Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 45 (1970)

Artikel: L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide (Côte-d'Ivore)

Autor: Rham, Patrick de

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308346

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: 09.12.2025

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

VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTES
DER EIDG. TECHN. HOCHSCHULE, STIFTUNG RÜBEL, IN ZÜRICH
45. HEFT

L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide

(Côte-d'Ivoire)

PATRICK DE RHAM

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

1970

Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 45. Heft

L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide

(Côte-d'Ivoire)

PATRICK DE RHAM

1970

Sommaire

I. Introduction 7

II. Méthodes 9

1. Généralités 9
2. Choix des parcelles 9
3. Prélèvements et analyses des échantillons de sol 10
   a) Prélèvement et préparation des échantillons 10
   b) Analyse des échantillons 11
   c) Dosage du NH_3 et NO_3 12
   d) Calcul de la production d'azote minéral pour une année et par hectare ... 12
   e) Autres mesures 12
4. Discussion des méthodes 13

III. Description de la région et des stations étudiées 15

A. Description générale 15

1. Situation et climat 15
2. Sous-sol et sols 18
3. Végétation 21
   a) La forêt 21
   b) La savane 22
   c) Répartition forêt-savane 24

B. Descriptions des stations et parcelles étudiées 26

1. Station 1: forêt dense humide sempervirente sur sable 26
   a) La forêt du Banco 26
   b) Parcelles Fs1, Fs2, Fs3 28
2. Station 2: forêt dense humide sempervirente sur argile 30
   a) La forêt du Yapo 30
   b) Parcelles Fa1, Fa2, Fa3 31
   c) Considérations sur le sol des parcelles 33
3. Station 3: forêt dense humide semidécidue 33
   a) La forêt de l'Amitioro 33
   b) Parcelles Fd1, Fd2 34
4. Station 4: savane guinéenne ou préforestière 35
   a) La savane de Lamto 35
   b) Parcelles Sg1, Sg2, ..., Sg8 38
5. Station 5: savane prélagunaire 41
   a) La savane de Dabou 41
   b) Parcelles Sl1, Sl2, Sl3 42
6. Station 6: terrains de culture et végétation secondaire 43
   a) Cultures vivrières et végétation secondaire près d'Adiopo-Doumé 43
   b) Parcelles Vs1, Vs2, ..., Vs6 45

IV. Résultats des expériences 57

A. Généralités 57
1. Forme donnée à la représentation graphique des résultats 57

B. Résultats 57
1. Station 1: forêt dense sempervirente sur sable (fig. 1, 2, 3) 57
a) Teneur en eau 57
b) pH 61
c) Azote minéral 61
d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur 62
e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare 63
2. Station 2: forêt dense sempervirente sur argile (fig. 4, 5, 6) 63
a) Teneur en eau 63
b) pH 63
c) Azote minéral 63
d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur 67
e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare 68
3. Station 3: forêt dense semidécidue (fig. 7, 8) 68
a) Teneur en eau 68
b) pH 71
c) Azote minéral 71
d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur 71
e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare 72
4. Station 4: savane guinéenne (fig. 9, 10, 11, 12) 72
a) Teneur en eau 77
b) pH 77
c) Azote minéral 78
d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur 80
e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare 80
5. Station 5: savane prélagunaire (fig. 13) 81
a) Teneur en eau 81
b) pH 81
c) Azote minéral 81
d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur 82
6. Station 6: végétation secondaire et cultures (fig. 14 à 19) 83
a) Teneur en eau 83
b) pH 83
c) Azote minéral 83
d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur 90
e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare 91

V. Recherches complémentaires 92

A. Objet des recherches complémentaires 92

B. Descriptions et résultats 92
1. R.c.1: îlot forestier de la savane de Dabou 92
2. R.c.2: expériences de Kokondekro 93
3. R.c.3: ranch expérimental de Toumodi 94
4. R.c.4: tournée de Man-Biankouma 95
5. R.c.5: forêt-galerie et savane 97
6. R.c.6: termitière 98
7. R.c.7: arbre isolé en savane 100
8. R.c.8: blocs de rochers en savane 101

VI. Discussion et conclusion 102
A. Discussion des résultats 102
1. Forêts tropicales et forêts de climat tempéré 102
2. Savanes tropicales et prairies de climat tempéré 105
3. Terrains de culture et végétation secondaire 108
4. L'importance du facteur azote dans la répartition forêt-savane 111

B. Conclusion 113
Résumé 115
Zusammenfassung 117
Summary 119
Index bibliographique 121
Photos ..... 49 à 56

I. Introduction

L'azote disponible au cours du cycle de végétation constitue pour toute communauté végétale un facteur écologique de première importance: l'abondance ou la rareté ainsi que la qualité des formes utilisables de cet élément[1] caractérisent et déterminent à la fois tout groupement végétal.

Pourtant ELLENBERG faisait encore remarquer, il n'y a pas si longtemps (1963) que le nombre des recherches consacrées à l'azote en tant que facteur écologique (Stickstoff als Standortsfaktor) était faible si on le comparait à la somme imposante des travaux traitant du rôle de l'azote en physiologie végétale et en agronomie. Si, depuis, la situation s'est rapidement modifiée, plusieurs études sur l'azote dans différentes communautés végétales de climat tempéré ayant vu le jour[2], la remarque d'ELLENBERG reste valable pour la zone tropicale où des travaux portant sur ce sujet sont encore rares[3].

L'étude de ce problème dans les régions chaudes présente pourtant un grand intérêt si l'on considère la variété des communautés végétales tropicales, surtout si l'on sait que certaines d'entre elles représentent l'exemple de développement le plus complet et le plus diversifié de la vie des plantes sur terre. Dans ce dernier cas nous pensons, bien entendu, aux grandes forêts tropicales (forêts denses humides) qui, d'après la majorité des spécialistes, sont caractérisées par une production brute élevée et par un cycle rapide des éléments nécessaires à la vie dont l'azote est un des plus importants.

Il est donc très intéressant d'avoir à ce sujet des données qui puissent être comparées à celles déjà obtenues en zone tempérée. Sur un plan plus pratique, la fragilité reconnue de la plupart des sols tropicaux, le plus souvent pauvres de surcroît, montre l'intérêt qu'il y a de mieux connaître les phénomènes qui régissent la végétation naturelle dont l'exhubérance contraste trop souvent avec l'indigence des cultures établies à ses dépens.

Grâce à notre séjour au Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte-

[1] Il s'agit des quantités relatives d'azote sous forme d'ion NH_4 ou NO_3 qui constituent, est-il besoin de le rappeler, pratiquement la seule forme sous laquelle cet élément est assimilable par les plantes supérieures. La décomposition par les micro-organismes des matières organiques du sol aboutit à la formation d'ammoniaque (ammonification) qui peut être encore transformé par d'autres micro-organismes en nitrate (nitrification) d'après le schéma suivant:

$$2NH_3 + 3O_2 \rightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 79 \text{ cal.}$$
$$2HNO_2 + O_2 \rightarrow 2HNO_3 + 43 \text{ cal.}$$

[2] Citons, entre autres, les travaux de MEYER (1957), EHRHARDT (1959), ELLENBERG (1963), RUNGE (1965), FOGUELMAN (1966), GIGON (1968), LEON (1968), WILLIAMS (1968), ANTONIETTI (1968).

[3] Citons cependant KLINGE (1962) et BERLIER (1956), ce dernier ayant vu la question sous l'angle de la microbiologie en Côte-d'Ivoire.

d'Ivoire, situé idéalement à Adiopo-Doumé près d'Abidjan, nous avons eu la possibilité de mener des expériences à plus ou moins long terme dans des aspects très variés mais en même temps très généraux de la végétation du pays. Le fait d'avoir pu travailler dans des milieux aussi différents que la forêt dense, la savane, sans oublier les terrains de culture indigène, nous a permis d'arriver à des conclusions qui, nous l'espérons, apportent quelques éléments nouveaux sur l'écologie de ces différents peuplements végétaux et sur les rapports qui existent entre eux.

Monsieur le professeur H. ELLENBERG, après nous avoir confié ce travail, dirigea nos recherches et nous aida dans la rédaction de la présente étude avec la plus grande compréhension. Nous le prions de croire à notre profonde reconnaissance et à notre respectueuse admiration.

Monsieur le professeur P. VILLARET, qui nous a enseigné et communiqué le goût de la Géobotanique, nous a toujours réservé un bon accueil dans son Institut. Il a participé activement à la mise au point final de notre travail. Nous le prions de bien vouloir trouver ici l'expression de nos sentiments très reconnaissants.

Comme nous l'avons dit plus haut, cette étude n'aurait pas été possible sans l'existence du Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte-d'Ivoire. Grâce à cette institution, et au Fonds national de la Recherche scientifique suisse qui lui apporte son appui, nous avons pu séjourner plus de trois ans sous les tropiques dans des conditions très agréables à tous points de vue. Nos remerciements vont donc à Messieurs les membres de la Commission du CSRS et en particulier à son président, le Professeur J. BAER, au Professeur H.J. HUGGEL ainsi qu'à Monsieur E. WIMMER, ancien Consul de Suisse et providence du chercheur helvétique en Côte-d'Ivoire.

Notre gratitude va également à la Direction, aux chercheurs et au personnel de l'Office de la Recherche scientifique et technique d'Outre-mer (ORSTOM) dont le magnifique domaine abrite le Centre suisse. Parmi les personnes attachées à cette grande institution française et qui nous ont apporté un appui précieux, nous citerons plus spécialement le botaniste J.-L. GUILLAUMET.

Nous remercions également Monsieur le professeur M. LAMOTTE et Monsieur J.-L. TOURNIER ainsi que les chercheurs et le personnel de la station d'écologie de Lamto qui nous ont grandement facilité la tâche dans nos travaux sur leur concession.

Tout naturaliste ayant eu la chance de connaître la Côte-d'Ivoire conserve toujours un excellent souvenir de ce beau pays. Mais nous voudrions également exprimer notre gratitude pour l'amabilité et l'aide que nous y avons toujours rencontrées.

Enfin, nous n'aurions garde d'oublier la formation que nous avons reçue à l'Institut de Géobotanique de l'Ecole polytechnique fédérale de Zurich (Stiftung Rübel). C'est grâce à ses chercheurs et à son personnel que nous avons pu acquérir les bases fondamentales nécessaires à nos travaux. Nous les en remercions vivement.

II. Méthodes

1. Généralités

Le but principal de ce travail était d'obtenir des renseignements sur la production d'azote minéral assimilable dans différents aspects de la végétation tropicale humide. Les autres mesures que nous avons été appelé à faire, telle la détermination de la teneur en eau, le pH, etc., ainsi que l'étude floristique des parcelles, n'ont qu'un caractère accessoire.

En général, nous avons cherché à opérer de manière aussi conforme que possible aux méthodes employées à l'Institut de Géobotanique de l'EPF par ELLENBERG et ses élèves[1].

Comme nous le verrons plus en détail, la technique principale employée ici se distingue, ou plutôt est un développement de celle employée plus anciennement par le fait que l'on tient compte, avant tout, des résultats obtenus sur le terrain. En effet, dès 1917 HESSELMAN avait mis au point une méthode permettant de juger des capacités ammonifiantes et nitrifiantes d'un sol, ce qui lui avait permis de se rendre compte de l'influence de ce facteur sur la végétation. Par la suite, des techniques analogues ont été mises au point par plusieurs chercheurs, parmi lesquels nous retiendrons particulièrement ZÖTTL (1958). Elles consistent essentiellement à mesurer avant et après une période d'incubation (en général 3 ou 6 semaines) les teneurs d'azote ammoniacal ou nitrique se trouvant dans un échantillon de sol. Les échantillons sont gardés à une température et à une humidité constantes (le plus souvent 25 ou 20 °C, 50% de la capacité de rétention en eau du sol) très favorables à la minéralisation de l'azote. Ces conditions ont l'avantage expérimental d'être reproductibles mais sont, pour l'écologiste en général, par trop différentes de celles régnant sur le terrain. Cette technique de laboratoire, à quelques modifications près, est toujours employée en parallèle avec la nouvelle méthode de terrain qu'elle complète.

2. Choix des stations et des parcelles

Les six stations ont été choisies dans les types de végétation que l'on peut considérer comme les plus caractéristiques et les plus généraux de la Basse- et Moyenne-Côte-d'Ivoire.

A l'intérieur de ces stations, un certain nombre de parcelles (de 3 à 8) ont été délimitées suivant des critères essentiellement topographiques et physio-

[1] Depuis 1965 le Professeur ELLENBERG est titulaire de la chaire de Botanique systématique et de Géobotanique à l'Université de Göttingen (Allemagne).

nomiques. Ces parcelles mesuraient environ 100 m² (10×10 m)[1]. Ces stations et parcelles sont décrites dans le chapitre suivant.

3. Prélèvements et analyses des échantillons de sol

a) Prélèvements et préparations des échantillons

Les échantillons destinés aux déterminations périodiques de la teneur et de la productivité du sol en azote minéral assimilable (azote nitrique et ammoniacal) ainsi qu'à la mesure du pH ont été récoltés et préparés de la manière suivante: une dizaine de prises sont prélevées entre 0 et 5 cm de profondeur dans la zone marginale des parcelles, en prenant soin de bouleverser le moins possible le sol et la végétation. La litière éventuelle a été préalablement balayée avec la main. Le sol ainsi obtenu est tamisé (tamis à mailles de 4 mm), soigneusement mélangé et débarrassé des dernières traces visibles de racines, rhizomes, etc.

Une partie de ce sol est alors mise dans un sac de plastique (environ 1 litre) pour être ramenée au laboratoire, le reste servant à remplir 2 godets (1 de sécurité) de plastique munis de couvercles[2]. Ces godets sont alors enterrés sur place pour 6 semaines et recouverts de 1 à 2 cm de sol ou par la litière s'il y en a[3].

[1] Il était primitivement prévu de donner des relevés phytosociologiques complets de chaque parcelle. Nous y avons renoncé pour les raisons suivantes: La végétation des régions étudiées a en général fait l'objet d'études phytosociologiques détaillées, principalement par MANGENOT (1955) pour les forêts et par ADJANOHOUN (1962, 1964) pour les savanes guinéennes et prélagunaires. Les différentes associations décrites par ces auteurs couvrent en général des surfaces très importantes et sont suffisamment typiques pour que la position phytosociologique de la végétation des stations et parcelles ne puisse être mise à caution. Dans ces conditions, l'étude précise de la végétation de quelques parcelles n'aurait rien apporté de neuf. De plus, une étude phytosociologique, particulièrement en forêt dense, présume une connaissance approfondie de la flore que nous sommes encore loin de posséder et qu'à plus forte raison nous ne possédions pas à notre arrivée dans le pays. Pour ces raisons, l'accent a surtout été mis sur la physionomie de la végétation des stations et des parcelles, ce qui, dans le problème qui nous occupe, a probablement autant de valeur que des listes exhaustives d'espèces ou même que des relevés phytosociologiques. D'autre part, nous avons autant que possible soumis le choix des parcelles à l'avis de botanistes ayant une connaissance approfondie de la végétation locale. En ce qui concerne la taxonomie, nous nous référons à la *Flora of West Africa* de HUTCHINSON et DALZIEL et ses rééditions partielles, revues par KEAY et par HEPPER, ainsi qu'aux travaux d'AUBREVILLE *(Flore forestière de la Côte-d'Ivoire)*.

[2] Grâce à l'utilisation de ces godets, on peut de faire incuber le sol dans les conditions de terrain mais en le soustrayant à l'action des racines, ce qui permet, après analyses, de calculer les quantités d'azote minéral assimilables par les plantes supérieures, produites dans le sol. Les godets sont munis d'un couvercle non hermétique et leur fond est perforé. Leur contenance est d'environ 200 cm³. Le sol, à l'intérieur de ces godets, garde une teneur en eau presque constante pendant les six semaines d'incubation, sauf en cas d'inondation.

[3] Les conditions se présentaient, en effet, assez différemment suivant la nature de la végétation et du sol des parcelles. En l'absence de litière, les couvercles transparents étaient recouverts d'un peu de terre pour éviter un «effet de serre» particulièrement à craindre en milieu découvert (savanes, cultures). Les prélèvements soulevaient aussi quelques problèmes

De retour au laboratoire, une partie du sol ramené sert à la mesure du pH et à la détermination de la teneur en eau (séchage à l'étuve à 105 °C jusqu'à poids constant). Cette dernière opération servant à calculer la quantité de sol frais à analyser équivalente à 5 g de sol sec. Le reste du sol est versé dans un bocal (½ litre) et stocké en chambre humide[1].

Toutes les 6 semaines, les opérations qui viennent d'être décrites sont répétées et bien entendu les échantillons ayant incubé pendant 6 semaines sur le terrain et en chambre humide sont amenés au laboratoire pour analyses.

b) Analyse des échantillons

Chaque sol a été l'objet d'une investigation périodique toutes les 6 semaines. L'échantillon correspondant à chaque prise d'essai est donc soumis à trois analyses: l'une effectuée immédiatement après la récolte, les deux autres 6 semaines plus tard après incubation dans les conditions de terrain et de chambre humide. Ceci nous renseigne sur les quantités d'azote minéral mises à la disposition des plantes dans le sol considéré[2]. Les quantités d'azote minéral accumulées pendant 6 semaines étant calculées en soustrayant des valeurs trouvées après incubation les valeurs initiales du sol frais. Les valeurs de l'accumulation en chambre humide doivent, dans notre cas, être considérées comme un contrôle des accumulations sur le terrain[3].

suivant les endroits. Ainsi en forêt, il était parfois difficile de faire une distinction nette entre la litière et l'horizon A°; on a alors recouru à un léger balayage de la main qui écartait la litière non encore retenue par les radicelles. En savane, la difficulté provenait du recouvrement discontinu du sol par les graminées dominantes (voir description station 4). Nous avons, dans ce cas, systématiquement mélangé du sol provenant des plages nues et du sol se trouvant sous les touffes d'herbe en quantité approximativement égale.

[1] Notre «chambre humide» n'était évidemment pas très conforme à celle existant dans les instituts de recherches en zone tempérée. Elle consistait en une grande malle de bois (150 × 70 × 60 cm) doublée intérieurement de zinc et fermant presque hermétiquement. L'air de la malle était renouvelé quotidiennement et l'humidité de l'air, entretenue par un tissu imbibé d'eau, restait constamment voisine de la saturation. Cette malle était placée dans une petite pièce attenante au sous-sol du laboratoire du Centre suisse dont la température était très constante (24 à 25°). Cette pièce, située sous le laboratoire climatisé, était un peu plus fraîche en moyenne que la température extérieure, ce qui peut expliquer les accumulations d'azote minéral légèrement inférieures constatées dans les échantillons de chambre humide par rapport à ceux de terrain.

[2] Sans parler des causes physiques pouvant entraîner des pertes, lessivage par les eaux pluviales, etc., la totalité de l'azote minéralisé n'est, en effet, pas disponible pour les plantes supérieures. Celles-ci se trouvent concurrencées par des micro-organismes qui absorbent cet azote en l'incorporant à leur substance ou qui même, sous certaines conditions, le soustraient au milieu par dénitrification. ZÖTTL (1960) distingue donc une minéralisation brute (Bruttomineralisation) et une minéralisation nette (Nettomineralisation). Seule cette dernière, utilisable par les plantes supérieures, est mesurée par notre méthode.

[3] Ceci est évidemment très différent avec ce que l'on observe en climat tempéré, où les accumulations en chambre humide sont en moyenne très supérieures à celles mesurées sur le terrain. En climat tempéré, on considère que les accumulations en chambre humide (humidité relative voisine de 100%, température de 20 ou 25°C) représentent la capacité potentielle de

c) Dosage du NH_3 *et* NO_3

Les analyses du NH_3 et NO_3 ont été effectuées suivant les méthodes adoptées par l'Institut de Géobotanique de l'EPF qui correspondent à celles développées par ZÖTTL (1958).

L'extraction a été faite en agitant une quantité de sol frais équivalente à 5 g de sol sec dans une solution aqueuse de $KAl(SO_4)_2$ pendant une heure. La détermination du NH_3 s'est faite suivant la méthode de CONWAY en utilisant de petites boîtes de microdiffusion (CONWAY 1947) et le réactif de NESSLER.

La détermination du NO_3 a été exécutée suivant le procédé du 2,4-xylénol (BARNES 1950, SCHAUER et SEIBL 1956) en employant l'appareil de distillation à la vapeur de PARNASS/WAGNER.

Les mesures photométriques ont été effectuées grâce à un spectrophotomètre (BECKMAN, modèle B).

d) Calcul de la production d'azote minéral pour une année et par hectare

Pour pouvoir, à partir des accumulations d'azote minéral mesurées sur le terrain, faire une estimation de la production par unité de surface, il nous a fallu tout d'abord établir le rapport entre le volume et le poids (densité apparente) des sols considérés. Ceci a été fait grâce à l'emploi de cylindres métalliques (cylindres de BURGER), mais nous nous sommes heurtés à certaines difficultés. En effet, les valeurs obtenues variaient souvent considérablement sur une même parcelle, à des emplacements séparés parfois de quelques décimètres seulement[1]. Le volume trop important (1 litre) des cylindres employés n'a pas permis de répéter ces mesures un très grand nombre de fois. Aussi, nous avons tenu compte également des données provenant de différents auteurs ayant étudié des sols semblables à ceux de nos parcelles. Il subsiste néanmoins un facteur d'incertitude qui explique que nous ayons en général préféré exprimer les teneurs et les accumulations d'azote minéral en mg de N pour 100 g de sol sec. Dans ces conditions, les productions exprimées en kg/an/ha (ou g/an/10 m^2) doivent être considérées comme des chiffres donnant surtout un ordre de grandeur.

e) Autres mesures

Teneur en eau du sol: La teneur en eau du sol superficiel a été déterminée toutes les 6 semaines. Cet intervalle est trop important pour représenter fidèlement les variations d'humidité du sol. Cependant, ces valeurs sont acceptables si l'on prend garde de ne pas prélever de sol pendant ou après une pluie importante. Cette précaution a été prise à partir de 1965.

production d'azote minéral d'un sol, par rapport à la capacité réelle mesurée sur le terrain. Sous climat tropical humide, ces deux notions se confondent si l'on ne fait pas d'apport d'eau comme nous avons été parfois appelé à le faire (recherches complémentaires).

[1] Ceci doit probablement être attribué à la densité variable des galeries souterraines dues à la faune du sol.

Cette détermination a été faite en chauffant un échantillon de sol (20 cm^3 environ) à 105° en étuve jusqu'à poids constant. Les résultats sont exprimés en pour-cent du poids sec.

pH: Il a été déterminé en suspension aqueuse avec une monoélectrode de verre. 30 à 40 cm^3 de sol frais sont mélangés avec autant d'eau distillée nécessaire à l'obtention d'une pâte semi-fluide en remuant avec un agitateur mécanique. La pâte ainsi obtenue est laissée reposée pendant 5 heures[1] puis de nouveau agitée immédiatement avant la mesure. L'appareil utilisé était un pH-mètre BEKMAN, modèle N, à batterie.

4. Discussion des méthodes

Depuis l'accomplissement des expériences (fin 1966) dont les résultats paraissent dans ce travail, les méthodes employées pour évaluer la production d'azote minéral d'un sol ont fait d'importants progrès. Parmi les chercheurs responsables de cette évolution, il convient de citer en premier lieu RUNGE de l'Institut de Géobotanique de l'Université de Göttingen.

Tous les prélèvements devraient se faire dorénavant sur une base volumétrique par l'emploi généralisée de cylindres métalliques de capacité relativement réduite (100 cm^3). Les recherches sur le bilan d'azote en profondeur devraient être systématiques et poursuivies pendant un temps suffisant. Ceci nous semble particulièrement important pour obtenir une bonne appréciation des quantités d'azote réellement minéralisées par unité de surface. La production d'azote minéral a, en général, été calculée jusqu'à présent à partir des valeurs trouvées entre 0 et 5 cm de profondeur. Or, elle peut être encore relativement élevée jusqu'à un niveau sensiblement plus profond (voir à ce propos le travail d'ANTONIETTI 1968 sur les forêts du canton du Tessin)[2].

En ce qui concerne l'exactitude des méthodes employées, ANTONIETTI (1968) a également donné d'intéressantes précisions dont il ressort principalement que les valeurs sont excellentes, surtout lorsque les quantités de N sont supérieures à 0,4 mg pour 100 g de sol sec. En général, on considère que 0,2 mg constituent la quantité la plus petite pouvant être mesurée avec exactitude (GIGON, cité par ELLENBERG 1968). La mesure du NH_3 a été jusqu'à récemment toujours considérée comme plus délicate que celle du NO_3, car même en procédant très soigneusement, des impuretés faussent très souvent les résultats lors de l'emploi du réactif de NESSLER. Le remplacement de ce réactif par les produits azur-test[3] a depuis peu considérablement amélioré cette détermination.

[1] Simple mesure de précaution, les valeurs variant en fait très peu.

[2] Ainsi, dans le cas extrême d'un sol ayant une production d'azote minéral sensiblement égale entre 0 et 10 cm, la production calculée par unité de surface peut varier du simple au double suivant la hauteur du cylindre de sol prise en considération (5 ou 10 cm de haut, 20 ou 10 cm^2 de surface pour le même volume de 100 cm^3).

[3] Ce produit (azur-test, Galenopharm, Genève) a été employé pour la détermination du NH_3 du sol la première fois par YERLY. Il est couramment utilisé maintenant par RUNGE au

Parmi les améliorations récentes de la méthode, et qu'il serait souhaitable d'appliquer à l'avenir, citons la découverte de RUNGE (communication personnelle) qui a montré que l'on pouvait avantageusement remplacer les godets d'incubation sur le terrain par des sacs en polyéthylène complètement fermés. Il a été prouvé expérimentalement que les échanges gazeux n'étaient pas entravés par le plastique et que le métabolisme du sol n'était pas plus dérangé que dans les anciens godets, tandis que la teneur en eau restait très constante[2].

En résumé, cette méthode de détermination des quantités d'azote produites par le sol dans les conditions de terrain a déjà permis d'intéressantes comparaisons entre bilans d'azote de diverses communautés végétales sous des climats variés et elle a encore récemment fait l'objet de perfectionnements importants.

Laboratoire de Recherches écologiques de l'Institut de Botanique de Göttingen (RUNGE, communication personnelle).

[2] Il nous est arrivé plusieurs fois que les échantillons mis à incuber sur le terrain aient dû être abandonnés à la suite de la pénétration de racines dans les godets. Ceci particulièrement dans les savanes et les terrains de cultures. Grâce aux mesures de sécurité (doublage systématique des échantillons), les mesures ont quand même pu être effectuées, mais on se rend compte de l'amélioration qui aurait résulté de l'emploi de sacs en plastique.

III. Description de la région et des stations étudiées

La récolte des échantillons qui nécessitait de nombreux déplacements, ainsi que le fait que les analyses devaient être exécutées le plus rapidement possible après les prélèvements, ont motivé le choix de stations permanentes ne se trouvant pas à une trop grande distance du laboratoire d'Adiopo-Doumé. Cependant, la présence de types de végétation très différents dans un rayon assez restreint a permis une étude portant sur des conditions variées.

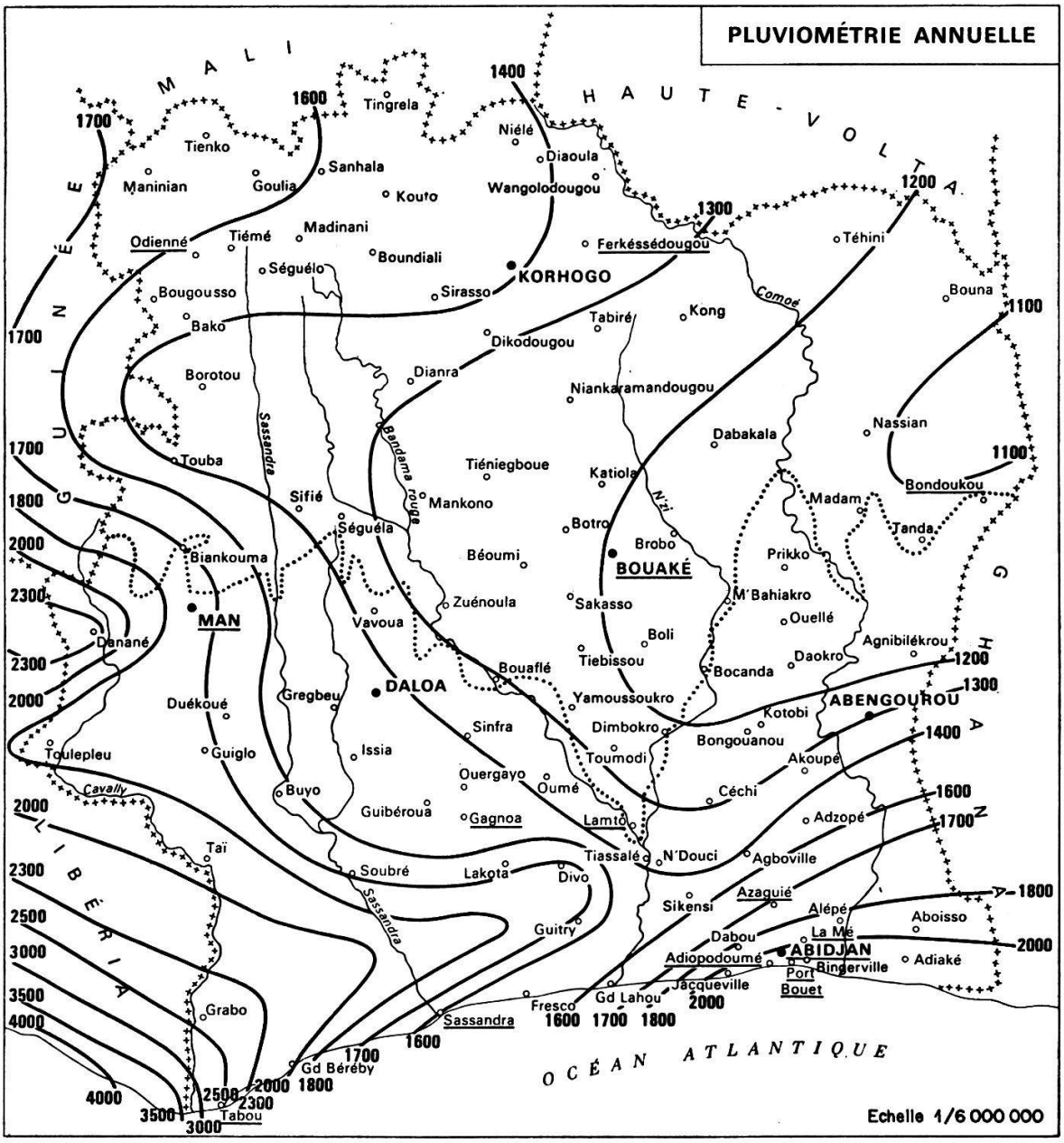
A. Description générale

Avant de passer à la description plus poussée des stations et parcelles, il nous a paru utile de résumer brièvement quelques données générales sur la climatologie, le sol et le sous-sol, et bien entendu la végétation de la Côte-d'Ivoire ainsi que l'influence de l'homme.

1. Situation et climat

La Côte-d'Ivoire (superficie 322 000 km^2) est comprise entre le 10° 50′ de latitude nord et le 4° 20′ de latitude nord. La forme générale du pays est un carré dont le côté sud légèrement concave est baigné par les eaux du golfe de Guinée. La Côte-d'Ivoire est toute entière soumise à un climat chaud et la température n'y est jamais assez basse pour influencer la répartition des végétaux qui dépend avant tout de l'humidité. Celle-ci, d'une manière générale, décroît à mesure que l'on s'éloigne de la mer. En fait, l'observation de la carte des isohyètes montre que la situation est un peu plus complexe, que la pluviosité dépend aussi d'autres facteurs comme de l'orientation des côtes par rapport à la direction générale des vents dominants (sud-ouest) ainsi que du relief et qu'une zone d'aridité plus grande traverse le pays en écharpe du nord-est au centre sud (carte n° 1).

Les variations climatiques saisonnières (saison sèche et saison des pluies) s'expliquent par le déplacement du front intertropical FIT. Ce front, qui est le contact entre l'air maritime humide et l'air sec du nord, traverse deux fois la Côte-d'Ivoire au cours de l'année. La saison des pluies commence en mars-avril avec le déplacement du FIT vers le nord. Les masses d'air humide pénètrent comme un coin sous l'air plus sec. Elles recouvrent tout le pays puis atteignent en août leur limite nord bien au-delà de ses frontières. De septembre à novembre, le FIT repasse par la Côte-d'Ivoire et se stabilise au centre du pays jusqu'en mars. Cependant, chaque année le FIT atteint pendant quelques jours (fin



——————— Isohyète de pluviosité annuelle

..... Limite forêt-savane

No 1. Pluviométrie annuelle de la Côte d'Ivoire

décembre, début janvier) la côte. C'est alors que l'harmattan[1], le vent sec et relativement froid du nord souffle jusqu'à Adiopo-Doumé. Le changement d'ambiance est saisissant, mais dans la partie méridionale du pays les jours d'harmattan sont trop peu nombreux pour avoir une grande influence sur la végétation. Par contre, pendant l'hiver boréal même au sud du FIT la couche d'air humide est de faible épaisseur et les rares précipitations sont par conséquent peu abondantes. La grande saison sèche règne alors sur tout le pays.

[1] Alizé nord continental.

Dans le sud du pays, une diminution de l'intensité des pluies se produit en août. Cette période, appelée un peu abusivement petite saison sèche, interrompt la saison pluvieuse, d'où la distinction d'une grande (avril à mi-juillet) et d'une petite (septembre-octobre) saison des pluies. Cette accalmie dans la saison des pluies est due au très grand éloignement vers le nord du FIT et des perturbations qui lui sont liées. Au point de vue écologique, la petite saison sèche semble peu importante, et c'est donc avant tout la durée et la rigueur de la grande saison sèche qui ont un rôle majeur sur la végétation.

Tout récemment, grâce aux travaux d'ELDIN et de DAUDET (1968), a paru une nouvelle carte climatologique de la Côte-d'Ivoire. Sont considérés comme secs les mois où l'évapotranspiration potentielle ETP[1] est supérieure à la pluviosité.

Ceci a permis de tracer les limites des zones d'égale durée de la saison sèche ainsi que les lignes d'isodéficits hydriques cumulés[2]. Ces nouvelles données climatiques complètent avantageusement celles proposées par AUBREVILLE (1949) et MANGENOT (1951) et permettent de distinguer du sud au nord trois climats principaux:

1° subéquatorial (biologiquement équatorial) dans l'angle sud-ouest du pays (région Tabou-Taï) et dans l'angle sud-est d'Abidjan à la frontière du Ghana. La durée de la grande saison sèche n'excède pas deux à trois mois suivant la définition d'ELDIN/DAUDET, et pendant cette période les déficits hydriques cumulés ne dépassent pas 200 mm.

2° tropical humide (guinéen) au nord de la zone précédente et touchant à l'Océan dans la région de Sassandra. La saison sèche est déjà plus sévère, jusqu'à quatre mois suivant la définition d'ELDIN et de DAUDET et l'on peut approximativement faire coïncider la limite nord de ce climat avec la ligne 600 mm d'isodéficits hydriques cumulés. Ceci à l'exception du nord-est où l'on admet que ce climat déborde cette ligne[3].

3° tropical subhumide (subsoudanien) dans le nord du pays. Ce climat fait la transition avec le véritable climat soudanien (subaride) qui ne fait qu'effleurer les frontières du pays au nord-est. La saison sèche peut durer jusqu'à six mois et le déficit hydrique cumulé atteindre plus de 900 mm.

L'influence de la lumière est plus difficile à préciser. Théoriquement plus forte dans le sud, mais filtrée par la vapeur d'eau atmosphérique, l'intensité de la lumière est finalement plus grande dans le nord où l'atmosphère est plus sèche. Le nombre d'heures d'insolation croît aussi vers le nord.

[1] Grandeur uniquement climatique calculée à partir de la valeur moyenne mensuelle de la durée quotidienne d'insolation et de la température moyenne mesurée sous abri. On admet généralement que le rythme métabolique d'un couvert végétal est le plus intense quand ETR = ETP · ETR = évapotranspiration réelle d'un couvert végétable.

[2] Déficits hydriques = somme des déficits mensuels moyens des mois de la grande saison sèche.

[3] Ce classement est évidemment un peu arbitraire. Ainsi, certains auteurs qualifient d'équatorial la plus grande partie de notre climat 1 et de subéquatorial une partie du climat 2 (p.ex. GUILLAUMET 1967).

2. Sous-sol et sols

En ne tenant pas compte de cas particuliers, carapaces latéritiques, sols marécageux, etc., on peut, dans le cadre de ce travail, diviser très sommairement les sols de la Côte-d'Ivoire en deux grands groupes: les sols sablonneux et les sols argileux (carte n° 2).

Les sols sablonneux, répandus surtout dans l'ouest et dans le centre du pays, dérivent de roches à teneur en quartz élevée, granit et gneiss qui donnent en se décomposant des arènes sableuses à éléments grossiers abondants mais pauvres en éléments fins (argile, limon). De plus, dans la région des lagunes, à partir de la localité de Fresco à l'ouest et jusqu'au Ghana à l'est, mais rarement sur une profondeur supérieure à 30 km de la mer[1], s'étend une zone de sols extrêmement sablonneux dérivant d'une roche sédimentaire très meuble attribuée au tertiaire supérieur (sables tertiaires).

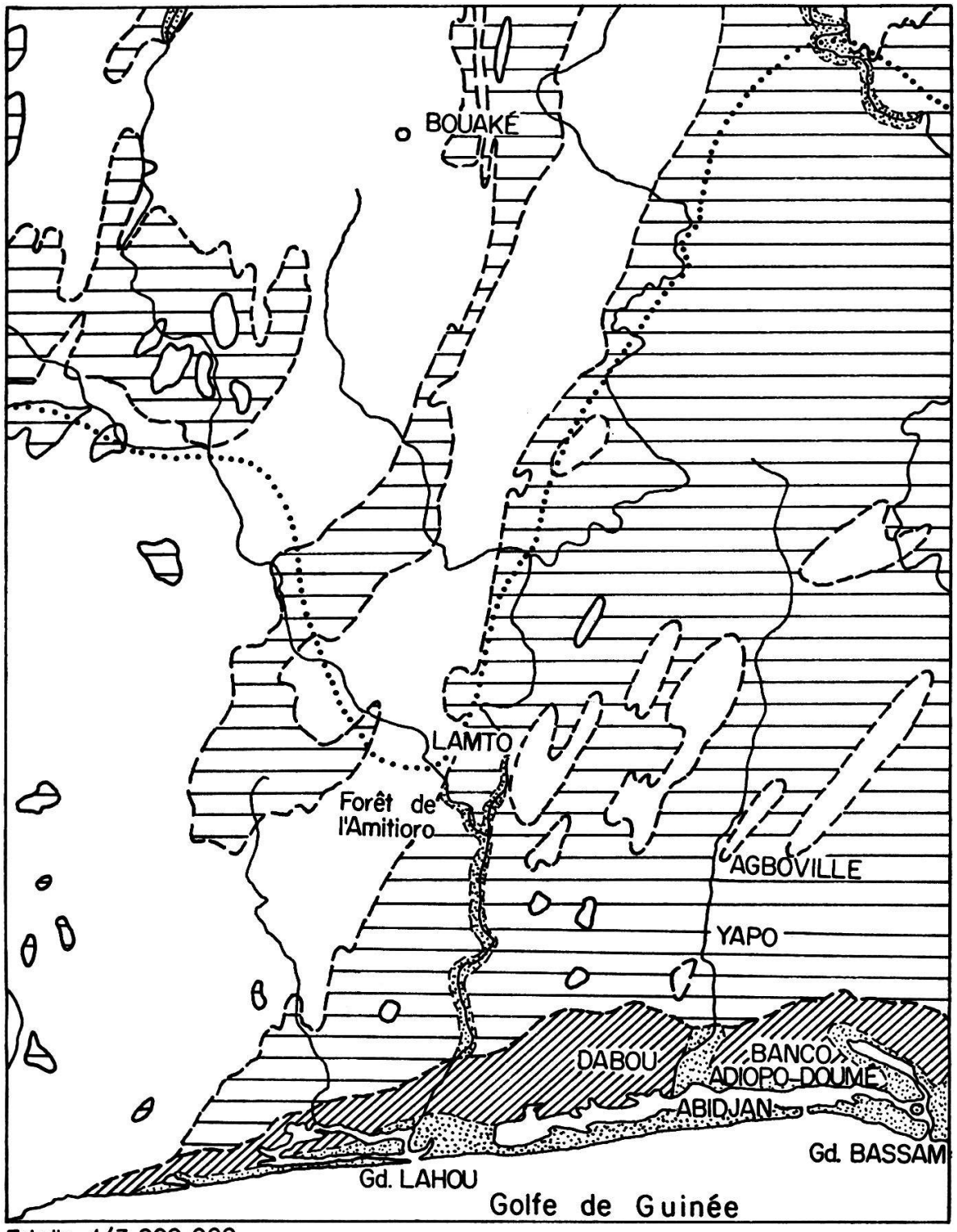
Les sols argileux, surtout caractéristiques du tiers oriental de la Côte-d'Ivoire, dérivent de schistes et d'arkoses d'âge précambrien riches en silicates se transformant en argile sous l'influence de la température. Ces sols ont une capacité de rétention en eau très supérieure aux précédents, mais à part quelques exceptions (sols dérivant de roches vertes volcaniques anciennes) ne semblent guère plus riches en ions échangeables. Ces sols se retrouvent aussi dans l'ouest du pays sous forme d'îlots.

On peut, d'autre part, classer d'une manière plus rigoureuse les sols de la Côte-d'Ivoire selon leur degré d'altération latéritique ou ferrallitisation (AUBERT 1964). Sans entrer plus loin dans cette question, disons que les sols ferrallitiques (sols très et moyennement lessivés) sont caractéristiques des parties les plus humides du pays[2]. Puis viennent les sols faiblement ferrallitiques ou ferrisols, climat guinéen, et les sols ferrugineux tropicaux de climats subhumides et subarides. Ce dernier type de sol ne devrait donc pas entrer dans le cadre de ce travail, étant donné le climat nécessaire à sa formation, pourtant des sols de ce type descendent fort au sud, dans le centre de la Côte-d'Ivoire[3]. En fait, ces types de sols ne dépendent pas uniquement du climat, mais aussi du substratum géologique. Une forte teneur en argile caractérise les sols noirs tropicaux des régions humides (terres noires). Ils dérivent d'affleurement de roches basiques.

[1] Au sud des lagunes on trouve encore une étroite bande de sédiments quaternaires (cordon littoral).

[2] Ferrallitisation: processus d'altération de la roche mère sous climat humide et chaud. Hydrolyse totale des silicates avec libération des oxydes de fer et même de la silice et de l'alumine. La silice dissoute entraîne par drainage Ca, Mg, K (lessivage). Si ces éléments disparaissent avec les eaux de drainage et que le sol s'enrichit considérablement en sesquioxydes F_2O_3 et alumine, il s'agit d'un sol ferrallitique typique, s'il y a kaolinisation par néosynthèse de l'alumine et de la silice le sol est faiblement ferrallitique (d'après DUCHAUFOUR 1960).

[3] Un des indices qui permet de penser qu'un climat plus sec que l'actuel régnait autrefois dans cette région.



Echelle 1/3 000 000

Granit ou gneiss, sols sablonneux

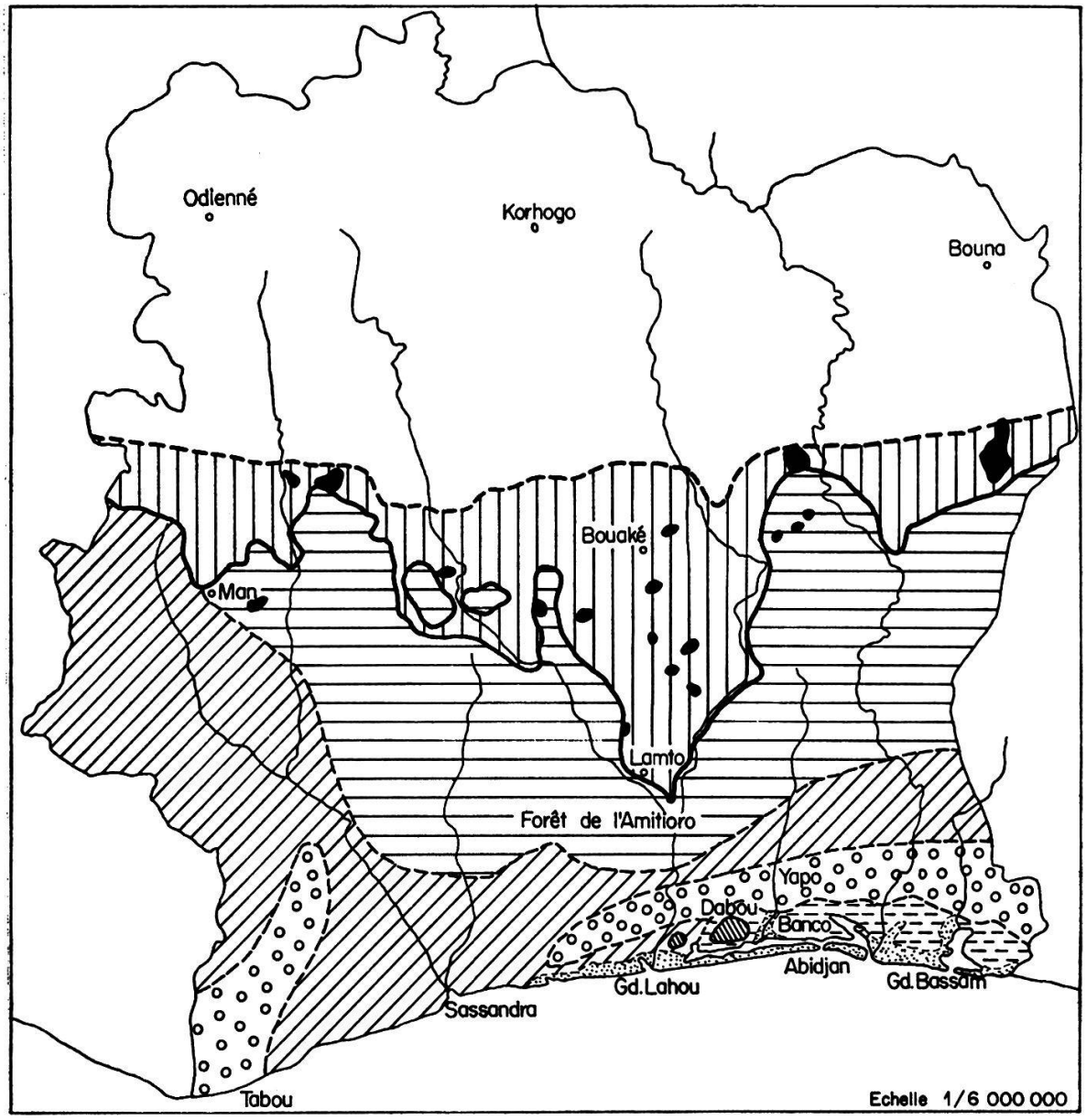
Sables tertiaires

Schistes arkoses, sols argileux

Quaternaire

····· Limite forêt - savane

Carte No 2. Esquisse géologique du centre sud de la Côte d'Ivoire



Forêt claire et savane sub-soudanienne

Savane guinéenne

Forêt semi-décidue (forêt à Celtis)

Forêt subhygrophile (Eremospatho-Mabetum)

Forêt pélohygrophile (Diospyro-Mapanietum)

Savanes prélagunaires

Limite sav. guinéenne-sav. sub-soudanienne

Limite forêt-savanne

Forêt psammohygrophile (Turraeantho-Heisterietum)

Savane et forêt marécageuses

Cuirasses latéritiques

Carte No 3. Esquisse botanique de la Côte d' Ivoire

Il existe encore toute une série de sols hydromorphes liés soit aux fluctuations de la nappe phréatique, soit à des inondations périodiques provoquées par les crues des cours d'eau.

3. Végétation

La végétation de la Côte-d'Ivoire a deux aspects fondamentaux: la forêt dense humide et la savane (112 000 km² contre 210 000 km²) (carte n° 3).

a) La forêt

La forêt dense humide occupe le sud du pays. La forêt dense humide sempervirente (rain forest) règne sur les parties du territoire soumises au climat équatorial ou tropical le plus humide. Elle fait peu à peu place, dans les régions à pluviométrie un peu moindre et à saison sèche un peu plus accentuée, à la forêt dense humide semidécidue[1]. Ces deux types se distinguent avant tout par leur floristique, mais aussi physionomiquement: la forêt sempervirente, outre son aspect toujours vert[2], est remarquable par la présence de nombreux épiphytes et lianes. Les graminées, à part quelques très rares formes, en sont absentes, tandis que dans la forêt semidécidue les grands arbres sont souvent totalement ou partiellement caducifoliés[3].

[1] Ces termes sont ceux définis lors de l'accord interafricain de YANGAMBI (AUBREVILLE et TROCHAIN 1957). La forêt dense humide sempervirente correspond à la forêt ombrophile tropicale de plaine (tropical ombrophilous lowland forest) définie par ELLENBERG et MUELLER-DOMBOIS dans leurs essais de classification des formations végétales du monde (1967). La forêt dense humide semidécidue correspondrait, elle, à la forêt tropicale sempervirente saisonnière, définie par ces auteurs, si l'on se base sur la représentation figurative donnée par ELLENBERG (1966) de ce type de forêt. Les deux types de forêt qui devraient suivre selon un gradient d'humidité décroissant (saison sèche plus sévère), toujours d'après ELLENBERG et MUELLER-DOMBOIS: «tropical semideciduous forest» et «drought deciduous forest», semblent difficile à distinguer en Côte-d'Ivoire, mais devraient correspondre aux forêts claires subsoudanniennes et soudaniennes de MIÈGE (1955).

[2] MANGENOT (1955) explique ce fait par la liberté qu'un climat presque constamment humide laisse aux différentes espèces quant à l'établissement d'un cycle de végétation. Les arbres perdraient leur feuillage à des époques différentes de l'année. La défeuillaison temporaire de quelques arbres passe alors presque inaperçue au milieu de la forêt. Personnellement, nous avons également remarqué que dans certaines forêts du type le plus humide, comme par exemple la forêt du Banco, le renouvellement du feuillage est particulièrement évident au mois de novembre. La forêt prend alors des teintes souvent étranges, rouge, orange, blanchâtre, vert pâle, etc., les jeunes feuilles sont soit colorées par des anthocyanes, soit décolorées. Elles n'acquièrent leur chlorophylle qu'au bout d'environ 15 jours. La chute principale des feuilles n'a lieu que deux mois plus tard, en février-mars (BERNHARD 1966/67) et ne doit donc porter que sur des feuilles âgées de plus d'un an. Les arbres qui suivent ce cycle ne sont donc jamais complètement défeuillés.

[3] Dans la forêt semidécidue, les grands arbres perdent leurs feuilles au début de la saison sèche. Le renouvellement du feuillage nous semble normal, puisqu'il se produit au retour de la saison favorable (saison des pluies), ou, fait curieux, un peu en avance sur celle-ci. Il existe, bien entendu, tous les intermédiaires entre les forêts du type le plus sempervirent et du type le plus caducifolié, ce qui explique que ces différences aient parfois été minimisées.

Les épiphytes et les lianes sont peu nombreux et le sol assez souvent recouvert de graminées spécialisées à larges feuilles. En Côte-d'Ivoire, l'existence de forêts véritablement vierges est assez douteuse[1], aussi étant donné le problème qui nous occupe nous n'attribuerons pas un sens trop strict à la notion de forêt primaire. Dans le domaine de ces forêts, les surfaces déboisées par l'homme qui pratique encore avant tout une agriculture de type nomade, voient leur végétation se reconstituer sous forme de brousse et de forêts secondaires dont l'évolution finale doit redonner une forêt climacique. Le temps nécessaire à une telle série évolutive n'est pas encore connu[2]. Ces formations secondaires varient suivant la formation climacique dont elles dérivent, mais elles se caractérisent par la constitution d'un milieu moins humide écologiquement que celui existant au sein de la formation primitive. Ainsi, grâce à des défrichements, des espèces caractéristiques des forêts semidécidues pénètrent souvent dans l'aire occupée primitivement par des espèces de forêts sempervirentes.

Au sein de ces forêts, différentes associations végétales ont été reconnues. Les forêts relativement proches d'Abidjan ont été particulièrement bien décrites par MANGENOT dans son étude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire (1955), travail auquel nous nous référerons lors de la description des différentes stations forestières[3].

b) La savane

L'autre aspect de la végétation du pays, la savane, milieu où dominent les graminées et où la vue porte au loin, frappe l'observateur par son apparition brutale au sortir de la forêt. La savane guinéenne s'étend directement au nord de la forêt dense. Le climat y est toujours du type tropical humide. La limite entre les deux formations se trouve à l'est et à l'ouest au niveau du 8e parallèle à environ 350 km de la côte. Dans la région centrale, elle s'infléchit brusque-

[1] Le sol de plusieurs forêts considérées initialement comme vierges a livré des traces d'activités humaines: charbons de bois, débris de poterie, etc. Ces très anciennes forêts secondaires ne sont plus distinguables des forêts primaires. En rassemblant et comparant des faits de ce genre, il sera peut-être possible d'avoir quelques idées sur l'âge de ces forêts et sur la vitesse de leur reconstitution.

[2] Il ne le sera peut-être jamais. Outre le fait que le temps nécessaire soit probablement très long, on peut penser qu'à partir d'un certain stade de destruction, la reconstitution de la forêt originale est impossible. Plusieurs espèces, tant végétales qu'animales, paraissent strictement liées au milieu si particulier constitué par la «grande forêt». Si celle-ci vient à être détruite sur de très vastes étendues, ces espèces sont exterminées et leur disparition définitive. On voit toute l'importance que revêt la création de réserves intégrales, suffisammen étendues, en forêt dense.

[3] Les conceptions de MANGENOT sur la forêt éburnéenne ont parfois été discutées, notamment par AUBREVILLE. Cette étude est en effet basée avant tout sur des forêts relativement proches d'Abidjan et la forêt subhygrophile indiquée sur la carte de la végétation (carte n° 5) ne fait pas l'objet d'un long développement, alors qu'elle constitue une des plus grandes parties du bloc forestier et la plus importante au point de vue économique. Enfin, de nombreux auteurs persistent à croire que la forêt tropicale humide ne se prête pas à l'analyse phytosociologique conventionnelle.

ment vers le sud et forme une poche en V dont la pointe s'approche à moins de 100 km de la côte, à 6° de latitude nord. Cette poche est habitée par les Baoulés, d'où le terme de V baoulé. Les savanes guinéennes sont caractérisées par leur couvert de grandes graminées, parsemées d'arbustes souvent tortueux au feuillage léger. Le long des cours d'eau (galerie forestière), mais aussi sous forme d'îlots, une forêt de type semidécidue tranche par endroit dans cette zone herbeuse. La savane guinéenne ne constitue en aucun cas un climax. Bien qu'elle paraisse très stable, elle s'explique uniquement par le feu qui la parcourt à chaque saison sèche et qui est d'autant plus violent que la quantité de matière combustible est, grâce au climat humide, très abondante. La suppression du feu annuel entraîne à brève échéance sa transformation en forêt dense semidécidue. Au nord de la savane guinéenne, la limite avec la savane subsoudanienne est plus difficile à localiser. MIÈGE (1955, 1958) et ADJANOHOUN (1964) la fixent légèrement au nord du 8e parallèle. La savane subsoudanienne avance en deux endroits un peu plus vers le sud. Elle se distingue par tout un cortège d'espèces plus xérothermiques qui ne pénètrent pas en zone guinéenne. Physionomiquement, la plus grande aridité du climat se traduit par une strate graminéenne moins élevée et moins exubérante que celle rencontrée plus au sud. En conséquence, les feux courants sont moins destructeurs et, dans les régions peu peuplées et peu défrichées, la savane est plutôt une forêt plus ou moins clairsemée où la strate graminéenne peut être fort peu dense. Mais cette forêt claire se différencie nettement des forêts denses semidécidues. Ce terme de forêt claire est souvent employé pour désigner la végétation de l'ensemble de cette zone et est préféré au terme de savane. Ici, peut-être plus qu'ailleurs, il est difficile sinon impossible de se représenter la végétation primitive. L'influence de l'homme et particulièrement son habitude de bouter partout le feu sont sans doute antérieurs au dernier changement de climat. En Côte-d'Ivoire, il reste encore un type de savanes, importantes par leur superficie. Il serait peut-être plus juste de dire «il restait», car elles seront bientôt totalement transformées en plantations industrielles (hévéas, palmiers à huile)[1]. Il s'agit des savanes dites prélagunaires (ADJANOHOUN 1962), dont la localisation en pays subéquatorial est fort curieuse. Situées sur le plateau néogène sablo-argileux (sable tertiaire) au nord des lagunes, elles recouvrent des sols bien drainés[2]. Au point de vue floristique, ces savanes se rattachent aux savanes guinéennes dont elles sont une forme appauvrie. Elles sont remarquables par le très petit nombre d'arbres et d'arbustes *(Bridellia ferruginea, Nauclea latifolia)* qui les parsèment[3], mais elles se rapprochent de certaines savanes préforestières du nord par l'existence de beaux peuplements de palmiers rôniers *(Borassus aethiopum)*.

[1] Preuve de la vocation forestière de ces surfaces.

[2] Il existe encore en Basse-Côte d'assez vastes formations herbeuses plus ou moins marécageuses, décrites également par ADJANOHOUN (1962) sur alluvions quaternaires.

[3] La pauvreté en arbres et arbustes des savanes les plus méridionales s'explique également par les faits suivants: Les espèces de forêt dense sont très sensibles aux conditions régnant dans la savane, en particulier au feu, les espèces ligneuses des forêts claires subsoudaniennes

c) Répartition forêt-savane

La présence de savanes complètement incluses au sein de la forêt dense de Basse-Côte-d'Ivoire est un des aspects les plus curieux de la répartition actuelle de ces deux formations. Répartition qu'il ne semble pas possible d'expliquer totalement par les conditions du milieu existant aujourd'hui. Ceci même si l'on tient compte de l'influence de l'homme.

Au nord de la forêt dense, la limite avec la savane guinéenne est sous la dépendance de la pluviosité totale, de la longueur de la saison sèche et de la nature du sol. Ces trois facteurs se compensant dans une certaine mesure. Malgré une pluviosité plus forte dans la partie occidentale du pays, la forêt monte au nord-ouest comme au nord-est sensiblement à la même latitude. La rigueur de la saison sèche étant également plus forte à l'ouest qu'à l'est. D'autre part, face à la savane, la forêt se maintient mieux sur les sols argileux à forte rétention en eau. L'exemple classique de ce fait est l'aspect dissemblable des deux branches du V que dessine la poche de savane au centre de la Côte-d'Ivoire (MANGENOT 1955). Sur la branche ouest du V, où les sols sont généralement sablonneux, la ligne n'est pas franche. Forêt et savane s'interpénètrent profondément. Il y a des enclaves de par et d'autre, des forêts se trouvant souvent isolées sur des lambeaux de sol plus argileux. Par contre, sur la branche est du V la limite coïncide presque parfaitement avec le contact entre les schistes et le granito-gneiss.

Ces diverses observations permettent de penser que la présence d'une savane là où climatiquement la forêt pourrait pousser est avant tout due au déboisement opéré par l'homme (AUBREVILLE 1949). C'était l'opinion d'AUBREVILLE[1]: Le défrichage de la forêt suivi d'une mise en culture a épuisé le sol et permis l'installation de la savane. Cette explication pourrait convenir en ce qui concerne la limite nord, le V baoulé étant dans ce cas surtout dû à l'influence d'une population relativement nombreuse et active. Il est, par contre, beaucoup plus difficile d'expliquer ainsi l'existence des savanes prélagunaires, car on n'a jamais observé la création d'une savane de ce type malgré des déboisements qui prennent une ampleur de plus en plus conséquente. ADJANOHOUN (1964) a même montré expérimentalement que l'implantation artificielle d'une savane en milieu forestier était très difficile si ce n'est impossible[2]. Ceci malgré l'impor-

plus résistantes à cet égard ne peuvent, par contre, supporter l'humidité du climat. Ces faits ressortent nettement de la carte représentant la limite sud de quelques espèces ligneuses originaires des forêts claires dressée par ADJONOHOUN (1964).

[1] Depuis, AUBREVILLE a modifié son opinion (1962 et 1964) et tient compte du facteur climatique. En fait, il semblerait que si en Afrique la forêt dense a tendance à avancer dans l'hemisphère nord, elle reculerait par contre devant la savane dans l'hemisphère sud, notamment à Madagascar (GUILLAUMET, communication personnelle).

[2] Cette expérience peut se résumer brièvement comme suit: défrichement et nettoyage par le feu d'une parcelle de forêt. Terrain soigneusement préparé (juillet 1960). Semis de nombreuses plantes savanicoles dont 19 espèces de graminées. Quelques espèces de savanes se

tance des moyens mis en jeu qui devaient compenser dans une certaine mesure la durée relativement courte de l'expérience. Or, comme le dit si justement MANGENOT (1955), un phénomène naturel ne peut être considéré comme expliqué que si l'on sait le reproduire à volonté. D'ailleurs, toutes les observations faites jusqu'à ce jour montrent que la végétation forestière[1], loin de reculer devant la savane, est au contraire en transgression. MIÈGE (1953) a observé, grâce à des repères, une progression de la brousse forestière de l'ordre de 1 à 2 m par an dans la petite savane près d'Eloka à l'est d'Abidjan. Ceci malgré le passage régulier des feux. ADJANOHOUN fait la même constatation dans le V baoulé. Constatation qui concorde avec les témoignages des plus vieux paysans indigènes. La présence d'îlots d'éléments de savane et de rôniers à moitié étouffés par la forêt confirme ce point de vue. Des remarques de ce genre ont amené PORTERES (1950)[2] à formuler une théorie sur l'origine paléoclimatique des savanes prélagunaires, théorie à laquelle souscrivirent de nombreux chercheurs: Les savanes prélagunaires sont des reliques d'une époque plus sèche, pendant laquelle des forêts claires subsoudaniennes atteignirent le littoral et partagèrent le bloc forestier guinéen occidental en deux massifs distincts réfugiés dans les zones restées les plus humides, soit sur les frontières sud-ouest et sud-est de la Côte-d'Ivoire actuelle. Les savanes dérivées de ces forêts claires[3] se seraient maintenues en quelques points de leur ancien domaine grâce à des conditions édaphiques et biotiques particulières.

développent mais sont très menacées par les rudérales et le recru forestier (mars 1961). Aussi, une lutte systématique est conduite contre les espèces non savanicoles suivies de nouveaux semis d'espèces de savane. La parcelle reste verte en saison sèche et invulnérable au feu. En mars 1962, on a obtenu une forme de savane à dominance de graminées, mais le groupement reste menacé par les rudérales et le recru forestier. Il brûle mal. Après la suspension pendant quelques mois de la lutte contre les espèces indésirables, il ne reste plus que 9 espèces de savanes dont 8 graminées, contre 30 rudérales et 33 recrus forestiers (décembre 1962).

[1] Le terme de végétation forestière est à préférer à celui de forêt, car nous ne voudrions pas faire croire que la grande forêt se défend bien face à l'homme. Au contraire partout dévastée, il est bien probable qu'elle ne sera plus jamais la même sur la plus grande partie de son territoire. De nombreuses espèces rares ou sensibles aux conditions écologiques vont ou ont déjà disparu dans certaines régions. (Ceci vaut également pour la faune.) Mais, comme le dit ROUGERIE (1967): «La forêt dense de la Côte-d'Ivoire disparaîtra peut-être un jour, mais la Côte-d'Ivoire forestière demeurera; le manteau vert sera seulement descendu de quelques dizaines de mètres en direction du sol.»

[2] PORTERES a également montré l'ancienneté du V baoulé. Cette poche de savane qui échancre la zone forestière est granito-gneissique dans son axe et à l'ouest, à l'est elle repose marginalement sur les argiles de décompositions des micashistes birrimiens. Le fait que ce substrat soit encore en savane doit être rapporté à sa position sur l'axe de sécheresse. On peut aussi montrer floristiquement que cette poche de savane a toujours été là (depuis très longtemps –réd.), et que l'homme n'est pas responsable de son existence, seulement peut-être de son importance.

[3] Forêts claires qui, dès cette époque, ont dû être dégradées en savane par l'homme, comme cela s'observe encore de nos jours dans le nord.

Plusieurs autres indices biogéographiques et pédologiques confirment l'existence de cette ancienne transgression. Beaucoup d'espèces forestières ont deux aires de répartition ou ont évolué en deux races: occidentale et orientale, ou, encore, manquent soit à l'ouest soit le plus souvent à l'est. Ceci permet même de dire que le refuge forestier occidental était plus important que l'oriental. Plusieurs espèces présentent aussi des cas de vicariances forêt-savane. D'autre part, les études pédologiques (AUBERT, DABIN, LENEUF) ont montré que les sols du centre du massif forestier étaient relativement peu lessivés, ce qui indiquerait qu'ils étaient, il n'y a pas si longtemps, recouverts par une végétation différente de l'actuelle. Il serait du reste étonnant que des changements climatiques reconnus, comme ceux qui ont provoqué les glaciations en Europe, n'aient pas eu leur répercussion en Afrique de l'Ouest. Tels sont les problèmes passionnants que soulève la répartition forêt-savane en Côte-d'Ivoire, mais qui se retrouvent ailleurs dans le monde tropical humide. Aussi, il nous a semblé particulièrement intéressant de pouvoir comparer les bilans d'azote de quelques aspects de ces formations végétales, y compris l'aspect anthropique.

B. Description des stations et parcelles étudiées

1. Station 1: forêt dense humide sempervirente sur sable

a) La forêt du Banco

Cette forêt de 3000 ha, toute proche d'Abidjan, se trouveau nord-ouest de la ville. Elle englobe et protège presque complètement le bassin versant d'un petit cours d'eau, le Banco, aux eaux particulièrement limpides. Bien que cette forêt ait le statut de Parc national depuis 1924, seule une petite partie a été mise en «réserve artistique» (réserve intégrale). Même dans cette zone, la forêt ne peut être qualifiée de primaire; il s'agit d'une forêt peu dérangée ayant été exploitée avant 1924 (exploitation probablement assez légère portant sur quelques espèces du genre Khaya, etc., productrices de bois précieux).

Le climat est de type subéquatorial. La moyenne des températures annuelles est d'environ 26 °C avec une amplitude légèrement supérieure à 3° entre la moyenne du mois le plus chaud, mars, et celle du mois le plus frais, août. La pluviométrie annuelle est de 2300 mm avec la répartition suivante (moyenne faite sur 18 ans):

Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
35	62	116	153	334	741	292	32	80	199	174	92

Il y a donc deux saisons de faible pluviosité, mais les années exceptionnelles ne sont pas rares. Le nombre d'heures d'insolation par mois varie assez considérablement. Il y a une saison de forte insolation avec un maximum en mars et

une saison de faible insolation avec un minimum en juin. La moyenne mensuelle d'humidité relative, qui dépend des facteurs précédents, varie entre 82% en mars et 90% en juin-juillet. Ces valeurs élevées s'expliquent aussi par la proximité de la mer. CACHAN et DUVAL (1963) ont fait une étude approfondie des variations verticales. Ils notent une importante baisse de la température du sommet des arbres vers le sol, l'écart allant jusqu'à plus de 4°. La température du sol varie à peine et reste toujours comprise entre 24 et 25 °C. L'humidité relative augmente de la cime des arbres vers le sol. La luminosité, qui peut dépasser 100 000 lux au-dessus de la voûte, se réduit à moins de 250 lux au sol.

Située sur le bord du plateau néogène (sables tertiaires) dominant la lagune Ebrié (le plateau est à cet endroit très entamé par le réseau hydrographique du Banco), la plus grande partie de cette forêt est consituée par des pentes et des bas-fonds. Le sol est argilo-sableux avec une teneur en argile variable, faible sur les plateaux, plus forte sur les pentes raides (ROOSE 1966)[1].

Le sol est partout meuble et profond, jamais concretionné. Au point de vue de la végétation, c'est, d'après MANGENOT (1955), le type de la forêt dense sempervirente croissant sur les sols sablonneux, soit une forêt psammohygrophile. C'est le domaine de l'association à *Turraeanthus africana* et à *Heisteria parviflora (Turraeantho-Heisterietum)* qui fait partie des forêts à *Uapaca* (ordre des *Uapacetalia*, MANGENOT 1950) qui couvrent les régions les plus humides du pays. L'association du *Turraeantho-Heisterietum* est plus pauvre spécifiquement que celle *(Diospyro-Mapanietum)* qui la remplace sur sol plus argileux dans des conditions climatiques équivalentes ou même un peu plus sèches. A la différence du *Diospyro-Mapanietum*, le *Turraeantho-Heisterietum* ne comporte pas d'espèces caractéristiques exclusives, mais seulement des espèces préférentielles dont quelques-unes ne se rencontrent qu'exceptionnellement hors de son domaine: *Dichapetalum cymulosum*, *Heisteria parvifolia*, *Prevostea parviflora*. L'Avodiré *(Turraeanthus africana)* est surtout commun dans ces forêts. L'aspect de la forêt reflète bien la grande humidité du climat. La végétation donne une impression de grande exubérance. Les arbres sont souvent de taille élevée. Ils peuvent dépasser 50 m[2], mais ce qui frappe le plus, c'est l'abondance des lianes et des épiphytes.

[1] ROOSE (1966) distingue sur les sables tertiaires trois catégories de sols ferrallitiques lessivés en bases:

argilo-sableux	$A + L > 30\%$	$p > 8\%$	
sablo-argileux	$A + L \cong 30\%$	$3 < p < 8\%$	p = pente
sableux	$A + L \leqslant 20\%$	$p \leqslant 3\%$	

auxquelles il convient d'ajouter les sols sur colluvions

$A + L \leqslant 20\%$	p	faible

La forêt du Banco étant surtout constituée de fortes pentes, la première catégorie domine, mais les autres s'y trouvent aussi. La forte teneur en sable fin et surtout en sable grossier assure partout un bon drainage.

[2] MULLER (1965), dans la forêt de l'Anguededou toute proche, a mesuré un arbre de 50,2 m *(Combretodendron africanum)*.

Les Aracées, qui poussent sur le sol, engainent les troncs ou retombent depuis les branches les plus basses, sont particulièrement en évidence. Cette impression de fouillis végétal s'explique aussi par le grand nombre des petits arbres et arbustes. BERNHARD (1966) a, en effet, montré que contrairement aux forêts tempérées, la plus grande partie de la masse folière se trouvait dans les étages inférieurs. Les couronnes des grands arbres sont loin d'être jointives et la lumière peut pénétrer assez profondément jusqu'à la strate arbustive (10 à 12 m du sol)[1]. Cette strate arbustive se compose avant tout d'espèces dont c'est la forme biologique. La régénération des grands arbres semble se faire mal en sous-bois et pourrait avoir lieu avant tout dans des clairières qui se créent spontanément dans ces forêts (chutes d'arbres provoquées par des coups de vent).

Etant donné la variété du peuplement de cette forêt, il aurait été illusoire de chercher des parcelles de 100 m² véritablement représentatives. Aussi nous sommes-nous basé sur des considérations d'ordre topographique dans le choix des parcelles.

b) Parcelles Fs 1, Fs 2, Fs 3

– *Parcelle Fs 1*

Situation: sur le plateau surface presque plane mais à proximité (environ 15 m) d'une forte pente

La strate supérieure de la végétation est représentée par les couronnes de trois arbres qui ne sont pas de première grandeur: *Turraeanthus africana*, *Uapaca guineensis* et *Coula edulis*. La première espèce nommée atteint environ 20 à 25 m. Le recouvrement de cette strate, y compris le feuillage d'une grosse liane, *Landolphia spec.*, est difficile à évaluer, car il se confond avec la strate inférieure, on peut l'estimer à environ 30%. La strate arbustive (0,5 à 8 m) a un recouvrement d'environ 60%.

Dryepetes chevalieri et *Cola heterophylla* sont les deux arbustes les plus répandus et forment avec plusieurs autres espèces un sous-bois difficilement pénétrable. La croissance d'un pied de *Palissota hirsuta* s'explique par l'éclaircie naturelle due à la chute de plusieurs arbres à proximité de la parcelle. La strate herbacée est peu fournie et comprend *Geophila cordata*, *Culcasia striolata* et *Cercestis stigmaticus*. Son recouvrement ne dépasse pas 5%.

Un trou creusé jusqu'à 1 m 20 a permis d'établir le profil suivant: sous la litière d'épaisseur variable avec la saison, on passe de manière peu nette à un

[1] CACHAN et DUVAL (1963) ont pu observer grâce à leur tour de 46 m que: «Les feuillages des arbres se groupent à différents niveaux: vers 10 m d'abord, puis entre 20 et 30 m; au-dessous de 10 m, on trouve des arbustes inégalement répartis; au-dessus de 30 m, la cime des grands arbres domine de manière très discontinue. Quand on parle de la voûte de la forêt tropicale, il s'agit surtout des feuillages répartis entre 20 et 30 m, mais il est impossible de trouver même à ce niveau un écran continu.» Entre 10 et 20 m, le vide relatif est occupé par les troncs et le feuillage des lianes-épiphytes (aracées).

horizon gris-brun foncé d'environ 2 à 4 cm d'épaisseur, formé principalement de matière organique mouchetée de grains de quartz blanc. Le chevelu radiculaire est très fourni. Mais il y a un passage très net à un horizon sablo-argileux tout d'abord gris-brun (jusque vers 20 à 30 cm), puis devenant plus clair en profondeur. La teneur en argile augmente avec la profondeur, le sol devenant plus «collant» (argilo-sableux).

– *Parcelle Fs2*

Situation: forte pente, environ 20%, orientée au nord-est

La strate supérieure de la végétation est constituée par des couronnes de deux *Coula edulis*, d'un *Chrysophyllum albidum* et d'un *Uapaca guineensis*, pour autant que l'on puisse classer la dernière espèce citée dans la strate supérieure. La forte pente rend du reste difficile la délimitation des strates, mais on peut estimer le recouvrement de la strate supérieure à environ 30%. La strate arbustive est constituée avant tout par les espèces habituelles à cette forêt, *Cola heterophylla*, *Dryepetes chevalieri*, *Microdesmis puberula*, *Napoleona vogelli*. On note la présence de trois espèces du genre *Cola*, soit l'espèce déjà citée, *Cola chlamydantha* et *Cola attiensis*. La strate arbustive est moins dense que dans la parcelle précédente, son recouvrement peut être évalué à environ 40%. Au sol on ne trouve guère que quelques *Geophila cordata* et une fougère *Ctenitis protensa* dont le recouvrement est négligeable.

Sur cette forte pente, la litière ne séjourne guère, soit emportée lors des fortes pluies, soit décomposée très rapidement au contact du sol argileux, soit enfin transformée par les vers de terre très nombreux en cet endroit, si l'on en juge par l'abondance de leurs tourillons. Le sol est argilo-sableux dès la surface, avec une forte proportion d'argile. Sa couleur est brun foncé dans les premiers 20 à 30 cm, puis devient plus claire (ocre) en profondeur. La teneur en argile augmente encore avec la profondeur.

– *Parcelle Fs3*

Situation: au fond d'un petit halweg sec orienté nord-sud. Surface presque plane. La parcelle n'est jamais inondée, le drainage est bon en toutes saisons

La surface est dominée par deux grands *Turraeanthus africana* et par un grand *Combretodendron africanum*. Leurs couronnes, jointes à celles moins élevées de *Pentaclethra macrophylla*, *Bussea occidentalis*, *Diospyros sanza minika*, ont un recouvrement qui doit atteindre 40%. La strate arbustive, également bien fournie et variée, comprend outre les trois espèces banales *(C.gabonensis*, *D.chevalieri* et *M.puberula)* deux espèces très abondantes: *Heisteria parvifolia* et *Sphenocentrum jollyanum*, plus une douzaine d'autres espèces. Son recouvrement peut être évalué à 60%. La strate herbacée est toujours peu fournie, on y trouve des *Culcasia spec.*, *Geophila spec.* à feuilles glabres, la fougère *Ctenitis protensa*. Le recouvrement de la strate herbacée est négligeable.

Sous la litière, dont l'épaisseur varie suivant la saison, on trouve un premier horizon riche en matière organique de 5 à 10 cm d'épaisseur, moucheté de grains de quartz blanc. Cet horizon est très exploité par le chevelu radiculaire qui est extrêmement dense. Les radicelles remontent jusque dans la litière à peine décomposée. Des mycorhizes sont nettement visibles. En dessous, il y a passage net à un horizon sablo-argileux très sablonneux, de couleur brun-gris. Les racines sont encore nombreuses. A partir d'environ 20 à 30 cm, la couleur devient plus claire et la teneur en argile augmente (sol plus «collant»).

2. Station 2: forêt dense humide sempervirente sur argile

a) La forêt du Yapo

La forêt de Yapo se trouve environ à 40 km au nord d'Abidjan, à mi-distance des localités d'Azaguié au sud et d'Agboville au nord (longitude ouest 4°05′, latitude nord 5°45′). Seule une partie de cette vaste forêt a été conservée intégralement, mais n'est pas classée en réserve intégrale.

Bien que ce soit après la forêt du Banco peut-être la forêt la mieux étudiée de la Côte-d'Ivoire, l'on ne dispose pas d'aussi nombreux renseignements.

On ne peut plus considérer le climat comme subéquatorial, mais plutôt comme tropical humide. AUBREVILLE (1949) parle d'un climat attiéien de fasciès intérieur. Alors que la forêt du Banco (station 1) se trouve dans le climat attiéien de fasciès littoral. La température est en moyenne légèrement plus élevée (27 à 28°) et l'amplitude des températures, entre la moyenne du mois le plus chaud et la moyenne du mois le plus frais, est un peu plus grande (3 à 4°). On dispose des relevés pluviométriques d'Azaguié et Agboville. Azaguié est pratiquement sur l'isohyète de 1700 mm, tandis qu'Agboville n'accuse pas tout à fait 1400 mm. La pluviosité décroît rapidement vers l'intérieur dans cette région (cf. carte n° 1). Nous ne connaissons donc pas la pluviosité exacte de notre station, mais l'aspect de la végétation permet de penser qu'elle est plus proche de celle d'Azaguié, soit égale à environ 1600 mm.

Le sol, dérivant de schistes arkosiques du Birrimien inférieur, a en général une teneur en argile et limon assez élevée donnant un sol à forte capacité de rétention en eau. Le plus souvent, à partir de 5 à 20 cm de profondeur, on trouve une couche gravillonnaire (quartz et gravillons latéritiques) d'épaisseur variable. Le sol est souvent très profond et peut atteindre 10 m au-dessus de la roche non altérée.

La forêt du Yapo est une forêt pélohygrophile dont l'association fondamentale est le *Diospyro-Mapanietum*. C'est une association particulièrement riche en espèces (la plus riche de la Côte-d'Ivoire), où les *Diospyros* (plusieurs espèces, dont deux caractéristiques exclusives: *D.gabonensis*, *D.macrophylla*) et les *Mapania* (trois espèces: *M.baldwinii*, *M.coriandrum*, *M.linderi*, toutes trois caractéristiques exclusives) sont particulièrement en évidence. Le *Diospyro-*

Mapanietum serait en quelque sorte l'association centrale des *Uapacetalia*, soit des «rain forest» de Côte-d'Ivoire[1]. On pourrait reprocher à la forêt du Yapo, prise comme type de forêt hygrophile sur argile, sa pluviosité un peu faible. La forêt du type semidécidu n'est pas loin. Ceci se traduit, par exemple, par la présence dans cette forêt de *Mimusops heckeli*, le makoré, un des plus grands arbres de la forêt ivoirienne, et même de l'arbuste *Bridelia feruginea*, plus typique des savanes guinéennes.

Malgré de grandes similitudes, l'aspect de cette forêt est assez différent de celui de la forêt du Banco (station 1). Cela tient à l'omniprésence des *Mapania* (grosses Cypéracées à larges feuilles), à l'abondance des petits dragonniers *(Dracaena humilis, surculosa)* et des palmiers lianes *(Eremospatha hookeri, Eremospatha macrocarpa)*. La famille des Aracées est, par contre, beaucoup moins en évidence. Les très grands arbres sont peu fréquents (moins qu'au Banco), mais les arbres moyens sont plus nombreux (cette impression a été confirmée par les comptages de BERNHARD 1967). BERNHARD a observé que la plupart des petits arbres appartiennent aux mêmes espèces que les arbres moyens ou grands. La strate supérieure a un recouvrement plus dense, la voûte des arbres est plus fermée que dans la forêt du Banco. La strate arbustive est cependant bien représentée et comprend notamment *Dryepetes mottikoro*, qui remplace ici le *D. chevalieri* des sols sablonneux. Les espèces de *Diospyros* sont aussi abondantes dans cette strate. La physionomie de la strate herbacée est bien entendu dominée par la présence des trois espèces de *Mapania*.

b) Parcelles Fa 1, Fa 2, Fa 3

– *Parcelle Fa 1*

Situation: sommet d'une butte, légère pente orientation ouest

La strate supérieure est formée par les couronnes d'arbres dont la taille ne dépasse pas 30 m. Nous avons reconnu: *Coula edulis, Chrysophyllum subnudum, Dacryodes klaineana, Diospyros sanza-minika*. Le recouvrement de cette strate est d'environ 60%. La strate arbustive qui a un recouvrement moindre (40% environ) comprend entre autres *Dryepetes mottikoro, Diospyros macrophylla* et *D. heudelottii*. La strate herbacée est très peu fournie avec *Mapania linderi, Dracaena humilis*, etc.; son recouvrement est négligeable.

[1] Centrale, dans le sens de l'association la plus riche et la plus diversifiée. Les conditions climatiques et édaphiques nécessaires à son existance étant dans leur ensemble les plus favorables à la vie des plantes. L'association de l'*Eremospatho-Mabetum* (MANGENOT 1955), moins exigente au point de vue du climat et surtout du sol, couvre un domaine bien plus vaste. On peut l'assimiler à la forêt subhygrophile (cf. carte n° 5). Moins spécialisée que le *Turraeantho-Heisterietum* et que le *Diospyro-Mapanietum*, couvrant une aire considérable, l'association de l'*Eremospatho-Mabetum* est à ce titre l'association fondamentale des *Uapacetalia*, soit des forêts denses humides sempervirentes de Côte-d'Ivoire. Mais MANGENOT considère, bien que l'*Eremospatho-Mabetum* fasse floristiquement partie des *Uapacetalia*, que cette association n'est plus biologiquement véritablement équatoriale.

La litière recouvrant le sol varie suivant la saison, mais n'est jamais très abondante. Nous avons tenté de faire un profil, mais le sol présente en surface un horizon de cailloux de quartz et de gravillons ferrallitiques extrêmement difficile à percer. Aussi, nous n'avons pas dépassé 60 cm de profondeur. La couche de terre fine humifère en surface est extrêmement réduite. Elle est activement exploitée par les racines, mais l'on ne rencontre nulle part à Yapo ce chevelu radiculaire extrêmement dense de la couche superficielle du sol caractéristique sur sable tertiaire.

– *Parcelle Fa2*

Situation: pente environ 7%, exposition ouest

La strate supérieure (30 à 40 m) est avant tout constituée par la couronne d'un énorme exemplaire de *Parkia bicolor*. Cet arbre, entré en sénescence, a perdu deux grandes branches maîtresses pendant la durée des expériences. Une strate plus basse est formée par les couronnes de plusieurs *Dacryodes klaineana*, de *Diospyros sanza-minika*, *Coula adulis*, etc. Le recouvrement de ces deux strates peut être évalué à 40%. La strate arbustive, très variée, est composée entre autres des *Diospyros ivorensis*, *soubreana* et *heudelottii*. Parmi les arbustes de taille plus faible et qui font le passage avec la strate herbacée, nous avons remarqué *Ixora laxiflora*, *Cephaepes yapoensis*, *Dracaena surculosa* et *humilis*, les palmiers lianes *Ancystrophyllum secundiflorum* et *Eremospatha macrocarpa*. Les touffes de *Mapania linderi* sont très abondantes.

La litière est toujours très peu abondante, même inexistante en saison des pluies. Le profil du sol est caractérisé par une couche de terre fine humifère de 20 à 25 cm d'épaisseur. Cette couche recouvre l'horizon gravillonnaire qui est moins compact que dans la parcelle précédente. A partir de 1 m 10, on atteint l'horizon B compact et argileux.

– *Parcelle Fa3*

Situation: bas de pente, mais encore sur la pente d'un petit talweg étroit. Le fond du talweg étant occupé par une végétation spéciale et son sol (sable de quartz), recouvert de 5 à 10 cm de matière organique, souvent submergé, présentait un cas trop particulier pour l'établissement d'une parcelle

La strate supérieure de la végétation est formée par les couronnes des espèces *Tarrietia utilis*, *Uapaca guineensis*, *Diospyros sanza-minika*, etc. Ce sont des arbres de taille moyenne, le recouvrement de cette strate atteint 60% environ. La strate arbustive comprend de nombreux palmiers lianes. Son recouvrement peut être estimé à 40%. La strate herbacée est bien fournie et assez haute. Elle comprend les trois espèces de *Mapania* rencontrées en cette forêt *(M. baldwinii, M. coriandrum, M. linderi)*. Le recouvrement de la strate herbacée est d'environ 20%.

Le sol de cette parcelle s'est révélé comme assez particulier. On note d'abord une absence quasi totale de litière puis un premier horizon d'environ 20 cm d'épaisseur argilo-sableux de couleur beige clair. En profondeur, le sol devient

de plus en plus sableux et prend une couleur blanche (sable de quartz blanc). A partir de 60 cm apparaissent des marbrures ocre-rougeâtres dénotant une hydromorphie temporaire.

c) Considérations sur le sol des parcelles

Les profils des sols des trois parcelles montrent que nous n'avons pas choisi de sol de plateau (sol rouge). Le sol de Fa 1 est typiquement un sol de pente errodée (sol jaune), comme en a décrit MONNIER dans son étude pédologique de la station d'Azaguié (1955).

Le sol de Fa 2 est également un sol jaune de pente, mais moins errodé. Fa 3 est typiquement un sol de colluvions (sol gris-blanc). Au point de vue agronomique, ces sols sont certainement très mauvais. Mais le point de vue du pédologue et du botaniste sont souvent passablement opposés à ce sujet, les critères n'étant pas les mêmes.

3. Station 3: forêt dense humide semidécidue

a) La forêt de l'Amitioro

Cette forêt se trouve à quelques kilomètres à l'ouest de Tiassalé, sur la route de Divo, à environ 100 km de la mer (longitude ouest 4° 56′, latitude nord 5° 54′). Elle fait partie du bassin versant de l'Amitioro, petit affluent du fleuve Bandama. Cette station n'a été suivie que durant l'année 1966. Il nous est, en effet, apparu que l'absence d'une forêt semidécidue dans ce travail serait une lacune regrettable. Ce bassin versant a été l'objet d'une étude approfondie des hydrologues de l'ORSTOM, et c'est la présence de leurs installations et la certitude que nos parcelles ne seraient pas dérangées qui a motivé le choix de cet endroit[1].

Le climat est du type tropical humide (attiéien de fasciès intérieur, AUBREVILLE). Il n'est que légèrement plus sec que celui de la station précédente. L'amplitude thermique entre le mois le plus chaud et le mois le plus frais est voisine de 4°. La carte climatologique d'ELDIN et de DAUDET permet de placer la station dans la zone où la saison sèche dure quatre mois. Les déficits hydriques cumulés étant de l'ordre de 500 mm.

La végétation est constituée par une forêt dense humide semidécidue peu dérangée, mais certainement pas primaire. Dans ce type de forêt, aucune association n'a encore été véritablement décrite à notre connaissance, ce qui se comprend lorsque l'on sait l'étendue de leur vaste domaine. MANGENOT (1955) place ces forêts dans l'ordre des *Celtidetalia (Celtis adolfi-frederici, C.brownii, C.zenkeri)*, au sein duquel il distingue trois types suivant le degré d'humidité climatique. Cette forêt pourrait être classée dans le type intermédiaire qui est le plus caractéristique des *Celtidetalia*, il ne comprend que peu d'espèces originaires

[1] Mission MANGIN, étude sur le bassin du fleuve Bandama. Erosion, transport, sédimentation.

des forêts sempervirentes *(Uapacetalia)* et des forêts claires soudaniennes. D'après GUILLAUMET (communication personnelle), le groupement dans lequel se trouvent nos parcelles correspond à un fasciès à *Schumanniophyton problematicum* et à *Aubrevillea kerstingii.*

L'aspect de la forêt dense humide semidécidue et donc de la végétation de notre station est tout à fait caractéristique. Le trait le plus frappant est peut-être l'abondance des arbres de première grandeur dont les fûts élancés, lisses et nus sont de couleur claire. Les arbres à contre-forts sont très fréquents. En saison sèche, lorsque la plupart des grands arbres sont défeuillés, ces caractères ressortent encore mieux. Parmi ces grands arbres, certaines espèces sont très faciles à reconnaître, tels le Samba *(Triplochiton scleroxylon)* dont les feuilles ressemblent à celles de l'érable et le fromager *(Ceiba pentandra)*[1].

Les épiphytes sont rares et les lianes beaucoup moins fréquentes que dans les forêts sempervirentes. La strate arbustive comprend beaucoup d'espèces qui sont propres à ces forêts, mais en général elles sont toutes sempervirentes. La forêt de notre station était caractérisée par la dominance d'un arbuste de la famille des Aracées, *Neosloetiopsis kamerunensis.* Enfin, le sol est assez souvent recouvert, par places, de quelques Graminées spécialisées *(Leptaspis cochleata, Streptogyne gerontogea, Commelinidium nervosum)* et par des Acanthacées (*Rhinacanthus communis*, etc.).

Sur notre station, à la saison sèche déjà, nous avions observé que certaines zones paraissaient légèrement en contre-bas de quelques centimètres par rapport à la surface générale. La saison des pluies venue, nous avons constaté que ces zones étaient recouvertes de quelques centimètres d'eau pendant plusieurs semaines. Le caractère hydromorphe des sols de cette forêt explique probablement la dominance de *Neosloetiopsis kamerunensis.*

b) Parcelles Fd1, Fd2

– *Parcelle Fd1*

Situation: surface plane

La physionomie de la parcelle est marquée par la présence d'un très gros exemplaire de *Ficus goliath* aux innombrables racines aériennes et pseudo-tronc. Parmi les grands arbres poussant sur ou dominant la parcelle, signalons encore *Khaya ivorensis* et *Triplochiton scleroxylon.* Les couronnes de ces grands arbres ne forment pas une strate fermée (recouvrement 20 à 30%). La strate arbustive (8 m de haut environ, recouvrement environ 40%) est dominée par *Neosloetiopsis kamerunensis.* Citons encore *Sterculia tragacantha, Cola cariceafolia, Hugonia planchoni, Diospyros monbuttensis, Dichapetalum guineense*, etc. Le sol est très partiellement recouvert par *Geophila uniflora, Streptogyne gerontogea* et *Olyra latifolia.*

[1] On est en droit de se demander si *Ceiba pentandra* est vraiment une espèce de forêt primaire. Nous avons eu, par exemple, l'occasion de visiter dans la région de Gregbeu entre Daloa et Duékué une très belle forêt dense semidécidue certainement primaire: le fromager en était absent.

La quantité de la litière sur le sol varie suivant l'époque de l'année. Assez abondante à la saison sèche, elle disparaît complètement et rapidement pendant la saison des pluies.

Le profil du sol permet de distinguer un premier horizon argilo-sableux de terre fine humifère jusqu'à 20 cm, puis il y a passage à un horizon gravillonnaire de couleur ocre.

– *Parcelle Fd2*

Situation: surface plane, très légèrement en contre-bas par rapport à la surface générale du terrain (5 à 10 cm)

Cette parcelle est dominée par un grand *Ceiba pentandra*, un *Chrysophyllum giganteum* et deux *Triplochiton scleroxylon*. Leurs couronnes déterminent une strate assez dense en saison humide. Recouvrement 50%. Le sous-bois est ici aussi dominé par le *Neosloetiopsis kamerunensis* (strate arbustive, recouvrement 40%). Signalons dans cette strate la remarquable Rubiacée *Schumanniophyton problematicum*. Le sol est pratiquement nu. Nous avons noté la présence de quelques *Geophila uniflora*.

Le profil du sol n'a pas montré une grande différence avec celui observé en Fd1, si ce n'est une épaisseur de terre fine humifère un peu supérieure (40 cm environ). Pendant la saison des pluies, le sol est légèrement inondé.

4. Station 4: savane guinéenne ou préforestière

a) La savane de Lamto

Cette savane se trouve presque à la pointe du V baoulé. Nous avons choisi cet endroit à cause de la présence de la station de recherches écologiques de Lamto, où de nombreuses études concernant l'écologie qualitative et surtout quantitative sont poursuivies depuis plusieurs années. Outre le fait que les résultats de nos expériences peuvent contribuer à une meilleure connaissance du milieu et compléter les travaux d'autres chercheurs, ce choix s'est révélé judicieux pour une autre raison: en effet, nous avons pu profiter de divers aménagements dont le plus intéressant consiste dans la mise en défense contre le feu annuel d'une zone de savane assez importante.

La savane de Lamto (5°02′ de longitude ouest et 6°13′ de latitude nord, station) fait partie de la savane guinéenne, soit la savane se développant sous un climat tropical encore humide. La température est constamment élevée et les variations saisonnières sont faibles. Les moyennes journalières sont de 24 à 30° en saison sèche, de 25 à 28° en saison humide. En pleine saison sèche, les minimums journaliers varient entre 14 et 19° et les maximums entre 36 et 39°. En pleine saison des pluies, les minimums sont compris entre 20 et 23° et les maximums entre 30 et 33°. La moyenne pluviométrique des années 1962 à 1966 est de 1390 mm, mais l'on voit (tableau page 36) que la répartition des pluies

au cours de l'année ainsi que la pluviosité annuelle sont sujettes à de fortes variations.

Mois — Années	1962	1963	1964	1965	1966
Janvier	–	–	0	0,4	0
Février	–	–	21,8	72,0	57,7
Mars	–	–	134,6	99,3	222,0
Avril	–	–	139,3	211,0	269,0
Mai	–	–	168,6	138,8	186,0
Juin	–	–	314,4	145,8	180,0
Juillet	–	–	47,6	69,8	337,0
Août	–	–	11,6	54,0	105,0
Septembre	–	–	35,1	93,0	83,0
Octobre	–	–	25,8	137,4	76,0
Novembre	–	–	115,0	56,0	42,0
Décembre	–	–	111,5	1,4	3,0
Total	1521	1657	1138	1078	1559
Moyenne annuelle sur 5 ans					1390

Le degré hydrométrique de l'air, résultante de la température et des pluies, varie suivant l'heure et la saison. En saison sèche, il peut être très faible (10 à 20) aux heures les plus chaudes de la journée. Mais l'humidité redevient très forte pendant la nuit, produisant des condensations nocturnes (rosée). En pleine saison des pluies, le degré hygrométrique reste constamment voisin de la saturation et ne descend guère en dessous de 70 à 80 au milieu de la journée, lorsqu'il ne pleut pas. L'humidité de l'air reste élevée le jour, même pendant la petite saison sèche (août) et pendant le premier mois de la grande saison sèche (novembre). Ces valeurs sont données par LAMOTTE (1967).

Le feu est le seul facteur anthropique influençant ce milieu. Son rôle est déterminant, mais à part cette intervention, l'homme ne modifie pas la savane. Ses cultures sont toujours établies au dépens des groupements forestiers (îlots de forêts, forêts-galeries).

La savane de Lamto est située sur un plateau dominant le fleuve Bandama à l'ouest. Le sous-sol est constitué par des roches cristallines précambriennes. Des blocs de granit de taille variable, souvent en amoncellements, contribuent à l'aspect pittoresque de cette savane. Les sols qui, malgré ces pointements de roches, peuvent être assez profonds ont été classés en majorité dans les sols ferrugineux tropicaux[1]. Très sableux, ils sont pauvres en éléments fins. DELMAS

[1] RIOU (1961) qui a étudié les sols de cette région décrit le profil typique suivant:

1° horizon supérieur sableux
2° couche de gravillon
3° granite altéré

D'où une séparation nette entre les deux horizons supérieurs et la roche altérée qui n'a pas donné d'arène sableuse. Ce fait anormal indiquerait, d'après l'auteur, que les gravillons ont

(1966–1967) a montré leur grande pauvreté chimique et leur faible teneur en matière organique. Dans les zones bien drainées, le rapport C/N est voisin de 15. Il peut être plus élevé dans les zones temporairement détrempées. Ces dernières zones se rencontrent surtout en bas de pentes à la lisière des petites galeries forestières bordant les «marigots». Des étendues de sol hydromorphe en saison des pluies se trouvent également sur le plateau dans les zones planes et légèrement déprimées. Mais ailleurs, les sols sont généralement bien drainés. Un type particulier de sol qui ne couvre pas de grandes surfaces est constitué par les terres noires. Ce sont des sols très argileux et qui, même en situation de pente, restent engorgés par l'eau à la saison des pluies. Dérivants de roches basiques (amphibolite), ils ont une richesse chimique assez grande (DELMAS 1966–1967). Les sols de la forêt-galerie du Bandama sont soit des sables soit un sol limoneux-argileux sur une faible profondeur. Ces sols sont périodiquement submergés; limon et argile sont dus à la sédimentation des eaux boueuses de la crue annuelle.

La végétation dominante de cette savane a été classée par ADJANOHOUN (1964) dans la sous-association à *Loudetia simplex* de l'association à *Brachiara brachylopha*. C'est, selon ADJANOHOUN: «une savane herbeuse vigoureuse dans laquelle l'élément arbustif, à l'exception des rôniers, est plus ou moins disséminé». Les palmiers rôniers *(Borassus aethiopum)* sont particulièrement nombreux et donnent à cette savane une physionomie de palmeraie très particulière. Les rôniers poussent partout, sur le plateau, sur les pentes ou dans les bas-fonds, sur sol drainé ou sol présentant une hydromorphie temporaire. Ce sont pratiquement les seuls arbres de cette savane, si l'on excepte les arbres des îlots forestiers et des galeries le long des marigots. Les autres végétaux ligneux savanicoles (genres *Crossopterix*, *Bridelia*, *Piliostigma*, *Cussonia*, *Ficus*, etc.) ne sont au plus que de grands arbustes. Sur les sols drainés de plateau ou de pente, la strate graminéenne supérieure est luxuriante, dont la hauteur varie entre 1,50 et 3 m; le recouvrement est de 80%. Elle est avant tout constituée par de grandes Andropogonées *(Hyparrhenia diplandra, H. dissoluta, H. rufa, H. chrysargyrea, Andropogon pseudapricus)*. La strate herbacée inférieure (hauteur variant entre 0,70 et 1,20 m, recouvrement atteignant 100%) comprend la plupart des thérophytes, géophytes et chaméphytes de l'association. L'espèce caractéristique donnant son nom à l'association n'est pas quantitativement importante, bien que répandue partout *(Brachiaria brachylopha)*. *Loudetia simplex*, partout abondant, domine par endroits d'une manière presque absolue. A Lamto, ce fait s'observe partout sur des sols présentant une hydromorphie temporaire et parfois aussi sur des sols peu profonds, ce qui cadre mieux avec l'opinion d'ADJANOHOUN qui assigne à *L. simplex* les endroits arides. En fait, à

recouvert la roche préalablement décapée. Des éléments roulés ont également été trouvés. Ces faits permettent de supposer l'existence antérieure d'un climat plus sec, accompagné d'une érosion éolienne ainsi que l'action d'eaux courantes et d'un processus biochimique d'altération, toujours d'après RIOU. Ces sols sont plutôt des sols ferrugineux tropicaux lessivés que des ferrisols.

Lamto, cette graminée paraît surtout apte à s'imposer sur les sols les plus pauvres ou présentant les conditions les plus défavorables.

Après les feux, qui surviennent généralement vers la mi-janvier, il est très intéressant de suivre la reconstitution de la strate herbacée. Tout d'abord, on voit qu'entre les souches des grandes Andropogonées, le sol est nu sur une surface de plus de 60%. Rapidement apparaissent des géophytes bulbeux ou rhyzomateux de petite taille *(Cyperus obtusiflorus, Bulbostylis aphyllanthoides, Curculigo pilosa, Imperata cylindrica)* qui profitent de la lumière pour fleurir (les inflorescences apparaissent souvent avant les feuilles), cela même en l'absence de pluies. Puis, d'avril à juin, la croissance de la végétation est rapide (grande saison des pluies). A cette époque débute la floraison des thérophytes qui se poursuit en juillet-août – petite saison sèche (nombreuses légumineuses: *Tephrosia bracteoleata, T. elegans, Cassia mimosoides, Indigofera pulcher*, etc.). Avec le retour des pluies, la strate atteint son développement maximum (petite saison des pluies). *Loudetia simplex* fleurit, suivie des grandes Andropogonées dont la floraison plus tardive n'a guère lieu avant octobre. En novembre, les plantes finissent de mûrir et de disséminer leurs graines, puis se dessèchent.

Dans la savane à grandes Andropogonées, d'après ROLAND (1967), celles-ci représentent un optimum de végétation, soit 70 à 90% du poids de la strate, le poids total de cette dernière atteignant un peu plus de 2 kg au mètre carré. Dans la savane à *Loudetia simplex*, cette espèce représente à elle seule 65 à 70% du poids de la couverture qui est très homogène. Le poids total de celle-ci est toujours inférieur à 2 kg au mètre carré.

On remarque que certains secteurs de savane se différencient d'autre part par leur densité en arbustes savanicoles. Un sol profond bien drainé, mais relativement frais, semble les favoriser. Nous avons tenu compte de ces différences dans l'établissement de nos parcelles.

Nous avons également choisi dans cette région une parcelle dans un îlot forestier isolé en pleine savane. Ce genre de bosquets ainsi que les forêts-galeries des petits cours d'eau et du Bandama sont des formes spécialisées de la forêt semidécidue relativement pauvre en espèces.

b) Parcelles Sg 1, Sg 2, ..., Sg 8

– *Parcelle Sg 1*

Situation: sur le plateau, surface pratiquement plane

Cette parcelle a été établie dans un secteur où les arbustes savanicoles sont nombreux. La strate herbacée n'en est pas réduite pour autant. Au contraire, elle est très vigoureuse. Ce secteur représente bien cette savane dans son aspect le plus riche et le plus varié. Il est à chaque saison sèche régulièrement parcouru par le feu. Sg 1 est dominée par un grand rônier. On note également la présence d'un grand exemplaire de *Cussonia barteri* (5 à 6 m de haut), de *Bridelia ferruginea*, de *Piliostigma thonningii*, de *Crossopterix februfiga* et d'un jeune *Ficus*

vogelii. Les grandes Andropogonées sont bien représentées et leur taille maximum dépasse 2 m de haut. La présence de plantes telles qu'*Aframomun latifolium* et *Schizachyrium phatyphyllum* dénotent un sol relativement frais.

Un trou creusé jusqu'à 1 m 20 à cet emplacement a permis d'établir le profil suivant:

De 0 à 40 cm, horizon de terre fine, humifère, de couleur gris-noirâtre, nombreuses racines de graminées.

De 40 cm à 1 m 20, passage net à un horizon ocre, sableux, contenant d'assez nombreux cailloux et gravillons, quartz, qui augmentent avec la profondeur. Le sol devient plus rouge en profondeur.

- *Parcelle Sg2*

Situation: sur le plateau, pente très faible, environ 4%, orientée vers le sud-ouest

Cette parcelle se trouve dans la zone mise à l'abri du feu depuis 1962. Jusqu'en 1966, on n'a pas noté d'apparition d'espèces forestières, à l'exception d'une plantule de fromager *(Ceiba pentandra)* découverte à fin 1966. Mais à proximité on notait, dès 1964, l'apparition de nombreux jeunes fromagers et de plantes telles que *Microglossa volubilis*.

Les arbustes savanicoles présents *(Piliostigma thonningii* et *Bridelia ferruginea)* paraissent plutôt favorisés par l'absence de feu. Par contre, *Cochlospernum planchonii*, pyrophyte typique, s'étiole. Les grandes Andropogonées ont également une vitalité diminuée et leurs touffes perdent de leur individualité. Le sol est encombré d'une litière constituée par les chaumes desséchées qui ne disparaissent pas complètement durant la saison des pluies. Cette surcharge de matériel combustible a du reste favorisé le feu accidentel de janvier 1967, qui a été très violent et a entraîné d'importants dégâts matériels dont la perte d'une grande case.

- *Parcelle Sg3*

Situation: pente faible, d'environ 5%. Exposition sud-ouest

Cette parcelle est régulièrement parcourue par les feux. Les végétaux ligneux se réduisent à quelques pieds de *Cochlospermum planchonii*. La strate herbacée, composée d'*Hyparrhenia*, est un peu moins luxuriante que dans la parcelle Sg1. Un trou creusé jusqu'à 1 m 20 a permis d'établir un profil très semblable à celui de la parcelle Sg1, mais l'horizon humifère est plus mince, environ 25 cm. Des cailloux et gravillons y sont plus nombreux. On note tout près de la parcelle, émergeant du sol, plusieurs petits blocs de granit.

- *Parcelle Sg4*

Situation: plateau, très faible pente

L'aspect de cette parcelle est très semblable à celui de la précédente, mais Sg4 se trouve dans la zone protégée du feu. Le sol étant moins profond et l'aridité du milieu plus grande, la protection contre le feu n'a pas entraîné de grands

changements dans la végétation, si ce n'est une baisse visible de la vitalité des *Hyparrhenia*. L'accumulation de la litière est moins importante qu'en Sg2. L'élément ligneux, quelques pieds de *Cochlospermum planchonii* et un exemplaire de *Bridelia ferruginea* restent chétifs.

Le profil du sol est en tout point semblable à celui de la parcelle précédemment décrite.

– *Parcelle Sg5*

Situation: sur le plateau. Surface plane. Zone légèrement déprimée où l'eau affleure en saison des pluies. A proximité se trouvent de petites dépressions occupées par l'association à *Loudetia phragmitoides*

La végétation de cette parcelle est constituée presque exclusivement par *Loudetia simplex*, qui forme une strate homogène haute de 1 m 10 au maximum. Au-dessus, *Hyparrhenia diplandra* et quelques touffes d'*Andropogon pseudapricus* s'élèvent jusqu'à 2 m. Les légumineuses sont pratiquement absentes, à part une espèce grimpante.

Cette parcelle est parcourue chaque année par le feu, mais, comme toutes les zones où domine le *Loudetia*, elle brûle assez mal.

Le sol est noir en surface, et ceci jusque vers 30 cm de profondeur, d'où l'on passe dans un horizon jaunâtre très sableux, mais dépourvu de cailloux et de gravillons.

– *Parcelle Sg6*

Situation: pente assez forte, environ 15%, orientation sud-ouest

Cette parcelle n'est donnée qu'à titre indicatif, puisqu'elle ne fut suivie que pendant quelques mois en 1964. Elle est située sur les terres noires dont la richesse chimique potentielle a été décrite par DELMAS. Le sol reste engorgé d'eau durant toute la saison pluvieuse, ceci surtout en profondeur. *Loudetia simplex* est, comme dans la parcelle précédente, la graminée dominante, mais d'une façon un peu moins absolue. *Hyparrhenia diplandra* est assez abondant. On remarque la présence d'une jolie orchidée, *Eulophia involucrata*, et d'éléments ligneux de petite taille. Cette parcelle est brûlée chaque année.

– *Parcelle Sg7*

Situation: sur le plateau. Surface plane

Cette parcelle a été délimitée à l'intérieur d'un îlot forestier surnommé localement le «bosquet aux cynos» (cynocéphales = singes). Ce bosquet, de quelques centaines de mètres carrés, est complètement entouré par la savane. Nous y avons relevé, entre autres, les arbres suivants: *Cola cordifolia*, *Ceiba pentandra*, *Erythrophleum guineense*, *Milletia chrysophylla*, *Albizia sassa*, *Fagara xanthoxyloides*, *Elaeis guineensis*, etc.

On note aussi la présence de plusieurs lianes *(Tetracera leiocarpa*, *Paullinia pinnata)*, d'arbustes *(Leea guineensis*, *Olax subscorpioides)* et de quelques herbacées comme *Aspilia rudis*.

Ces plantes sont, soit des espèces de savane que l'on trouve dans les galeries forestières et les endroits frais, soit des expèces de la forêt semidécidue. Sur les bords du bosquet, on retrouve les arbustes savanicoles, surtout *Bridelia ferruginea* et *Nauclea latifolia*, qui forment un anneau protecteur. Malgré cela, nous avons eu la surprise, en janvier 1965, de voir le feu pénétrer jusqu'au centre du bosquet et consumer totalement la litière de feuilles sèches. Les arbres et les lianes de grande taille n'ont pas souffert, mais la végétation plus basse a été sérieusement touchée. Il est difficile de se prononcer sur les causes de la naissance ou du maintien d'un pareil bosquet au milieu de la savane.

Le profil du sol montre un horizon superficiel de terre fine, humifère, de 30 à 40 cm de profondeur. Sa couleur est beige, ce qui la distingue de l'horizon correspondant, de couleur noirâtre, des sols de la savane. En dessous, on passe à un horizon ocre, argileux-sableux. Le nombre des cailloux et des gravillons augmente avec la profondeur, sans toutefois former une couche compacte.

– *Parcelle Sg8*

Situation: dans la forêt-galerie du Bandama. Surface presque plane
Une moitié de la parcelle se trouve à un niveau inférieur de quelques centimètres par rapport à l'autre. Comme presque partout dans la forêt-galerie du Bandama, un arbre de petite taille domine. Il s'agit d'un *Lasiodiscus*, dont nous n'avons pu déterminer l'espèce[1]. Une grande partie de l'année, le sol est complètement nu. Pendant la période humide, on note l'apparition de quelques jolies *Acanthacées*.

Le sol, très compact, est tout d'abord argilo-limoneux sur environ 30 cm de profondeur, pour devenir ensuite essentiellement sableux. En septembre, les eaux du fleuve recouvrent en général pendant quelques semaines Sg8. La crue du fleuve varie d'une année à l'autre. En 1964, la nappe d'eau atteignait 30 cm de hauteur. En 1965, seule la moitié de la parcelle a été recouverte.

5. Station 5: savane prélagunaire

a) La savane de Dabou

La présence insolite de cette savane et les causes possibles de son existence sous un climat que l'on peut encore qualifier de biologiquement équatorial, ont déjà été évoquées (cf. pp. 23 à 41).

La carte climatologique d'ELDIN et de DAUDET 1968 et la carte de la végétation (carte n° 3) montrent amplement que les forêts denses peuvent se développer sous un climat nettement plus aride.

Si la nature sablonneuse du sol peut, dans une certaine mesure, expliquer le maintien de cette savane, il faut cependant considérer que la plus grande partie

[1] D'après GUILLAUMET (communication personnelle), la forêt-galerie du Bandama abriterait au moins trois *Lasiodiscus*, à savoir: *L. mannii*, *L. mildfraedii* et *L. fasciculiflorus*.

des sables tertiaires est recouverte par la forêt. Les pédologues LENEUF et AUBERT (1956) ont montré qu'une différenciation des sols sur la formation des sables tertiaires n'était pas à l'origine de ces savanes. La seule différence importante, entre sol de forêt et sol de savane, concerne l'évolution différente de la matière organique. Différence particulièrement importante pour nous, mais il s'agit d'un effet et non d'une cause. Le sol est toujours sablonneux (argile + limon ≅ 20%, sable fin + sable grossier = 80%), très perméable, très pauvre en bases échangeables, en carbone (0,153 à 1,150%) et en azote (0,033 à 0,109%). Le rapport C/N est élevé et peut atteindre 20 (grande différence avec les sols de forêt).

Cette savane et les autres savanes lagunaires ont fait l'objet d'une étude détaillée d'ADJANOHOUN (1962). La végétation de nos trois parcelles, situées entre les villages de Yassap et de Youhouli (latitude sud 5°28′, longitude ouest 4°27′) fait partie de la sous-association à *Loudetia ambiens* de l'association à *Brachiaria brachylopha* décrite par l'auteur cité précédemment.

La différence dans l'aspect de cette savane, par rapport à la savane de Lamto (station 4), tient en premier lieu à la grande rareté des arbres et arbustes savanicoles. Seuls *Bridelia ferruginea*, *Nauclea latifolia* et *Ficus capensis* sont présents, mais toujours très dispersés. Les palmiers rôniers *(Borassus aithiopum)* sont présents, mais leur densité n'est pas très élevée à cet endroit. La strate graminéenne est dominée à peu de chose près par les mêmes espèces que celles rencontrées plus au nord (grandes Andropogonées) sur sol drainé. Dans notre secteur, *Loudetia ambiens*, qui différencie la sous-association, est également très abondante. Elle forme avec les espèces citées plus haut la strate herbacée supérieure, dont le recouvrement atteint 80% à l'optimum de végétation et la hauteur environ 2 m. *Brachiaria brachylopha* forme avec *Bulbostylis aphyllanthoides*, *Panicum fulgens*, *Schizachyrium platyphyllum* et quelques autres espèces la strate herbacée inférieure, qui atteint 0,70 m de haut et un recouvrement de 100%. Les légumineuses thérophytes *(Indigofera pulchra*, *I. dendroides*, *Cassia mimosoides*, *Eriosema glomeratum)* prennent une place importante à certaines époques de l'année (juin à août). Ajoutons encore que nos parcelles sont régulièrement brûlées, parfois même deux fois par an.

b) Parcelles Sl1, Sl2, Sl3

– *Parcelle Sl1*

Situation: au sommet d'une petite colline. Faible pente, environ 4% vers le nord

La strate graminéenne n'est jamais très fournie, ce qui s'explique par l'aridité du sol. *Loudetia ambiens* et les *Hyparrhenia dissoluta* et *chrysargyrea* dominent largement. Les légumineuses thérophytes ne sont jamais très abondantes. Il n'y a pas de rôniers sur notre parcelle, mais quelques-uns dans les environs, et pas du tout d'arbustes.

Le sol paraît subir une érosion assez intense. Il est de couleur ocre dès la surface, où l'on remarque la présence de quelques petits gravillons ferrugineux. A environ 30 cm de profondeur, on passe à un horizon argileux-sableux toujours ocre, mais plus clair.

– *Parcelle Sl2*

Situation: pente de 6% environ

La végétation est plus fournie que dans la parcelle précédente. On note la présence de trois arbustes (deux *Bridelia ferruginea*, un *Ficus capensis)* en bordure de la parcelle. La strate herbacée est dense, sa hauteur dépasse légèrement 2 m à l'optimum de la végétation. *Loudetia ambiens* domine, puis viennent les grandes Andropogonées *(Hyparrhenia dissoluta, H. chrysargyrea, Andropogon pseudapricus)*. Les légumineuses thérophytes prennent une place assez importante au moment de leur optimum de végétation (juillet), mais se dessèchent rapidement pendant la petite saison sèche. Près des arbustes, on note la présence de *Schizachyrium platyphyllum* qui indique un sol plus frais.

Le sol est caractérisé par la présence d'un horizon gris superficiel de 10 à 15 cm de profondeur où se concentrent les racines des graminées. A partir de 15 cm, on passe à un horizon brun-ocre, sablo-argileux, devenant à partir de 30 à 40 cm franchement ocre.

– *Parcelle Sl3*

Situation: fond d'un petit vallon. Surface plane

Les grandes Andropogonées dominent au dépens de *Loudetia ambiens*. La grande abondance d'*Imperata cylindrica* est aussi caractéristique de cette parcelle. Les légumineuses thérophytes sont, par contre, relativement rares. Dans la strate herbacée inférieure, *Schizachyrium platyphyllum* est assez répandu. Le profil du sol est très semblable à celui décrit dans la parcelle précédente. La couleur plus foncée de l'horizon superficiel indique une teneur en matière organique un peu plus élevée. Malgré sa position topographique, le sol est toujours bien drainé, comme en témoignent nos mesures.

6. Station 6: terrains de culture et végétation secondaire

a) Cultures vivrières et végétation secondaire près d'Adiopo-Doumé

Pour des raisons de commodité, ces parcelles furent choisies à proximité d'Adiopo-Doumé. Les conditions climatiques et pédologiques sont presque identiques à celles décrites pour la forêt du Banco (station 1). Une forêt de ce type devait recouvrir primitivement toute la région. Nos parcelles, qui se trouvent en général dans un paysage de plateaux ou de faible pente, ont un sol plus sablonneux que celui rencontré sous la forêt du Banco. Les travaux agricoles, en provoquant la dispersion des colloïdes, accentuent encore ce caractère sablonneux.

L'agriculture indigène peut se diviser en deux catégories: une agriculture de produits d'exportation (café, cacao) et une agriculture vivrière (manioc, igname, maïs). A ces deux catégories, il conviendrait encore d'ajouter une agriculture de cueillettes dont le principal produit est la noix de palme. Le palmier à huile *(Elaeis guineensis)* pousse très bien dans ces sols sablonneux, grâce à son enracinement profond[1].

L'agriculture vivrière qui nous intéresse plus particulièrement ici est une agriculture nomade[2]. Les cultures sont établies aux dépens d'une forêt secondaire plus ou moins ancienne. L'exploitation du sol se poursuit au même endroit pendant deux à trois ans en moyenne, puis le terrain est abandonné à la jachère et le cycle reommencera après quelques années. Dans cette région, il ne semble pas que des cycles de culture très stricts soient observés. Il règne actuellement une certaine anarchie, des champs pouvant être abandonnés après une année déjà, alors que d'autres sont cultivés pendant quatre années consécutives. Il est probable que le désordre constaté dans l'exploitation du sol ait une origine récente et soit dû à l'influence de la civilisation européenne et au développement des cultures d'exportation. L'impossibilité de prévoir le sort d'un terrain donné a passablement handicapé nos expériences. Certaines parcelles ont dû être abandonnées en cours d'étude, car nous ne pouvions obtenir que nos échantillons mis à incuber sur place ne soient pas dérangés.

La principale culture vivrière est celle du manioc *(Manihot utilissima)* dont il existe plusieurs variétés[3] et qui forme en Basse-Côte-d'Ivoire la base de l'alimentation. Plusieurs autres espèces sont cultivées, parmi lesquelles il faut citer les ignames *(Dioscorea esp.)*, le maïs *(Zea mais)*, la banane plantain *(Musa sp.)*, le gombo *(Hibiscus esculentus)*. Cette dernière plante se trouve plutôt dans les cultures potagères établies généralement près des villages. Ces cultures potagères sont très variées: piment, tomates, aubergines, etc. Un mode de culture bien africain est le mélange des espèces sur le même terrain. Le cas le plus courant est celui de la culture du maïs[4] semé entre les buttes réservées aux plantes à tubercule, mais dans les jardins du type potager on peut voir jusqu'à quatre ou cinq plantes différentes dans moins d'un mètre carré.

Les défrichements ont lieu à la fin de la saison sèche. La végétation est coupée à la machette, laissée séchée sur place puis incendiée. La plupart des

[1] L'homme, dans certains secteurs, a systématiquement favorisé les semis naturels d'*Elaeis*, ce qui donne des palmeraies qui servent souvent d'ombrage à des plantations, de café le plus souvent.

[2] Terme peut-être pas très heureux, nomade évoquant une idée de vastes espaces en français, mais employé par la FAO, et qui correspond au terme anglais shifting cultivation.

[3] Notamment des maniocs «doux» dont il n'est pas besoin d'extraire l'acide prussique avant la consommation.

[4] La culture du maïs a pris ces dernières années une très grande extension.

[5] Nous décrivons ici ce qui se passe aux environs d'Adiopo-Doumé où, en général, les grands arbres ont déjà disparu depuis plusieurs années. En cas de défrichement d'une véritable forêt, les gros arbres ne sont, le plus souvent, pas abattus mais simplement tués par le feu. Les troncs morts peuvent alors subsister pendant un temps assez long.

souches des arbres et des arbustes ne sont pas arrachées[5]. Le sol est ensuite travaillé superficiellement à la houe et le plus souvent butté. Les principales plantations ont lieu au début de la saison des pluies. Les cultures les plus exigeantes, comme celle de l'igname, sont entreprises directement après le premier défrichement. Les années suivantes étant consacrées à des plantes plus accommodantes. La dernière est presque toujours celle du manioc. Les racines sont alors récoltées pendant un temps assez long, mais cela n'entraîne souvent pas la mort de la plante. Quand la production baisse, le champ est abandonné au recrû forestier, au milieu duquel les plantes de manioc peuvent subsister longtemps. Les jachères ont par la suite des durées très variables. A proximité des villages, elles ont tendance à être plus courtes que dans les endroits moins facilement accessibles. Leur durée peut varier entre trois et vingt ans, d'où des aspects bien différents de la végétation secondaire dont nous verrons quelques exemples dans la description des parcelles.

Au point de vue du maintien de la fertilité du sol, ces pratiques agricoles, sans être conservatoires, sont probablement les mieux adaptées aux conditions du pays. Des productions vivrières plus fortes ne sont guère concevables sans des apports d'engrais minéraux ou organiques. L'avantage de ce système primitif réside dans le fait que le sol reste à découvert pendant un temps relativement court. Après le défrichement initial, les plantes cultivées, les rudérales, et les rejets de souches protègent très rapidement le sol. Enfin, lors de la récolte, qui n'a généralement pas lieu en une fois (le plus souvent, l'indigène se contente de prendre ce dont il a besoin au jour le jour), seule une partie de la plante cultivée est retirée du milieu. Mais, évidemment, les rendements sont très faibles et ne sont compatibles qu'avec une population peu dense.

b) Parcelles Vs1, Vs2, ..., Vs6

– *Parcelle Vs1*

Situation: plateau, surface plane

Cette parcelle a été choisie à l'intérieur d'une forêt secondaire, située sur la concession de l'ORSTOM, dont l'âge peut être estimé à trente ans environ. Les arbres ont en moyenne de 20 à 25 m de haut. Les palmiers à huile *(Elaeis guineensis)* sont particulièrement abondants. Sur la parcelle, on trouve encore *Uapaca esculenta*, *Alstonia congensis*, *Baphia nitida*. Les couronnes de ces arbres forment une strate assez dense et régulière. Son recouvrement est de l'ordre de 50%. Parmi les arbustes, du sous-bois (strate de 6 m de haut environ, recouvrement 40%), il faut signaler *Heisteria parviflora*, une des caractéristiques des forêts à *Turraeanthus (Turraeantho-Hesterietum)*. Plusieurs autres arbustes présents dans la forêt du Banco (station 1) se retrouvent ici: *Microdesmis puberula*, *Baphia nitida*, etc. La strate herbacée est pratiquement inexistante. La Marantacée *Thaumatococcus daniellii*, si abondante dans les brousses secondaires récentes, n'existe plus ici.

Le sol montre un profil très semblable à ceux observés au Banco. La quantité de litière varie, bien entendu, suivant la saison, mais elle est, de toute façon,

très rapidement décomposée. Les premiers centimètres du sol sont très organiques, puis l'on trouve un horizon brun assez foncé, sablo-argileux, jusque vers 30 à 40 cm, où progressivement le sol devient plus clair (ocre-rougeâtre) et un peu plus argileux.

– *Parcelle Vs2*

Situation: fond d'un petit talweg sec, surface plane. Territoire du village d'Adiopo-Doumé

Il est difficile de préciser l'âge de la végétation de cette parcelle. Certains arbres sont assez gros: Colatiers *(Cola nitida)*, Irokos *(Chlorophora excelsa)*, mais ces arbres ont certainement été respectés lors du dernier défrichement. La couronne de ces arbres forme une strate irrégulière et pas très dense (recouvrement 15% environ). La végétation basse (2 m de haut environ) est formée presque exclusivement par la Marantacée *Thaumatococcus daniellii*. Le fourré est très dense, un recouvrement de 100%. Lors de notre dernier prélèvement, en janvier 1966, ce terrain avait été défriché.

Le profil du sol n'a rien de très particulier, malgré la situation de la parcelle, le sol est toujours bien drainé.

– *Parcelle Vs3*

Situation: plateau, terrain plat. Territoire du village de Niangon-Adjamé

La végétation de cette parcelle faisait partie, à l'origine, d'un fourré de végétation secondaire, presque impénétrable, atteignant par place 8 m de haut et riche en espèces épineuses *(Macaranga barteri, Bridelia micrantha, Ancistrophyllum secundiflorum)* et en lianes (Hypocrateacées spec., *Smilax spec.*, *Adenia spec.*). Citons encore, parmi les arbustes et petits arbres: *Anthocleista nobilis*, *Alchornea cordifolia*, *Baphia nitida*, *Vernonia conferta*, *Rauwolfia vomitoria*, *Albizzia glaberrima*, *Paullinia pinnata* et enfin *Manihot utilissima*. Parmi les herbacées, on relevait surtout *Thaumatococcus daniellii*. Au sein d'un tel fourré, il n'est pas possible de déceler une stratification, le sol est couvert à plus de 100%. Ce terrain, selon les dires des Africains, était en jachère depuis dix ans. Il est intéressant de relever la persistance du manioc.

En février 1965, la végétation de cette parcelle a été coupée puis, une fois sèche, brûlée. Le sol a été ensuite travaillé superficiellement à la houe et légèrement butté (mars-avril 1965). Dans chaque butte, il a été piqué une bouture de manioc. Du maïs était semé dans les interlignes et s'est développé très rapidement (récolte en juin). Par la suite, le manioc s'est fortement développé. En janvier 1966, cette plante était toujours vigoureuse.

Dans le fourré, le sol montrait en surface une certaine accumulation de matière organique (2 cm d'épaisseur environ). Cette structure a bien entendu été détruite par le travail du sol.

– *Parcelle Vs4*

Situation: à quelques mètres de la parcelle précédente

Lors du défrichement, en février 1965, de la parcelle précédente, seule une partie du fourré dont elle faisait partie a été détruite. Nous avons donc établi tout à côté une seconde parcelle, là où la végétation n'avait pas été touchée, ce qui nous a permis de suivre, en 1965 également, la production d'azote minéral dans ce type de végétation secondaire. La végétation est en tous points semblable à celle qui a été décrite dans la parcelle précédente.

– *Parcelle Vs5*

Situation: plateau, surface plane. A proximité des deux parcelles précédentes

Cette parcelle a été défrichée pendant la saison sèche de 1964 (février-mars). La végétation initiale devait être tout à fait semblable à celle décrite en Vs3. Le défrichement a été fait soigneusement. La plupart des souches ont été arrachées ou soigneusement tuées par le feu. Le sol superficiel a été rassemblé en grosses buttes de 40 à 50 cm de haut, séparées les unes des autres de 1 m environ.

Au début d'avril 1964, un tubercule d'igname *(Dioscorea alata)* a été enfoui dans chaque butte et du maïs semé dans les interlignes. Pendant la croissance de l'igname, le terrain a été régulièrement débarrassé des rudérales. En fin septembre 1964, avant que l'igname soit récolté, des boutures de manioc ont été plantées au bord des buttes. En 1965 (février), il n'y a plus trace d'igname mais le manioc s'est bien développé. Il a atteint plus de 3 m de haut à la fin de la petite saison sèche de 1965 (août). Par la suite, une récolte progressive des racines a commencé. La culture s'est éclaircie, les rudérales et les plantes forestières ont commencé leur envahissement *(Palissota hirsuta, Momordica foetida, Microdesmis keayana, Ipomea digitata,* etc.*)*.

– *Parcelle Vs6*

Situation: sommet d'une côte. Pente 10% environ. Territoire du village d'Adiopo-Doumé

Cette parcelle, située sur un terrain relativement proche du village d'Adiopo-Doumé (600 m environ), a servi avant tout de potager. Le terrain était débroussé pendant la saison sèche de 1964 (février-mars). La végétation initiale consistait en une végétation secondaire (jachère), vieille de 5 à 6 ans environ. Le défrichement a été exécuté assez soigneusement et, en 1964, le terrain a été relativement bien entretenu et gardé libre de rudérales. Nous avons relevé successivement ou simultanément, sur cette parcelle, les plantes cultivées suivantes: maïs, igname *(D.alata)*, piment *(Capsicum frutescens)*, tomate, *Solanum spec.*, gombo *(Hibiscus esculentus)* et même canne à sucre *(Saccharum officinarum)*, citronnelle *(Cimbopogon citratus)*, sans oublier quelques pieds de manioc. La culture principale, en 1964, a été celle de l'igname, pour laquelle le sol a été fortement butté, les autres plantes se développant entre ou sur les flancs des buttes. En 1965, ce terrain a été passablement abandonné. Seuls les piments ont continué à produire. A la fin de 1965, début 1966, la parcelle paraissait totalement abandonnée, mais une plantation de manioc était envisagée. La parcelle

était alors très envahie par les rudérales et les plantes forestières: *Momordica foetida*, *Dissotis rotundifolia*, *Ipomea digitata*, *Thaumatococcus daniellii*, *Blighia sapida*, et les rejets de souches: *Sterculia tragacantha*, *Spondias mombin*, *Rauwolfia vomitoria*, *Terminalia ivorensis*, *Alchornea cordifolia*.

Photo 1
Forêt du Banco.
Les épiphytes et les lianes sont abondants

Photo 2
Forêt de Yapo. Les contreforts du Parkia bicolor de la parcelle Fa 1

Photo 3
Forêt dense humide semidécidue en saison sèche (forêt près de Gregbeu). Les grands arbres ont perdu leur feuillage, ce qui permet de distinguer les touffes de la fougère épiphyte *Platycerium angolense*

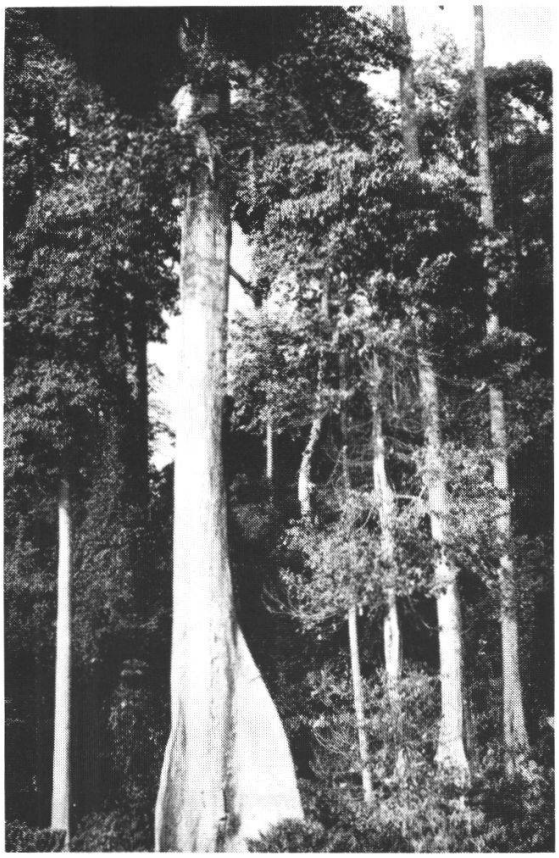


Photo 4
Forêt dense humide semidécidue en saison humide. Le gros tronc en premier plan est celui d'un *Samba Triplochiton scleroxylon*

Photo 5
Savane de Lamto, station 4, parcelle Sg2. Le petit arbre au centre (2e plan) est un *Cussonia barteri*

Photo 6
Savane de Lamto, station 4, parcelle Sg6. Zone à dominante de *Loudetia simplex* sur plateau. Le rônier au centre est un jeune pied femelle (fruits).
Le rônier de l'arrière-plan est très vieux et porte sous son renflement deux touffes d'orchidées épiphytes *Eulophiopsis lurida*

Photo 7
Savane de Lamto, station 4.
Le feu s'éloigne, laissant derrière lui un sol recouvert de cendres

Photo 8
Profil de sol dans la savane de Lamto, station 4.
On distingue nettement les principaux horizons:
1° horizon supérieur sableux, environ 30 à 40 cm,
2° couche de gravillons, environ 40 à 50 cm,
3° roche altérée (granit).
Les filons de gneiss sont encore bien visibles.
Des racines d'arbustes ont encore été trouvées plus profondément que le filon de gneiss en plein dans la roche à peine décomposée

Photo 9 Savane de Lamto, station 4. «Le bosquet aux cynos», au premier plan: savane à *Hyparrhenia*

Photo 10 A l'intérieur du bosquet, station 4, parcelle Sg8

Photo 11 Une dernière image de la station de Lamto, station 4. Au premier plan *Cochlospermum planchoni* en fleurs. Derrière, savane à *Loudetia simplex* sur terres noires (Sg5) et forêt-galerie du «marigot salé» (r.c. 5). A droite au fond on discerne la forêt-galerie du Bandama

Photo 12 Forêt-galerie du Bandama. La parcelle Sg8, station 4, le 15 octobre 1964. Profondeur d'eau 20 à 30 cm

Photo 13
Bordure d'un défrichement.
Les grands arbres tués par le feu sont souvent laissés sur place

Photo 14 Peu après un défrichement. Très jeune plantation de manioc *(Manihot utilissima)*. Le palmier à huile a été épargné. On remarquera que les grosses souches n'ont pas été arrachées

Photo 15 Pénétrer dans un pareil fourré pose un problème épineux! On distingue nettement *Thaumatococcus danielli* (grandes feuilles), *Manihot utilissima* et *Elaeis guineensis* (jeune palmier)

Photo 16 Station 6, parcelle Vs5. Plantation d'igname *Dioscorea allata*

IV. Résultats des expériences

A. Généralités

Nous avons préféré présenter les résultats dans le cadre de chaque station, étant donné les types de végétation et de sol si différents que nous avons rencontrés. Il est ainsi plus aisé de se rendre compte de l'influence du pH et de la teneur en eau sur la minéralisation de l'azote dans le sol de chaque groupement végétal examiné. Les comparaisons que l'on peut faire entre ces derniers, et qui sont de portée plus générale, sont faites dans la discussion.

1. Forme donnée à la représentation graphique des résultats

Pour chaque station, nous avons indiqué les figures qui correspondent aux résultats obtenus dans les différentes parcelles. Dans deux stations (4 et 5), les résultats n'ont pas toujours justifié une représentation graphique pour chaque parcelle, mais nous avons pris garde à ce que les correspondances restent faciles à établir.

Aux données concernant les trois facteurs mesurés par nous (pH, eau, azote minéral), il nous a paru utile d'ajouter la pluviométrie relevée dans le poste météorologique le plus proche de chaque station.

Nous rappelons que les mesures ont eu lieu toutes les six semaines et que, par conséquent, les accumulations d'azote minéral sont calculées en soustrayant la quantité initiale d'azote minéral du sol frais de celle mesurée après six semaines d'incubation. Ces valeurs sont portées à la date du prélèvement et équivalent à la production d'azote minéral assimilable par les plantes supérieures dans le sol considéré et pour une période de six semaines. Ces valeurs sont exprimées en mg d'azote sous forme de NH_3 ou de NO_3 pour 100 g de sol sec.

B. Résultats

1. Station 1: forêt dense sempervirente sur sable

(fig. 1, 2, 3) (pages 58, 59, 60)

a) Teneur en eau

Ces sols très sablonneux ont un pouvoir relativement faible de rétention d'eau. Dans la parcelle Fs 3, la teneur en eau reflète bien la pluviosité. Les deux saisons sèches et les deux saisons des pluies sont bien marquées. En Fs 2 (pente), l'humidité maximale est atteinte lors de la grande saison des pluies. En Fs 1, par contre, on a trouvé la teneur en eau maximale lors de la petite saison des pluies,

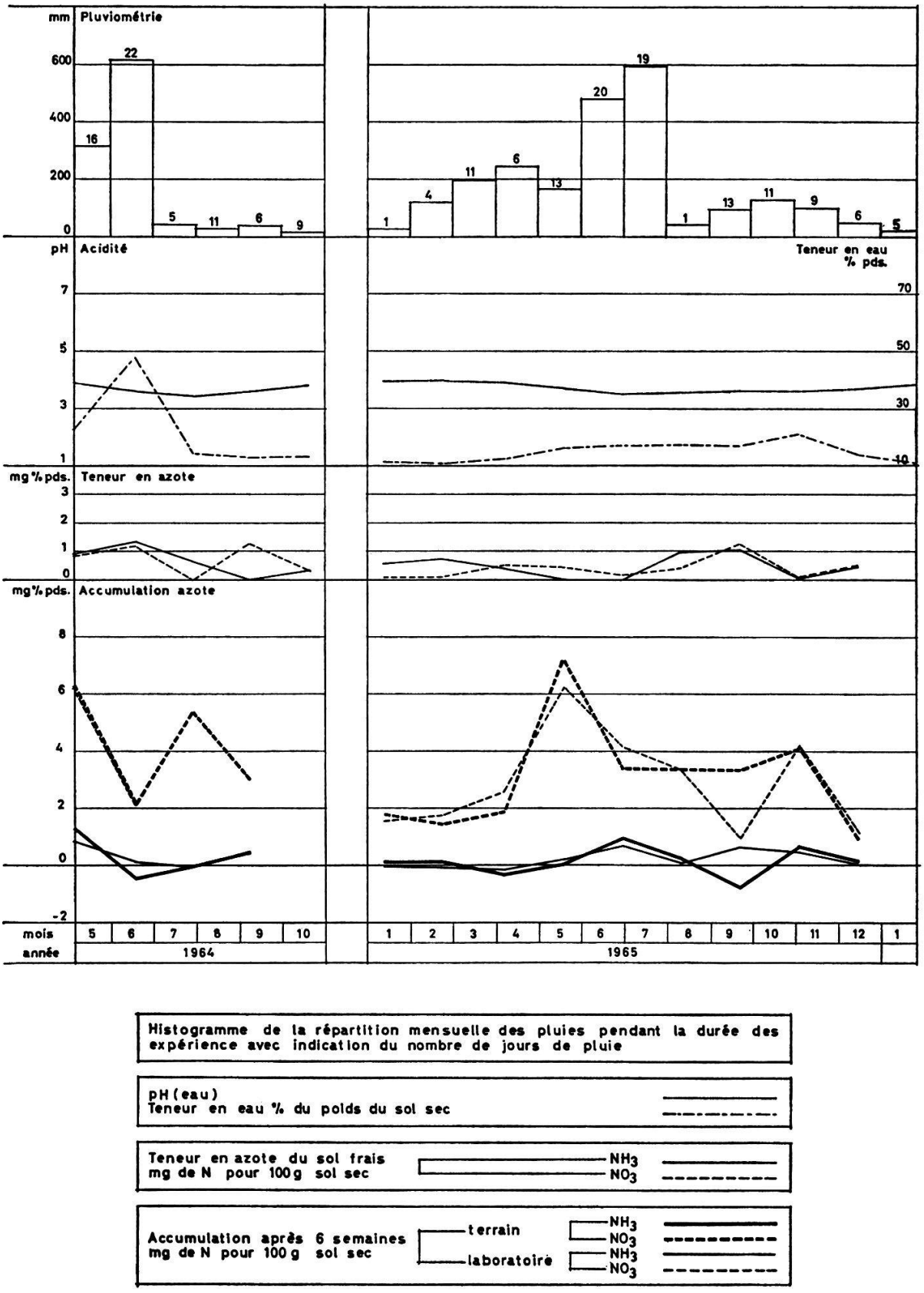
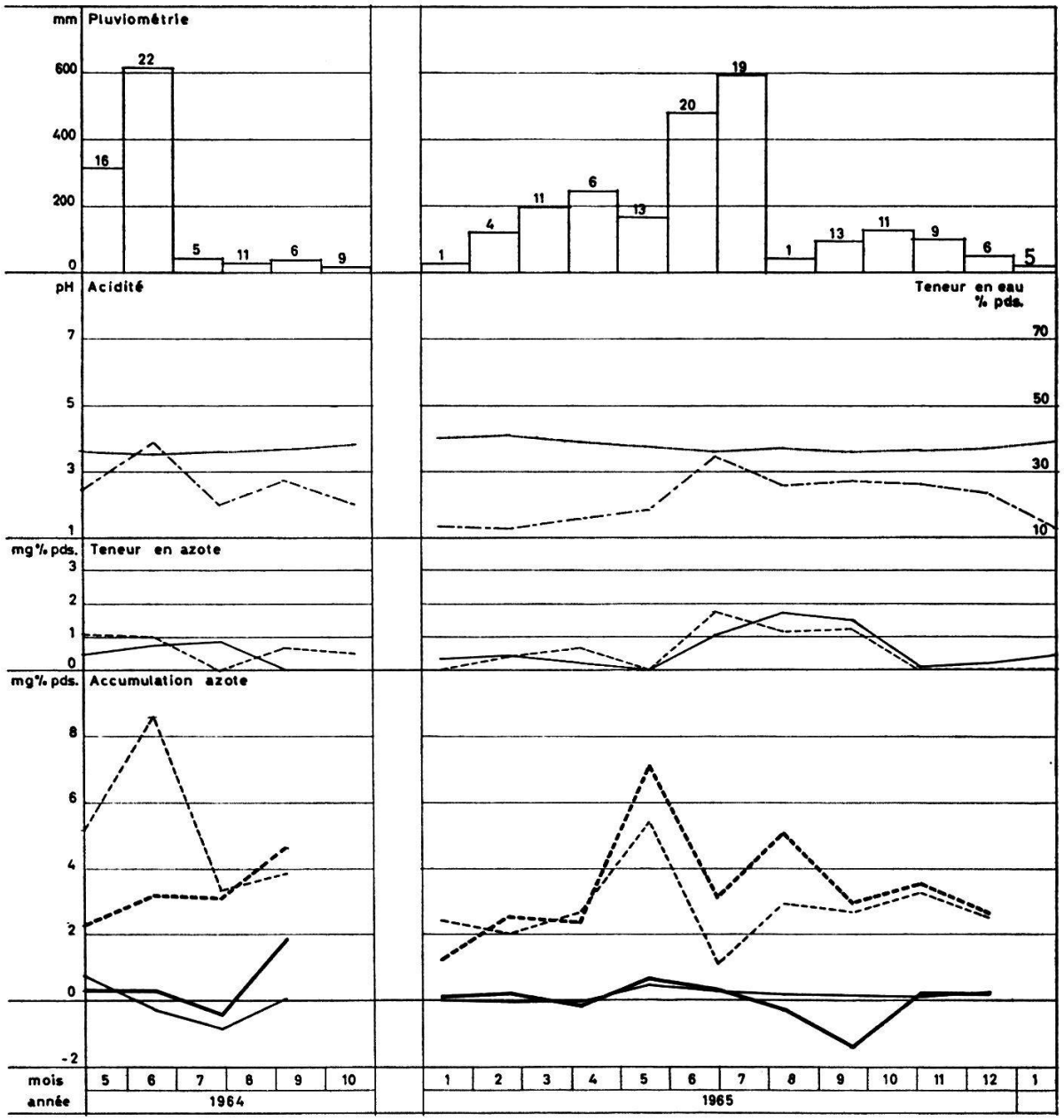


Fig. 1 Station 1, parcelle Fs 1: forêt dense humide sempervirente sur sable



Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain: NH_3, NO_3
laboratoire: NH_3, NO_3

Fig. 2 Station 1, parcelle Fs2: forêt dense humide sempervirente sur sable

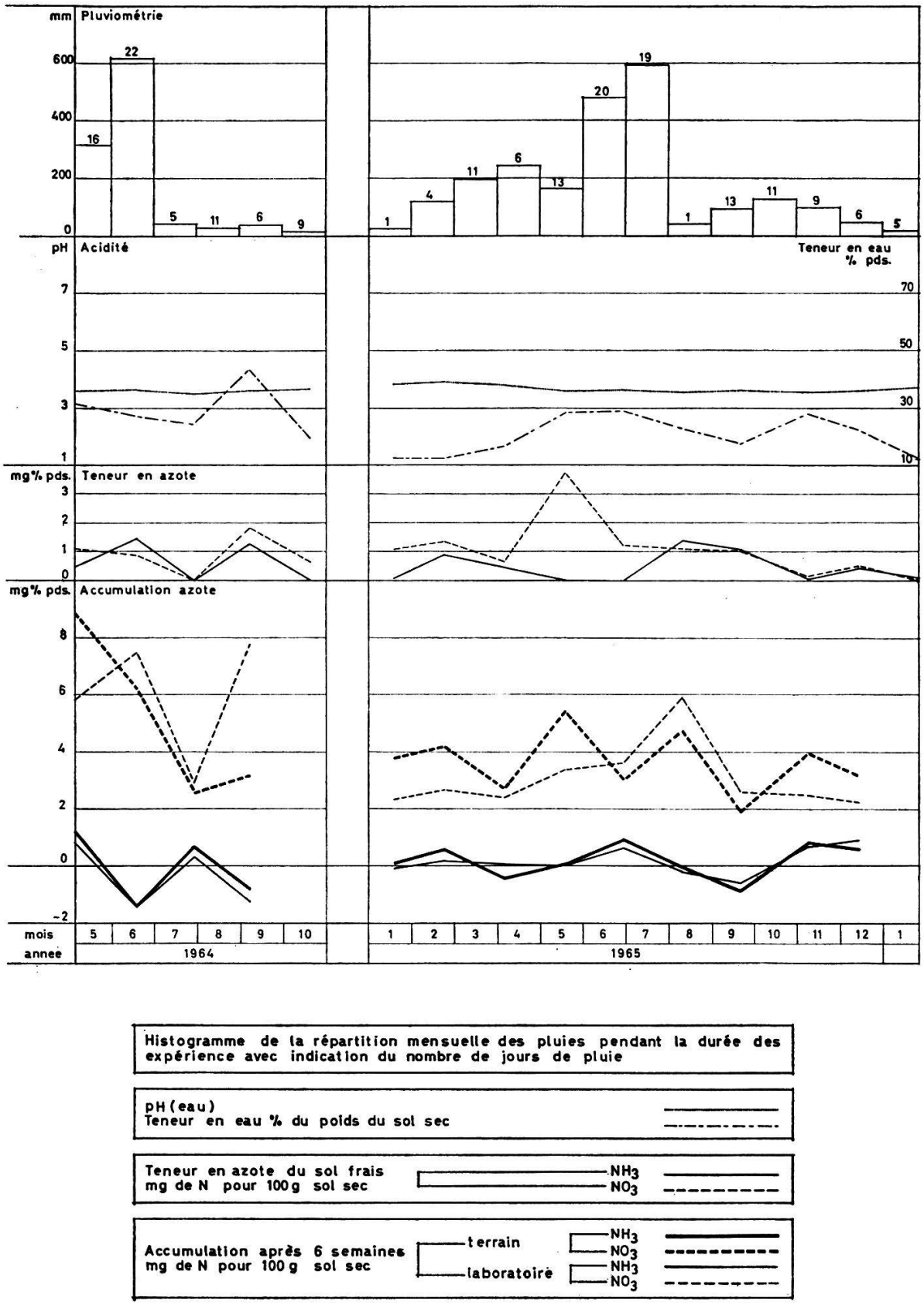


Fig. 3 Station 1, parcelle Fs3: forêt dense humide sempervirente sur sable

mais il convient de ne pas attribuer trop d'importance à ces valeurs qui dépendent pour une part des pluies ayant immédiatement précédé les prélèvements de sol. Ceci, bien qu'en 1965 nous ayions pris soin, autant que possible, de ne pas faire de prélèvements le jour-même d'une pluie importante. Les maxima ne dépassent pas 29% pour la station Fs3 et 34,5% pour Fs2 en juin 1965. Les minima en janvier-février descendent jusque vers 10%. Fs1 est toujours le plus sec des trois sols examinés, ce qui est normal vu sa situation au sommet d'une butte.

b) pH

C'est dans ces trois parcelles que l'on a trouvé les pH les plus bas avec presque toujours des valeurs inférieures à 4. Ces valeurs sont un peu plus basses que celles données par la plupart des autres chercheurs ayant mesuré le pH de sols forestiers sur sables tertiaires. Ceci tient probablement en partie à la méthode employée, d'autre part il s'agit du pH de l'horizon superficiel du sol (0 à 5 cm). L'acidité paraît augmenter légèrement au cours de la saison des pluies, puis diminuer à la saison sèche, mais ces variations sont très faibles.

c) Azote minéral

Les échantillons frais contiennent presque toujours une certaine quantité d'azote minéral (0 à 3,73 mg). Mais souvent ces quantités sont très faibles, ceci surtout en Fs1 et Fs2. Il est difficile d'établir une corrélation entre la teneur en eau ou l'époque de l'année et les teneurs en azote minéral dans les échantillons frais.

Dans les échantillons restés six semaines sur le terrain, une accumulation d'azote minéral a toujours eu lieu. C'est dans la parcelle Fs3 que la moyenne des accumulations est la plus élevée, Fs1 étant la parcelle la moins productive, mais les différences ne sont pas très grandes. Malgré la grande acidité du sol, c'est avant tout sous forme de nitrate qu'a lieu cette accumulation. Les valeurs de l'ammoniaque, assez variables, sont toujours relativement faibles et souvent nulles ou négatives. La courbe représentative des accumulations d'azote minéral, au cours de l'année 1965, est très semblable pour les parcelles Fs1 et Fs2. C'est très nettement au début de la saison des pluies que l'on trouve les plus fortes accumulations, ceci aussi bien en 1964 qu'en 1965 pour la parcelle Fs2. On remarquera le petit maximum en novembre-décembre pour Fs2. Dans ces deux parcelles, les valeurs minimales correspondent à une faible teneur en eau du sol.

Les résultats de ces deux parcelles semblent indiquer l'existence d'un cycle annuel. Par contre, en Fs3 la représentation graphique des accumulations ne permet guère d'entrevoir un cycle saisonnier. On notera seulement qu'en 1964 comme en 1965 c'est au début de la saison des pluies que les accumulations les plus fortes ont été mesurées.

La correspondance entre l'accumulation d'azote minéral dans les échantillons gardés en chambre et celle de ceux laissés sur le terrain est en général

bonne. Dans les trois cas, la moyenne des accumulations en chambre humide est un peu inférieure à celle calculée pour les échantillons laissés sur le terrain. Ceci doit être attribué à la température en moyenne un peu plus basse de la chambre humide par rapport à l'extérieur.

d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur

A deux reprises, le 5 avril 1965 et le 2 novembre 1965, la teneur en azote minéral du sol, entre 20 et 30 cm de profondeur, a été mesurée. Des échantillons prélevés à ce niveau ont ensuite été gardés six semaines en chambre humide. Les teneurs initiales et les accumulations mesurées après six semaines sont données dans le tableau suivant:

Parcelle			5 avril 1965	2 novembre 1965
Fs1	NH_3	sol frais	0,51	0,26
	NH_3	6 semaines accumulation	—0,34	0,04
	NO_3	sol frais	0,00	0,04
	NO_3	6 semaines accumulation	0,85	0,77
Fs2	NH_3	sol frais	0,39	0,44
	NH_3	6 semaines accumulation	—0,12	0,02
	NO_3	sol frais	0,08	0,41
	NO_3	6 semaines accumulation	0,97	0,98
Fs3	NH_3	sol frais	0,47	0,37
	NH_3	6 semaines accumulation	0,21	0,14
	NO_3	sol frais	0,27	0,32
	NO_3	6 semaines accumulation	1,21	0,95

Azote minéral en profondeur (—20 à —30 cm) exprimé en mg de N pour 100 g de sol sec

On voit que les teneurs et les accumulations d'azote minéral entre 20 et 30 cm de profondeur, sans être négligeables, sont cependant modestes. La minéralisation de l'azote se fait donc avant tout au-dessus de ce niveau.

e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare

Les valeurs trouvées en 1965 nous permettent de calculer la production d'azote minéral pour une année et par hectare dans chaque parcelle:

Fs1	Fs2	Fs3	Moyenne
142,2	139,3	124,6	135,3

Si l'on exclu les zones mal drainées, on peut considérer que ces parcelles sont bien représentatives de ce type de forêt. Ce qui permet d'évaluer, pour une année et par hectare, la production d'azote minéral à environ 135 kg.

Il ne s'agit, bien entendu, que d'un ordre de grandeur. Ce chiffre est probablement un peu faible, puisqu'il ne tient compte que de la production d'azote

minéral des cinq premiers centimètres du sol. Certes, la plus grande partie de la production d'azote minéral se produit dans la couche superficielle du sol. Nous avons partiellement démontré ce fait. Mais nous avons de bonnes raisons de croire qu'elle peut être encore assez importante vers 10 cm de profondeur. Ceci particulièrement dans le cas du sol de la parcelle Fs 3 (les échantillons pris sur 10 cm de profondeur ont accumulé autant d'azote minéral que les échantillons pris sur 5 cm seulement). Ceci permettrait également d'expliquer les faibles différences constatées dans la production annuelle des trois parcelles. La parcelle Fs 3 devant avoir une production nettement supérieure à la parcelle Fs 1, par exemple.

2. Station 2: forêt dense sempervirente sur argile

(fig. 4, 5, 6) (pages 64, 65, 66)

a) Teneur en eau

On constate que tout au long de l'année, la teneur en eau de ces sols reste assez élevée. Dans les parcelles Fa 1 et Fa 2, les variations de la teneur en eau du sol reflètent bien les variations de la pluviosité. Les deux saisons sèches et les deux saisons des pluies sont bien marquées en 1965 avec une humidité maximale mesurée le 29 juin 1965 et le 2 novembre 1965. Les minimums sont atteints en janvier-février. Il est intéressant de noter que si l'effet de la petite saison sèche est nettement visible en Fa 1 et Fa 2, ce n'est pas le cas en Fa 3. D'autre part, les teneurs en eau du sol sont toujours inférieures en Fa 3 par rapport aux deux autres parcelles. Cela doit être dû à la faible teneur en matière organique et à la nature plus sableuse et moins structurée de ce sol.

b) pH

Les valeurs du pH sont toujours très basses, elles se cantonnent autour de 4. Le pH baisse un peu au cours de la saison des pluies pour remonter légèrement en saison sèche, mais ces variations sont faibles.

c) Azote minéral

Les échantillons frais contiennent toujours une certaine quantité d'azote minéral. C'est à la fin de la saison sèche et au début de la saison des pluies (mai-juin) que les teneurs maximales d'azote nitrique sont observées, alors que les teneurs maxima d'azote ammoniacal furent trouvées pendant la grande saison des pluies et correspondent à une forte teneur en eau du sol. Dans les trois parcelles, les minimales d'ammoniaque correspondent à des minima de nitrate. Les minima de nitrate ont été trouvés en saison sèche, à l'exception du 28 juillet 1964 où l'on enregistre une valeur nulle dans les parcelles Fa 1 et Fa 2, qui s'explique

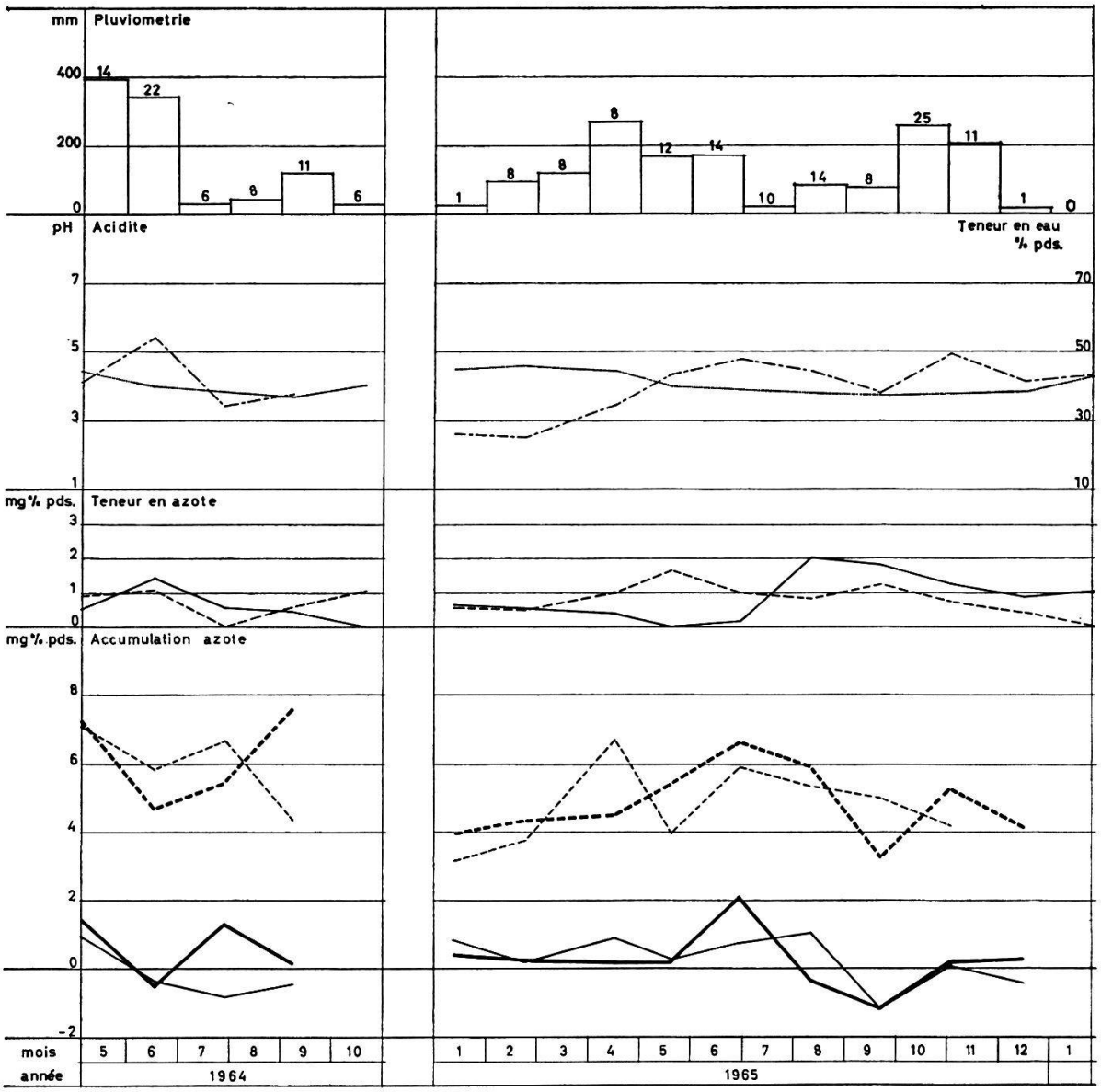
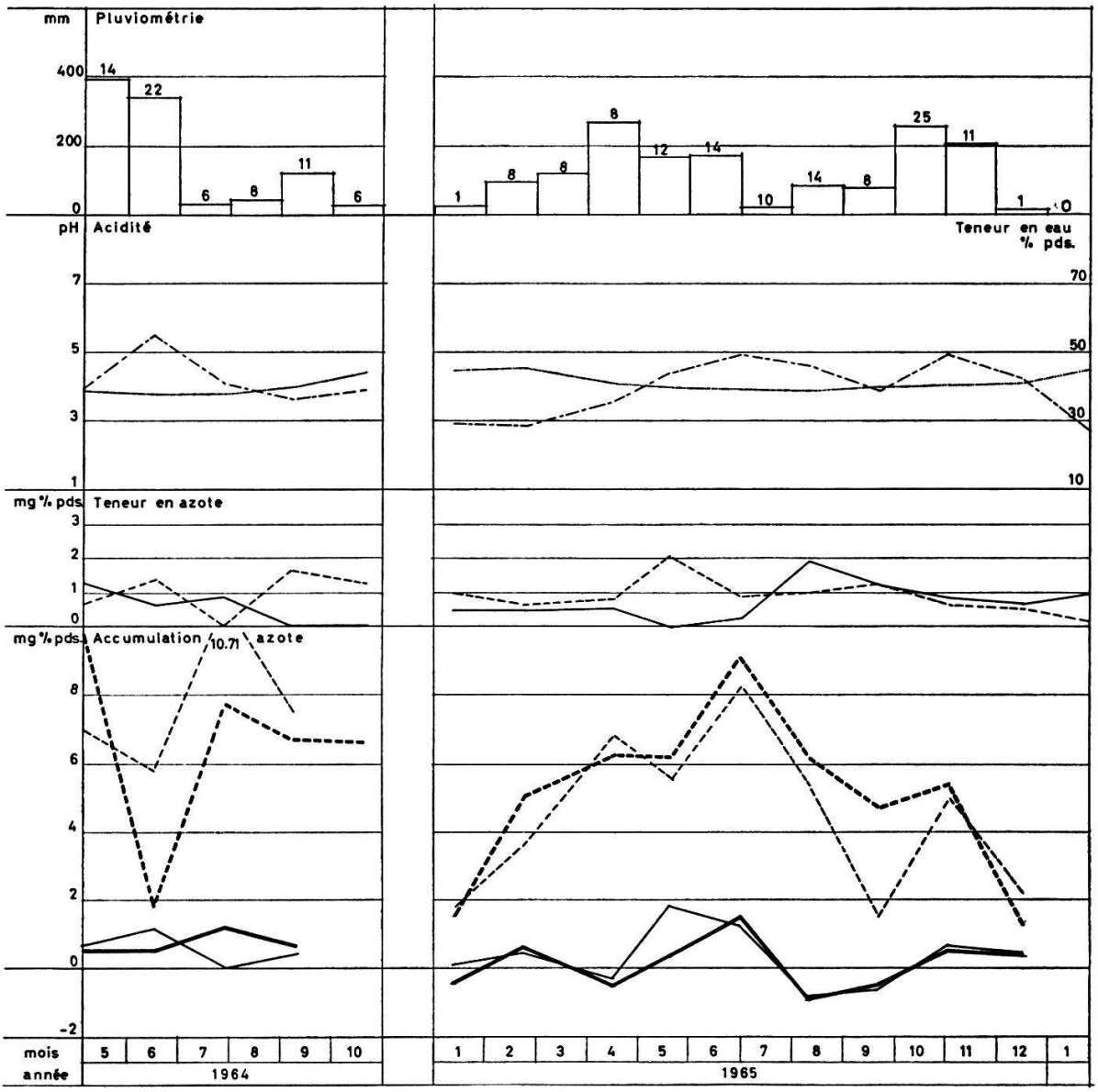


Fig. 4 Station 2, parcelle Fa 1: forêt dense humide sempervirente sur argile



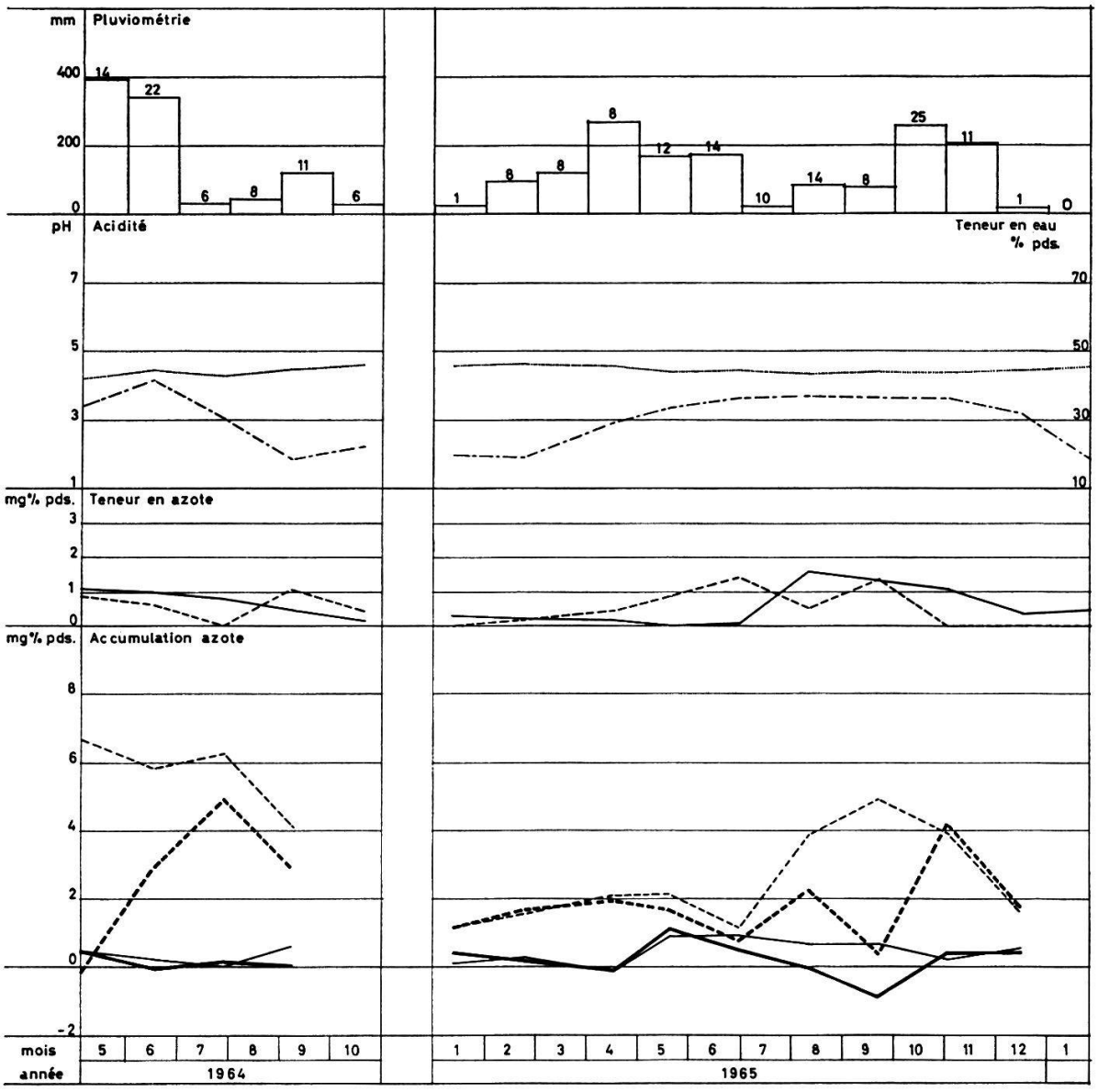
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
— NH_3
— NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
— terrain — NH_3 — NO_3
— laboratoire — NH_3 — NO_3

Fig. 5 Station 2, parcelle Fa2: forêt dense humide sempervirente sur argile



Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 6 Station 2, parcelle Fa 3: forêt dense humide sempervirente sur argile

par le lessivage dû aux pluies particulièrement fortes ayant juste précédé la prise des échantillons.

Dans les échantillons restés six semaines sur le terrain, l'accumulation d'azote minéral a toujours été assez importante, particulièrement en Fa2 et Fa1, Fa3 ayant une production nettement plus faible. Il est remarquable que, malgré la grande acidité de ces sols, ce soit toujours avant tout sous forme de nitrate que cette accumulation a lieu. Les valeurs de l'ammoniaque sont en effet ici aussi très variables et toujours relativement faibles (par rapport à l'azote nitrique), souvent nulles ou négatives. Les maxima d'accumulation d'azote ammoniacal se sont produites au moment de la plus grande pluviosité et d'une teneur en eau du sol particulièrement élevée. C'est également le moment de l'année où l'accumulation de l'azote nitrique a été la plus forte en 1965, en Fa2 et Fa1. En 1965 toujours, l'accumulation maximale en Fa3 a eu lieu en novembre-décembre, soit au début de la saison sèche. Les résultats de 1964 sont trop peu nombreux pour permettre de tirer des conclusions. On remarque simplement que là aussi les accumulations fortes de nitrate correspondent à une teneur en eau du sol élevée.

La représentation graphique des accumulations d'azote minéral montre, semble-t-il, un cycle saisonnier en Fa1 et surtout en Fa2. En Fa1, des accumulations importantes ont aussi été trouvées en saison sèche, ce qui donne une courbe d'aspect sinusoïde. En Fa3, c'est au début de la saison sèche que les maxima ont eu lieu, mais il faut remarquer que les valeurs d'accumulation d'azote nitrique sont déprimées en saison humide par des teneurs assez fortes trouvées dans les échantillons frais. La valeur minimale d'accumulation de nitrate en Fa3 est sujette à caution, puisqu'il y a discordance flagrante avec l'accumulation notée dans l'échantillon gardé en chambre humide. En ce qui concerne les résultats d'accumulation dans les échantillons gardés six semaines en chambre humide, il y a en général une bonne concordance avec ceux des échantillons laissés sur le terrain (à part le cas noté plus haut en Fa3). Il est intéressant de noter qu'en Fa1 et Fa2 la moyenne des accumulations est également un peu plus faible en chambre humide que sur le terrain, alors que c'est l'inverse en Fa3. On peut en conclure que dans le cas Fa1 et Fa2 les conditions de l'extérieur étaient plus favorables à la minéralisation. Température moyenne plus élevée, probablement. Dans le cas de Fa3, une meilleure aération de la terre mise à incuber en bocal peut expliquer le fait contraire. Ceci est bien probable, étant donné la nature plus minérale et plus compacte de ce sol.

d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur

A deux reprises, en juin et en décembre 1965, on a mesuré les quantités d'azote minéral présent dans le sol entre 10 et 20 cm de profondeur. Des échantillons provenant de cette couche de sol ont ensuite été gardés six semaines en chambre humide. On voit (tableau ci-dessous) que les teneurs initiales sont faibles, mais pas négligeables. Après six semaines, il y a eu une accumulation assez humifère.

Parcelle			29 juin 1965	14 décembre 1965
Fa1	NH_3	sol frais	0,32	0,25
	NH_3	6 semaines accumulation	0,08	0,16
	NO_3	sol frais	0,51	0,58
	NO_3	6 semaines accumulation	0,92	1,04
Fa2	NH_3	sol frais	0,41	0,52
	NH_3	6 semaines accumulation	1,12	0,42
	NO_3	sol frais	0,83	0,66
	NO_3	6 semaines accumulation	4,21	2,04
Fa3	NH_3	sol frais	0,90	0,86
	NH_3	6 semaines accumulation	0,48	0,04
	NO_3	sol frais	0,00	0,00
	NO_3	6 semaines accumulation	0,91	0,41

Azote minéral en profondeur (—10 à —20 cm) exprimé en mg de N pour 100 g de sol sec

L'accumulation est nettement moins importante en Fa2, où l'on se trouve déjà dans la couche gravillonnaire, et en Fa3.

e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare

Comme on le voit dans le tableau ci-dessous, c'est dans cette forêt qu'a été calculée pour 1965 la plus forte production d'azote minéral.

Fa1	Fa2	Fa3	Moyenne
213,6	218,1	78,6	170,1

Ce résultat est obtenu malgré la production relativement faible de la parcelle Fa3 (bas de pente). Cette production médiocre est à mettre en relation avec la nature du sol: absence d'humus, sol compact et devenant franchement sableux en profondeur. La présence de zones très productives et de zones qui le sont nettement moins, proches les unes des autres, est assez remarquable. Le simple aspect de la végétation n'aurait pas permis d'escompter de telles différences.

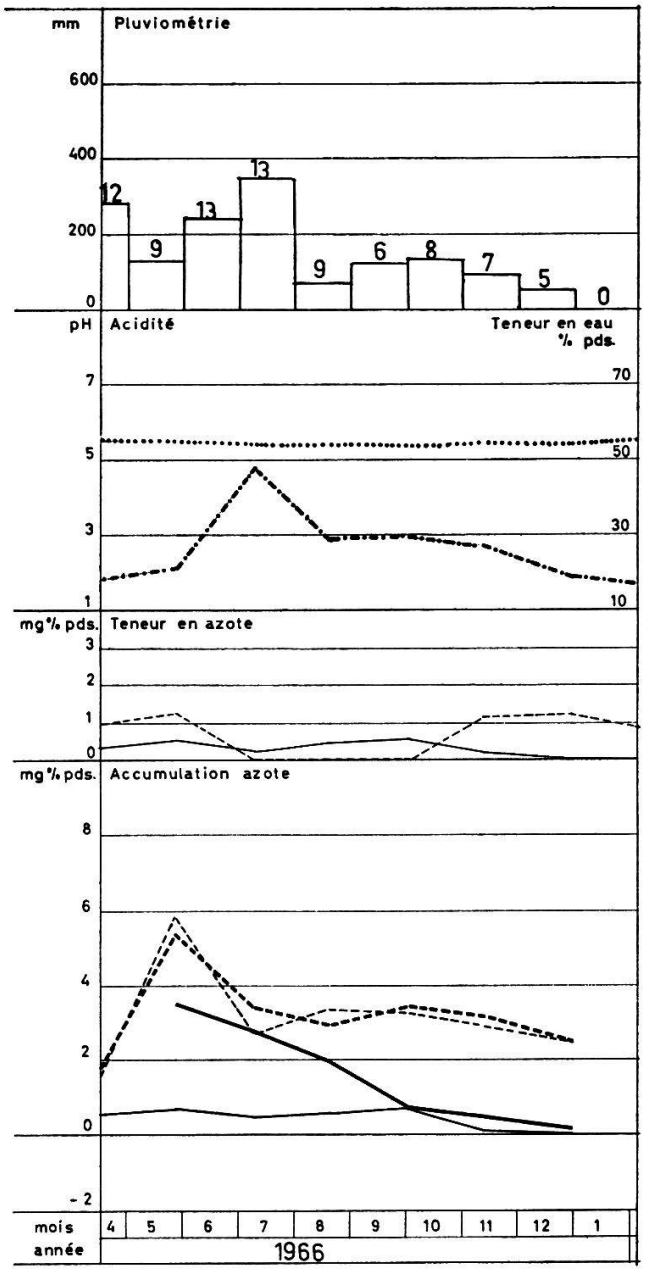
Dans ce cas également, on peut considérer que ces trois parcelles sont proportionnellement bien représentatives et que la moyenne de leur trois productions doit donner une bonne estimation de la quantité d'azote minéral produit dans ce type de forêt, soit environ 170 kg pour une année et par hectare.

3. Station 3: forêt dense semidécidue

(station suivie en 1966) (fig. 7, 8, pages 69, 70)

a) Teneur en eau

Ainsi qu'il était prévisible, ce sont parmi les sols forestiers étudiés ceux qui ont montré la plus grande variation saisonnière de teneur en eau. Les valeurs dans



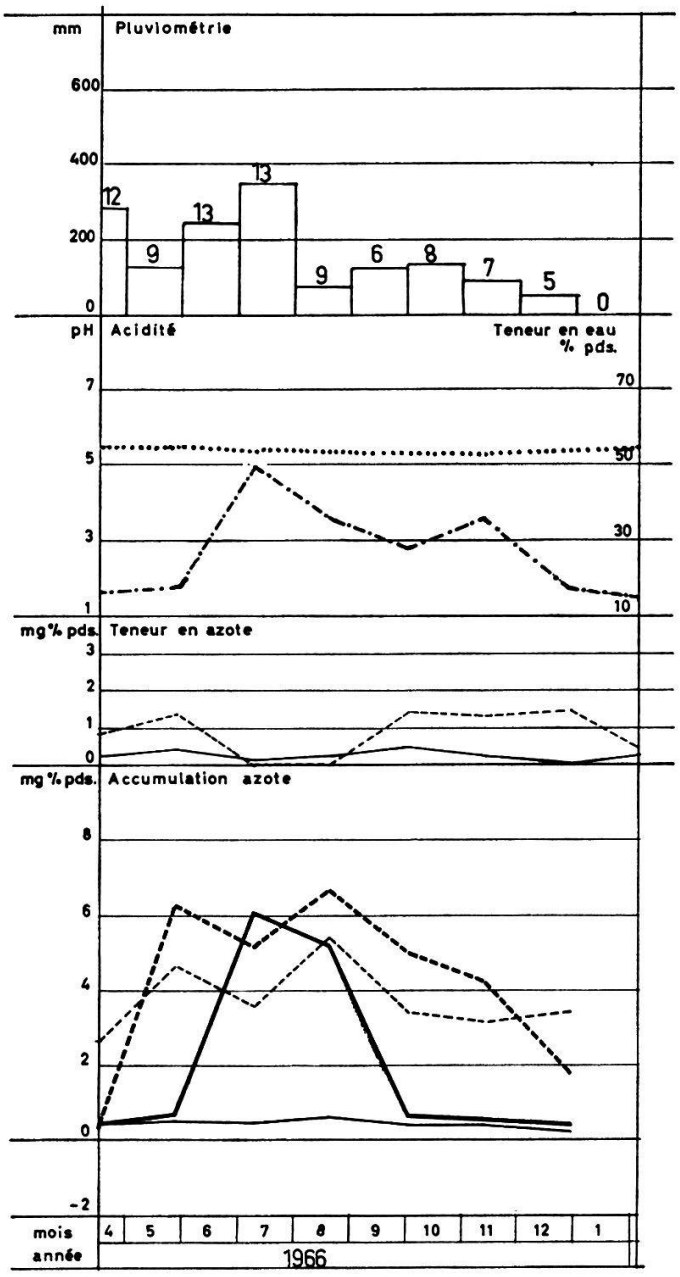
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 7 Station 3, parcelle Fd1: forêt dense humide semidécidue



Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 8 Station 3, parcelle Fd2: forêt dense humide semidécidue

les deux parcelles ont varié entre 50% et 15% du poids sec. Etant donné la nature argileuse et compacte de ce sol, les chiffres minimaux montrent une sécheresse assez sévère. L'une des parcelles Fd2 a été inondée pendant quelques semaines, ce qui n'a pas été le cas de Fd1. Malgré cela, les maxima de teneur en eau des deux parcelles sont pratiquement identiques (48,1 et 49,6%).

b) pH

Le pH a varié entre les valeurs de 5 et 5,4 dans les deux stations. Les variations au cours de l'année ne sont pas très sensibles. Comme presque partout, il semble que le pH le plus bas soit trouvé à la fin de la saison des pluies et le pH le plus haut à la fin de la saison sèche.

c) Azote minéral

Les graphiques montrent bien les variations de la teneur en azote minéral au cours de l'année. L'azote nitrique est présent en saison sèche, au début et à la fin de la saison des pluies, dans le sol des deux stations. Puis il disparaît entre juillet et septembre dans la parcelle Fd1 et entre juillet et août dans la parcelle Fd2, périodes qui correspondent à la pluviosité maximale, à l'inondation temporaire et à des teneurs en eau pouvant atteindre 50%. Les teneurs en azote ammoniacal sont, au contraire, les plus fortes pendant la période humide.

Dans les deux parcelles, les accumulations d'azote minéral suivent un cycle saisonnier bien net. Les valeurs d'accumulation de nitrate, faibles à la saison sèche, augmentent à la saison humide parallèlement à la teneur en eau. Même la submersion temporaire de l'une des parcelles n'a pas empêché l'accumulation de fortes quantités de nitrate, mais l'on notera aussi l'accumulation assez forte d'azote ammoniacal pendant la phase d'humidité maximale. La présence d'azote ammoniacal après accumulation en quantité assez importante dans les échantillons de terrain est particulière à cette station. Elle est liée à l'inondation ou à la saturation complète du sol en eau. Une légère odeur de putréfaction et une coloration noirâtre sont les signes d'une fermentation anaérobie. Les valeurs d'accumulation trouvées dans les échantillons gardés en chambre humide, correspondent à celles trouvées sur le terrain en ce qui concerne l'azote nitrique. Par contre, nous n'avons jamais trouvé, dans les échantillons de chambre humide, de fortes valeurs d'ammoniaque. Ceci est sans aucun doute dû à la meilleure aération des échantillons gardés du laboratoire. Il se produit fatalement un certain égouttage lors du transport au sol. De plus, nous avons remarqué que dans le cas de sols argileux compacts, soumis à de fortes variations de la teneur en eau, il se produit un tassement de la terre à l'intérieur des godets d'incubation laissés sur le terrain.

d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur

A deux reprises, le 18 mai et le 14 décembre 1965, les teneurs d'azote minéral présentes dans le sol entre 20 et 30 cm de profondeur ont été mesurées. Les

échantillons de sol pris à ce niveau ont ensuite été mis à incuber pendant six semaines en chambre humide. On voit que les teneurs d'azote minéral initiales sont faibles et que les accumulations après six semaines n'ont pas été très importantes.

Parcelle			18 mai 1965	14 décembre 1965
Fd1	NH_3	sol frais	0,43	0,64
	NH_3	6 semaines accumulation	0,51	0,13
	NO_3	sol frais	0,83	0,41
	NO_3	6 semaines accumulation	0,41	0,96
Fd2	NH_3	sol frais	0,17	0,52
	NH_3	6 semaines accumulation	0,26	0,17
	NO_3	sol frais	0,91	0,00
	NO_3	6 semaines accumulation	0,58	0,46

Azote minéral en profondeur (—20 à —30 cm) exprimé en mg de N pour 100 g de sol sec

e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare

Etant donné que les expériences ont débuté en avril 1966 pour se terminer en février 1967, l'on ne dispose pas d'une année complète de mesure. Pourtant, l'allure générale des courbes permet d'estimer dans une certaine mesure les valeurs manquantes et d'évaluer la production d'azote minéral par année et par hectare du sol de cette forêt.

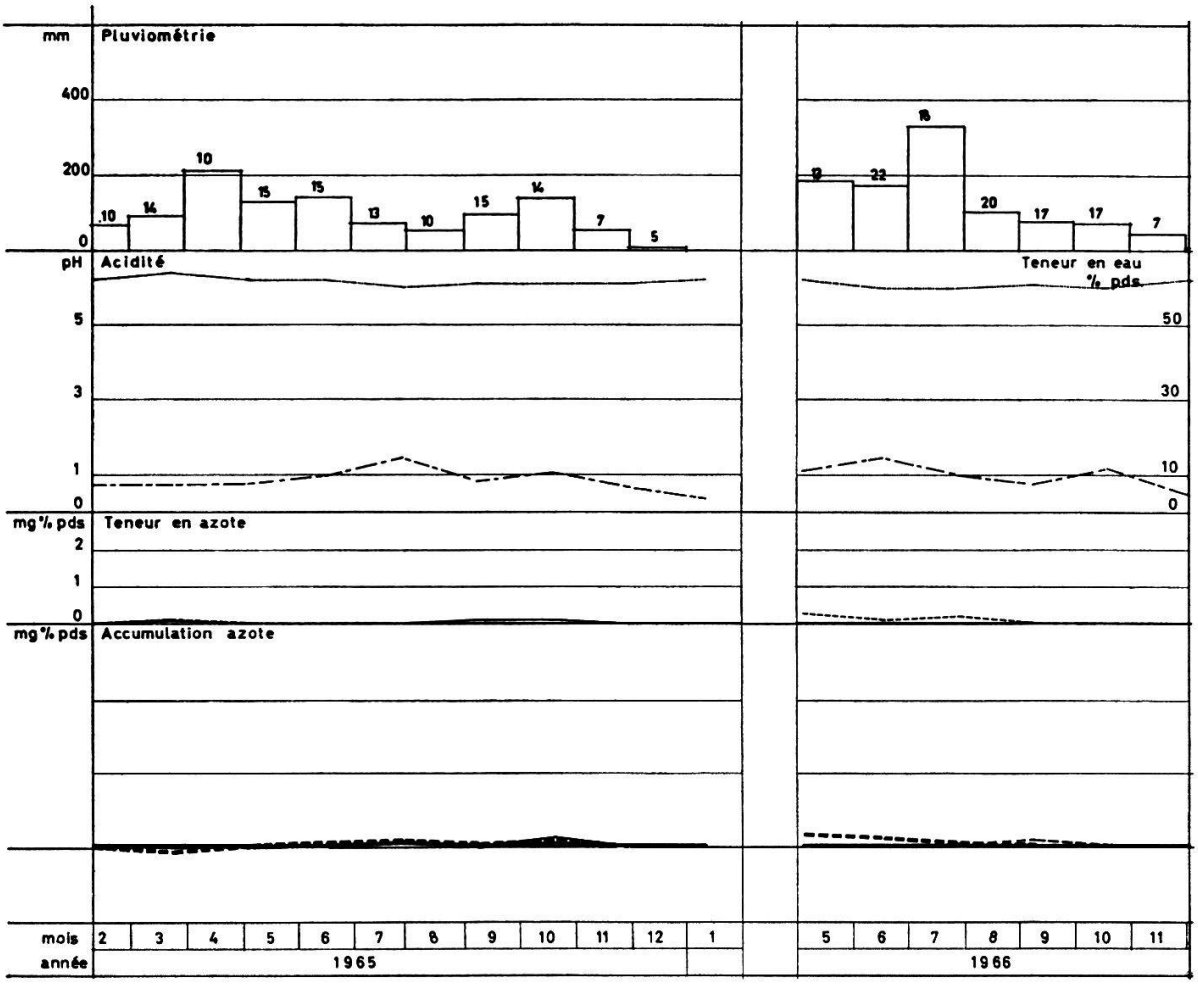
Fd1	Fd2	Moyenne
140 kg	190 kg	165 kg

Bien entendu, et à plus forte raison, nous faisons les mêmes réserves que précédemment quant à la précision de ces chiffres. Les faibles valeurs d'accumulation trouvées en profondeur indiquent cependant que la plus grande partie de la production d'azote minéral se fait près de la surface du sol.

4. Station 4: savane guinéenne

(fig. 9, 10, 11, 12, pages 73 à 76)

Comme nous le verrons plus loin, la faiblesse de la production d'azote minéral dans les parcelles de savane a rendu inopportun une représentation graphique pour chaque parcelle. Les variations remarquables de la teneur en eau du sol, du pH, ou éventuellement de l'azote minéral, sont indiquées dans tous les cas dans le texte. Seuls donc les résultats concernant les parcelles Sg1, Sg2, Sg7 et Sg8 ont été représentés graphiquement (fig. 9, 10, 11, 12).



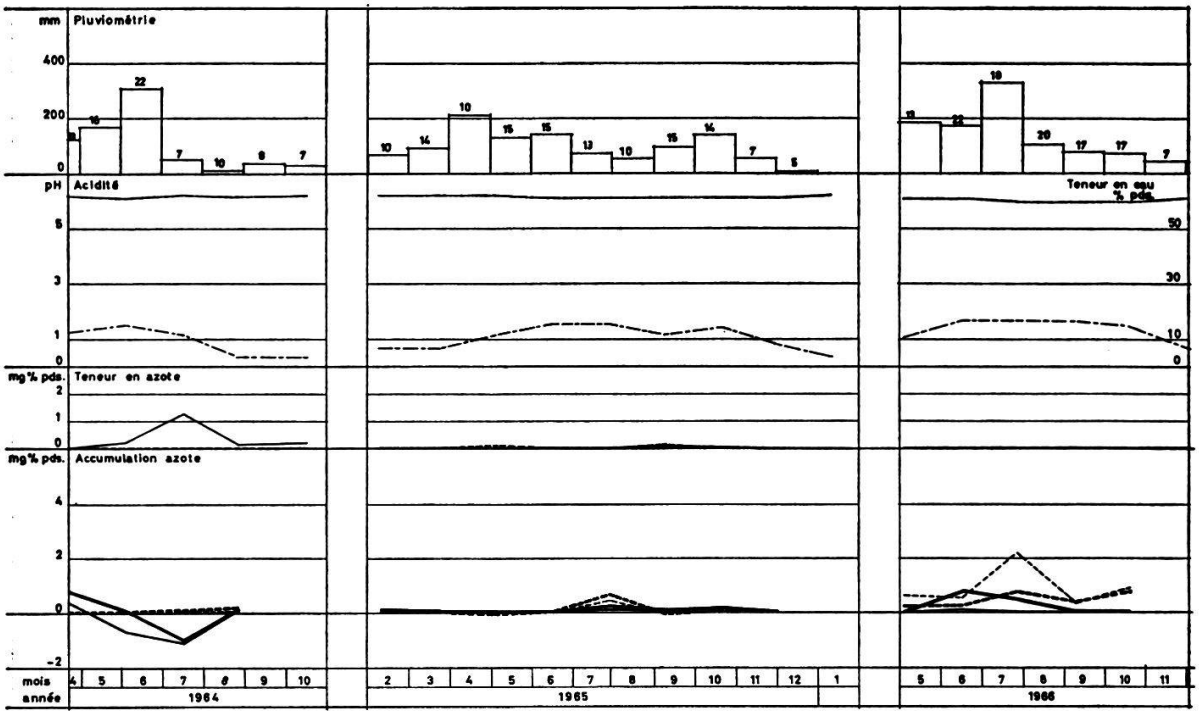
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
— NH_3
— NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain — NH_3 — NO_3
laboratoire — NH_3 — NO_3

Fig. 9 Station 4, parcelle Sg1: savanne guinéenne ou préforestière



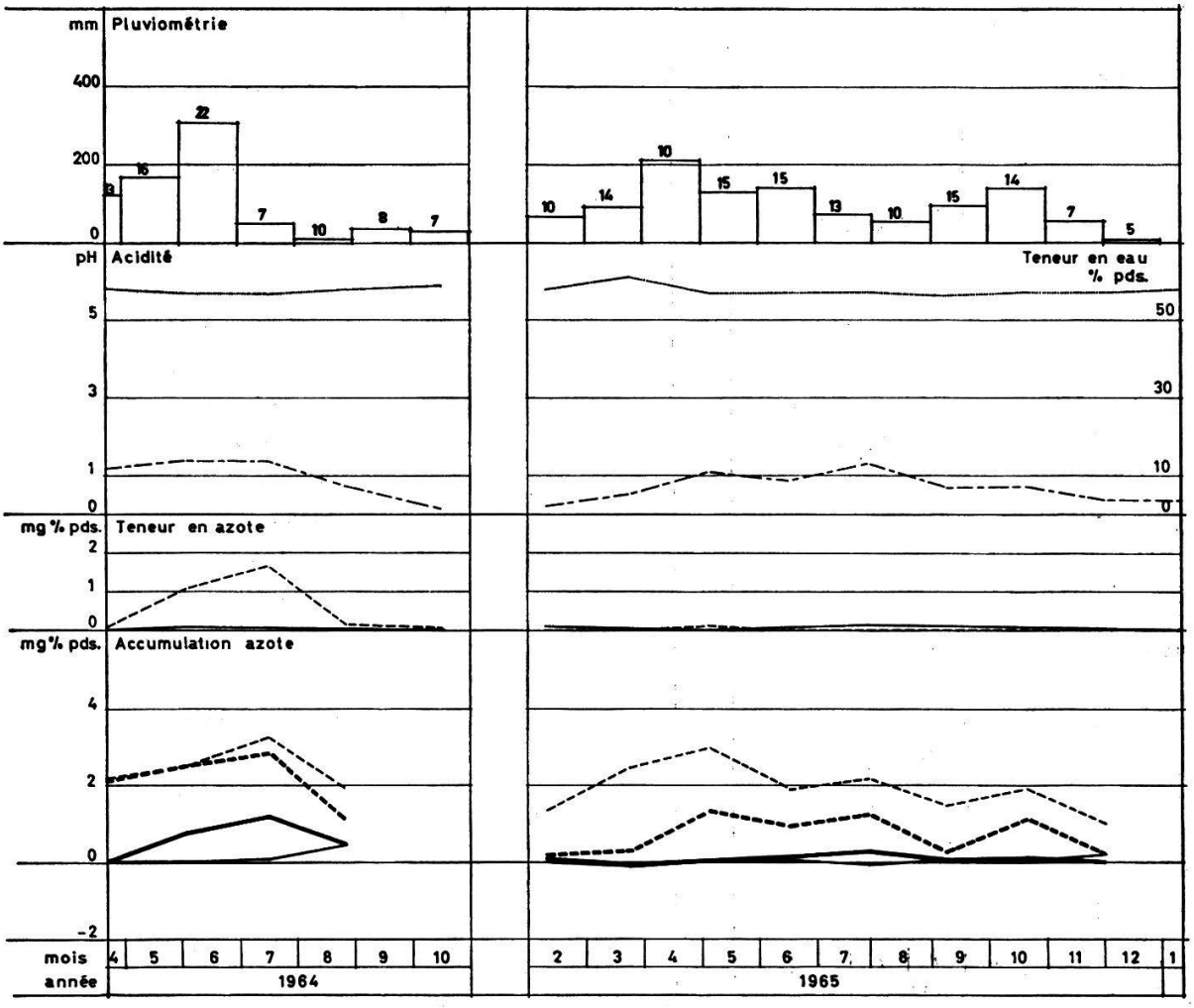
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
— NH_3
— NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
— terrain
— NH_3
— NO_3
— laboratoire
— NH_3
— NO_3

Fig. 10 Station 4, parcelle Sg2: savane guinéenne ou préforestière



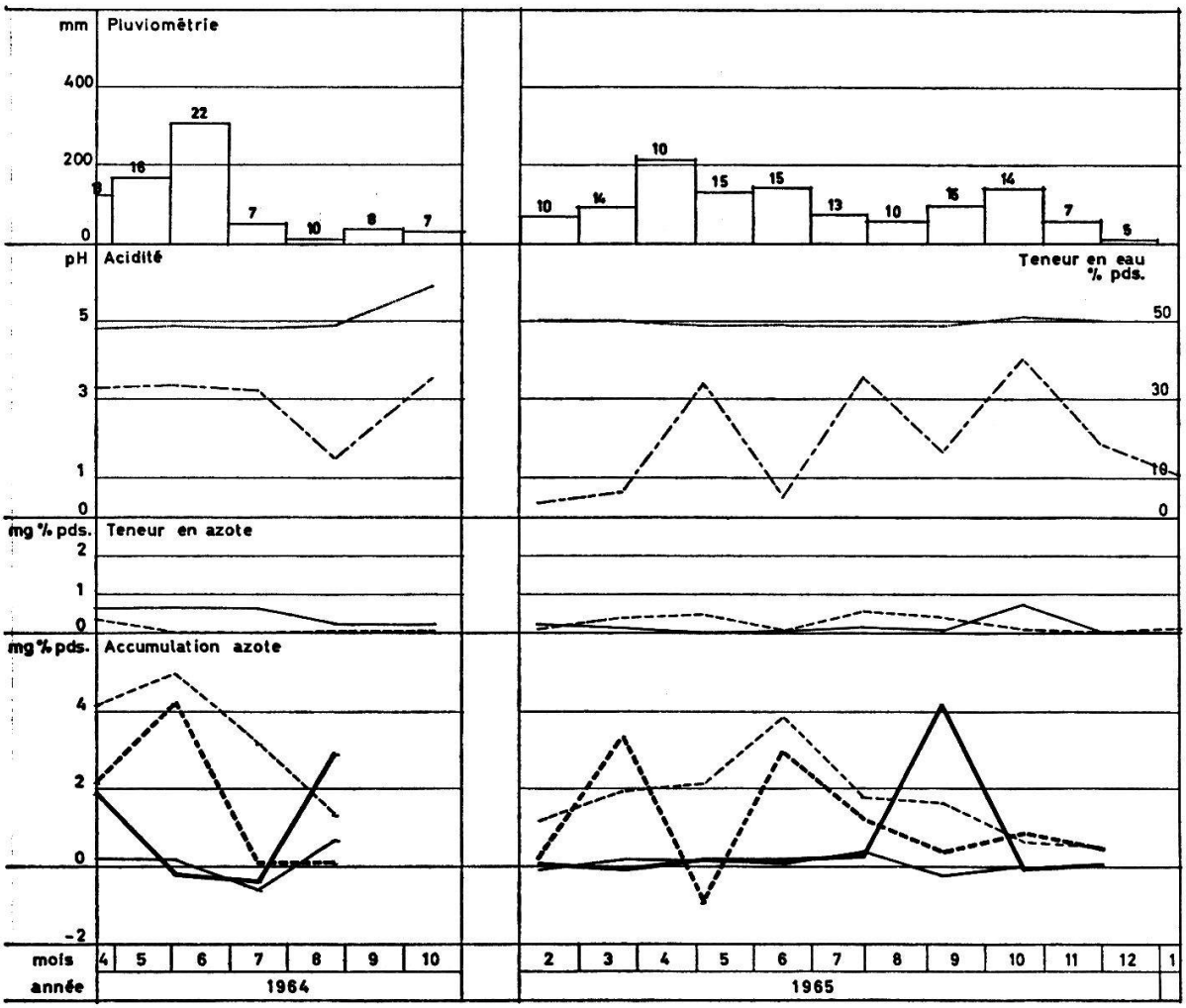
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 11 Station 4, parcelle Sg7: îlot forestier en savane guinéenne



Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 12 Station 4, parcelle Sg8: forêt-galerie du Bandama

a) Teneur en eau

Rappelons que dans cette station la pluviosité a particulièrement varié d'une année à l'autre, tant dans sa répartition que dans sa quantité totale. La teneur en eau du sol superficiel des parcelles sur terrain bien drainé est toujours faible et devient très faible en saison sèche (Sg1, Sg2, Sg3, Sg4, Sg7). La teneur en eau du sol superficiel de la parcelle Sg7 (bosquet) est généralement plus faible que celle trouvée en milieu découvert. Ceci doit être attribué à la grande évapotranspiration de la végétation arborée et au fait qu'une bonne partie de l'eau des pluies est interceptée par le feuillage[1]. Dans la parcelle Sg2, il est intéressant de constater qu'en 1965 le sol superficiel est resté un peu plus humide en moyenne que dans les parcelles de savane brûlées chaque année. La présence d'une litière de graminées aurait protégé le sol dans une certaine mesure contre l'évaporation. Dans la parcelle Sg5 (zone à *Loudetia simplex* de plateau), la teneur en eau du sol s'est élevée jusqu'à 40% (19 octobre 1965). Le niveau de la nappe phréatique atteignait la surface à ce moment-là. Il est d'autant plus intéressant de constater les teneurs en eau très faibles trouvées dans le sol de cette parcelle en saison sèche (moins de 2% le 10 février 1965). Sg3 se caractérise donc par de très fortes variations de la teneur en eau de son sol.

En Sg6 (terre noire), la teneur en eau s'est élevée jusqu'à environ 27% au début juin 1964. Les valeurs sont ensuite tombées aux alentours de 11 à 12% en août-octobre. La seconde (petite) saison des pluies n'ayant pas eu lieu cette année-là.

Enfin, Sg8 (forêt-galerie du Bandama) a un régime hydrique tout à fait particulier, puisque les teneurs en eau du sol varient suivant deux facteurs: la pluviosité locale et la crue annuelle du fleuve. Le sol argileux est compact et très imperméable en surface, ce qui explique le graphique en dents de scie de 1965. En 1964, une crue très importante, alimentée par de fortes pluies dans le nord du pays, a coïncidé avec une sécheresse locale exceptionnelle. Une teneur en eau supérieure à 34% n'a pas de signification pour ce sol qui est alors saturé. Les teneurs supérieures ne proviennent que de l'échantillonnage difficile dans ces conditions[2].

b) pH

Dans les parcelles de savane brûlées annuellement, le pH est en général très légèrement supérieur à 6. Les valeurs les plus basses du pH correspondent aux

[1] Ce fait peut paraître en contradiction avec ce que nous avons observé par ailleurs où, en général, un sol de même origine reste superficiellement plus humide sous couvert forestier qu'à découvert (sous couvert herbacé). Dans ce cas, nous pensons que la faible superficie du bosquet, qui ne permet pas à un microclimat humide de s'établir, est responsable de cet état de choses.

[2] Dans cette station, nous avons fait les essais pour déterminer la vitesse de percolation de l'eau au moyen de cylindres métalliques de 1 litre légèrement enfoncés dans le sol puis remplis d'eau. Nous avons constaté que le sol de cette parcelle était pratiquement imperméable. En savane, le temps mis par l'eau pour disparaître variait considérablement, ceci même pour

teneurs en eau les plus élevées. Après les feux, on observe une légère remontée du pH. Le sol de la parcelle Sg2 (savane protégée du feu) semble un peu plus acide en moyenne que le sol des parcelles brûlées annuellement, mais le même phénomène n'est pas perceptible en Sg4 qui se trouve également dans la zone protégée des feux, mais où l'accumulation de la litière est faible.

Le sol de l'îlot forestier Sg7 semble, lui, nettement un peu plus acide que les sols de la savane qui l'entoure. L'implantation d'une végétation forestière sur ce sol s'accompagnerait donc de son acidification.

Le pH du sol de la station Sg8 (forêt-galerie du Bandama) est en général légèrement inférieur à 5. Il monte à près de 6 lors de la crue du fleuve, s'il y a inondation complète, comme en 1964.

c) Azote minéral

Les sols de savane nous ont dès le début surpris par leur très faible teneur initiale en azote minéral et plus encore par leur capacité d'accumulation minime. Les valeurs que nous avons obtenues sont le plus souvent très faibles ou nulles, elles ne dépassent qu'exceptionnellement 0,2 mg pour 100 g de sol sec[1].

Ces résultats, bien que très intéressants en eux-mêmes, n'ont pas justifié une représentation graphique dans tous les cas. Aussi, n'avons-nous pas établi de graphique pour les parcelles Sg3, Sg4, Sg5 et Sg6.

A la suite de nos analyses, nous avons cependant l'impression que les teneurs en azote ammoniacal dans ces sols sont en moyenne légèrement supérieures aux teneurs en azote nitrique, ou plutôt que la présence de traces d'azote ammoniacal est plus constante que celle de traces d'azote nitrique. Ceci ne ressort pas des graphiques que nous donnons (parcelles Sg1, Sg2), car ces traces d'azote ammoniacal ne sont guère représentables (en dessous de 0,1 mg pour 100 g de sol sec).

Ce qui vient d'être dit pour les teneurs initiales s'applique également, à peu de chose près, aux valeurs de l'accumulation en azote minéral des échantillons de sol mis à incuber pendant six semaines. Mais, dans ce cas, il est encore plus difficile de dégager une tendance. Les rares accumulations d'ammoniaque sont en général infimes, les valeurs négatives ou nulles sont courantes. Les seuls sols où nous avons noté des accumulations d'azote nitrique sont ceux dont nous donnons une représentation graphique.

Parmi les sols dont nous n'avons pas jugé bon de donner une représentation graphique du bilan d'azote inéral, signalons le cas de Sg7. On y trouve assez souvent des traces d'azote ammoniacal en période humide, dans les échantillons frais (maximum 0,28 mg le 7 septembre 1965). Une seule fois, nous avons noté

des emplacements séparés de quelques décimètres seulement. Nous avons rencontré les mêmes difficultés que celles trouvées lors de la détermination du volume du sol par rapport à son poids. DELMAS (1966) a fait des mesures de percolation semblables dans la savane de Lamto.

[1] Nous rappelons que 0,2 mg pour 100 g de sol sec représente la plus petite valeur mesurée avec sûreté par notre méthode.

une accumulation de 2,21 mg sous forme d'azote ammoniacal (19 octobre 1965). Une fermentation anaérobie s'était produite dans le godet, la parcelle étant pratiquement inondée. Le sol de Sg6 semble montrer un peu le même phénomène (teneur initiale maximale 0,86 mg le 2 juin 1964, accumulation maximale 0,43 mg le 15 juillet 1964). Mais, de toute façon, ces valeurs sont extrêmement faibles.

Les résultats des parcelles Sg1 et Sg2 ont été groupés pour en faciliter la comparaison. En Sg1 (savane arbustive brûlée), les teneurs en azote minéral sont toujours très faibles ou nulles dans les échantillons frais. Par contre, de très petites quantités d'azote nitrique sont parfois décelables après accumulation. C'est la seule parcelle brûlée chaque année où ce phénomène a été remarqué. En Sg2 (savane arbustive protégée contre le feu depuis 1962), les résultats sont très semblables à ceux trouvés en Sg1 en 1965. Par contre en 1966, on a constaté des accumulations d'azote minéral, surtout nitrique, nettement supérieures bien que restant très faibles (environ 1 mg en moyenne, sauf le 26 août 1966 où 2,14 mg d'azote nitrique se sont accumulés dans les échantillons gardés en chambre humide). Il semble donc qu'un cycle de l'azote plus actif s'établisse peu à peu dans cette parcelle à la suite de la suppression des feux et à l'établissement d'une litière. Ceci n'a pas été constaté en Sg6, parcelle se trouvant également dans la zone protégée du feu, mais où le nombre de plantes ligneuses est resté faible et où l'on n'a pas constaté une accumulation de litière très importante.

Le sol de l'îlot forestier Sg7 montre des teneurs en azote minéral très faibles dans les échantillons frais. Par contre, les échantillons incubés pendant six semaines ont une accumulation d'azote minéral assez importante. Ceci particulièrement chez les échantillons gardés en chambre humide (moyenne sur huit mesures en 1965: 2,01 mg contre 0,73 mg pour les échantillons laissés sur le terrain). Cette différence entre échantillons de terrain et de chambre humide s'explique par une légère réhumidification de la terre qui s'est produite à notre insu en chambre humide. Dans les échantillons laissés sur le terrain, on voit que la production d'azote minéral est proportionnelle à la teneur en eau du sol. Nous rappelons que la teneur en eau de ce sol a toujours été particulièrement faible.

La minéralisation de l'azote dans le sol de la forêt-galerie du Bandama (Sg8) suit un mode bien différent de celui observé ailleurs dans cette station, ce qui est normal puisqu'il n'y a aucun rapport entre ces différents sols. Il existe par contre, une certaine similitude avec ce qui a été noté dans les sols de la station 3 (forêt semidécidue). Les valeurs initiales (sol frais) ne sont jamais élevées (maximum 1 mg). Les teneurs les plus fortes en azote nitrique s'observent lorsque le sol est humide, mais non submergé. Le maximum d'azote ammoniacal (0,75 mg) a été noté pendant que la parcelle était à moitié submergée (19 octobre 1965). Les accumulations d'azote nitrique les plus élevées se produisent en général quand le sol est assez humide, mais non saturé. Les accumulations d'azote ammoniacal les plus élevées ont, au contraire, lieu quand le sol

est saturé d'eau (inondation). Dans ce sol très compact et imperméable en surface, il ne faut pas trop tenir compte des teneurs en eau initiales dans les échantillons laissés incuber sur place. Des infiltrations d'eau à la suite d'une pluie et, à plus forte raison, lors d'une inondation peuvent humecter le sol contenu dans les godets de plastique. L'eau ne peut s'échapper par le fond à cause de l'imperméabilité du sol et l'évaporation est empêchée par le couvercle. Ceci explique que les résultats aient été souvent très différents entre échantillons de terrain et échantillons de laboratoire, bien que la production totale d'azote minéral annuelle (1965) soit pratiquement la même dans les deux cas. L'accumulation d'azote minéral a été beaucoup plus régulière dans les échantillons gardés en chambre humide et elle s'est faite avant tout sous forme de nitrate. Dans les échantillons de terrain, les accumulations sont beaucoup moins régulières et elles se font parfois sous forme d'ammoniaque (lorsque la parcelle est inondée). Nous avons souvent observé que le sol gardé dans les godets à l'extérieur se recomprimait naturellement. Les échantillons de laboratoire ne présentaient pas ce phénomène et restaient donc mieux aérés.

d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur

Dans chaque station, il a été fait au moins un essai pour voir si le sol contenait de l'azote en profondeur (—20 à —30 cm). Des échantillons de sol ont ensuite été mis à incuber pendant six semaines en chambre humide. Les résultats ont toujours été négatifs dans les parcelles de savane. En Sg7, il n'a été trouvé que des traces d'azote ammoniacal dans le sol frais pris à 30 cm de profondeur. Ce sol, mis à incuber pendant six semaines, a montré une légère accumulation d'azote nitrique et ammoniacal.

Parcelle			15 juin 1965	8 septembre 1965
Sg7	NH_3	sol frais	0,21	0,21
	NH_3	6 semaines accumulation	0,43	0,64
	NO_3	sol frais	0,00	0,00
	NO_3	6 semaines accumulation	0,41	0,86

Azote minéral en profondeur (—20 à —30 cm) exprimé en mg de N pour 100 g de sol sec

En Sg8 (forêt-galerie), à partir d'environ 20 à 25 cm on se trouve dans un horizon sableux. Les teneurs initiales d'azote minéral y sont nulles et l'accumulation après six semaines en chambre humide très faible.

e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare

Etant donné les chiffres extrêmement faibles de l'accumulation dans les sols de savane, il n'est pas possible de donner une estimation valable. Même dans la parcelle Sg5, qui paraît pourtant en voie d'enrichissement, le total d'accumulation n'atteint pas 2 kg par année et par hectare, en 1965. En 1966, les mesures

ne couvrent qu'une partie de l'année, ce qui ne permet pas de calculer une production annuelle. Mais celle-ci aurait probablement été comprise entre 4 et 5 kg par hectare.

La production annuelle (1965) d'azote minéral a été d'environ 30 kg par hectare (30 g par 10 m^2) dans le bosquet isolé en savane (Sg7). Mais rappelons que cette valeur est bien entendu calculée d'après les données fournies par les échantillons de terrain. Si l'on fait le calcul d'après les accumulations notées dans les échantillons incubés au laboratoire (chambre humide) et qui ont été légèrement humectés, un chiffre bien supérieur est atteint: $\cong$ 80 kg/an/ha. Ce dernier chiffre en lui-même est de peu d'intérêt écologique, mais montre l'importance du facteur hydrique dans ce cas.

Dans la forêt-galerie du Bandama (Sg8), nous avons calculé en 1965 une production d'environ 72 kg/an/ha.

5. Station 5: savane prélagunaire

(fig. 13, page 82)

La quasi-absence d'azote minéral dans ces sols, même après incubation, n'a pas permis la réalisation de graphiques. Cependant, pour donner une idée des variations du pH et de la teneur en eau du sol superficiel rencontrées dans ce milieu, nous avons représenté graphiquement ces valeurs obtenues dans la parcelle Sl2 (faible pente).

a) Teneur en eau

La teneur en eau du sol superficiel de ces parcelles est toujours faible. La teneur maximale notée pour la parcelle Sl3 (fond d'un petit vallon) est inférieure à 15% du poids du sol sec. En saison sèche, ces sols peuvent devenir en surface extrêmement secs. Le 17 février 1965, la teneur en eau du sol de la parcelle Sl1 était inférieure à 1%.

b) pH

Les valeurs du pH sont toujours voisines de 5. Le pH est un peu plus bas en saison humide par rapport à la saison sèche. Un pH plus élevé, voisin de 6, est parfois noté après le passage des feux, surtout si ceux-ci sont suivis d'une légère pluie. Cet effet alcalinisant de la cendre est très fugace.

c) Azote minéral

Ces sols sont encore peut-être plus pauvres que ceux de la savane guinéenne (station 1). Dans les échantillons de sol frais, seules des traces d'ammoniaque sont parfois décelées. Après six semaines d'incubation, les échantillons de ces sols n'ont pratiquement jamais montré d'accumulation. Sl3 paraît légèrement plus actif que le sol des deux autres parcelles. Cette pauvreté extrême en azote

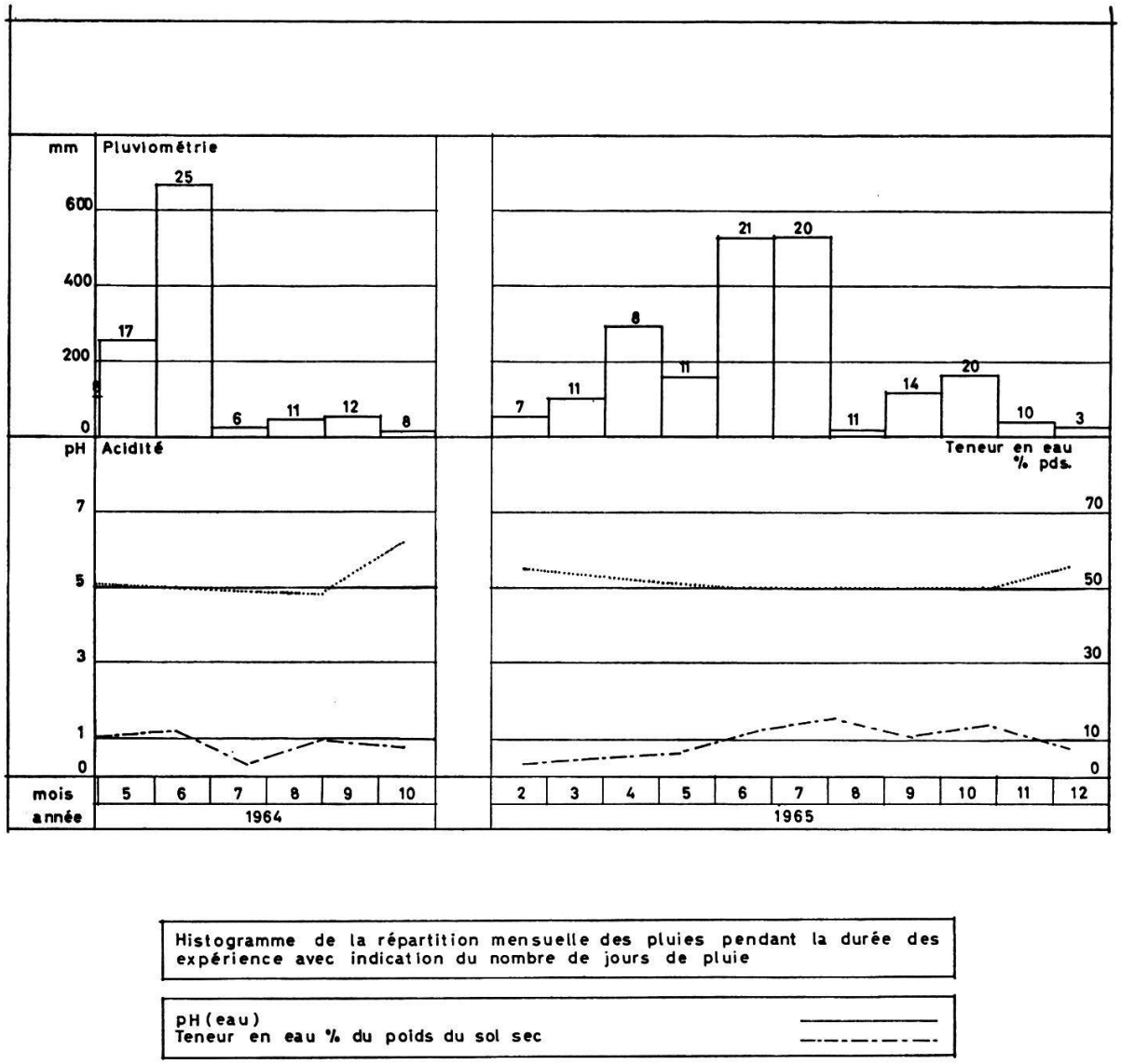


Fig. 13 Station 5, parcelle S12: savane prélagunaire

minéral n'a pas permis la réalisation de graphique et il serait illusoire de vouloir calculer une production d'azote minéral par hectare, par notre méthode tout au moins.

d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur

Des échantillons de terre pris à 30 cm de profondeur n'ont montré que des traces d'azote minéral (ammoniaque). Cette même terre, mise à incuber six semaines en chambre humide, n'a pas donné d'accumulation.

6. Station 6: végétation secondaire et cultures

(fig. 14 à 19, pages 84 à 90)

a) Teneur en eau

La teneur en eau de ces sols sablonneux, en situation bien drainée, n'est jamais très élevée. Dans les terrains de cultures, au sol le plus exposé au soleil (parcelle Vs6), les teneurs en eau peuvent devenir très faibles en saison sèche, tout au moins dans la couche superficielle. Dans les terrains à végétation la plus développée, par exemple Vs1, des teneurs en eau aussi faibles ne sont jamais atteintes. Les maxima en saison des pluies sont aussi légèrement plus élevés, ceci doit être attribué à l'ombrage et à la teneur en matière organique plus forte que ces sols.

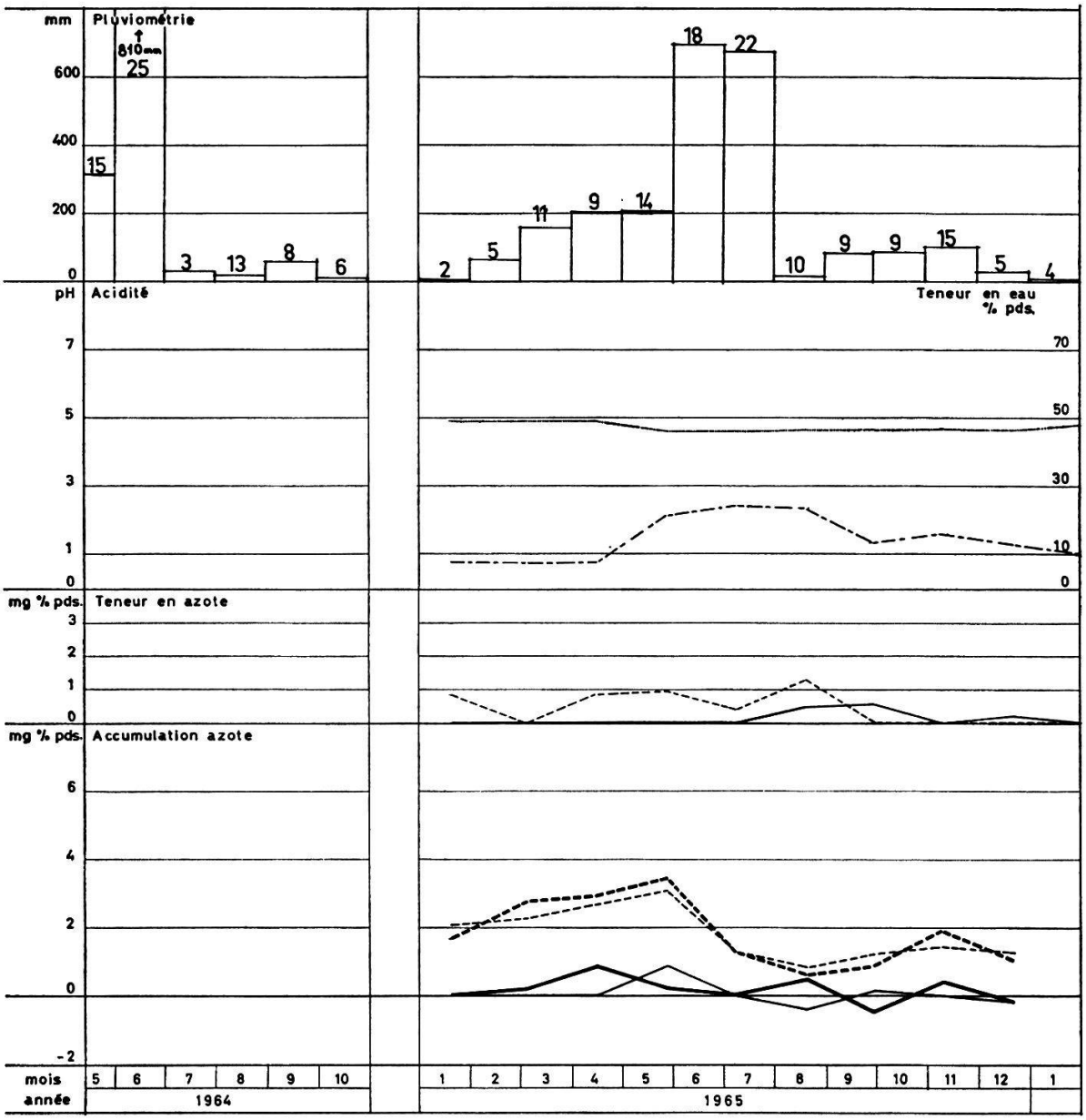
b) pH

Les valeurs du pH sont très constantes tout au long de l'année. Elles sont voisines de 5 ou un peu supérieures dans toutes les parcelles. On remarque cependant dans le sol de quelques parcelles une légère variation au cours de l'année. Les valeurs du pH les plus élevées sont atteintes à la fin de la saison sèche. Ceci a coïncidé dans quelques parcelles avec les brûlis qui suivent le défrichement. Mais l'influence de ces brûlis, en ce qui concerne le pH, semble moins importante que l'on aurait pu s'y attendre. On remarquera aussi que les parcelles de forêts secondaires ont un pH en moyenne légèrement plus faible que les autres (Vs1, Vs2, Vs3 1964, Vs4).

c) Azote minéral

Le sol contient de l'azote nitrique surtout durant les mois de mars à août et plus particulièrement au début de la saison des pluies. De petites quantités d'azote ammoniacal sont parfois présentes pendant la saison des pluies. La parcelle Vs3 montre un phénomène particulier. En effet, à la suite du défrichement puis du nettoyage par le feu de la végétation préexistante, suivi d'un labourage peu profond, le sol de cette parcelle a été le siège d'une minéralisation explosive de l'azote. L'échantillon de terre fraîche prélevé le 26 mai 1965 contient plus de 10 mg d'azote minéral sous forme de nitrate.

D'une manière générale, dans toutes les parcelles, les échantillons mis à incuber six semaines sur le terrain montrent une variation de l'accumulation au cours de l'année. Un premier maximum a lieu au début de la saison des pluies (avril, mai ou juin), puis les valeurs s'affaiblissent pour remonter en novembre-décembre. En saison sèche, les accumulations redeviennent faibles. Ces accumulations se font surtout sous forme de nitrate. L'ammoniaque, s'il est présent, n'atteint que rarement des teneurs importantes. Les accumulations d'ammoniaque les plus fortes ont été trouvées en août.



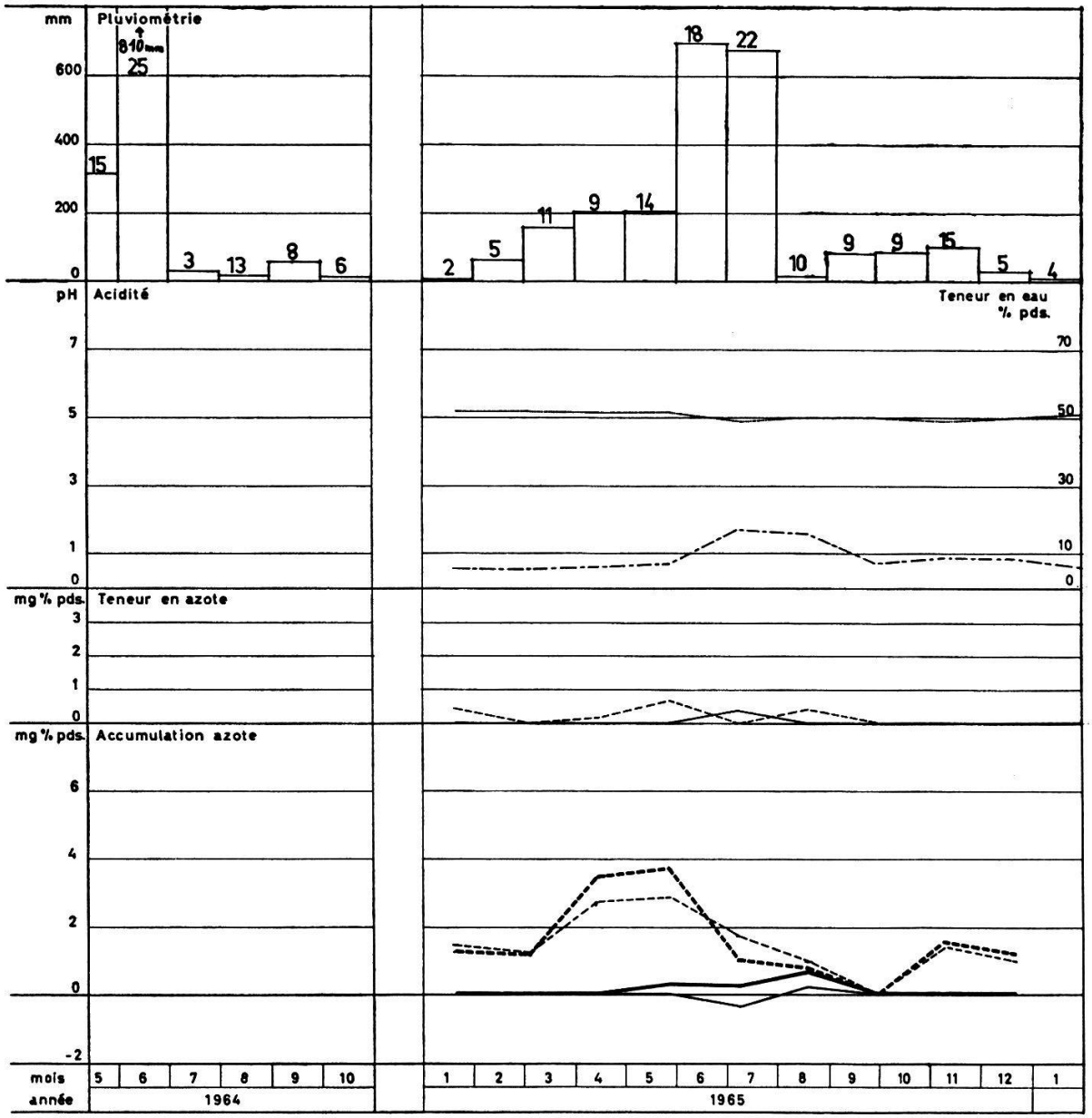
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
— NH_3
— NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain — NH_3 — NO_3
laboratoire — NH_3 — NO_3

Fig. 14 Station 6, parcelle Vs1: forêt secondaire



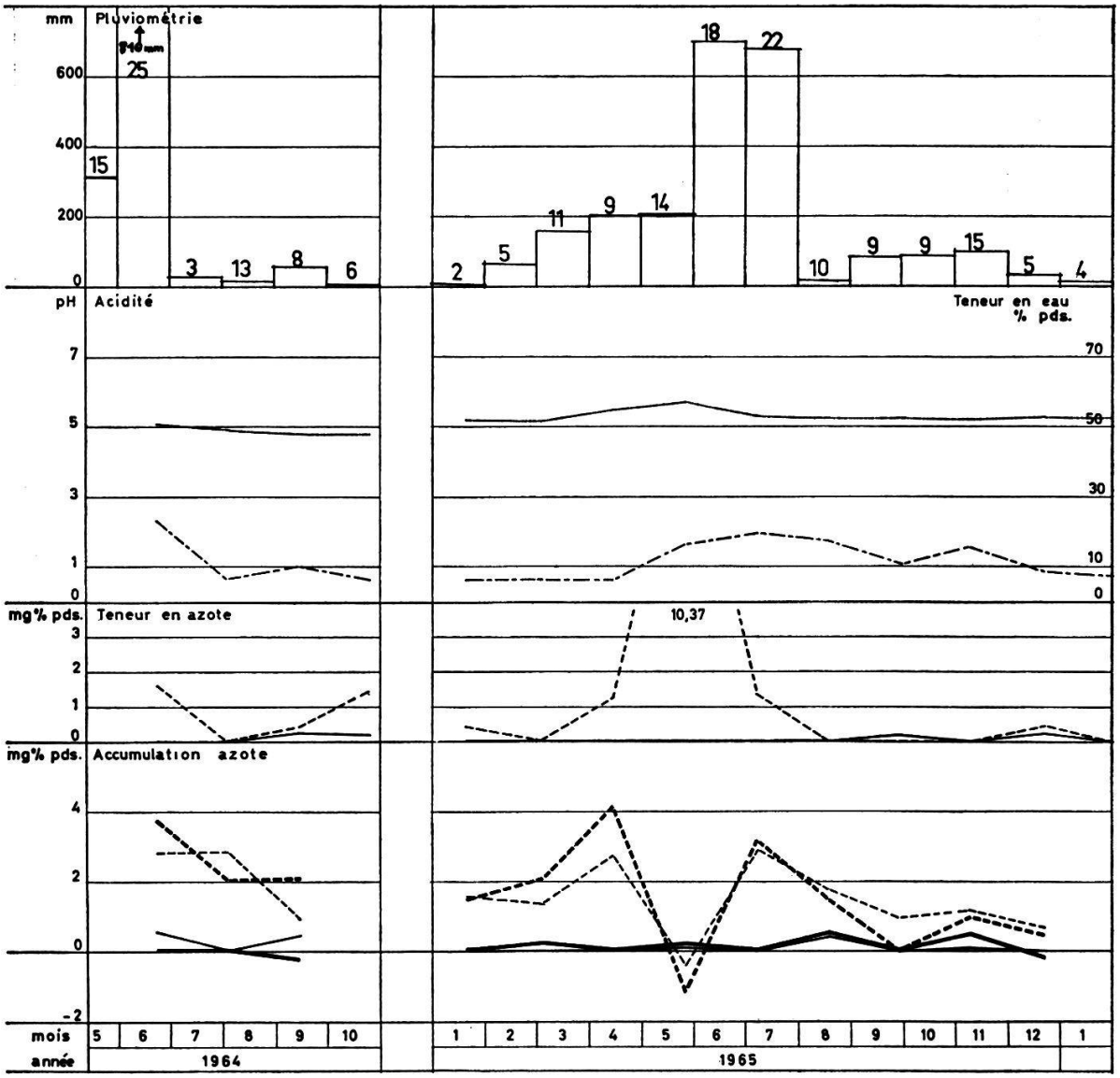
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
— NH_3
— NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
— terrain — NH_3 — NO_3
— laboratoire — NH_3 — NO_3

Fig. 15 Station 6, parcelle Vs2: végétation secondaire



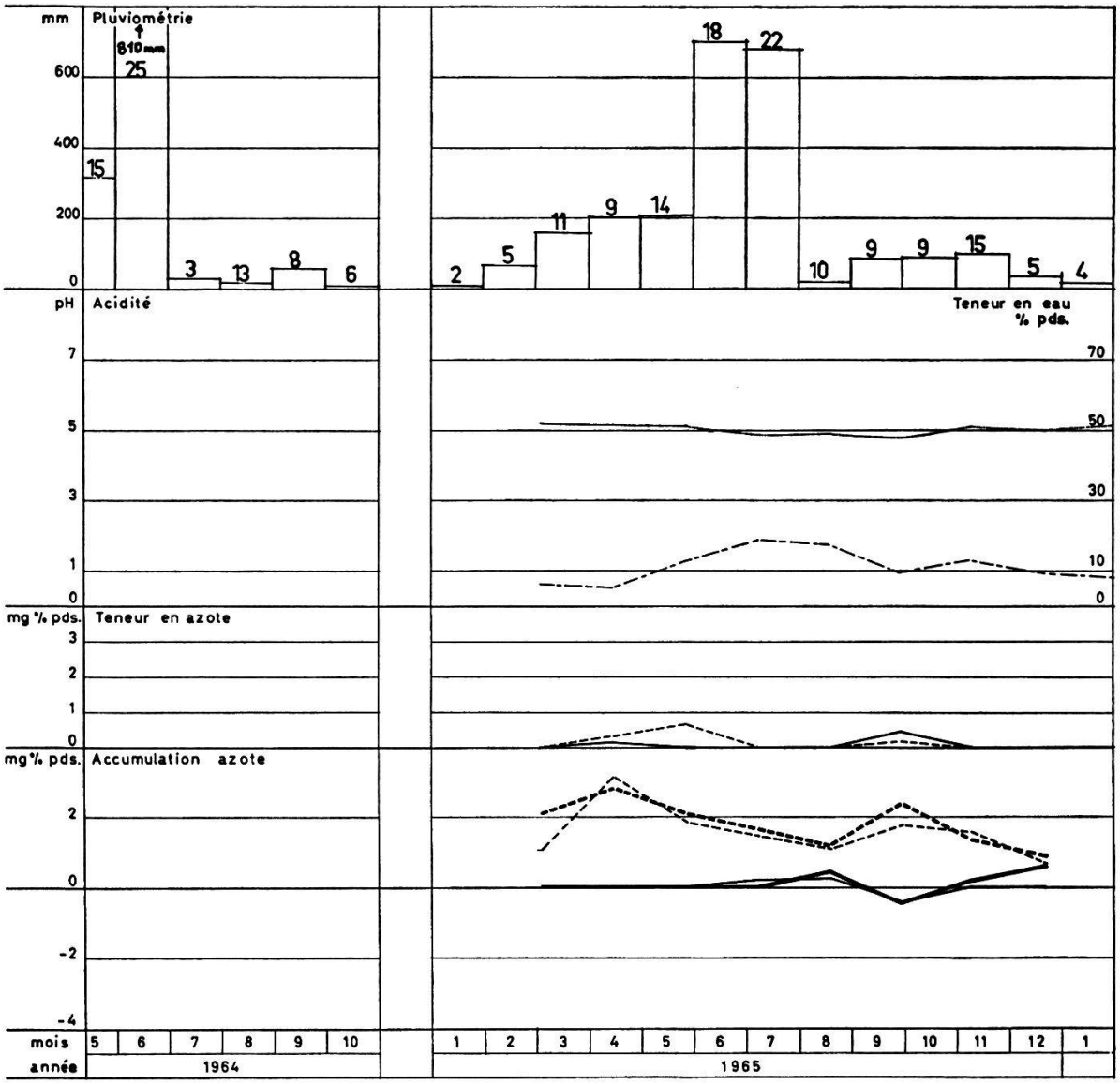
Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain: NH_3, NO_3
laboratoire: NH_3, NO_3

Fig. 16 Station 6, parcelle Vs3: fourré secondaire – culture de manioc



Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 17 Station 6, parcelle Vs4: fourré secondaire

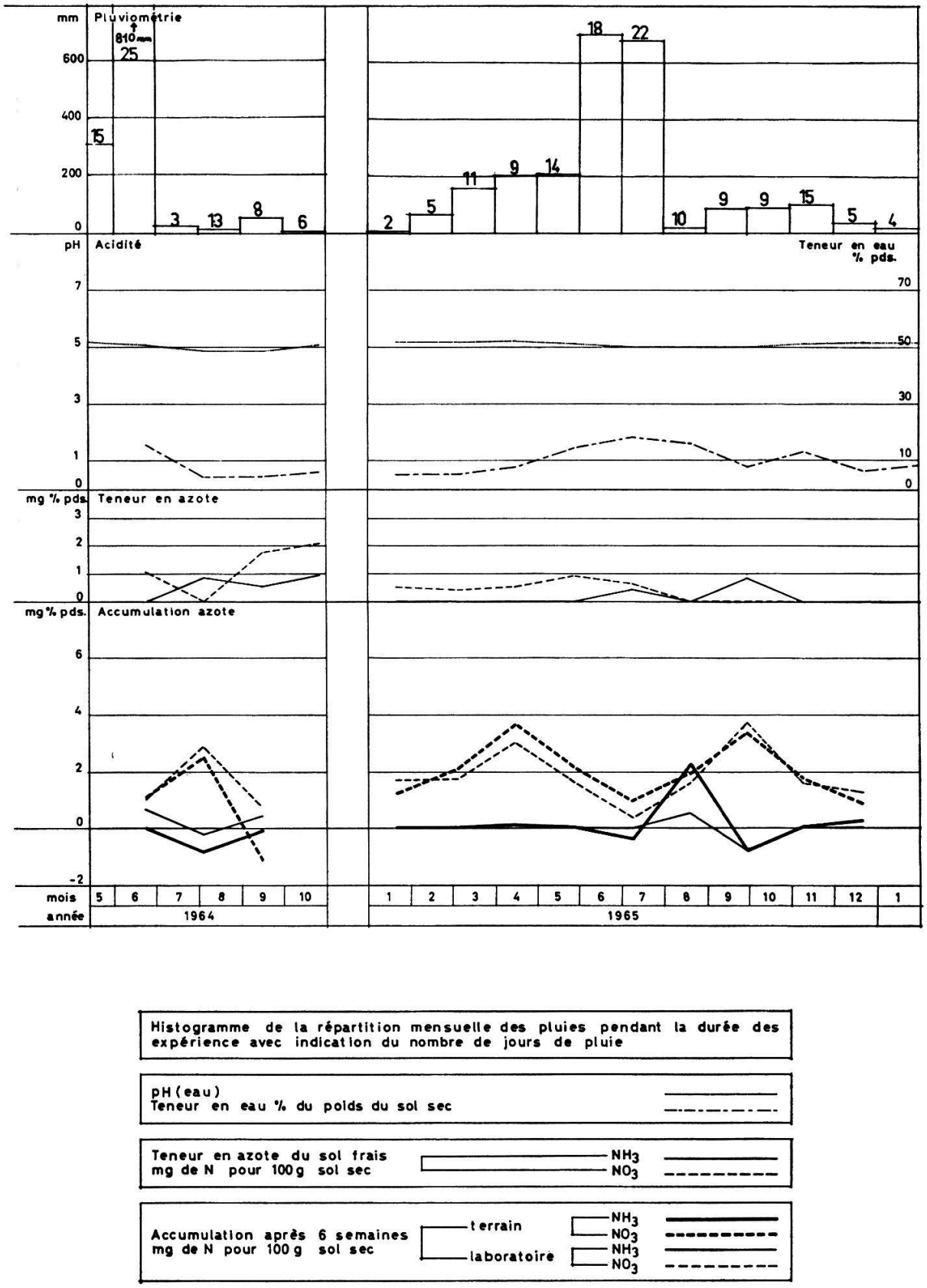
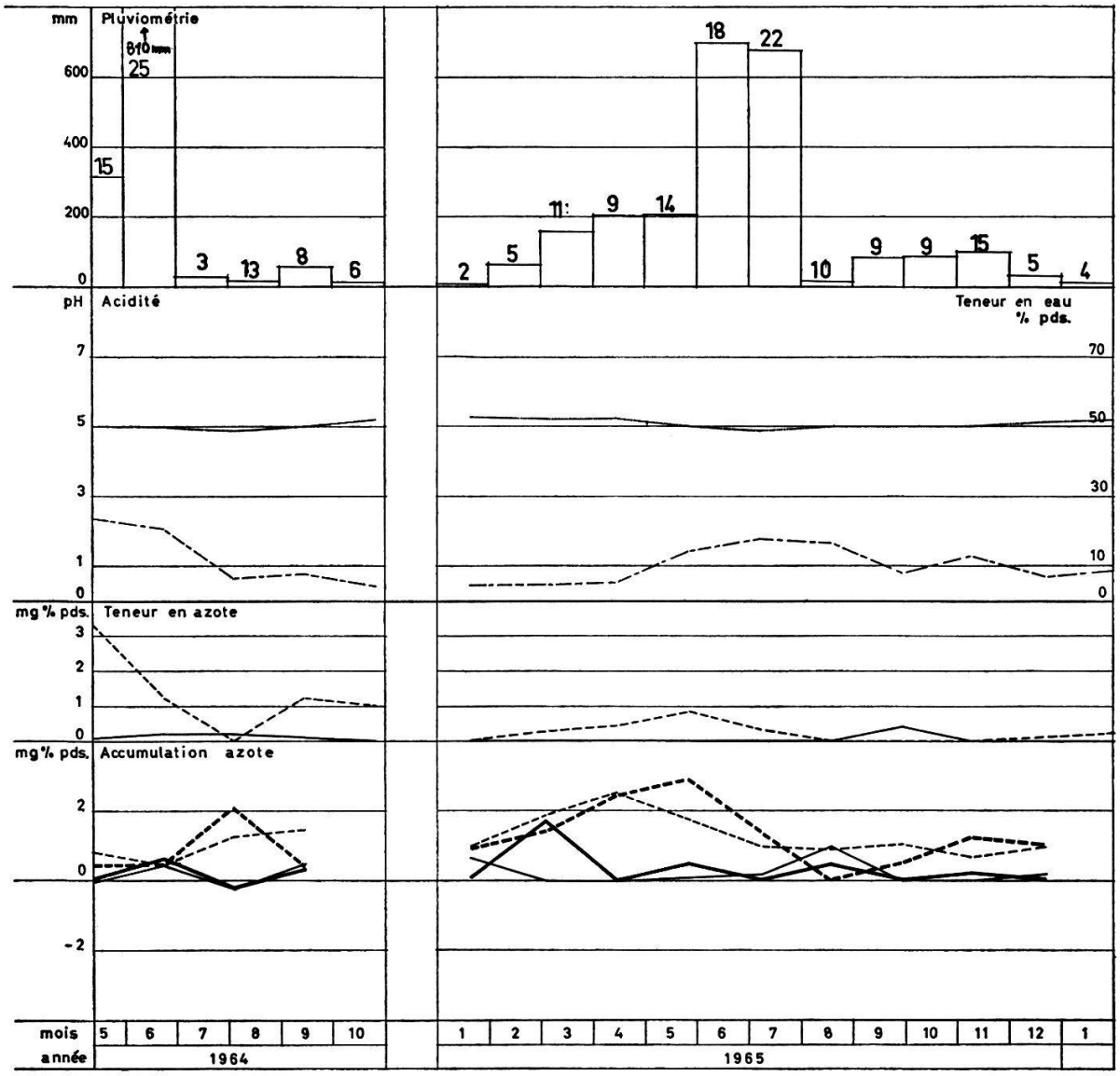


Fig. 18 Station 6, parcelle Vs5: culture d'igname et de manioc



Histogramme de la répartition mensuelle des pluies pendant la durée des expérience avec indication du nombre de jours de pluie

pH (eau)
Teneur en eau % du poids du sol sec

Teneur en azote du sol frais
mg de N pour 100 g sol sec
NH_3
NO_3

Accumulation après 6 semaines
mg de N pour 100 g sol sec
terrain
laboratoire
NH_3
NO_3
NH_3
NO_3

Fig. 19 Station 6, parcelle Vs6: plantation potagère

Parcelle			26 mai 1965	9 novembre 1965
Vs 1	NH_3	sol frais	0,18	0,21
	NH_3	6 semaines accumulation	—0,08	0,16
	NO_3	sol frais	0,41	0,00
	NO_3	6 semaines accumulation	0,42	1,16
Vs 2	NH_3	sol frais	0,00	0,43
	NH_3	6 semaines accumulation	0,00	—0,21
	NO_3	sol frais	0,00	0,21
	NO_3	6 semaines accumulation	0,91	0,95
Vs 3	NH_3	sol frais	0,21	0,00
	NH_3	6 semaines accumulation	0,00	0,00
	NO_3	sol frais	2,07	0,91
	NO_3	6 semaines accumulation	1,10	0,08
Vs 4	NH_3	sol frais	0,10	0,21
	NH_3	6 semaines accumulation	—0,10	0,00
	NO_3	sol frais	0,21	0,52
	NO_3	6 semaines accumulation	1,16	2,32
Vs 5	NH_3	sol frais	0,43	0,64
	NH_3	6 semaines accumulation	—0,21	—0,21
	NO_3	sol frais	0,41	0,62
	NO_3	6 semaines accumulation	1,24	1,32
Vs 6	NH_3	sol frais	0,70	0,26
	NH_3	6 semaines accumulation	0,04	0,06
	NO_3	sol frais	0,41	0,66
	NO_3	6 semaines accumulation	1,08	1,00

Azote minéral en profondeur (—20 à —30 cm) exprimé en mg de N pour 100 g de sol sec

Les échantillons gardés six semaines en chambre humide donnent en général des résultats assez semblables à ceux discutés précédemment. Les valeurs sont pourtant en moyenne légèrement inférieures. Le graphique des accumulations de la parcelle Vs 7 est encore une fois assez particulier. Les échantillons prélevés le 26 mai 1965, qui avaient une teneur initiale d'azote nitrique déjà élevée, n'ont pas montré, après six semaines, une accumulation supplémentaire. Au contraire, une légère perte d'azote nitrique a été enregistrée.

d) Teneur et accumulation de l'azote en profondeur

A deux reprises en 1965, mai et décembre, on a déterminé les teneurs en azote minéral entre 20 et 30 cm de profondeur. Des quantités encore relativement importantes ont parfois été trouvées et des échantillons mis à incuber pendant six semaines en chambre humide ont généralement donné des accumulations plus ou moins importantes (voir tableau page ci-contre).

e) Estimation de la production d'azote minéral pour une année et par hectare

Les résultats sont donnés dans le tableau ci-dessous pour les six parcelles. On voit qu'il est difficile de faire une relation entre la production d'azote minéral et le type de végétation couvrant la parcelle pendant la période expérimentale. Certaines parcelles en culture ou en fin de culture semblent avoir une production d'azote minéral un peu plus faible que les parcelles recouvertes par une végétation secondaire plus ou moins ancienne. Mais le sol de la parcelle la plus productive est celui de Vs5, dont 1965 est la seconde année de culture.

Vs1	Vs2	Vs3	Vs4	Vs5	Vs6	Moyenne
91 kg	82 kg	72 kg	79 kg	99 kg	71 kg	82 kg

Ces valeurs peuvent, bien entendu, se lire en grammes par 10 m^2.

V. Recherches complémentaires

A. Objet des recherches complémentaires

Au début de 1966, les résultats acquis dans les différents types de végétation, après plus d'un an d'expériences continues, nous avaient montré les grandes différences qui existent dans la production de l'azote minéral entre les sols forestiers ou d'origine forestière récente d'une part et les sols de savane d'autre part. On s'était aussi rendu compte qu'il était possible de constater rapidement de telles différences. Ces deux points nous ont alors incités à faire une série complémentaire de recherches de courtes durées.

Ces expériences avaient pour but de voir à partir de quels critères un sol se comporte en sol forestier ou en sol de savane et, si possible, d'apporter encore quelques faits nouveaux sur les deux grandes formations végétales de la Côte-d'Ivoire.

Nous joignons au compte rendu de ces recherches faites en 1966 les résultats obtenus en 1964 dans deux parcelles de la région de Dabou (station 5) qui durent être abandonnées prématurément.

B. Descriptions et résultats

1. R.c. 1: îlot forestier de la savane de Dabou

Cet îlot forestier devait être le pendant en savane prélagunaire (savane de Dabou, station 5) du bosquet étudié en savane guinéenne (savane de Lamto, station 4, Sg7). Peu de temps après l'établissement de cette parcelle, la culture de l'Hévéa prenait une nouvelle extension et ce bosquet était bouleversé par la construction de maisons pour Européens. Seule une mesure complète a pu être faite. La végétation du bosquet était de type secondaire ancien (présence d'un gros fromager, de nombreux palmiers à huile, etc.). Le terrain avait été cultivé autrefois, d'après les dires du chef de village le plus proche. Une parcelle se trouvait à la lisière du côté de la savane. L'autre était établie à l'intérieur du bosquet. Les prélèvements ont eu lieu le 28 avril 1964.

Les échantillons ont été mis à incuber six semaines sur le terrain. Les résultats sont donnés dans le tableau qui suit:

On voit que le sol de la lisière (Sl4) se comporte en sol de savane, tandis que les teneurs et accumulations de Sl5 sont tout à fait semblables à celles mesurées dans les sols de la région d'Adiopo-Doumé (station 6).

28 avril 1964	S14	S15
NH_3 sol frais	0,00	0,00
NH_3 6 semaines accumulation	0,21	0,09
NO_3 sol frais	0,00	0,00
NO_3 6 semaines accumulation	0,00	1,25

Teneurs initiales et accumulations après 6 semaines d'incubation exprimées en mg de N pour 100 g de sol sec

2. R.c. 2: expériences de Kokondekro

ADJANOHOUN (1964) a bien décrit ces intéressantes parcelles expérimentales, mises en place dès 1937 par le Service des Eaux et Forêts de la Côte-d'Ivoire dans une savane boisée à Kokondekro près de Bouaké. Trois parcelles de 2 ha chacune, établies à flanc de côteau (faible pente), ont subi les traitements suivants:

- Parcelle x: protection intégrale contre le feu
- Parcelle y: brûlage annuel au début de la saison sèche, dès que les herbes sont combustibles, généralement au début de la deuxième quinzaine de décembre
- Parcelle z: brûlage annuel tardif en fin de saison sèche, généralement pendant la deuxième quinzaine de mars

Ajoutons encore que le sol est gravillonnaire sur carapace ferrugineuse sous-jacente et qu'au sommet du côteau il existait encore en 1937 un boqueteau de forêt dense semidécidue très degradée par les cultures. Les paracelles auraient été cultivées pour la dernière fois en 1930. Les parcelles étaient en 1937, d'après AUBREVILLE, occupées par une savane boisée très pauvre.

Lors de notre passage, le 9 mai 1966, la situation était la suivante:

- Parcelle x: parcelle complètement reforestée (jeune forêt semidécidue). Les grandes graminées de savane ont complètement disparu
- Parcelle y: le haut de la parcelle a un aspect presque identique à la parcelle précédente. Le feu ne passe plus. En bas de pente, c'est encore une savane arborée, mais avec de nombreux rejets ligneux. La savane donne l'impression de devoir disparaître sous peu. Le feu passe mal
- Parcelle z: savane herbeuse avec quelques rares arbustes savanicoles

La description d'ADJANOHOUN repose sur des données de 1961. A notre passage, la végétation forestière semblait avoir encore fait de rapides progrès dans la parcelle y. Le feu précoce retarde la reforestation, mais ne l'empêche pas.

Du sol superficiel (0 à —5 cm) a été prélevé en quatre endroits, soit:

- 1 fois dans la parcelle x
- 2 fois dans la parcelle y: dans la partie boisée y_1 et dans la partie savane y_2
- 1 fois dans la parcelle z

Ces sols ont été ramenés à Adiopo-Doumé et leur teneur en azote minéral déterminée. Puis ils ont été mis à incuber pendant six semaines en chambre humide. Les teneurs initiales et les accumulations après six semaines sont indiquées dans le tableau ci-dessous:

9 mai 1966	x	y_1	y_2	z
NH_3 sol frais	0,21	0,09	0,26	0,17
NH_3 6 semaines accumulation	—0,09	0,00	—0,09	0,04
NO_3 sol frais	0,52	0,97	0,00	0,00
NO_3 6 semaines accumulation	2,13	1,34	0,55	0,00

Teneurs initiales et accumulations après 6 semaines exprimées en mg de N pour 100 g de sol sec

Il ressort clairement de ce sondage que les quantités d'azote minéral minéralisées par ce sol sont proportionnelles au recouvrement forestier et à la durée de son établissement.

3. R.c. 3: ranch expérimental de Toumodi

L'élevage des bovins est fort peu répandu en Côte-d'Ivoire qui doit importer pratiquement toute la viande dont elle a besoin des pays plus nordiques: Mali, Haute-Volta. Ceci est probablement dû autant à la mentalité de la population locale qu'à des causes telles que maladie, etc.

Un ranch expérimental a donc été établi dans le V baoulé pour voir s'il était possible d'y faire de l'élevage sur une assez grande échelle. Diverses interventions sur la végétation de la savane sont tentées pour améliorer la qualité de la pâture qui laisse beaucoup à désirer.

La végétation fait surtout partie de la sous-association à *Loudetia arundinacea* de l'association à *Brachiaria brachylopha* décrite par ADJANOHOUN (1964). Les petits arbres et arbustes sont très disséminés, sauf *Lophira procera* dont les troncs tordus et les longues feuilles simples donnent un aspect particulier à cette savane. Les rôniers *(Borassus aethiopum)* devaient être plus nombreux autrefois, à voir le nombre de troncs morts[1]. La masse des graminées est constituée avant tout par les diverses *Hyparrhenia* et par *Loudetia arundinacea*. Nous avons prélevé du sol dans trois secteurs de ce ranch.

- *Secteur 1:* Ce secteur est passé régulièrement au gyrobroyeur, appareil qui tond et hache l'herbe dure et la transforme en «mulch». Les arbres et les arbustes ont été éliminés. Cette zone venait d'être pâturée. Le sol, recouvert d'une litière abondante (mulch), paraissait assez humide. *Hyparrhenia spec.*, *Loudetia arundinacea* et *Schizachyrium platyphyllum* sont particulièrement abondants

[1] Le palmier rônier est exploité d'une manière brutale par les Baoulés qui extraient la sève sucrée par une incision profonde du bourgeon terminal. La sève fermente immédiatement et fournit un des vins de palme. Exploité par la méthode baoulée, un rônier est condamné.

- *Secteur 2:* La végétation est très semblable au secteur 1, mais n'a pas subi de traitement au gyrobroyeur. L'herbe avait été brûlée deux mois auparavant et le secteur était pâturé au moment même. On notait la présence de nombreuses bouses fraîches
- *Secteur 3:* Le sol a été prélevé près d'une station de «spraying» du bétail (le bétail doit périodiquement passer dans un couloir où il est complètement imprégné d'un produit insecticide-acaricide). Tout le bétail du ranch stationne périodiquement dans les alentours, la savane est donc très pâturée à cet endroit et les déjections du bétail sont abondantes.

Le sol prélevé à ces trois endroits a été soumis aux mêmes analyses que précédemment (recherche complémentaire n° 2). Les résultats dans les trois cas ont été complètement négatifs. Seules de faibles traces d'azote ammoniacal ont été relevées dans les échantillons de sol frais, et pas trace d'azote nitrique. Le bétail semblait se contenter des resources de la savane, mais la densité à l'hectare était très faible. Nous craignions, d'autre part, que les feux fréquents appauvrissent encore, si possible, cette savane (le bétail ne peut guère brouter qu'une herbe vieille de deux mois environ). Il est particulièrement frappant de constater que même le sol du secteur 3 soit si pauvre en ressource azotée. Un tel secteur, où des quantités assez importantes de bétail sont régulièrement concentrées, serait dans le cas de prairie tempérée envahi par une flore nitrophile. Le traitement de la savane au gyrobroyeur ne semble guère efficace, mais peut-être ce traitement n'avait pas encore été poursuivi pendant assez longtemps.

4. R.c. 4: tournée de Man–Biankouma

A l'occasion d'une tournée dans la région de Man, dans l'ouest de la Côte-d'Ivoire, nous avons ramené quatre échantillons de terre qui devaient donner des résultats assez intéressants. Cette partie du pays est particulièrement variée, à cause du relief tourmenté et aussi parce que l'on se trouve à la limite nord-ouest de la forêt. La démarcation forêt-savane ne se fait pas du tout suivant une ligne franche, il y a des enclaves importantes de part et d'autre qui s'expliquent en grande partie par le relief. D'autre part, la culture la plus répandue est celle du riz de montagne (riz «sec») que l'on a beaucoup accusée de dégrader le sol et qui aurait favorisé la savane[1]. Il est certain que les groupements à *Pennisetum purpureum*, qui incontestablement résultent le plus souvent de la dégradation de la forêt, sont très fréquents[2]. Entre Man et Biankouma et aussi plus à l'ouest on rencontre de vastes savanes où dominent les espèces *Andro-*

[1] Nous avons remarqué que l'érosion horizontale ne devait pas être très importante malgré les pentes raides. Bien qu'il y ait eu de très fortes chutes de pluies pendant notre séjour, l'eau des torrents est restée pure.

[2] Dans la région de Kouibli, au sud-est de Man, ce groupement forme une véritable savane. Mais l'on n'a jamais observé la transformation d'une «savane à *Pennisetum*» en savane proprement dite.

pogon tectorum, *A.gayanus* et surtout *A.macrophyllus* aux feuilles relativement larges. Enfin, près de Biankouma, nous avons trouvé une savane très semblable à celle du sud du V baoulé.

La pluviosité doit, à cause du relief, varier considérablement d'un endroit à l'autre dans cette région, mais en général elle est forte, comme le montre la carte pluviométrique. C'est donc, plus qu'ailleurs, la longueur et la rigueur de la saison sèche qui régissent la végétation.

Les sols font en général partie d'un type spécial: sols montagnards sur granite à hypersthène.

Les échantillons proviennent des endroits suivants:

- *Ss:* Sol provenant d'une savane des environs de Sipilou, près de la frontière guinéenne. Cette savane est dominée par les trois Andropogons *(A.macrophyllus, A.tectorum, A.gayanus)*. Les arbustes sont très disséminés (altitude 700 m). Sol très rouge dès la surface
- *Bs:* Comme nous l'avons dit, près de Biankouma nous avons trouvé une savane très semblable à celle de Lamto (station 4) avec la même association végétale à *Brachiaria brachylopha*. Les arbres et arbustes de savane y sont très nombreux, surtout à certains endroits. A peu de distance nous avons rencontré deux sols bien différents en surface tout au moins, un sol rouge et un sol noir, le sol noir se rencontrant dans les zones particulièrement boisées (Bs1 sol rouge, Bs2 sol noir)
- *Bp:* Ce sol a été pris à l'intérieur d'un vaste groupement de *Pennisetum purpureum* qui borde une petite rivière, mais qui n'est pas marécageux (hauteur de la végétation 3 à 4 m). Le sol est rouge-grisâtre en surface

5 juillet 1966	Ss	Bs1	Bs2	Bp
Teneur en eau % poids sec	34,5	32,6	42,7	21,3
NH_3 sol frais*	0,21	0,28	0,43	1,72
NH_3 6 semaines accumulation	0,42	0,25	0,98	—0,86
NO_3 sol frais*	0,00	0,23	0,83	0,62
NO_3 6 semaines accumulation	0,00	1,41	2,81	1,66

Teneurs initiales et accumulations après 6 semaines exprimées en mg de N pour 100 g de sol sec

* Il ne s'agit pas de véritables teneurs initiales, les échantillons étant restés 4 jours dans des sacs en plastique avant que les analyses puissent être faites.

Ces résultats sont trop peu nombreux pour que l'on puisse en tirer des conclusions, mais remarquons quand même les teneurs et surtout les accumulations inhabituelles pour des sols de savane des échantillons Bs1 et Bs2. Il faut cependant se rappeler que si la végétation est très semblable à celle rencontrée dans le su dud V baoulé, le sol et le climat sont bien différents. Nous sommes, d'autre part, tombés sur une période particulièrement pluvieuse qui explique en partie les fortes teneurs en eau constatées. Mais même lors des plus fortes

pluies, les sols de la savane de Lamto (station 4) ou de Dabou ne s'approchent pas de ces valeurs. La teneur particulièrement élevée de Bs2 s'explique par l'abondance de la matière organique de ce sol. Le sol de la savane de Sipilou se comporte, par contre, comme les autres sols de savane examinés jusqu'ici, tandis que le sol du groupement à *Pennisetum purpureum* a une teneur et donne des accumulations en azote minéral appréciables.

5. R.c. 5: forêt-galerie et savane

Dans la savane de Lamto (station 4), les courts ruisseaux qui se jettent dans le Bandama ont une pente assez forte. Ils ne s'assèchent que pendant quelques mois et, en général, il reste quelques trous d'eau. Ces «marigots» sont bordés par de petites forêts-galeries d'aspect bien différent de la forêt riveraine du Bandama. Elles sont plus variées, floristiquement. Celle du marigot salé[1], où nous avons pris des échantillons, est caractérisée par l'abondance de *Pandanus candalabrum.*

Les échantillons de ce sol ont été prélevés suivant une ligne perpendiculaire au cours du ruisseau, soit:

- *m 1:* sol restant toujours très humide le long du ruisseau
- *m 2:* sol pris à même distance entre le marigot et la savane
- *m 3:* sol pris le long de la lisière forêt-galerie/savane (la limite est brutale, il s'agit d'une véritable ligne)
- *m 4:* sol à environ 6 m de la lisière dans la savane

Les prélèvements ont eu lieu le 21 décembre 1966, soit au début de la saison sèche.

21 décembre 1966		m1	m2	m3	m4
Teneur en eau % poids sec		66,0	23,8	4,3	3,2
NH_3	sol frais	1,03	2,32	0,21	0,09
NH_3	6 semaines accumulation				
	terrain	0,04	0,58	0,00	0,08
	laboratoire	0,02	0,36	0,22	0,12
NO_3	sol frais	0,17	1,83	0,00	0,00
NO_3	6 semaines accumulation				
	terrain	0,00	1,41	0,00	0,00
	laboratoire	0,25	0,66	0,83	0,00

Teneurs initiales et accumulations après 6 semaines exprimées en mg de N pour 100 g de sol sec

Il n'y a pas grand-chose à ajouter aux données de ce tableau; on constate, une fois de plus, que la production d'azote minéral est plus élevée sous couvert forestier et qu'elle est négligeable en savane. Remarquons aussi la faible production du sol constamment très humide.

[1] L'origine de ce nom provient des quantités assez importantes de sel de magnésium contenu dans l'eau de ce ruisseau.

6. R.c. 6: termitière

Dans de nombreuses savanes, notamment dans les savanes prélagunaires, les grandes termitières, qui peuvent atteindre plusieurs mètres de haut, sont souvent colonisées par des arbres et des arbustes d'origine forestière. Ceci est généralement expliqué par la protection que les termitières offrent contre les feux. Cette explication est certainement valable, mais il nous semble qu'il pourrait y avoir encore d'autres raisons.

Il est bien connu que les termites exploitent un vaste territoire, dont ils concentrent en un point une partie importante de la production végétale. La termitière et ses environs immédiats doivent donc s'enrichir aux dépens de la périphérie, notamment en sels minéraux et en azote. D'autre part, un microclimat constamment humide règne au sein de la termitière; pour l'entretenir, les termites vont chercher l'eau jusqu'à la nappe phréatique. Ils remontent aussi des quantités importantes de matériaux fins des horizons inférieurs du sol pour les incorporer à leurs constructions.

Les arbres et arbustes ayant réussi à s'implanter dans ce milieu particulier, débarrassés au surplus de la concurrence des graminées, sont donc très favorisés. Il nous a donc semblé intéressant de mesurer les quantités d'azote minéral produites à l'intérieur et à proximité des termitières. Malheureusement, nous n'avons pas pu localiser de grandes termitières[1] dans les zones de savane[2] facilement abordables. Aussi nous sommes-nous rabattu sur une termitière d'une autre espèce plus petite[3], très commune à Lamto. On peut cependant admettre que les mêmes phénomènes se produisent à une plus petite échelle. Ces termites exploitent avant tout les graminées. Ils coupent les chaumes et les feuilles de ces dernières en brins d'un demi-centimètre de long environ dont ils bourrent la partie supérieure des termitières. Ces réserves doivent probablement, par la suite, être utilisées pour les cultures de champignons. Les échantillons proviennent des endroits suivants (voir également dessin):

- *t 1:* au centre de la termitière, à environ 20 cm au-dessus de la surface du sol. Zone alvéolaire très peuplée, les réserves de «foin» sont au-dessus
- *t 2:* sol pris sous la termitière, à environ 20 cm de profondeur par rapport au niveau moyen du sol. On y trouve peu ou pas de termites, mais le sol est frais et humide. On note la présence de nombreux lombrics qui doivent y passer la saison sèche
- *t 3:* sol pris à environ 10 cm autour de la termitière

Les teneurs initiales d'azote minéral et les accumulations dans les échantillons ont été les suivantes (tableau ci-dessous):

[1] Macrotermes: *Bellicositermes natalensis.*

[2] Très abondantes autrefois dans la savane de Dabou, elles ont presque entièrement disparu avec l'extension des cultures industrielles.

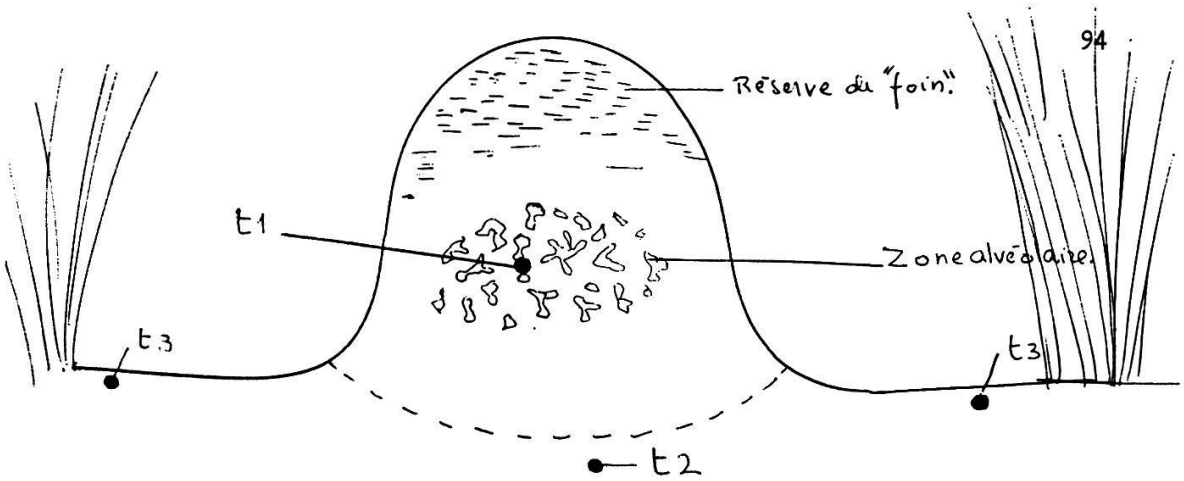
[3] *Trinervitermes geminatus.*

21 décembre 1966	t1	t2	t3
Teneur en eau % poids sec	19,2	16,9	4,8
NH_3 sol frais	5,46	2,19	0,43
NH_3 6 semaines accumulation	3,61	0,47	—0,21
NO_3 sol frais	4,46	0,41	0,00
NO_3 6 semaines accumulation	14,80	12,90	0,43

Teneurs initiales et accumulations après 6 semaines exprimées en mg de N pour 100 g de sol sec

Ces échantillons ont été pris au début de la saison sèche, le sol de la savane est déjà trés sec, comme en fait foi l'échantillon *t3*. Il est donc intéressant de relever les teneurs en eau assez élevées de *t1* et de *t2*. En ce qui concerne l'azote minéral, il nous semble que ce sont surtout les valeurs de *t2* qui sont intéressantes. En effet, il paraît peu probable que des racines puissent se développer au cœur d'une termitière *(t1)* dans la partie la plus habitée. Par contre, rien ne semble s'opposer à leur croissance en *t2*, où elles trouveraient des ressources en eau et en azote minéral abondantes par rapport à celles qui existent dans la savane. C'est du reste ce que confirme l'observation de ces bosquets de termitières, les arbustes étant plutôt disposés autour que sur ces dernières. Les arbustes, qui paraissent plantés sur les termitières, ont en fait le plus souvent été enchâssés par celles-ci lors d'un accroissement ultérieur. Les valeurs faibles trouvées en *t3* semblent indiquer que l'influence de la termitière est pratiquement nulle latéralement, mais il faut se rappeler que nous avons affaire à une termitière relativement petite, bien différente des imposants édifices des macrotermes.

Signalons encore qu'il existe d'autres macrotermes qui font des constructions moins spectaculaires, la termitière étant avant tout souterraine et ne dépassant le sol que sous forme d'un dôme peu élevé, mais de surface souvent importante. Ce type de termitière, d'après nos observations à Lamto (station 4) notamment, pourrait bien être également à l'origine d'îlots forestiers.



Dessin 1. Coupe schématique d'une termitière de *Trinervitermes geminatus*.

7. R.c. 7: arbre isolé en savane

En parcourant la savane de Lamto (station 4), il nous est apparu que tous les îlots forestiers semblables à celui étudié (Sg7) comprennent un ou plusieurs pieds d'*Erythrophleum guineense*, arbre au feuillage dense de la famille des Caesalpiniacées. De plus, beaucoup de ces îlots de petite surface semblent s'organiser autour d'un gros individu d'*E. guineense*, espèce qui, par ailleurs, est pratiquement la seule parmi les arbres d'une certaine importance à se trouver parfois isolée en pleine savane. On peut donc penser que cet arbre est à l'origine des îlots forestiers en créant des conditions favorables à l'établissement d'autres plantes d'affinité forestière.

Afin de vérifier partiellement ce fait, les échantillons de sol ont été prélevés à cinq reprises (juin à décembre 1966) sous la couronne d'un grand spécimen d'*E. guineense* isolé en pleine savane. Dans un rayon d'environ 8 m autour du tronc, les graminées de savane sont complètement absentes et remplacées par des Commelinacées et par une Composée *(Aspilia rudis)* qui se dessèchent en saison sèche. On note aussi la présence des arbustes et lianes suivants: *Elaeis guineensis*, *Lannea acida*, *Leea guineensis*, *Tetracera alnifolia*, *Psychotria spec.*, *Dioscorea spec.* Signalons encore l'intéressante Balanophoracée, *Thonningia sanguinea*, holoparasite de l'*E. guineensis* (dans ce cas). La plupart de ces expèces semblent bien indiquer que l'on va vers la formation d'un îlot forestier.

La végétation desséchée des Commelinacées et d'*Aspilia rudis* a brûlé lors du passage du feu en janvier 1967 ainsi que la litière de feuilles sèches provenant de l'*Erythrophleum guineense*.

Les teneurs en azote minéral du sol superficiel (0 à 10 cm) ainsi que les valeurs d'accumulation après incubation de six semaines sur le terrain et en chambre humide sont données dans le tableau suivant:

		16 juin 1966	26 juillet 1966	8 sept. 1966	18 oct. 1966	1er déc. 1966
Teneur en eau % poids sec		14,0	12,2	10,0	10,3	6,5
NH_3	sol frais	0,34	0,65	0,38	0,43	0,21
NH_3	6 semaines accumulation					
	terrain	0,00	—0,49	—0,15	0,18	
	laboratoire	—0,08	—0,51	—0,10	—0,25	
NO_3	sol frais	0,58	0,32	0,41	0,77	0,41
NO_3	6 semaines accumulation					
	terrain	1,50	0,51	1,87	0,93	
	laboratoire	2,72	2,75	2,00	1,42	

Teneurs initiales et accumulations après 6 semaines exprimées en mg de N pour 100 g de sol sec

Cet exemple montre clairement, combien la production d'azote minéral est plus importante sous recouvrement forestier, même très peu étendu, que dans la savane. Il est intéressant de constater que cette différence existe même quand

le feu passe encore, comme c'est le cas ici, et que la plupart de la litière est consommée. Le fait qu'*Erythrophleum guineense* soit une légumineuse n'est probablement pas étranger à cette production en azote assez élevée.

8. R.c. 8: blocs de rochers en savane

La savane de Lamto est parsemée de blocs de granite de toutes dimensions qui crèvent la surface du sol. Ces blocs forment parfois des amoncellements assez importants qui permettent l'établissement d'arbres et d'arbustes. L'explication la plus générale, et certainement valable, attribue ce fait à la protection contre le feu offerte par les rochers. Il est cependant possible que d'autres facteurs interviennent.

Ce milieu est évidemment très défavorable aux grandes graminées de savane (on y trouve des espèces particulières de plus petite taille), tandis que les arbres et arbustes, grâce à leur système radiculaire puissant, peuvent exploiter les fissures et les interstices entre les blocs. A ces endroits justement, s'accumule un terreau dont la richesse en arthropodes et en lombrics nous a surpris. Ce sol, ramené au laboratoire et mis à incuber en chambre humide, a donné les résultats suivants. Les prélèvements ont eu lieu le 3 mai 1966.

	3 mai 1966
NH_3 sol frais	0,51
NH_3 6 semaines accumulation	0,20
NO_3 sol frais	1,31
NO_3 6 semaines accumulation	4,52

Résultats exprimés en mg de N pour 100 g de sol sec

On voit donc, une fois de plus, combien un sol bénéficiant d'apport de matières organiques sous forme de feuilles d'arbres se différencie du sol de la savane environnante.

VI. Discussion et conclusion

A. Discussion des résultats

1. Forêts tropicales et forêts de climat tempéré

Dans les trois stations strictement forestières (stations 1, 2 et 3), la minéralisation de l'azote est partout très active et complète. Les productions annuelles par unité de surface que nous avons pu calculer sont importantes. Cette production d'azote minéral est d'ailleurs appréciable sous tous les couverts forestiers étudiés.

En général, une teneur élevée en eau s'accompagne d'une forte minéralisation, ce qui donne naissance à un rythme saisonnier plus ou moins net. Particulièrement évident dans la station 3 au climat plus contrasté, le rythme est moins sensible dans la station 1 au climat presque équatorial.

Cette influence positive d'une augmentation de la teneur en eau sur le taux de minéralisation de l'azote des sols forestiers correspond à ce qui a été trouvé par ELLENBERG (1964) dans des forêts du Plateau et du Jura suisses. A ce propos, il est intéressant de noter que la production d'azote minéral peut très nettement être handicapée par manque d'eau. Ceci est particulièrement net dans le cas du sol de l'îlot forestier (Sg7, station 4) en savane guinéenne dont les teneurs en eau sont toujours très basses. L'apport d'eau aux échantillons de ce sol mis à incuber en chambre humide augmente considérablement sa production d'azote minéral.

D'après BERNHARD (1966–1967), qui a étudié la chute et la décomposition de la litière dans la forêt du Banco (station 1), les quantités d'éléments minéraux et d'azote rendus au sol seraient plus importants en février (période de chute maximale des feuilles, saison sèche), parfois en juin (début de la saison des pluies) et en novembre. Les taux de minéralisation de l'azote, que nous avons mesurés, ne semblent concorder que partiellement avec ces résultats puisque, au mois de février, nous n'observons pas d'accumulations particulièrement fortes. Par contre, dans plusieurs parcelles, on note une augmentation au début de la saison des pluies, suivie d'une diminution et d'une nouvelle augmentation en novembre. L'azote libéré pendant la saison sèche doit donc être stocké partiellement par les micro-organismes du sol; d'autre part, la disparition initiale de la litière peut s'expliquer par l'activité des arthropodes et des vers.

Il est très intéressant de noter que les accumulations d'azote minéral dans les échantillons de sols mis à incuber sur le terrain et en chambre humide se sont faites avant tout sous forme d'azote nitrique, ceci bien que certains de ces sols soient très acides. Jusqu'à maintenant, on considérait qu'un milieu acide

empêche le processus de nitrification. Cette opinion reposant aussi bien sur les faits observés dans la nature que sur les résultats de travaux de microbiologie. Plus récemment, certains chercheurs (ANTONIETTI 1968; RUNGE, KLÖTZLI, communications personnelles) ont mis en évidence des productions d'azote nitrique parfois importantes dans des sols acides de climat tempéré, mais celles-ci s'accompagnent en général d'une production d'azote ammoniacal considérable, ce qui n'est pas le cas, sauf exception, dans nos sols.

Tout se passe comme si les conditions favorables d'humidité, d'aération et de température assurant une nitrification rapide, expliquent les faibles quantités de NH_4 trouvées après incubation, ceci nonobstant un pH souvent très bas[1].

Les seuls cas, où nous avons relevé des accumulations d'azote ammoniacal importantes, se sont produits lorsque les échantillons ont été inondés sur le terrain et sont certainement liés à une fermentation anaérobie. Ceci est à rapprocher de la constatation identique faite par WILLIAMS (1968) à propos de sols extrêmement différents (sols de prairies fertilisées d'Europe occidentale); l'auteur remarque également que dans ces sols biologiquement très actifs, des accumulations de NH_4 n'ont lieu que dans les échantillons de terrain et pratiquement pas dans ceux de chambre humide. Or, les conditions régnant dans les «chambres humides» des Instituts européens recréent précisément un climat tropical humide (température constante de 20 ou 25 °C, humidité relative de 95 à 99°).

Une comparaison plus valable peut être faite entre le mode de minéralisation de nos sols forestiers et celui décrit par ANTONIETTI (1968) dans des associations riches et productives du Tessin méridional. La ressemblance entre nos résultats (production moyenne élevée, production répartie tout au long de l'année, accumulation d'azote minéral sous forme de nitrate avant tout) et ceux trouvés dans les différentes variantes de l'association de l'*Helleboro-Ornetum* décrite par l'auteur est frappante. Ceci s'explique par le climat humide et doux du Sottoceneri qui, comme il est bien connu, se rapproche un peu des conditions tropicales humides. Mais remarquons que le sol de l'*Helleboro-Ornetum* est riche en carbonates et de réaction neutre et légèrement alcaline. Comme nous l'avons déjà dit, ANTONIETTI a également relevé dans la même région des accumulations de nitrate importantes dans des échantillons de sols pauvres en calcaires et par conséquent acides, mais les accumulations d'ammoniaque sont également appréciables. On peut cependant admettre qu'il s'agit d'un cas intermédiaire par rapport aux sols forestiers de Côte-d'Ivoire et que les conditions climatiques encore plus favorables aux micro-organismes permettent une nitrification complète, telle que nous l'avons observée.

En effet, l'observation sur place montre que la minéralisation de la litière en situation drainée est rapide et complète, à tel point que l'accumulation d'humus

[1] La mesure du pH, telle que nous l'avons pratiquée, n'est qu'un pis-aller. Il est fort possible qu'il existe au sein d'un sol «acide» des microzones de réaction neutre ou alcaline, dont les bactéries nitrifiantes pourraient profiter.

est en général faible. MULLER (1965) considère même que l'absence complète d'humus est un des traits typiques des forêts climatiques équatoriales ou tropicales humides. Cette opinion nous paraît un peu absolue, car il y a incontestablement dans certaines de nos parcelles une tendance à l'accumulation superficielle d'humus. Ceci semble même être la règle dans le cas des sols sablonneux dérivant des sables tertiaires, comme le montrent les analyses et profits donnés par ROOSE (1968). Mais, sous couvert forestier, le rapport C/N des sols drainés reste toujours relativement bas, ceci surtout dans l'horizon superficiel, ce qui dénote une bonne minéralisation. Aussi, nous pouvons faire la même constatation que RICHE (1964) dans son étude sur les fractions de l'humus des sols forestiers de la Côte-d'Ivoire: ces sols, malgré leur acidité, se rapprochent beaucoup des mulls à minéralisation rapide de climat tempéré. A ce propos, il est intéressant de noter qu'en Côte-d'Ivoire la présence de podzols est extrêmement rare, alors que des sols de ce type paraissent relativement courants en zone néotropicale, si l'on se réfère aux publications de SCHULZ (1960) au Surinam, de KLINGE (1962) et d'ELLENBERG (1959) en Amazonie. Conséquence de ce fait: les cours d'eau ivoiriens sont toujours clairs ou boueux, mais on ne rencontre pratiquement jamais d'eaux noires comme celles décrites fréquemment de l'Amérique tropicale (BRAUN 1951, SIOLI et KLINGE 1961)[1,2].

En ce qui concerne les quantités totales d'azote minéral produites au cours de l'année, on voit que les estimations que nous avons pu faire donnent des chiffres en général supérieurs à ceux trouvés dans des forêts primaires ou secondaires anciennes de zone tempérée. On admet, en général, que la production dans ces dernières est voisine de 100 kg par année et par hectare (ELLENBERG 1964). Plus récemment, des productions supérieures ont été mesurées et actuellement ELLENBERG (1968) pense que celles-ci peuvent atteindre 200 kg par année et par hectare. Nos chiffres, qui sont la moyenne des résultats de 3 (2) parcelles par station, entrent dans ces limites. Mais certaines de nos parcelles ont une production supérieure et il est possible que parfois nos estimations soient un peu faibles. Bien qu'il y ait, comme nous l'avons vu, des variations saisonnières plus ou moins importantes, cette production élevée résulte surtout de la régularité des accumulations au cours de l'année. Les valeurs maximales, après six semaines d'accumulation, n'atteignent dans nos sols que rarement 10 mg pour 100 g de sol sec. La station 3 fait partiellement exception. Cette forte production d'azote minéral est fonction des grandes quantités de litière tombant annuellement sur le sol de ces forêts. BERNHARD (1966–1967) a trouvé respectivement 11,3 t et 9,6 t dans deux parcelles (par hectare) de la forêt du Banco (station 1) qu'elle compare aux 2,8 et 3,0 t mesurées en forêt

[1] Nous avons rencontré des eaux de ce type sur le cordon littoral entre la mer et la lagune Ebrié. C'est précisément de cette région que LENEUF et OCHS (1956) ont décrit des podzols de nappe établis sur sables quartenaires (quartz).

[2] LAMBERT (1956) a fait, à ce propos, une intéressante comparaison entre les eaux d'un pays limitrophe, la Guinée, et celle de la région amazonienne. Les eaux guinéennes, toujours claires ou boueuses, jamais noires, sont très semblables aux eaux ivoiriennes.

de Fontainebleau (Hêtraie) et aux 2 à 4 t citées par LUTZ et CHANDLER (1949) comme production moyenne de forêt tempérée. Des chiffres plus élevés sont donnés dans d'autres forêts équatoriales et tropicales humides par LAUDELOUT et MEYER (1954) et par NYE (1961). La production de litière dans les forêts de Yapo doit également être un peu plus élevée (station 1). Toujours dans la forêt du Banco, BERNHARD a trouvé des teneurs de 1,5 et de 1,83% d'azote dans la litière fraîche. On peut donc, dans ce cas, évaluer à environ 150 kg par hectare la quantité de N retournant ainsi au sol. Ce chiffre est du même ordre de grandeur que la production d'azote minéral calculée par nous. L'azote minéral du sol de ces forêts provient donc avant tout de la décomposition de la litière, cependant diverses sources d'azote primaire pourraient avoir une certaine importance. Ainsi, les feuilles des arbres tropicaux servent de support à des bactéries fixatrices d'azote atmosphérique (RUINEN, communication personnelle). S'il est probable qu'une partie de cet azote puisse être directement assimilée par les feuilles, une certaine quantité pourrait, par lessivage, gagner directement le sol. Le rôle joué par les bactéries fixatrices d'azote du sol non symbiotique ou symbiotique dans ces forêts est encore mal connu, mais relevons que les légumineuses (souvent de très grands arbres: cf. le Parkia bicolor de la parcelle Fa 2) sont très fréquentes dans ces forêts. Enfin, des quantités relativement importantes d'azote sont probablement apportées par les pluies. La teneur en azote de l'eau de pluie étant proportionnelle à l'activité biologique des sols d'une région (ELLENBERG, communication personnelle).

2. Savanes tropicales et prairies de climat tempéré

Comme nous l'avons vu précédemment, les sols de savanes que nous avons suivis se sont montrés particulièrement peu actifs au point de vue de la minéralisation de l'azote. Les sols de la savane prélagunaire (station 5) paraissent encore plus pauvre que ceux de la savane du V baoulé (station 4). Etant donné les résultats de nos expériences, on est en droit de se demander d'où la végétation graminéenne tire les quantités d'azote nécessaire à une croissance souvent exhubérante. En fait, comme l'a montré HEDIN en 1965, la teneur en azote diminue rapidement avec le vieillissement des tissus des graminées. Ainsi, quand surviennent les feux de brousse, les pertes d'azote par combustion sont probablement infimes, seuls des hydrates de carbone sont perdus, tandis que les sels minéraux sont rendus au sol sous forme de cendres[1]. L'azote accomplirait donc une migration au sein de la plante qui vivrait en circuit (relativement) fermé. Les graminées peuvent donc se développer avec de très faibles apports d'azote minéral extérieur. Malgré ce mécanisme, que l'on peut considérer comme une adaptation au milieu, la teneur en azote des graminées de ces

[1] HEDIN estime entre 60 et 40 kg la quantité d'azote utilisée chaque année par hectare de savane, mais ceci ne veut pas dire que cette quantité soit perdue chaque année.

savanes est cependant remarquablement basse par rapport à celle trouvée dans les graminées fourragères des régions tempérées, et ceci même à un stade jeune. Dans son étude sur la valeur fourragère de la savane de Lamto (station 4), HEDIN compare la valeur fourragère de ces herbages à celle d'une paille d'avoine. Le rapport matière azotée totale/cellulose brute est très petit (0,19 pour *Hyparrhenia spec.* et 0,14 pour *Loudetia* après un mois de végétation seulement). La couleur toujours légèrement jaunâtre, même en pleine végétation des graminées, doit résulter d'un déséquilibre entre la croissance végétative rapide, favorisée par le climat, et la pauvreté en azote du sol[1]. Il est intéressant de noter que ces mêmes espèces transplantées à Adiopo-Doumé en zone forestière changent complètement d'aspect. Leur port se modifie, leurs tissus devenant plus tendres et leurs feuilles plus larges, tandis que leur couleur passe du vert-jaune au vert glauque. La plante réagit donc positivement à un milieu plus riche, bien que la floraison semble se faire difficilement. Mais, pour des raisons de concurrence avant tout, comme l'a montré l'expérience d'ADJANOHOUN (essai de création d'une savane incluse en zone forestière cf. page 93), les espèces de savane ne peuvent se maintenir dans ce milieu édaphiquement plus riche[2]. Ceci dans les conditions climatiques de la Basse-Côte-d'Ivoire tout au moins, les quelques expériences faites sur le sol de savane située au nord de la ville de Man (r.c. 4, page 95) nous incitant à la prudence. Mais, dans ce dernier cas, il convient de rappeler qu'il s'agissait d'une savane fortement arborée (arbres et arbustes de savane) et qu'à Lamto (parcelle Sg1, station 4) le secteur le plus boisé montre également quelques velléités de production d'azote minéral.

[1] La savane n'est vraiment verte que pendant une courte période qui suit de peu les feux. C'est le seul moment où l'herbe pourrait nourrir du bétail. Le pourcentage de matière azotée totale peut dépasser légèrement 8 (moyenne de 5 à 6). Mais une exploitation régulière des graminées à ce stade ne peut certainement pas être poursuivie longtemps. On est, du reste, encore loin des pourcentages de matière azotée trouvés dans les graminées fourragères de climat tempéré qui atteignent 18%.

[2] Nous pensons même que le facteur azote minéral a été décisif dans l'échec (si l'on peut dire) de cette tentative. Les semis de plantes de savanes ont été fait directement après le défrichement et la préparation du sol. Ils ont donc coïncidé avec la phase de minéralisation «explosive» des réserves d'azote du sol. L'azote minéral libéré a favorisé la croissance des très nombreuses rudérales qui, si on ne les avait pas vivement combattues, auraient éliminé d'emblée les plantes savanicoles.

A notre avis, il serait intéressant de reprendre l'expérience après avoir au préalable épuisé volontairement le terrain par des cultures répétées, exporté tout le matériel végétal produit, et main teno le sol expose au soleil. Les graminées de savane mieux adaptées à un milieu aussi appauvri pourraient prendre le dessus et, peut-être grâce à l'établissement de feux saisonniers, se maintenir et former une savane «incluse».

Notons, en passant, qu'il existe une espèce de «savane» à Adiopo-Doumé. Il s'agit des pelouses (à *Chrysopogon aciculatus*) du centre ORSTOM. Elles sont régulièrement fauchées mais rarement (jamais) fertilisées. Du sol provenant de ces pelouses, soumis à l'analyse, s'est révélé complètement inactif.

Le dénuement des sols de savane en azote s'explique, bien entendu, par l'absence de la litière due[1] alle-même aux feux, ce qui ne permet pas la création d'un cycle «ouvert» de l'azote entre la plante et le sol, comme dans une forêt. Mais des chercheurs sud-africains auraient également mis en évidence un antagonisme entre les graminées (deux espèces d'*Hyparrhenia*) et les bactéries nitrifiantes du sol. Les premières secrétant des substances antibiotiques (dans BOUGHEY et coll. 1964). BERLIER (1956), microbiologiste, ayant travaillé longuement en Côte-d'Ivoire, tient pour évidente l'influence dépressive des graminées sur les bactéries du sol. La faible activité des bactéries fixatrices et transformatrices de l'azote en savane peut aussi s'expliquer par les fortes températures auxquelles ces sols sont soumis, ceci surtout après les feux (température atteignant 50° et plus en surface).

Quelles que soient les raisons principales responsables de cette production d'azote minéral si faible, il nous semble que ce facteur est une des caractéristiques majeures de ce type de végétation et est très probablement nécessaire à son maintien. Il vient donc s'ajouter aux facteurs «feu» et «eau disponible» plus généralement reconnus, pour maintenir l'intégrité et la compétitivité de la savane par rapport à la forêt dense. Ces trois facteurs sont, du reste, si intimement liés que l'on ne peut vraiment dire quel est le plus important, même si le feu est le plus apparent.

Cela revient à dire, en pratique, qu'il n'y a, à notre avis, guère moyen de simplement améliorer la savane au point de vue pâturage. La modification artificielle d'un des trois facteurs cités plus haut entraînant sa destruction et son remplacement par un autre type de végétation. C'est, du reste, vers un tel changement que l'on s'achemine de plus en plus, particulièrement dans les savanes prélagunaires qui sont, dès à présent, en grande partie transformées en plantations industrielles que l'on peut qualifier de forestières (Hévéa, palmier à huile)[2]. Dans le V baoulé, la pluviosité plus faible ne permet déjà plus les mêmes cultures (les plantes se développeraient bien, mais les rendements ne seraient pas intéressants). Pour obtenir une pâture plus riche, il faudrait, comme le préconise HEDIN (1967), essayer d'enrichir la savane par le semis de légumineuses comme *Stylosantes gracilis* ou plutôt créer des prairies artificielles de graminées telles que *Panicum maximum*, *Pennisetum purpureum*[3], etc. Un essai

[1] ADJANOHOUN (1964) dit à ce propos: «(Mais) le passage des feux a pour résultat d'empêcher l'incorporation au sol d'une grande quantité de matière organique indispensable à la création d'un complexe absorbant et, par conséquent, à la fixation de matières fertilisantes; son effet est d'autant plus marqué que la couverture est plus herbeuse.»

[2] Ces sols, initialement recouverts par les savanes prélagunaires, se sont révélés plus favorables à ces cultures arborées que les mêmes sols anciennement recouverts par la forêt. La pauvreté chimique des sols de savane étant plus que compensée par l'absence de maladies fongique d'origine forestière. Les déficiences chimiques sont facilement compensées par l'apport d'engrais chimiques et la plantation de plantes de couverture fixatrice d'azote.

[3] Ces deux espèces sont typiques des friches forestières et demandent certainement un sol plus actif du point de vue de la minéralisation de l'azote.

plus révolutionnaire serait d'essayer d'introduire des arbustes dont le feuillage est apprécié par le bétail[1]. De toute façon, il faudrait transformer les sols de la savane en sols biologiquement plus actifs, ce qui ne nous paraît pas impossible à réaliser.

Comme dans le cas des forêts, on peut faire d'intéressantes comparaisons avec certaines communautés végétales de la zone tempérée. Il est intéressant de noter la similitude qui existe entre le bilan d'azote des sols de savane et ceux d'une association peu productive et paraclimacique comme le *Molinietum*. Les résultats obtenus par LEON (1968) dans les *Molinietum* des environs de Zurich sont très semblables. Mais alors que les prairies à *Molinia* n'occupent que des surfaces réduites, relictes de pratiques agricoles désuètes, les savanes préforestières ont une vaste étendue. Les facteurs influençant les *Molinietum* sont très voisins de ceux subis par la savane, et nous savons que la modification de l'un de ceux-ci entraîne la disparition de l'association[2]. La comparaison serait, du reste, probablement plus valable avec certaines prairies à *Bromus erectus* pour des raisons édaphiques, particulièrement dans le cas de savanes dominées par les *Hyparrhenia*. Certains *Molinietum* rappelant plus particulièrement les zones à *Loudetia simplex* de la savane de Lamto (station 4). De même qu'il paraît inconcevable de transformer *Molinia coeculea* ou *Bromus erectus* en bonnes espèces fourragères, il nous paraît difficile d'élever à ce rang les *Hyparrhenia* et *Loudetia simplex*.

3. Terrains de culture et végétation secondaire

Nous avons été relativement surpris de constater que la production d'azote minéral est assez considérable dans toutes les parcelles examinées. Même le sol de terrains cultivés depuis quelques années déjà semble encore capable d'accumuler des quantités d'azote minéral assez importantes. Les résultats de ces expériences ne permettent donc pas de conclure à une véritable destruction du potentiel de minéralisation de l'azote du sol. Certes, la parcelle Fs6, la plus longtemps sous culture continue, montre des accumulations relativement faibles, mais cela tient probablement autant à la nature de la parcelle qu'au traitement qu'elle a subi. Par contre, la parcelle Fs5, qui a été défrichée pendant la saison sèche de 1964, a vu ses accumulations d'azote minéral rester élevées, même après deux ans de cultures. En fait, ce sol était plus productif d'azote minéral que celui de la parcelle Fs1, située dans une forêt secondaire vieille

[1] Cela ne semble guère être le cas des arbustes de la savane actuelle dont plusieurs seraient même toxiques. Mais HEDIN signale, à ce propos, le cas de la *Caatinga* brésilienne qui fournit un fourrage apprécié à base de feuilles d'arbustes.

[2] Le fauchage tardif du *Molinietum* joue le même rôle que le feu dans la savane. Il ne retire du milieu que des hydrates de carbone. Le facteur hydrique est ici renversé, c'est un dessèchement qui, en général, entraîne la disparition de *Molinia*, tandis que l'apport d'engrais a pratiquement toujours pour effet de détruire l'association.

d'environ trente ans. Il aurait été intéressant de pouvoir suivre la variation de la production de l'azote minéral du sol d'une parcelle de forêt primaire ou quasi primaire du type Banco avant et après sa mise en culture. Malheureusement, cela n'a pas été possible. Mais on voit, en comparant des résultats des parcelles cultures-formations secondaires avec ceux des parcelles de la forêt du Banco (station 1), ce qui doit se produire: Après la première ou les premières années, suivant le défrichement initial de la forêt, la production en azote minéral du sol doit baisser[1] rapidement, pour atteindre ensuite un nouvel état d'équilibre. Nos résultats semblent indiquer que ce nouvel état d'équilibre ne risque pas d'être détruit par le système traditionnel des cultures. Par contre, pour qu'un terrain ainsi défriché et cultivé retrouve sa productivité en azote minéral initiale, il faut certainement un très long laps de temps, soit le temps nécessaire à l'établissement d'une nouvelle forêt climacique. Ces conclusions rejoignent celles de JENNY qui pense également que l'état d'équilibre souvent moins défavorable que l'on aurait pu craindre s'établit dans le bilan d'azote d'un sol tropical cultivé. Des faits du même genre ont été constatés au Brésil (DOBEREINER 1967, COSTA VERDADE 1967). L'obligation de mettre un terrain en jachère après quelques années n'est probablement pas uniquement due à un manque d'azote.

La diminution de la teneur en matière organique, accompagnée d'une moins bonne texture de l'horizon superficiel, peut aussi expliquer l'abandon du terrain ainsi que la raréfaction d'autres éléments et oligo-éléments. Dans le cas des sols sur sables tertiaires, le manque de phosphore ne se ferait que rarement sentir; par contre, l'apport extérieur de potassium a permis dans certains cas de multiplier par sept la production de plantations de palmiers à huile. On voit donc que de nombreuses carences peuvent se produire. Ce mode de culture peut aussi s'expliquer par l'envahissement de quelques espèces de mauvaises herbes, contre lesquelles le cultivateur ne peut pas lutter, mais qui sont éliminées naturellement dans les jachères par la concurrence. On pourrait encore trouver des causes d'ordre phytopathologique, le manioc, par exemple, étant très souvent attaqué par des virus, et on connaît maintenant l'importance énorme des nématodes, parasites dont la densité doit probablement augmenter avec l'âge d'une culture.

Enfin, le défrichement de nouveaux terrains se justifie par le désir de profiter de l'enrichissement subit du sol en azote minéral et en autres éléments qui suit immédiatement le premier travail du sol et le brûlage de la végétation. Car, s'il n'y a pas, semble-t-il, d'augmentation dans la production d'azote minéral au cours d'une jachère normale, il y a, bien entendu, une augmentation du stock d'azote total du sol. Les plantes les plus exigeantes, par exemple l'Igname, ne se plantent guère que dans la saison qui suit le défrichement. Mais l'effet initial (minéralisation explosive), d'après nos expériences, est très fugace, les planta-

[1] Après avoir passé par un maximum correspondant à la minéralisation «explosive» des réserves d'azote du sol qui a lieu directement après un défrichement.

tions ultérieures d'espèces moins difficiles s'expliquent avant tout par le désir de profiter encore du travail de défrichage accompli[1].

Le maintien de la capacité de production d'azote minéral des terrains de culture est probablement dû à l'activité nitrofixatrice de micro-organismes non symbiotiques ou symbiotiques. DOBEREINER (1967) a, en effet, récemment montré que seule l'activité des micro-organismes non symbiotiques permet de comprendre les bilans d'azote de certains sols sous les tropiques (Brésil méridional). D'après cet auteur et COSTA VERDADE (1967), la production d'azote fixé par ces micro-organismes pourrait avoir une grande importance en zone tropicale, à la différence de ce qui a été constaté en zone tempérée.

Plusieurs de ces micro-organismes, qui ne se retrouvent pas en zone tempérée, peuvent fixer l'azote en milieu acide.

Il ressort de l'étude de BERLIER (1958) sur la nodulation chez les légumineuses de Basse-Côte-d'Ivoire que la fréquence des nodosités sur les racines varie suivant le milieu. L'auteur a particulièrement étudié le cas de *Baphia nitida*, petit arbre se trouvant aussi bien dans les jachères qu'en forêt climacique. Les individus se développant dans les jachères ont de nombreuses nodosités, tandis que ceux qui croissent en forêt en sont pratiquement dépourvus.

Ainsi donc, on peut faire l'hypothèse suivante qui demanderait à être vérifiée plus rigoureusement: La production d'azote minéral dans un terrain ayant été cultivé et retournant progressivement à la forêt est d'abord le fait de micro-organismes autotrophes ou symbiotiques, puis, avec l'augmentation de la litière, le rôle des organismes hétérotrophes s'accentue aux dépens des premiers. Pendant une période sans doute très longue, la production d'azote minéral n'augmente pas ou presque pas, ceci jusqu'à ce que la forêt climacique, avec son microclimat si particulier et sa forte production de litière, se soit reformée. Il est même possible qu'au cours de cette évolution la production d'azote minéral passe par un minimum qui correspondrait à un stade de forêt secondaire. JACQUEMIN et BERLIER (1956) ont, en effet, trouvé l'activité microbiologique maximale dans des sols de jachères, tandis qu'elle était relativement faible sous forêt. Ceci paraît ne pas cadrer tout à fait avec nos résultats, puisque les forêts climatiques sont incontestablement les plus productives d'azote minéral, mais les résultats obtenus par les méthodes microbiologiques ne peuvent, sans autre, être comparés à ceux relevés par notre méthode. D'autre part, la forêt dont le sol a été étudié par ces auteurs n'était pas climacique, il s'agissait d'une forêt secondaire ancienne. Enfin, dans les forêts climaciques, plusieurs indices montreraient que les champignons jouent un rôle aussi important que peu connu.

Le maintien d'une production d'azote minéral appréciable dans les terrains cultivés ne dépend pas moins de la manière peu intensive dont le sol est exploité.

[1] Chez les Guerés du Sud-Ouest ivoirien, en pleine zone forestière, l'assolement traditionnel est le suivant: 1 an de riz et cultures associées, 5 ans de jachères. Chez les Bétés, les jachères subsistent plus longtemps, soit 1 an de cultures, 8 ans de jachères (GUILLAUMET 1967). Dans ces deux cas, il est intéressant de constater que la période de cultures est normalement limitée à 1 seule année.

BERLIER a constaté que dans un sol débroussé et conservé tout à fait nu, le nombre et l'activité des micro-organismes diminue fortement, mais, comme nous l'avons vu, ce cas extrême ne se présente pour ainsi dire pas dans la réalité.

4. L'importance du facteur azote dans la répartition forêt-savane

Nous avons vu que la répartition actuelle de la forêt dense et de la savane en Côte-d'Ivoire soulève un certain nombre de questions. Il nous est rapidement apparu que les différences considérables dans les bilans d'azote de ces deux formations, ainsi que les résultats obtenus dans les terrains de cultures, apportent quelques éléments nouveaux. Nos expériences ont, en effet, permis de dégager les trois points suivants:

1° Les sols de forêt dense humide primaire ou peu dérangée ont une production d'azote minéral importante.

2° Les sols de savane, à l'inverse, ont une très faible production d'azote minéral.

3° La diminution de la production d'azote minéral dans les sols cultivés d'origine forestière n'est pas importante au point de provoquer l'implantation d'une savane. Les ressources azotées sont encore très supérieures à celles trouvées en savane et expliquent la repousse rapide d'une végétation forestière non combustible.

Ces trois points semblent bien confirmer que l'influence seule de l'homme est incapable de provoquer la transformation en savane d'un territoire forestier dans les conditions de climat actuelles, ce qui est même évident dans le cas des savanes prélagunaires. Sur la ligne de démarcation nord de la forêt/savane, on pourrait penser que les défrichements, en permettant la pénétration des plantes de savane (espèces de lumière), pourraient amener le recul de la végétation forestière. Or, la plupart des observations récentes montrent exactement le contraire, la végétation forestière est partout en progression et les défrichements, loin de l'entraver, l'accélèrent quand ils se font aux dépens de la savane, mais à proximité de la forêt[1]. Ce cas est du reste rare, car lorsqu'il en a le choix, le

[1] N'ayant pas rencontré, dans les régions étudiées, de cultures établies aux dépens de la savane, nous n'avons pas pu y suivre la variation des quantités d'azote minéralisé dans le temps. Mais nous serions tenté de faire les hypothèses suivantes dans le cas d'un défrichement en savane:

1° Activée par le travail du sol, débarrassée d'une éventuelle influence inhibitrice de la part des graminées, la microflore se met au travail, minéralisant d'une part le petit stock d'azote et de carbone du sol et fixant de l'azote atmosphérique. Si la culture n'est pas trop longue, le sol garde une teneur en azote minéral assez élevée qui permet l'installation de rudérales. Celles-ci contribuent à leur tour à l'enrichissement du sol. Ce sont, en effet, souvent des légumineuses, et leur présence de toute façon stimule les bactéries fixatrices d'azote. Dans le cas favorable où le groupement n'est pas complètement annihilé par les feux, celui-ci évolue vers une brousse forestière de moins en moins combustible ou va vers la forêt.

2° Si, au contraire, les cultures se prolongent, le petit stock d'azote et de carbone du sol est détruit, donc plus d'ammonification et de nitrification, et les micro-organismes fixateurs d'azote, privés de leur substrat organique, régressent. Seule la savane considérablement

cultivateur établit toujours ses plantations à l'emplacement de communautés forestières, pour des raisons que nos résultats rendent faciles à comprendre. ADJANOHOUN (1965) a cependant observé plusieurs fois l'implantation d'une végétation forestière grâce au défrichement de la savane[1]. Ce fait est à mettre en parallèle avec les constatations de BERLIER (1956), qui a démontré expérimentalement qu'un sol de savane débarrassé de sa végétation voit le nombre et l'activité de ses micro-organismes, surtout les bactéries nitrifiantes, augmenter dans une forte proportion. Nous retrouvons ici l'influence inhibitrice que les graminées de savane paraissent avoir sur les bactéries du sol. BERLIER a, du reste, relevé la grande différence d'ordre microbiologique existant entre sol de savane et sol de forêt de même origine (sables tertiaires). Le sol de savane est beaucoup plus pauvre en micro-organismes[2].

En conclusion, on voit que nos résultats, appuyés par les données de nombreux autres chercheurs, corroborent la théorie la plus admise aujourd'hui concernant la répartition forêt/savane, à savoir que le tracé de cette ligne de

appauvrie peut se réinstaller. Cette hypothèse, si mal étayée soit-elle, permet de tenir compte de deux faits apparemment un peu contradictoires: les défrichements en savane favorisent souvent la conquête de la forêt, mais, surtout dans les régions relativement peuplées (cf. la région de Bouaké), ils contribuent non moins souvent à créer une savane de plus en plus pauvre en espèces ligneuses. Enfin, pour qu'un terrain puisse se reboiser il faut, bien entendu, qu'il y ait à proximité des arbres porte-graines.

[1] BERGER (1964), comparant des sols de forêt à des sols de savane du centre de la Côte-d'Ivoire, constate les faits suivants:

a) Le taux de matière organique est sensiblement égal dans les deux cas, mais sous savane la matière organique est répandue sur une plus grande épaisseur et donne une couleur foncée au sol. L'activité biologique des sols de forêt est plus grande, la chute de litière étant beaucoup plus forte.

b) Les cultures établies aux dépens d'une forêt sont plus belles que celles remplaçant une savane où les plantes cultivées font souvent preuve, selon les termes de l'auteur, d'une véritable «faim d'azote». Le défrichement d'une forêt provoque une minéralisation «explosive» de l'azote, au contraire.

c) Après quelques années, la situation s'inverse, la matière organique de savane étant plus stable.

Ceci explique, à notre avis, pourquoi les cycles de cultures sont en général un peu plus longs en savane (2 à 3 ans de culture plus longue jachère) qu'en forêt (p. 110, remarque 1) où il n'y a guère que la première culture qui compte. En forêt, c'est surtout le coup de fouet de la minéralisation intense qui suit immédiatement le défrichement qui est mis à profit. Il est bien possible que dans le cas du sol de savane cultivé, la minéralisation explosive du début soit très faible ou inexistante et que la minéralisation de stock d'azote du sol, ainsi que la fixation d'azote atmosphérique ne soit que progressive. Cependant, si le support organique, à la suite de cultures trop prolongées ou trop souvent répétées, disparaît, la production finit aussi par baisser.

[2] BERLIER (1956) a constaté que le pouvoir ammonifiant des sols de savane était supérieur à leur pouvoir nitrifiant qui est pratiquement nul. Cependant, l'ammonification en valeur absolue est plus forte sous forêt où l'azote ammoniacal est utilisé rapidement par la microflore, tandis qu'en savane on note un dégagement de NH_3. Ceci cadre bien avec nos résultats à ceci près que les accumulations de NH_3 en savane sont, d'après nos mesures, toujours faibles, mais en effet plus constantes que celles de NO_3.

démarcation ne peut trouver son explication uniquement par une influence anthropique dans le contexte du climat actuel. Seule une ancienne période plus sèche permet de comprendre les particularités de cette limite et plus spécialement les savanes prélagunaires. Par contre, l'action de l'homme et, surtout, son facteur le plus important – le feu – retardent énormément la reconquête de la forêt. Mais il apparaît, à travers les résultats de nos expériences, que le facteur induit, constitué par les bilans d'azote si différents de ces deux formations, joue un rôle très important dans le maintien de leur position comme aussi de leur intégrité.

B. Conclusion

Ce travail n'a certes pas la prétention de résoudre complètement les problèmes posés par la minéralisation de l'azote dans les sols de l'Afrique tropicale humide. Bien des points seraient à revoir et à approfondir, et la question mériterait d'être étudiée à une échelle beaucoup plus grande. Ceci d'autant plus que les perfectionnements incessants des techniques ainsi que les laboratoires de mieux en mieux équipés que l'on trouve dans ces régions nous en donnent les moyens. Nous espérons seulement avoir partiellement démontré l'intérêt qu'une pareille étude peut avoir en zone tropicale. Nous croyons que les grandes différences constatées entre la forêt et la savane, ainsi que les enseignements encore trop limités que nous ont livrés les terrains cultivés et les formations secondaires, justifient suffisamment cette opinion.

Dans ce travail, nous avons dû généralement renoncer à étudier la minéralisation de l'azote dans tout ce que l'on peut appeler des cas particuliers. Pourtant, les marécages tourbeux, les podzols de nappe, le bush littoral, les forêts montagnardes, etc. fourniraient certainement des renseignements très interessants et de portée générale sur les rapports climat-sol-végétation sous les tropiques. Nous avons dû également limiter nos investigations dans les savanes à deux points principaux, très voisins de la forêt dense. Mais ne serait-il pas très intéressant de savoir comment les choses se présentent plus au nord et notamment dans les forêts claires subsoudaniennes? Ainsi profiterait-on pleinement, dans l'étude d'un phénomène, de la variation régulière des zones climatiques dont l'Afrique occidentale offre un exemple probablement inégalé.

Des études fondamentales plus poussées sur la minéralisation de l'azote apporteraient certainement, en plus de leur intérêt scientifique considérable, de nouvelles possibilités dans le domaine de la recherche appliquée. Ainsi pourra-t-on peut-être résoudre des problèmes tel que celui posé par la grande pauvreté de vastes zones de savane guinéenne. Les techniques d'apport d'engrais azotés, toujours coûteuses et si délicates sous les tropiques, où de nombreux échecs ont déjà été enregistrés, ne peuvent également qu'en bénéficier. On voit donc mieux tout l'intérêt qu'il y a à persévérer dans cette voie dans un pays qui, comme la Côte-d'Ivoire, va au-devant d'une véritable révolution agronomique, l'augmentation constante de la population exigeant tôt ou tard l'abandon des

cultures nomades pour une agriculture plus intensive. Or, les méthodes propres aux climats tempérés, encore souvent empiriques et fruits de siècles d'expériences, ne peuvent pas généralement être appliquées telles quelles dans un milieu si différent. Il faut les adapter et même partir de bases nouvelles qui ne peuvent être que scientifiques. Ceci nécessite, à notre avis, une meilleure connaissance des phénomènes naturels résultant d'un équilibre ancien et actuellement menacé, mais qui comporte souvent des aspects positifs indéniables. Leur étude, nous en sommes sûr, se révélera profitable et évitera le gaspillage de précieuses ressources.

Résumé

Grâce à la situation géographique très favorable du laboratoire du Centre Suisse de Recherches Scientifiques en Côte-d'Ivoire, il a été possible de faire des recherches sur la minéralisation de l'azote dans divers aspects de la végétation d'Afrique tropicale humide. Ce travail est basé sur une méthode qui permet de mesurer les quantités d'azote minéralisé dans le sol sous forme de NH_3 et de NO_3 dans les conditions de terrain. Pratiquement seul l'azote, sous cette forme minérale, est assimilable par les plantes supérieures autotrophes. Les quantités d'azote minéralisé dans le sol ont donc une grande importance pour la végétation mais sont en même temps fonction de la productivité du couvert végétal, puisque l'azote minéral provient avant tout de la décomposition de la litière.

Dans les trois types de forêt dense humide étudiés (forêt sempervirente sur sable: *Turraeantho-Heisterietum*, forêt sempervirente sur argile: *Diospyro-Mapanietum*, forêt semi-décidue: forêt à *Celtis*), la minéralisation de l'azote du sol s'est révélée être partout très active. L'augmentation de la teneur en eau a, en général, une influence positive sur la minéralisation de l'azote. On note donc les accumulations maximales pendant la période humide. Les accumulations dans les échantillons de sol incubés pendant six semaines sont essentiellement le fait de l'azote nitrique, malgré le pH souvent fort bas. Ceci s'explique par les conditions climatiques et microclimatiques très favorables à la microflore. Les quantités d'azote ainsi minéralisé sont importantes et en rapport avec les fortes productions de litières enregistrées dans ces forêts. Cette litière, malgré la grande acidité du sol, est rapidement décomposée et, comme l'ont déjà noté plusieurs auteurs, on ne remarque pas d'accumulation importante d'humus dans ces forêts. Dans deux parcelles de la station la plus productive, une production d'azote minéral légèrement supérieure à 200 kg/ha a même pu être évaluée, ce qui est considérable. Les productions moyennes annuelles pour les trois forêts étant estimées à 135, 170 et 165 kg par hectare respectivement.

Dans les savanes guinéennes ou prélagunaires, les quantités d'azote minéral produites sont, par contre, toujours très faibles, à tel point que dans la plupart des cas les valeurs ne dépassent pas le seuil de sensibilité de la méthode et n'ont pas justifié de représentation graphique. En savane, la présence de traces d'azote ammoniacal semble un peu plus constante que celle d'azote nitrique. Etant donné les valeurs extrêmement faibles de l'accumulation d'azote minéral obtenues en savane, il n'est guère possible de donner une estimation valable de la production annuelle, évidemment très faible aussi. Ces savanes sont normalement brûlées chaque année en saison sèche.

Dans les terrains de culture et les formations secondaires en zone forestière, une production d'azote minéral relativement élevée a été mesurée, moins considérable que dans les forêts climatiques, mais beaucoup plus forte qu'en savane. Une baisse sensible des quantités d'azote minéralisé ne se produit pas dans les sols examinés après deux ans de culture suivant le mode traditionnel africain. Les productions annuelles obtenues ont varié entre 71 et 91 kg par hectare. Il semble que par le défrichement périodique d'une nouvelle surface, le cultivateur africain cherche en zone forestière surtout à exploiter la minéralisation explosive de l'azote qui suit directement et pendant une très courte période le premier travail du sol. Des quantités d'azote minéral élevées peuvent alors être libérées et mises à la disposition des plantes cultivées, quantités qui baissent rapidement par la suite, mais il a été noté que même aprés une période de culture assez longue une production d'azote minéral relativement élevée se maintient.

Les résultats obtenus expliquent en partie pourquoi la forêt tropicale dense humide, caractérisée par un cycle important et rapide de l'azote, se régénère relativement facilement, tout au moins dans ses stades secondaires, après un défrichement et une mise en culture traditionnelle. Certes, comme l'ont montré d'autres auteurs, les stocks d'éléments biogènes de la

forêt tropicale se trouvent avant tout dans les végétaux eux-mêmes, et non dans le sol, et sont par conséquent en grande partie perdus lors d'une mise en culture. Mais il semble bien qu'en ce qui concerne l'azote tout au moins, des mécanismes que l'on pourrait appeler régulateurs interviennent alors dans le sol et tendent à reconstituer le stock d'azote (action des micro-organismes fixateurs d'azote atmosphérique symbiotiques et non symbiotiques). Ceci explique donc le fait constaté très généralement en Côte-d'Ivoire que, contrairement à ce que l'on a longtemps cru, les défrichements et mises en culture de la forêt n'ont pas pour conséquence le recul de cette dernière devant la savane.

Par contre, la très faible activité microbienne des sols de la savane guinéenne ou préforestière, que les résultats obtenus ont confirmée, explique aussi pour une grande part pourquoi des savanes ont pu se maintenir dans des secteurs où le climat est favorable même à la forêt dense sempervirente. Les plantes préforestières ne peuvent prendre pied dans un sol si déficient en resources azotées, et il y a tout lieu de croire que ce fait est aussi important que l'effet direct du feu sur les plantes. Les résultats obtenus confirment donc l'origine la plus admise actuellement, soit l'origine paléoclimatique de certaines savanes si curieusement situées dans une zone climatique à vocation forestière. Leur création remonterait à une période climatiquement plus sèche où les forêts claires subsoudaniennes atteignirent la Côte et divisèrent le massif forestier guinéen occidental en deux. Ces forêts claires subsoudaniennes furent certainement dès cette époque reculées, transformées en groupements à prédominance de graminées et appauvries en azote par l'action régulière du feu, comme cela peut encore s'observer de nos jours dans le Nord. Entretenues par l'homme en dépit du climat redevenu plus humide, ces savanes se sont maintenues en quelques points de leur ancien domaine, mais sont actuellement peu à peu conquises par la forêt et ceci malgré les feux, comme le montrent les observations récentes. Il convient donc d'ajouter à l'effet direct du feu sur les végétaux un effet indirect constitué par le maintien d'un sol très peu productif en azote minéral. Les graminées savanicoles combustibles en saison sèche ne paraissent pas pouvoir supporter la concurrence des espèces forestières et non combustibles qui prennent le dessus dans un sol plus riche. Il semblerait même que les grandes graminées de savane contribuent à maintenir biologiquement le sol dans une telle condition (secrétion de substances antibiotiques-antibactériennes) et que leur action se conjugue à celle du feu qui détruit presque toute la litière produite annuellement, pour créer un milieu très défavorable à la vie bactérienne. Une telle situation presque stable ne semble pas pouvoir être créée actuellement aux dépens de la forêt dense humide, tout au moins pas par le fait des modes de culture traditionnelle. Dans ce dernier cas, comme on l'a vu, le sol reste toujours biologiquement assez actif et donc producteur d'azote minéral pour permettre la croissance d'espèces rudérales et préforestières qui auraient tôt fait d'étouffer d'éventuelles espèces savanicoles.

Il est d'autre part clair, comme l'ont montré en particulier certaines recherches complémentaires, que tout boisement de la savane s'accompagne de la formation d'un sol biologiquement plus actif et de l'apparition d'un cycle ouvert de l'azote (végétation ⇄ sol) ainsi que de la production de nitrate.

Des comparaisons intéressantes peuvent être faites entre communautés végétales tropicales et de climat tempéré dont les sols ont des bilans d'azote minéral semblables. Ainsi, certaines forêts tempérées parmi les plus productives rappellent les forêts tropicales denses humides, tandis qu'il existe d'incontestables analogies entre les productions d'azote minéral très faibles du sol de certaines prairies à litière de climat tempéré *(Molinietum, Brometum)* et du sol de la savane guinéenne. Dans ce dernier cas, il est intéressant de noter que les facteurs qui régissent ces communautés végétales non climatiques sont approximativement semblables: le fauchage étant l'équivalent du feu (destruction quasi totale de tous les hydrates de carbone produits pendant la période de végétation, mais pertes d'azote négligeable. Pas de formation de litière nécessaire aux échanges d'azote entre le sol et la végétation).

Il ressort donc de ces observations que, comme dans les régions tempérées et peut-être plus encore, le facteur azote joue un grand rôle dans le dynamisme des groupements végétaux tropicaux et notamment dans l'affrontement qui oppose la forêt dense à la savane.

Zusammenfassung

Im Laboratorium des «Centre Suisse de Recherches Scientifiques» an der Elfenbeinküste wurden im Boden mineralisierte Stickstoffmengen (NO_3', $NH_4^{\cdot}$) aus tropischen Regenwäldern und Savannen gemessen. Nur in der mineralisierten Form ist Stickstoff von den autotrophen höheren Pflanzen aufnehmbar. Die Menge an mineralisiertem Stickstoff hat somit eine grosse Bedeutung für die Vegetation, ausserdem lässt sie auf die Produktivität der Pflanzendecke schliessen, denn der mineralisierte Stickstoff stammt vor allem aus dem Streuabbau.

In den drei untersuchten typischen Regenwald-Gesellschaften (immergrüner Regenwald auf Sand [*Turraeantho-Heisterietum*]; immergrüner Regenwald auf Ton [*Diospyro-Mapanietum*]; halbimmergrüner Saisonwald mit *Celtis*) ergab sich eine rege Stickstoff-Mineralisierung, die bei höheren Bodenwassergehalten normalerweise höher ist. Die höchsten Akkumulationswerte wurden deshalb in den Regenzeiten gemessen. Während der sechswöchigen Bebrütungsdauer der Bodenproben wird hauptsächlich NO_3' angereichert, obwohl die pH-Werte oft sehr tief liegen. Diese Tatsache erklärt sich aus den sehr günstigen klimatischen Bedingungen für die Mikroflora. Die mineralisierten Stickstoffmengen sind ziemlich gross, was durch die recht hohe Streuproduktion der untersuchten Wälder mitbestimmt wird. Trotz der sehr sauren Bodenreaktion wird die Streu rasch zersetzt. Wie schon mehrere andere Autoren festgestellt haben, ist die Humusanhäufung gering.

In zwei Parzellen des produktivsten Standorts konnten Werte von 200 kg mineralisierten Stickstoffs je Hektare und Jahr ermittelt werden, während die Angebote an pflanzenverfügbarem Stickstoff in den drei Waldgesellschaften auf 135, 170 bzw. 165 kg/ha/Jahr geschätzt wurden.

Dagegen sind in den beiden untersuchten Savannen (Guinea- und Küstensavannen) die mineralisierten Stickstoffmengen immer sehr niedrig, und zwar derart, dass in den meisten Fällen der gerade noch eindeutig bestimmbare, durch die Methode bedingte Schwellenwert nicht erreicht wurde. Spuren von $NH_4^{\cdot}$ sind eher vorhanden als von NO_3'. Angesichts dieser sehr niedrigen Akkumulationswerte ist es kaum möglich, eine verbindliche Schätzung des pro Jahr mineralisierten Stickstoffs zu geben. Diese Savannen werden normalerweise jedes Jahr in der Trockenzeit gebrannt.

In den Kulturen und Sekundär-Formationen im Waldgebiet wurde eine relativ hohe Stickstoffmineralisierung gemessen, etwas weniger freilich als in den Klimaxwäldern, aber bedeutend mehr als in der Savanne. Nach zwei Jahren Kultur mit traditionellen afrikanischen Methoden fand sich in den untersuchten Böden keine bemerkenswerte Abnahme der mineralisierten Stickstoffmengen. Die Jahresangebote an pflanzenverfügbarem Stickstoff variieren zwischen 71 und 91 kg/ha. Der afrikanische Bauer der Waldgebiete sucht vor allem die Stickstoffmengen zu verwerten, die während und kurze Zeit nach der Rodung und Urbarisierung einer neuen Fläche fast explosionsartig mineralisiert werden. Diese Mengen nehmen bald ab, sind indessen auch nach längerer Kultivierung noch immer recht hoch.

Die erhaltenen Ergebnisse erklären teilweise, warum ein dichter tropischer Regenwald, der durch seinen bedeutenden und schnellen Stickstoff-Kreislauf auffällt, nach Rodung und traditioneller Bewirtschaftung des Standorts, sich relativ leicht zum Sekundärwald regeneriert. Gewiss liegen im tropischen Regenwald die Mineralstoffvorräte vor allem in den Pflanzen und nicht im Boden und gehen folglich bei Kultivierungsmassnahmen weitgehend verloren. Aber es scheint, dass dann «Regulationsmechanismen» eingreifen, jedenfalls was den Stickstoff betrifft, und eine Tendenz zur Wiederherstellung der Stickstoffvorräte andeuten. Dies erklärt auch, dass an der Elfenbeinküste, entgegen der lange gehegten Auffassung, die Rodungs- und Kultivierungsmassnahmen im Waldgebiet offensichtlich keinen Rückgang des Waldes gegenüber der Savanne zur Folge haben.

Im Gegensatz dazu erklärt die sehr schwache mikrobielle Aktivität in den Böden der Guinea- und waldnahen Savanne recht gut, warum sich Savannen in Gebieten halten konnten, die sogar ein Regenwaldklima aufweisen. Vorwaldpflanzen können auf Böden, die derart arm an pflanzenverfügbarem Stickstoff sind, nicht Fuss fassen. Es ist anzunehmen, dass dieser Mangel in seiner Einwirkung auf die Pflanzendecke ebenso wichtig wie der Einfluss des Feuers ist. Die Ergebnisse bestätigen mithin die Annahme, dass gewisse Savannen, die heute im Bereiche waldfähiger Klimate liegen, paläoklimatisch entstanden sind. Ihre Entstehung würde in eine klimatisch trockenere Periode fallen, in der die subsudanischen Trockenwälder die Küste erreichten und den dichten Guinea-Wald in zwei Teile trennten. Diese lichten Trockenwälder wurden seither durch regelmässige Feuer, wie man sie heute im Norden noch beobachten kann, in Bestände mit vorherrschenden Gräsern umgewandelt, und die Böden verarmten an Stickstoff. Trotz des wieder feuchter gewordenen Klimas halten sie sich infolge menschlicher Beeinflussung an einigen Stellen ihres alten Verbreitungsgebietes, werden indessen heute nach neueren Beobachtungen trotz der Feuer vom Wald langsam wieder erobert. Man muss neben der direkten Wirkung des Feuers auf die Vegetation eine indirekte Wirkung des Bodens berücksichtigen, der seine geringe Fähigkeit, Stickstoff zu mineralisieren, beibehält.

Die in der Trockenzeit brennbaren Savannengräser dürften gegen den Wettbewerb der Waldpflanzen auf reicheren Böden nicht aufkommen. Es scheint, dass die grossen Savannengräser ihrerseits durch Ausscheidung von antibiotischen und antibakteriellen Substanzen dazu beitragen, die Stickstoffmineralisierung im Boden geringzuhalten. Diese Wirkung vereint sich mit der des Feuers, das fast die gesamte Jahresproduktion an Streue vernichtet und damit sehr ungünstige Bedingungen für die Boden-Mikroorganismen schafft. Ein solcher fast stabiler Zustand kann sich kaum in neuerer Zeit auf Kosten des Regenwaldes gebildet haben, auf jeden Fall nicht infolge der herkömmlichen Kultivierungsmethoden. In diesem Falle bleibt der Boden biologisch genügend aktiv und somit fähig, Stickstoff zu mineralisieren, um das Gedeihen von Ruderal- und Vorwaldpflanzen zu gewährleisten, die jeden Anflug von Savannengräsern ersticken würden.

Andererseits wurde durch ergänzende Untersuchungen ebenfalls klar, dass jede Bewaldung mit der Bildung eines biologisch aktiveren Bodens und mit der Entwicklung eines offenen Stickstoffkreislaufes sowie der Produktion von NO_3' verbunden ist.

Zwischen tropischen Pflanzengesellschaften und solchen des gemässigten Klimas mit ähnlichen Stickstoffverhältnissen ergeben sich interessante Vergleiche. So erinnern gewisse sehr produktive Laubwälder an die tropischen Regenwälder, während, ebenfalls im Hinblick auf die Stickstoffmineralisierung, Analogien zwischen ungedüngten Wiesen (*Molinietum*, *Brometum*) und der Guinea-Savanne bestehen. Bemerkenswerterweise haben Feuer und Mahd, also die Faktoren, die diese sekundären Pflanzengesellschaften prägen, eine ähnliche Wirkung: Alle während der Vegetationsperiode gebildeten Kohlenhydrate werden fast restlos zerstört oder weggeführt, wobei aber geringe Stickstoffverluste auftreten; Streue wird keine gebildet, was für den Stickstoffaustausch zwischen Boden und Vegetation wesentlich wäre. Diese Beobachtungen zeigen die grosse Rolle des Stickstoffs in den Wechselbeziehungen der tropischen Pflanzengesellschaften, insbesondere in der Grenzzone Wald–Savanne.

(Übersetzung F. Klötzli)

Summary

Due to the very favorable geographic location of the Swiss Center for Scientific Research in the Ivory Coast, it was possible to investigate the mineralization of nitrogen in various aspects of the country's vegetation.

This work is based on a method which enables one to measure the amount of mineral nitrogen (NH_3, NO_4) produced under field conditions. It is well known that only simple inorganic introgen compounds are accepted by the higher autotrophic green plants. The quantities of nitrogen, which are mineralized in the soil, are, therefore, very important to the vegetation but at the same time are related to its productivity, since the main supply of mineral nitrogen comes from the litter.

In the three types of tropical humid forests studied (Tropical humid evergreen forest on sandy soil: Turraeantho-Heisterietum; Tropical humid evergreen forest on clay soil: Diospyro-Mapanietum; Tropical humid semi-deciduous forest: Celtis forest), the mineralization of nitrogen was active everywhere. When the moisture content of the soil increases, it usually has a positive influence on the nitrogen mineralization; therefore, the largest accumulations were noted during the rainy season. The accumulations in the soil samples incubated for six weeks were mainly due to nitratic nitrogen, despite very low pli values. This can be explained by the climatic and microclimatic conditions, which are very conducive to the mineralization process. The amounts of nitrogen thus mineralized are high and should be related to the large litter production measured in these forests. This litter, in spite of the very acid condition prevailing in the soil, is rapidly broken down; and, as noticed by many scientists, big humus accumulations do not occur. In two experimental lots of the most productive station, figures slightly above 200 kg/ha/yr have been evaluated—a very impressive amount. The mean yearly production for the three forests has been estimated at 135, 170 and 165 kg/ha respectively.

In the Guinean and pre-laguna savannahs (pre-forest savannahs), by contrast, the quantities of mineral nitrogen have always been exceedingly low, to such an extent that in most cases the figures were too small to be measured accurately by this method; therefore, few graphic representations were given. In the savannah, traces of ammoniacal nitrogen were more common than those of nitratic nitrogen. Because of the very low figures, it was not possible to give a reliable estimation of the annual production. These savannahs are always burnt (experiments not included) once every year during the dry season.

In the native corplands and in the post-cultural formations of the forest area, a relatively high production of nitrogen was measured—not as great as in the climactic forest but much greater than in the savannah. After two years of traditional African cultivation (shifting cultivation), the production of mineral nitrogen does not seem to drop considerably. The annual production obtained varied between 71 and 91 kg/ha. It appears that, through the periodic clearing of new land, the African makes use of the explosive nitrogen mineralization which follows and lasts a short time after the first hoeing. Large amounts of mineral nitrogen can be freed and put to use by the crops. Although this high content of mineral nitrogen in the soil does not last long, a relatively high production of mineral nitrogen is maintained even after a fairly long period of cultivation.

This explains why the tropical rain forest, characterized by its rapid recycling of nitrogen, is still able to grow back quickly, at least in its secondary stages, following a clearing and a traditional cultivation. It is true, as other scientists have already pointed out, that in tropical forests the stock of biogenic elements are to be found above all in the vegetation itself and not in the soil; and that therefore, a large portion of the stock is depleted when the forest is cleared and cultivated. It seems, however, as far as nitrogen is concerned that this element is then replaced through the activity of nitrogen fixing micro-organisms (symbiotic and non-

symbiotic), which appear to be very prevalent in previously cultivated tropical soils. Thus in the Ivory Coast, as has now been clearly shown, and contrary to what was previously believed, the clearing and cultivation of forest areas do not cause the disappearance of the forest vegetation and its replacement by the savannah.

On the other hand, the results of this work have confirmed the very scant microbiological activity of the savannah's soil as well as why the savannahs have been able to subsist in a few places where the climate is suitable even for evergreen rain forests. It is very difficult for plants affiliated with the forest to invade such areas where the soil is extremely deficient in nitrogen resources; and this factor is believed to be equally important as the direct impact of fire on the plants. The presence of these very intriguing savannahs, located in a region where the climate should favor the forest, is usually interpreted nowadays by a paleoclimatic theory, which is supported by the above-mentioned facts. The origin of these savannahs can be traced back to an extended dry period, with the result that the dry, clear Sudanese forests reached the coast and divided the Western Guinean dense forest into two blocks. During this remote period these dry, clear Sudanese forests must have been transformed into grasslands (savannahs) and impoverished in nitrogen through the regular abuse of fire, still to be observed in the north. Maintained by man's interference despite a wetter climate, these savannahs were able to remain in a few areas of their former realm; but even there they are still being encroached upon by the forest, in spite of the fire. This last point has been actually proven by recent research.

Therefore, one should add to the direct impact of fire on the vegetation an indirect effect through the maintenance of a type of soil not conducive to mineral nitrogen production. The savannah graminaceae, burnable during the dry season, are dependent upon this type of soil and do not seem to be able to withstand competition from forest and non-combustible species in a richer medium. It has even been pointed out that the tall savannah graminaceae (Andropogonae) seem to contribute biologically to the soil's condition (by the secretion of antibiotic—antibacteria substances) and that their influence should be added to the action of fire, which burne nearly all the yearly litter, creating a very unfavorable environment for bacterial life.

This situation, nearly stable, cannot conceivably be created at the expense of the rain forest under the prevailing climatic conditions, at least by the traditional African methods of cultivation. In this case the soil always remains sufficiently active, biologically speaking, and, therefore, conducive to mineral nitrogen production, allowing the growth of weeds and pre-forest species, which would soon overwhelm any savannah plant.

Any afforestation of the savannah is linked with the formation of a more biologically active soil, the occurrence of a broad recycling of nitrogen (vegetation soil) and the production of nitrates. This has been clearly shown, especially in the supplementary experiments.

Interesting comparison can be drawn between communities of tropical vegetation and temperate vegetation, in which the soils have similar nitrsgen balances. Certain of the most productive temperate forests appear similar in this repect to tropical rain forests, whereas there are incontestable analogies between the very low mineral nitrogen production in the soil of certain stable litter producing meadows in a temperate climate (Molinietum, Brometum) and the Guinean savannah soil. In this last case it is interesting to note that factors governing these non-climactic vegetation communities are approximately the same; the mowing being equivalent to the fire. (Almost total destruction of the carbohydrates produced during the vegetation period, but nitrogen losses negligible. No litter accumulation and breakdown necessary for nitrogen exchanges between soil and vegetation.)

One can conclude from these observations that as in the temperate regions, the nitrogen factor plays an important role, maybe even more important, in the dynamism of the tropical plant communities and especially in the struggle between the dense forest and the savannah.

Index bibliographique

ADJANOHOUN, E., 1962: Etude phytosociologique des savanes de Basse-Côte-d'Ivoire (savanes lagunaires). Vegetatio *11*, 1–38.

— 1964: Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte-d'Ivoire centrale. Mém. nº 7 ORSTOM, Paris, 178 p.

ANTONIETTI, A., 1968: Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati. Mém. Inst. suisse rech. forest. *44*.

AUBREVILLE, A., 1949: Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Larose, Paris, 351 p.

— 1957: Accord de Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. B. et F. trop. *51*, p. 23.

— 1959: Flore forestière de la Côte-d'Ivoire, 2e éd. Centre tech. for. trop., Nogent-sur-Marne, 3 vol., 372 p., 342 p., 334 p.

— 1962: Savanisation tropicale et glaciations quartenaires. Adansonia *2*, 16–84.

— 1964: La théorie astronomique d'E. A. BERNARD sur le balancement de l'équateur calorifique et ses conséquences sur les déplacements de la forêt équatoriale. Adansonia *4*, 216–227.

BERGER, J. M., 1964: Profils culturaux dans le centre de la Côte-d'Ivoire. Cahiers ORSTOM, Ser. Pédol. *2*, 41–61.

BERGEROO-CAMPAGNE, M. B., 1956: L'agriculture nomade de la tribu des N'Daonouas en Côte-d'Ivoire, *I*, 2e partie, Côte-d'Ivoire. Collection FAO: Mise en valeur des forêts, Cahiers nº 9.

BERLIER, Y., 1956: Etude comparative des pouvoirs ammonifiant et nitrifiant de quelques sols de Côte-d'Ivoire. ORSTOM, IDERT, Adiopo-Doumé 1956, 7 p. (ronéo).

— 1958. La nodulation chez les légumineuses de Basse-Côte-d'Ivoire. ORSTOM, Centre Abidjan-Adiopo-Doumé (IDERT), 3 p. (ronéo).

— 1958: La symbiose bactérienne chez les légumineuses de Basse-Côte-d'Ivoire. ORSTOM, Centre Abidjan-Adiopo-Doumé (IDERT), Doc. A. 29, C. R. Réunion CCTA/OAA Légumineuses, Bukavu, 10–15 novembre 1958.

— Remarques sur la nodulation chez les légumineuses de Basse-Côte-d'Ivoire. ORSTOM, Centre Abidjan-Adiopo-Doumé (IDERT), 9 p. (ronéo).

— 1963: Quelques observations microbiologiques et physiologiques sur la croissance et la nodulation des plantes en Côte-d'Ivoire. C. R. Trav. Centre Abidjan-Adiopo-Doumé (1960–1961), paru 1963, 52–65.

BERLIER, Y., B. DABIN et N. LENEUF, 1956: Comparaison physique, chimique et microbiologique entre les sols de forêt et de savane sur les sables tertiaires de la Basse-Côte-d'Ivoire. Congrès int. Sci. Sol *4*, Paris, E, 499–502.

BERNHARD, F., 1966: Problèmes posés par la structure de la végétation et la production de litière dans la forêt du Banco (Basse-Côte-d'Ivoire). Rapport de stage. ORSTOM, Centre d'Adiopo-Doumé, Côte-d'Ivoire. Inédit.

— 1967: I. Production et décomposition de la litière en forêt du Banco. II. Etude floristique de la strate arborescente en forêt de Yapo (Côte-d'Ivoire). Rapport ORSTOM, Centre d'Adiopo-Doumé, Côte-d'Ivoire.

BOUGHEY, A. S., et coll., 1964: Antibiotic reactions between african savanna species. Nature, Gr. Brit. *203*, 1302–1303.

BRAUN, R., 1952: Limnologische Untersuchungen an einigen Seen im Amazonasgebiet. Schweiz. Z. Hydrobiol. *14*, 1–128.

CACHAN, P., 1963: Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt sempervirente de Basse-Côte-d'Ivoire. Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar, 89–155.

— et J. DUVAL, 1963: Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de Basse-Côte-d'Ivoire. Ann. Fac. Sci. Univ. Dakar *8*, 5–87.

CONWAY, E.J., 1947: Microdiffusion and volumetric error. 2nd ed., London 1947.

COSTA VERDADE, F., 1969: Importance of nonsymbiotic organisms in the nitrogen economy of tropical soils. Biology and ecology of nitrogen. Proceedings of a conference. Nat. Acad. Sci., Washington D.C.

DABIN, B., N. LENEUF et G. RIOU, 1960: Carte pédologique de la Côte-d'Ivoire au 1 : 200000e et notice explicative. Secr. d'Etat Agr., Dir. Sols, Abidjan, 31 p., 1 c.

DELMAS, J., 1966: Etude préliminaire de quelques profils de sols en savane tropicale, Lamto (Côte-d'Ivoire). Rapport INRA, 24 p.

— 1967: Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire): Premier aperçu sur les sols et leur valeur agronomique. La Terre et la Vie: rev. d'écol. appl., Paris. *3*, 216–277.

DOBEREINER, J., 1965: Nonsymbiotic nitrogen fixation in tropical soils. Biology and ecology of nitrogen. Proceedings of a conference. Nat. Acad. Sci. Washington D.C.

DUCHAUFOUR, J., 1960: Précis de Pédologie. Masson & Cie, Paris, 438 p.

ELDIN, M., et A. DAUDET, 1968: Notice explicative et carte climatologique de la Côte-d'Ivoire: Déficits hydriques cumulés et durée de la saison sèche. Données pluviométriques de la Côte-d'Ivoire (1 unité de 14 cartes). ORSTOM, Paris, pour Min. Agricult. Côte-d'Ivoire (cartes non encore diffusées).

ELLENBERG, H., 1959: Typen tropischer Urwälder in Peru. Schweiz. Z. Forstwes. *110*, 169–187.

— 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. Ber. Deutsch. Bot. Ges. *77*, 82–92.

— 1966: Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. Naturwiss. Rundschau *19*, 133–135.

— et D. MUELLER-DOMBOIS, 1967: Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, *37*, 21–55.

EHRHARDT, F., 1959: Untersuchungen über den Einfluß des Klimas auf die Stickstoffnachlieferung von Waldhumus in verschiedene Höhenlagen der Tiroler Alpen. Diss. Staatsw. Fak. Univ. München.

FOGUELMAN, D., 1966: Etude de l'activité biologique en particulier de la minéralisation de l'azote de quelques sols du Languedoc et du massif de l'Aigoual. Document no 30. CNRS, Centres d'ét. phytosociolog. et écolog. BP 1018 Montpellier.

GIGON, A., 1968: Stickstoff und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich, *38*, 137–203.

GREENLAND, D.S., et S.M.L. KOWAL, 1960: Nutrient content of the moist tropical forest of Ghana. Plant and Soil *12*, 154–174.

GUILLAUMET, J.-L., 1967: Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire). Thèse ORSTOM, Paris.

HEDIN, L., 1967: Recherches écologiques de la savane de Lamto, Côte-d'Ivoire: La valeur fourragère de la savane. La Terre et la Vie, rev. d'écol. appl., Paris, 249–261.

HESSELMAN, H., 1917: Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden und ihre Bedeutung in pflanzenökologischer Hinsicht. Medd. stat. Shogsförs. Anst. *13/14*, 297–524.

HUTCHINSON, P., et J.-M. DALZIEL, 1954: Flora of West Tropical Africa. Londres, éd. The Crown Agents for the colonies, 1927, 2e éd. revue par S. KEAY, Londres 1954.

JACQUEMIN, A., et Y. BERLIER, 1956: Evolution du pouvoir nitrifiant des sols de Basse-Côte-d'Ivoire sous l'action du climat et de la végétation. C.R. *VI*, Congrès int. Sci. Sol, Paris 1956. Commission III, no 58, 343–347.

JENNY, H., 1950: Causes of the high nitrogen and organic matter-content of certain tropical forest soils. Soil Sci. *69*, 63–69.

— 1960: Comparison of soil nitrogen and carbone in tropical and temperale regions. Missouri Agric. Exp. Sta. Bull., 765.

— et S.P. RAYCHAUDHURI, 1960: Effect of climate and cultivation on nitrogen and organic matter reserves in Indian soils. Ind. council of agricult. res., New Delhi.

KIRA, T., et K. IWATA, 1965: Nature and life in Southeast Asia. Kyoto, Fauna and Flora Res. Soc. *4*, 402 p.

KLINGE, H., 1962: Beiträge zur Kenntnis tropischer Böden. V. Über Gesamtkohlenstoff und Stickstoff in Böden des brasilianischen Amazonasgebietes. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenk. *97 (142)*, 106–118.

LAMBERT, J.-G., 1956: A propos des recherches récentes sur les eaux de l'Amazonie. L'Aquarium et les Poissons, 6e année, nº 8.

LAMOTTE, M., 1967: Recherches écologiques dans la savane de Lamto, Côte-d'Ivoire: Présentation du milieu et du programme de travail. La Terre et la Vie, Rev. d'écol. appl., Paris, 197–215.

LAUDELOUT, M., et S. MEYER, 1954: Les cycles d'éléments minéraux en forêt équatoriale congolaise. 5e Congrès int. Sci. Sol, Léopoldville, *2*, 267–272.

LEMEE, G., 1956: La tension de succion-foliaire, critère éco-physiologique des conditions hydriques dans la strate arbustive des groupements végétaux en Côte-d'Ivoire. Naturalia Monspeliensia, sér. Bot. (fasc. 8), 125–140.

— 1959: Effets des caractères du sol sur la localisation de la végétation en zones équatoriales et tropicales humides. Tropical soils and vegetation. Sols et végétation des régions tropicales. Coll. d'Abidjan, UNESCO, 25–39.

LENEUF, N., et G. AUBERT, 1956: Sur l'origine des savanes de Basse-Côte-d'Ivoire. C. R. Acad. Sci. *243*, 859–860.

LENEUF, N., et R. OCHS, 1956: Sols podsoliques en Basse-Côte-d'Ivoire. Trans. 6th Int. Cong. Soil Sci., *E*, 529–532.

LENEUF, N., et G. RIOU, 1963: Sols rouges et sols jaunes de Côte-d'Ivoire. Sols africains. *8* (1963), 439–450.

LEON, R., 1968: Balance d'eau et d'azote dans les prairies à litière des environs de Zurich. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich, *41*, 2–67.

LUTZ, H.-S., et R.-F. CHANDLER, 1949: Forest Soils. S. Wiley and Sons, New York, 514 p.

MADGE, D.-S., 1965: Leaf fall and litter disappearance in a tropical forest.

MANGENOT, G., 1951: Sur une formule permettant de caractériser numériquement le climat des régions intertropicales dans ses rapports avec la végétation. Rev. gén. Bot. *58*, 353–372.

— 1955: Etudes sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire. Etudes éburnéennes, IFAN, *4*, 5–61.

MEYER, F.-H., 1957: Über Wasser- und Stickstoffhaushalt der Röhrichte und Wiesen im Elballuvium bei Hamburg. Mitt. Staatsint. Allg. Bot., Hamburg, 137–203.

MIÈGE, S., 1953: Relations entre forêts et savanes de Basse-Côte-d'Ivoire. Comm. Congrès Afric. de l'Ouest, Abidjan.

— 1955: Les savanes et forêts claires de Côte-d'Ivoire. Etudes éburnéennes, IFAN, *4*, 62–81.

MONNIER, G., 1965: Etudes des sols de la station IFAC d'Azaguié. Etudes pédologiques. Annales 1955, nº 10. IFAC, Paris, 33 p.

MONOD, TH., 1957: Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Cons. Sci. Afr. Sud du Sahara, Congrès de Yangambi, 1956, 146 p.

MULLER, D., et J. NIELSEN, 1965: Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale. Det. Forst. For Forsøgs. I Danm. *29*, 69–160.

NYE, P.-H., 1961: Organic matter and nutrient cycles under moist-tropical forest. Plant and Soil *13*, 333–346.

OVINGTON, S.-D., 1962: Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. IM. J.B. CRAGG. Advances in ecological research. Vol. I. Academic Press, London and New York, 103–192.

PORTERES, R., 1950: Problèmes sur la végétation de la Basse-Côte-d'Ivoire. Bull. Soc. Bot. Fr. *97*, 133–156.

RAHM, U., 1954: La Côte-d'Ivoire, centre de recherches tropicales. Acta tropica *11*, 3.

RICHARDS, P.-W., 1964: The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge, Univ. Press, 2e éd., *28*, 950 p.

RICHE, G., 1964: Les fractions de l'humus de quelques sols de plateau de la Côte-d'Ivoire forestière. Rapport de stage. ORSTOM, Centre Abidjan-Adiopo-Doumé.
RIOU, G., 1961: Notes sur quelques problèmes de géomorphologie et de pédologie dans la zone de transition forêt-savane, région de Toumodi. Rapport ORSTOM. Inédit.
ROLAND, J.-CL., 1967: Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire): Données préliminaires sur le cycle annuel de la végétation herbacée. La Terre et la Vie, Paris, 228–248.
ROOSE, E., et M. CHEROUX, 1966: Les sols du bassin sédimatitaire de Côte-d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Pédol. *4*, 51–92, 1 carte.
ROUGERIE, G., 1955: Le façonnement actuel des modelés en Côte-d'Ivoire forestière. Dakar, mém. IFAN, n° 58, 542 p.
— 1967: La Côte-d'Ivoire. Coll. Que sais-je? n° 1137, 126 p.
RUNGE, M., 1965: Untersuchungen über die Mineralstickstoffnachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. Flora *155*, 353–386.
SCHULZ, J.-P., 1960: Ecological studies on rain forest in northern Surinam. North Holland Publ. Comp., Amsterdam, 267 p.
SIOLI, H., et H. KLINGE, 1961: Über Gewässer und Böden des brasilianischen Amazonasgebiets. Die Erde *92*, 205–219.
TROCHAIN, J.-L., 1957: Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. Bull. Inst. Centref. N^lle^ Série, Brazzaville, n° 13/14, 55–93.
WALTER, H., 1954/1962: Einführung in die Phytologie. Bd. 1: Grundlagen des Pflanzenlebens, 4. Aufl., Stuttgart 1962, 494 p. Bd. 3: Grundlagen der Pflanzenverbreitung, Teil 1: Standortslehre, 2. Aufl., Stuttgart 1961, 525 p.
WILLIAMS, J.-T., 1968: The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilised meadows. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stift. Rübel, Zürich, *41*, 69–193.
ZÖTTL, H., 1958: Die Bestimmung der Stickstoffmineralisation im Waldhumus durch den Brutersuch. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenk. *81*, 35–50.
— 1960a: Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. I. Beziehung zwischen Bruttomineralisation und Nettomineralisation. Plant and Soil *13*, 166–182.
— 1960b: Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoffnachlieferung des Waldbodens. Forstw. Cbl. *79*, 72.
— 1965: Anhäufung und Umsetzung von Stickstoff im Waldboden. Ber. Deutsche Bot. Ges. *78*, 167–180.

Adresse de l'auteur: Patrick de Rham
10, av. de la Razude
1006 Lausanne, Suisse