (tabl. 4). Cette méthode, dérivée de celle de LEVY & MADDEN (1933), a été largement utilisée en France (DAGET & POISSONET, 1965, 1971, etc.) et parfois dans des formations herbacées tropicales (POISSONET & CÉSAR, 1972; BROCHIER, 1978). Le dispositif utilisé est un ruban gradué tendu au-dessus de la végétation; tous les 10 cm, une fine tige de 2 m de long est descendue verticalement dans la végétation, tous les contacts des espèces avec une génératrice (située devant l'observateur) de la tige sont enregistrés. Sur chaque ligne de visée on note la présence de la végétation, c'est-à-dire s'il existe au moins un contact avec la tige. Les fréquences relatives calculées par rapport au nombre de points échantillonnés (100 points pour chaque station dans le cas présent) permettent d'obtenir une expression du recouvrement au niveau du sol (GREIG-SMITH, 1964; GODRON, 1968; DAGET & POISSONET, 1969).

Date	Parcelle				Bowal	
	Savane à <i>L.</i> <i>simplex</i>	Savane à <i>D.</i> <i>micro-</i> <i>carpum</i>	Savane à <i>D.</i> <i>oliveri</i>	Forêt claire	zone dense	zone moins dense
1 <sup>er</sup> mai .....	73%	61%	–	–	–	74%
30 mai .....	–	–	92%	84%	95%	75%
3 juillet .....	89%	84%	–	–	–	–
31 juillet .....	–	–	98%	99%	99%	93%
14 septembre .....	100%	100%	–	–	–	–
16 octobre .....	–	–	100%	100%	–	–
19 novembre .....	100%	97%	–	–	–	–

Tableau 4. – Evolution du recouvrement de la strate herbacée dans cinq parcelles à Ouango-Fitini (1980).

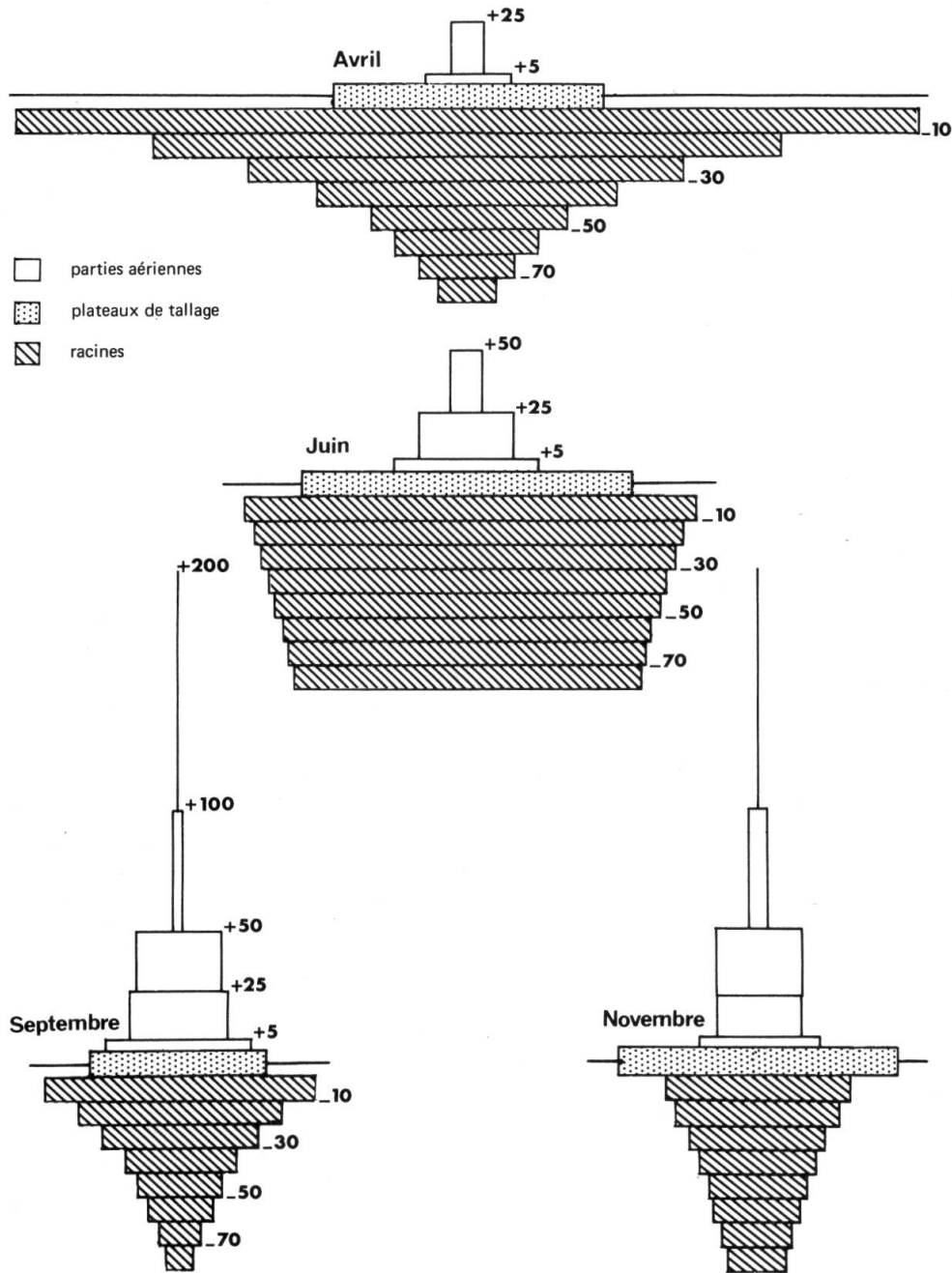


Fig. 11. — Schéma de stratification de la masse végétale aérienne et souterraine dans la parcelle de savane à *D. microcarpum* (Ouango-Fitini, 1980).

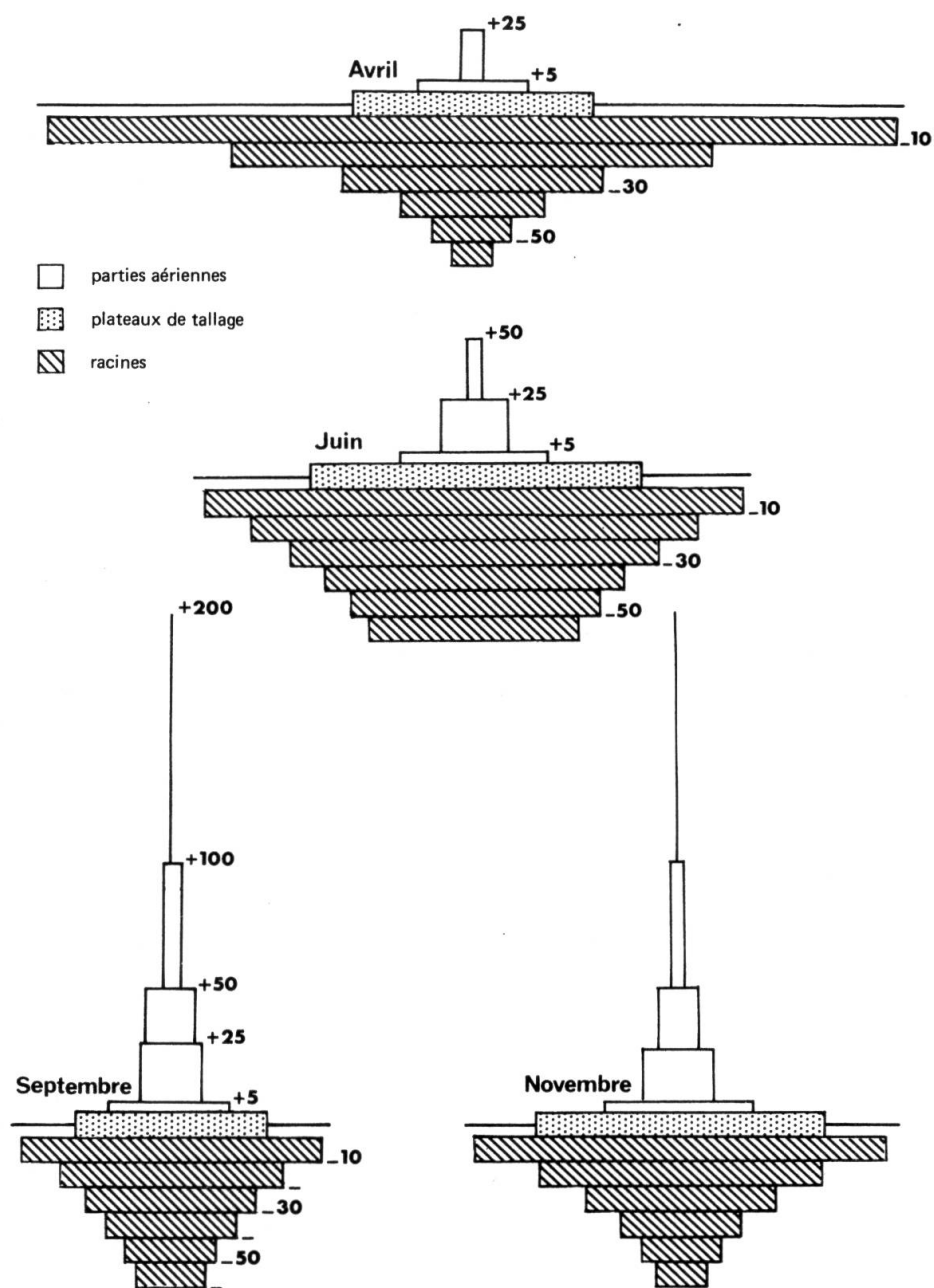


Fig. 12. — Schéma de stratification de la masse végétale aérienne et souterraine dans la parcelle de savane à *L. simplex* (Ouango-Fitini, 1980).

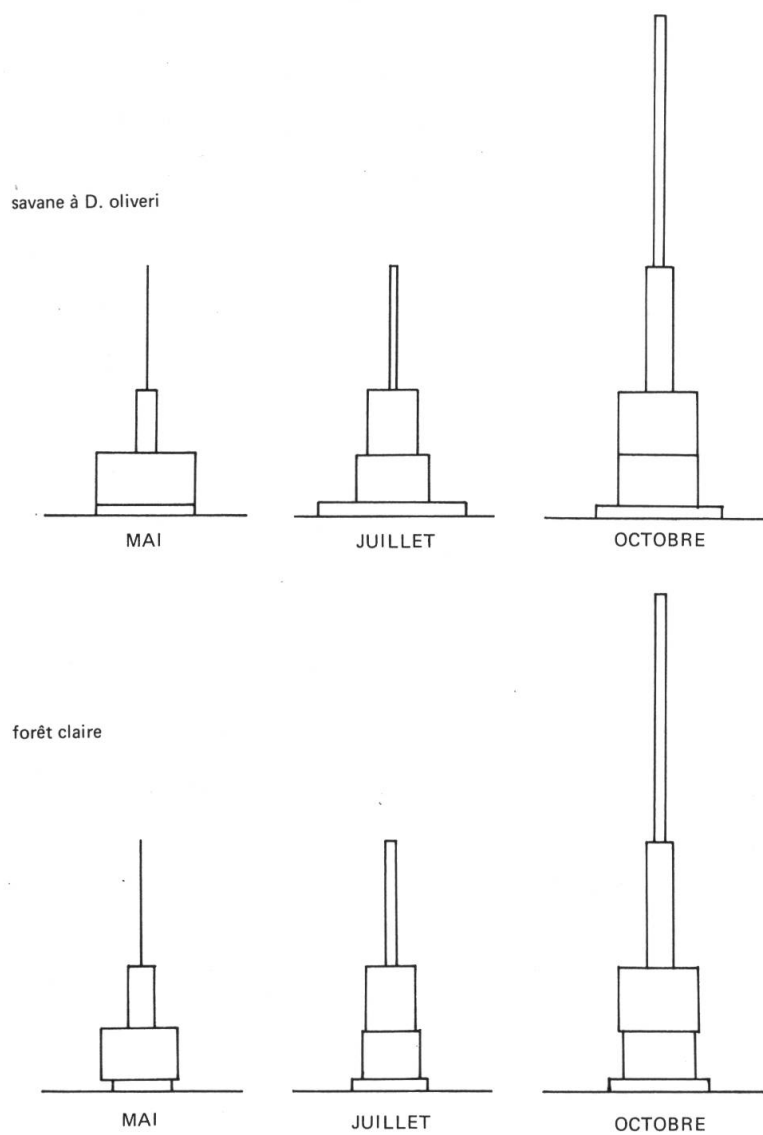


Fig. 13. — Evolution saisonnière de la stratification de la phytomasse aérienne dans la savane à *Daniellia oliveri* et dans la forêt claire à *Isoberlinia doka* (Ouango-Fitini, 1980).

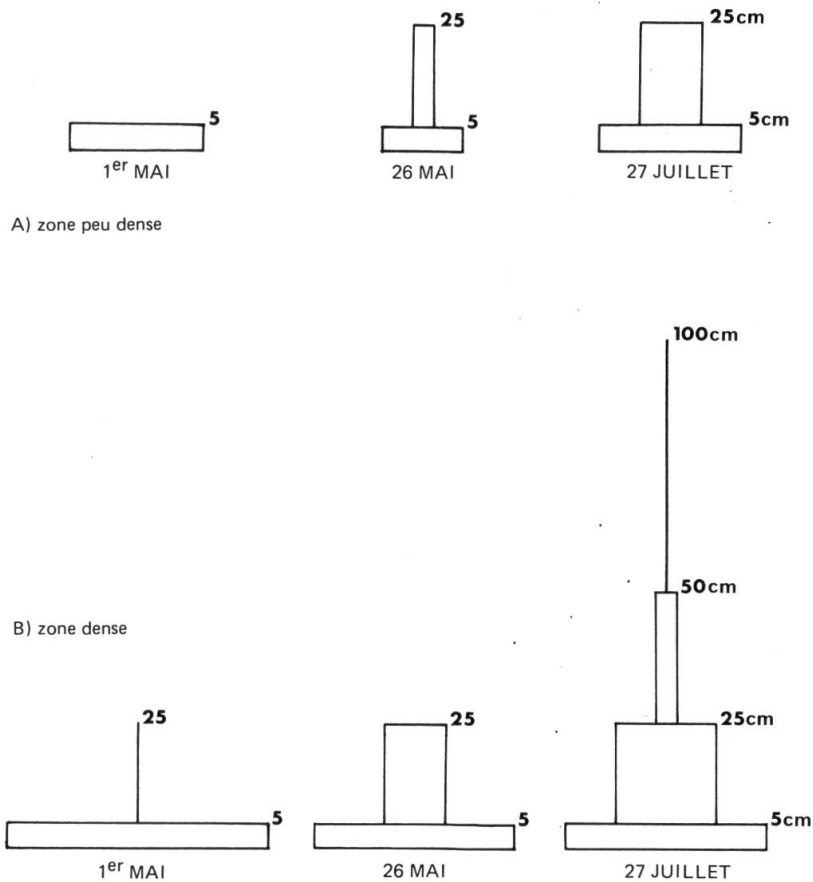


Fig. 14. — Evolution saisonnière de la répartition des biovolumes sur le petit bowal (Ouango-Fitini, 1980).

On constate que le recouvrement augmente rapidement: déjà important fin avril, il atteint son maximum fin juillet, sauf sur la partie la moins dense du petit bowal où le sol est extrêmement mince.

Si l'on enregistre à l'aide de la même méthode tous les contacts strate par strate (0-5 cm, 5-25 cm, 25-50 cm, 50-100 cm et 100-200 cm), il est possible d'obtenir une représentation de la distribution verticale du biovolume.

Pour permettre une comparaison entre parties aériennes et parties souterraines sur une même parcelle, et par ailleurs entre des parcelles différentes, il a été admis qu'en première approximation cette répartition du biovolume reflétait celle de la phytomasse. Les schémas des figures 11 à 14 ont été construits à partir des valeurs de phytomasse mesurées: pour chaque rectangle, l'épaisseur correspond à la hauteur de la strate considérée et la surface correspond au pourcentage de contacts enregistrés dans cette strate et à la phytomasse. L'épaisseur de la strate des plateaux de tallage a été fixée à 10 cm pour la commodité de

la représentation; en réalité les plateaux de tallage correspondent à une épaisseur de 4 à 5 cm au maximum et ils se situent à la limite du sol et de l'atmosphère.

Pour la parcelle de bowal, de superficie très faible, il n'a pas été possible de mesurer la phytomasse lors de chaque relevé; l'unique mesure de la phytomasse a été faite alors que les Graminées avaient subi une verse, et que la méthode des points-contact n'était donc plus utilisable; c'est pourquoi les schémas ont été construits à partir du nombre des contacts (fig. 13).

La stratification des racines a été étudiée dans les parcelles de savane arbustive à *D. microcarpum* et de savane herbeuse à *L. simplex* grâce à des mesures mensuelles de la masse racinaire jusqu'à - 30 cm de profondeur, par couches de 10 cm, et par une unique mesure jusqu'à - 50 cm pour la savane herbeuse en septembre et jusqu'à - 70 cm pour la savane arbustive en juillet. Cette étude montre que la majorité des racines se situent dans les premiers centimètres du sol et que la loi de décroissance de la masse racinaire en fonction de la profondeur s'ajuste de manière très satisfaisante, pour les douze mesures effectuées pendant l'année jusqu'à - 30 cm ainsi que pour la mesure jusqu'à - 50 cm ou - 70 cm, à une fonction exponentielle de la forme  $y = be^{mx}$ , où  $y$  représente la masse racinaire,  $x$  la profondeur, et où  $b$  et  $m$  sont des paramètres. Les travaux de SIMS & SINGH (1978) ont mis en évidence des lois de décroissance voisines du type puissance  $y = ax^b$ , pour les prairies nord-américaines et CÉSAR (1971) a également obtenu de bons ajustements avec des fonctions puissance dans la plupart des parcelles de savanes, tant herbeuses que boisées, de Lamto, en zone guinéenne.

Dans la représentation adoptée, l'épaisseur du rectangle correspond à l'épaisseur des couches, soit 10 cm, et sa surface à la masse végétale. Les mesures effectuées par couches de 10 cm jusqu'à - 30 cm ont été ajustées à une distribution exponentielle et il a été vérifié que la mesure jusqu'à - 50 cm ou - 70 cm s'ajustait également de façon satisfaisante à la fonction calculée. Les valeurs de la masse racinaire ont ensuite été recalculées à partir de cette distribution théorique (toujours par couches de 10 cm) jusqu'à - 50 cm pour la savane herbeuse et jusqu'à - 70 cm pour la savane arbustive, profondeurs où se trouve la cuirasse.

L'importance des parties souterraines est frappante alors que les valeurs obtenues sont, selon toute vraisemblance, fortement sous-estimées: la séparation des racines et de la terre présente en effet des problèmes techniques auxquels aucune solution satisfaisante n'a encore été donnée malgré de nombreuses tentatives.

### Discussion et conclusions

Les valeurs des phytomasses maximales atteintes dans différents milieux à Ouango-Fitini en 1980 s'échelonnent entre 4.78 et 6.27 t/ha; elles sont en accord avec celles que donne CÉSAR (1981) pour la région soudanaise.

La masse végétale souterraine reste toujours largement supérieure à la masse végétale aérienne et le système racinaire est capable d'importants changements de volume et de localisation, avec plusieurs poussées de croissance au cours de l'année. Ces variations dépendent du régime des pluies mais la nature de leur lien avec lui n'apparaît pas de façon claire. Comme la vitesse de renouvellement des racines est vraisemblablement très grande, des relevés bien plus fréquents seraient sans doute nécessaires pour pouvoir conclure.

La rapidité de réponse des parties aériennes et souterraines des végétaux herbacés traduit un comportement indiscutablement opportuniste. Ce type de comportement caractérise les herbes dans le domaine de la croissance et de la productivité, mais également dans d'autres domaines comme celui du développement architectural (JEANNODA, 1977). Il contraste fortement avec celui des végétaux ligneux dont le développement architectural est plus strictement fixé et dont la production apparaît également moins variable: des schémas analogues à ceux des figures 9 et 10, construits par DEVINEAU (1982) pour les végétations forestières, pourtant sèches, de la même région, offrent en effet un aspect beaucoup plus régulier. Les figures que l'on pourrait obtenir pour les végétaux ligneux de savane seraient vraisemblablement très proches de celles des ligneux forestiers.

Un autre point qui demande à être souligné dans les schémas relatifs à la savane arbustive, est qu'une partie des racines appartient vraisemblablement aux ligneux: la séparation entre matériels herbacé et ligneux est en effet pratiquement impossible pour le fin chevelu et seules les plus grosses racines appartenant de toute évidence aux arbres ont pu être éliminées. D'après les observations de WALTER (1971), DEVEAU (1978), MENAUT (com. pers., 1981) et d'autres, les racines des arbres des savanes africaines explorent toutes essentiellement une même zone superficielle du sol (90% de la biomasse racinaire entre 0 et 30 cm), c'est-à-dire la même région que les racines des herbacés. Les schémas obtenus en savane arbustive ressemblent toutefois fortement à ceux de la savane herbeuse d'où les ligneux sont absents, ce qui peut en partie s'expliquer par le fait que les relevés ont toujours été effectués hors du couvert ligneux. Le partage de l'espace par les racines des végétaux herbacés et ligneux en savane reste cependant une question largement ouverte. La connaissance des modalités de ce partage serait un pas vers la compréhension du problème de l'équilibre entre arbres et herbes dans ces formations. L'étude des parties souterraines des végétaux de savane, souvent négligée, paraît donc indispensable à plus d'un titre.

#### *Liste des espèces citées*

Pour toutes ces espèces, la terminologie de la "Flora of West Tropical Africa" de Hutchinson & Dalziel (deuxième édition) a été utilisée.

*Acacia dudgeoni* Craib ex Holl. (*Mimosaceae*)

*Aedesia baumannii* O. Hoffm. (*Compositae*)

- Andropogon ascinodis* C. B. Cl. (*Gramineae*)  
- *pseudapricus* Stapf (*Gramineae*)  
- *schirensis* Hochst. ex A. Rich. (*Gramineae*)  
*Aneilema lanceolatum* Benth. (*Commelinaceae*)  
*Annona senegalensis* Pers. (*Annonaceae*)  
*Aspilia rudis* Oliv. & Hiern (*Compositae*)  
*Borreria filifolia* (Schum. & Thonn.) K. Schum. (*Rubiaceae*)  
- *octodon* Hepper (*Rubiaceae*)  
*Bridelia ferruginea* Benth. (*Euphorbiaceae*)  
*Bulbostylis filamentosa* (Vahl.) C. B. Cl. (*Cyperaceae*)  
*Burkea africana* Hook. (*Caesalpiniaceae*)  
*Butyrospermum paradoxum* (Gaertn. f.) Hepper (*Sapotaceae*)  
*Cassia mimosoides* Linn. (*Caesalpiniaceae*)  
*Centaurea praecox* Oliv. & Hiern (*Compositae*)  
*Chlorophytum blepharophyllum* Schweinf. ex Bak. (*Liliaceae*)  
*Cochlospermum planchoni* Hook. f. (*Cochlospermaceae*)  
*Combretum ghasalense* Engl. & Diels (*Combretaceae*)  
- *lamprocarpum* Diels (*Combretaceae*)  
*Crossopteryx febrifuga* Benth. (*Rubiaceae*)  
*Ctenium newtonii* Hack. (*Gramineae*)  
*Cyanotis angusta* C. B. Cl. (*Commelinaceae*)  
- *lanata* Benth. (*Commelinaceae*)  
- *longifolia* Benth. (*Commelinaceae*)  
*Daniellia oliveri* (Rolfe) Hutch. & Dalz. (*Caesalpiniaceae*)  
*Detarium microcarpum* Guill. & Perr. (*Caesalpiniaceae*)  
*Diospyros mespiliformis* Hochst. ex A. DC. (*Ebenaceae*)  
*Dolichos chrysanthus* A. Chev. (*Papilionaceae*)  
*Elionurus pobeguinii* Stapf (*Gramineae*)  
*Entada africana* Guill. & Perr. (*Gramineae*)  
*Eriosema griseum* Bak. (*Papilionaceae*)  
*Euphorbia бага* A. Chev. (*Euphorbiaceae*)

- Euphorbia kerstingii* Pax (*Euphorbiaceae*).  
*Fadogia agrestis* Schweinf. ex Hiern (*Rubiaceae*)  
*Ficus capensis* Thunb. (*Moraceae*)  
*Fimbristylis ferruginea* (Linn.) Vahl (*Cyperaceae*)  
- *hispidula* (Vahl) Kunth (*Cyperaceae*)  
- *ovata* (Burm. f.) Kern (*Cyperaceae*)  
- *scabrida* Schumach. (*Cyperaceae*)  
*Gardenia aqualla* Stapf & Hutch. (*Rubiaceae*)  
- *erubescens* Stapf & Hutch. (*Rubiaceae*)  
- *ternifolia* Schum. & Thonn. (*Rubiaceae*)  
*Gladiolus klattianus* Hutch. (*Iridaceae*)  
*Heliotropium strigosum* Willd. (*Boraginaceae*)  
*Hyparrhenia smithiana* (Hook. f.) Stapf (*Gramineae*)  
- *subplumosa* Stapf (*Gramineae*)  
*Hyperthelia dissoluta* (Nees ex Steud.) W. D. Clayton (*Gramineae*)  
*Indigofera conferta* Gillett (*Papilionaceae*)  
- *nigritana* Hook. f. (*Papilionaceae*)  
- *paniculata* Vahl ex Pers. (*Papilionaceae*)  
*Isoberlinia doka* Craib & Stapf (*Caesalpiniaceae*)  
*Lannea acida* A. Rich. (*Anacardiaceae*)  
*Lepidagathis anobrya* Nees (*Acanthaceae*)  
*Loudetia simplex* (Nees) C. E. Hubbard (*Gramineae*)  
- *togoensis* (Pilger) C. E. Hubbard (*Gramineae*)  
*Loudetiopsis kerstingii* (Pilger) Conert (*Gramineae*)  
*Maytenus senegalensis* (Lam.) Exell (*Celastraceae*)  
*Monocymbium ceresiiforme* (Nees) Stapf (*Gramineae*)  
*Monotes kerstingii* Gilg. (*Dipterocarpaceae*)  
*Nauclea latifolia* Sm. (*Rubiaceae*)  
*Ophioglossum costatum* R. Br. (*Ophioglossaceae*)  
*Panicum pansum* Rendle (*Gramineae*)  
- *phragmitoides* Stapf (*Gramineae*)

- Pavetta crassipes* K. Schum. (*Rubiaceae*)  
*Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redhead (*Caesalpiniaceae*)  
*Polygala arenaria* Willd. (*Polygalaceae*)  
*Pseudoedrela kotschyi* (Schweinf.) Harms (*Meliaceae*)  
*Pterocarpus erinaceus* Poir. (*Papilionaceae*)  
*Raphionacme brownii* Sc. Elliot (*Periplocaceae*)  
*Saba senegalensis* (A. DC.) Pichon (*Apocynaceae*)  
*Sapium grahamii* (Stapf) Prain (*Euphorbiaceae*)  
*Schizachyrium sanguineum* (Retz.) Alston (*Gramineae*)  
*Scilla sudanica* A. Chev. (*Liliaceae*)  
*Scleria bulbifera* A. Rich. (*Cyperaceae*)  
*Sopubia ramosa* (Hochst) Hochst (*Scrofulariaceae*)  
*Sorghastrum bipennatum* (Hack.) Pilger (*Gramineae*)  
*Sporobolus festivus* Hochst. ex A. Rich. (*Gramineae*)  
*Striga asiatica* (Linn.) O. Ktze. (*Scrophulariaceae*)  
*Stylochiton hypogaeus* Lepr. (*Araceae*)  
*Syzygium guineense* (Willd.) DC. (*Myrtaceae*)  
*Tephrosia barbiger* Welw. ex Bak. (*Papilionaceae*)  
- *pedicellata* Bak. (*Papilionaceae*)  
*Terminalia laxiflora* Engl. (*Combretaceae*)  
*Tinnea barteri* Gürke (*Labiatae*)  
*Uapaca togoensis* Pax (*Euphorbiaceae*)  
*Urelytrum muricatum* C. E. Hubbard (*Gramineae*)  
*Vernonia guineensis* Benth. (*Compositae*)  
*Vigna racemosa* (G. Don) Hutch. & Dalz. (*Papilionaceae*)  
*Vitex simplicifolia* Oliv. (*Verbenaceae*)  
*Ximenia americana* L. (*Olacaceae*)

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BROCHIER, J. (1978). *Relations entre paramètres structuraux et phytomasse dans les communautés végétales sahéliennes. Exemple de la Haute-Volta*. D.E.A. Ecologie terrestre USTL, Montpellier.
- CÉSAR, J. (1971). *Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire)*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Paris.
- (1978). *Végétation, flore et valeur pastorale des savanes du Parc National de la Comoé*. IDESSA/GERDAT Centre de recherches zootechniques de Minankro Bouaké. Document CRZ n° 13 PAT.
  - (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.
- COOPÉRATION TECHNIQUE ALLEMANDE (1979). *Parc national de la Comoé. Partie 1. Inventaire des conditions écologiques et biologiques*. Tome II.
- DAGET, D. & J. POISSONET (1965). *Contribution à l'étude des herbages des plateaux basaltiques de l'Ouest du Cantal*. C.N.R.S.-C.E.P.E. Montpellier, document n° 16; 120 pp.
- & J. POISSONET (1969). *Principes d'une technique d'analyse quantitative de la végétation des formations herbacées*. C.R. Sém. méthodes d'inventaire prairies permanentes, Montpellier mars 1969, document n° 56: 85-100. C.N.R.S.-C.E.P.E.
  - & J. POISSONET (1971). Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'applications. *Ann. Agron.* 22(1): 5-41.
- DEVEAUX, P. (1975). *Contribution à l'étude écologique et phytosociologique de la végétation du Nord-Ouest de la République Centre-Africaine*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Paris-Sud.
- DEVINEAU, J. L. (1982). Etude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropicales en Côte-d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie)*, à paraître.
- FOURNIER, A. (1982). Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie)*, à paraître.
- GODRON, M. (1968). Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Plant.* 3: 185-212.
- GREIG-SMITH, P. (1964). *Quantitative plant ecology*. London Butterworths 1964 (2nd edition).
- GUILLAUMET, J. L. & E. ADJANOHOUN (1971). La végétation. *In: Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mem. ORSTOM* 50: 157-263.
- HUTCHINSON, J. & J. M. DALZIEL (1963). *Flora of West Tropical Africa*. Edité par F. N. Hepper, deuxième édition, Londres.
- JEANNODA, V. (1977). *Contribution à l'étude de l'architecture des herbes*. Thèse de spécialité, Montpellier.
- KNAPP, R. (1973). *Die Vegetation von Afrika*. Stuttgart (G. Fisher).
- LEVY, E. A. & E. A. MADDEN (1933). The point method of pasture analysis. *N. Zealand Journ. Agric.* 46: 267-269.
- MONNIER, Y. (1968). Les effets des feux de brousse sur une savane préforestière de Côte-d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes* 9. Abidjan.
- (1979). *Contribution à l'étude des rapports entre l'homme et les formations végétales tropicales. L'exemple de l'Ouest africain, du golfe de Guinée au fleuve Niger*. Thèse, Paris VII, 548 pp.
- PERRAUD, A. (1971). Les sols. *In: Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. Mém. ORSTOM* 50: 265-391.

- POISSONET, J. & J. CÉSAR (1972). Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier Rônier de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)* 1.
- SCHNELL, R. (1952). Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale: les groupements les unités géobotaniques de la région guinéenne. *Mém. IFAN* 18: 41-236.
- (1971). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Vol. I: *Les Flores. Les structures*. Vol. II: *Les milieux. Les groupements végétaux*. Gauthier-Villars, Paris.
  - (1976). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale (1<sup>re</sup> partie)*. Vol. III.
- SIMS, P. & J. S. SINGH (1978). The structure and function of ten western North American grassland. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *J. Ecol.* 66: 573-597.
- SPICHIGER, R. (1975a). Contribution à l'étude du contact entre flore 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). *Bull. liaison chercheurs Lamto*. Numéro spécial: 261 pp.
- (1975b). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire: les groupements écologiques dans une savane à *Loudetia simplex* du sud du pays baoulé. *Candollea* 30: 157-176.
- TROCHAIN, J. J. (1957). Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Et. Centrafic.* 13-14: 55-93.
- WALTER, H. (1971). *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Ed. anglaise traduite par D. Müller-Dombois et J. H. Burnett. Oliver and Boyd, Edinburgh. 439 pp.

