

CHRONIQUE PHYTOGÉOGRAPHIQUE

par L. BÉGUÉ,

Inspecteur général des Eaux et Forêts.

LES SAVANES DU SUD DE LA RÉPUBLIQUE DU CONGO (Brazzaville)

Une importante étude « La végétation des savanes dans le Sud de la République du Congo » de J. KOEHLIN (1961) retiendra aujourd'hui notre attention. Elle se réfère à un sujet intéressant pour les phytogéographes : la coexistence de la forêt dense humide et de savanes et steppes herbeuses ou arbustives.

Le problème traité par KOEHLIN concerne une région s'étendant sur environ 3° de longitude (12°40 à 15°20 E), de part et d'autre de la ligne Dolisie-Brazzaville, à cheval sur le 4° degré de latitude sud. Cette région paraît limitée si l'on regarde la carte de la végétation de l'Afrique au sud du Tropique du Cancer, qui montre dans cette partie du continent une tache de savane très étendue atteignant l'Equateur aux environs du 15° de long. est.

Cette question avait été traitée par divers auteurs pour des zones voisines, notamment par AUBREVILLE, DEVRED et DUVIGNEAUD, et j'aurai l'occasion de confronter différents points de vue.

KOEHLIN a été amené à faire, pendant une longue période, des études d'agrostologie en liaison avec celles menées par des pédologues sur les sols. Aussi sa publication, qui constitue sa thèse de doctorat, contient-elle de nombreuses indications, très détaillées, d'ordre analytique ainsi que de très intéressantes tentatives de synthèse. Dans une première partie concernant les facteurs naturels, on trouve une description des différents sols qui constituent, une gamme très étendue allant des sols très sableux à des sols plus ou moins argileux. L'importance des sols sur la végétation est d'ailleurs constamment soulignée par l'auteur et l'esquisse cartographique de la végétation à laquelle il aboutit est établie en fonction des différents types de sols.

L'étude contient de nombreux renseignements concernant les données climatiques. Elle distingue pour la région deux zones climatiques assez voisines, l'une plus sèche, incluant la vallée du Niari, avec une pluviosité moyenne annuelle de 1.100 à 1.200 mm, une autre comprenant Brazzaville avec un indice pluviométrique de plus de 1.300 mm, mais toutes deux comportant 4 mois écologiquement secs. L'auteur met en lumière, comme l'avait fait AUBREVILLE, l'irrégularité du régime des pluies, rappelant qu'à Brazzaville où l'indice annuel moyen est de 1.460 mm, celui-ci, a été seulement de 598 et 369 mm pour les années 1919 et 1920. Parmi les facteurs biotiques le rôle du feu est souligné : « l'action la plus marquante que l'homme puisse exercer sur la végétation est celle qu'il provoque indirectement en allumant des feux de brousse. » Il existe d'ailleurs dans sa région, comme le montre son esquisse cartographique, de nombreuses taches de forêt qui ne brûlent pas. Mais toute la partie étudiée, c'est-à-dire les savanes et les steppes, est soumise à des feux annuels.

La première partie du travail de KOEHLIN concernant la végétation et l'écologie est essentiellement analytique et se situe dans le cadre d'une division géographique liée à la géologie. L'auteur distingue :

1° Les sols sableux qui correspondent aux formations géologiques batékées ;

2° Les sols compacts peu perméables des formations schisto-gréseuses du Plateau des Cataractes (il s'agit essentiellement de son rebord, la partie principale du plateau étant située au Congo-Léopoldville voisin) ;

3° La vallée du Niari, pratiquement la partie moyenne du bassin de ce fleuve située sur des affleurements géologiques schisto-calcaires ;

4° La phérophérie de la vallée du Niari.

Dans ces diverses régions, l'auteur a souligné l'existence de « catenas » correspondant en gros aux sols des sommets, aux sols des pentes, aux sols colluviaux de bas de pentes et aux sols alluviaux des vallées, la végétation étant en relation avec le relief. Il a ainsi utilisé la méthode topographique d'étude analytique de la végétation préconisée par DUVIGNEAUD et il adopte également la notion de « groupe écologique » caractérisé par des espèces ou groupes d'espèces dans leur optimum écologique.

La végétation a été étudiée au moyen de relevés effectués la plupart du temps dans des stations se correspondant le long des lignes de pente. Pour beaucoup de relevés, l'auteur donne des renseignements très détaillés sur les sols : description des profils, analyses chimiques, mécaniques et physiques des sols, perméabilité, morphoscopie des sables.

Le détail de la végétation est exprimé au moyen de tableaux groupant chacun un certain nombre de relevés (au total 46 tableaux et 218 relevés) où toutes les espèces existantes sont relatées, leur abondance étant exprimée à l'aide de coefficients : +, 1, 2, 3, 4, 5, s'appliquant, le premier, au cas d'une espèce clairsemée ou très clairsemée à recouvrement faible, le dernier à une espèce couvrant plus des 3/4 de la surface, les autres correspondant à des recouvrements intermédiaires.

Les tableaux distinguent deux strates, arbustive et herbacée, avec l'utilisation du système de RAUNKIAER : phanérophytes, etc... A ce sujet, je signale qu'AUBREVILLE, dans un récent numéro de la Revue *Adansonia* (1), vient de proposer une « Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical », adaptée aux conditions de ce milieu et qui a le mérite d'employer des termes simples et clairs. KOEHLIN utilise également le classement

(1) T. III Fasc. II, 1963.

des graminées établi par KIWAK et DUVIGNEAUD pour les savanes voisines du Bas-Congo, classement comportant 6 échelons de xéromorphisme croissant et fondé sur l'anatomie et la morphologie des feuilles.

Au lieu du terme « steppe » employé antérieurement par DUVIGNEAUD et retenu à Yangambi en 1956, l'auteur utilise celui de « savane à tapis clair », indiquant que le terme de steppe serait « à réserver à des formations herbeuses de pays plus arides avec un tapis graminéen très discontinu et une participation importante de plantes annuelles ». Puisque l'on a réussi à se mettre d'accord sur une classification, l'emploi de termes étrangers à cette classification ne paraît pas souhaitable. Les steppes de la région considérée auraient pu être décrites avec leurs caractéristiques propres.

Dans l'ensemble de cette région, la flore graminéenne des savanes et steppes est assez variée : au total une quarantaine d'espèces appartenant à une vingtaine de genres. *Hypparhenia* est le genre le plus important avec ses sept espèces, *H. diptandra* étant parfois nettement dominante ; ensuite viennent les genres *Andropogon* et *Loudetia* (trois espèces chacun). La flore arbustive est assez pauvre : l'auteur cite 25 espèces de phanérophyles, dont certaines sont assez rares comme *Combretum* sp., *Platysepalum vanderystii*, *Peucedanum fraxinifolium*. La plupart ne figurent dans les relevés qu'avec un coefficient d'abondance faible (+ ou 1). Les six espèces les plus abondantes sont *Hymenocardia acida*, *Syzygium macrocarpum*, *Crossopteryx febrifuga*, *Annona arenaria*, *Bridelia ferruginea* et *Sarcocephalus esculentus*, les trois premières signalées au maximum avec le coefficient 3 et les trois suivantes avec le coefficient 2.

AUBRÉVILLE, dans sa description des savanes des vallées de la Ngounié et de la Nyanga, de celles du Niari, et de celles des plateaux et sables batékés, à la suite de inspections dont les résultats ont été présentés synthétiquement, cite pour la vallée du Niari 11 espèces dont 2 dominantes : *Annona arenaria* et *Hymenocardia acida* et 1 abondante *Bridelia ferruginea*, les autres étant classées comme disséminées.

La publication de DEVRED « Les savanes herbeuses de la région de Mvuazi (Bas-Congo) » (1956) concerne une zone de 30.000 ha située plus au sud vers 5° 20 de lat. sud. On trouve dans ses listes à peu près les mêmes espèces arbustives que celles relevées par KOEHLIN. A noter toutefois la présence rarissime de *Burkea africana*, espèce nettement soudano-zambézienne que l'on retrouve naturellement avec d'autres comme *Erythrophleum africanum* dans les listes de DUVIGNEAUD dont la dition est beaucoup plus étendue, concernant toute la partie du Congo-Léopoldville de l'Océan Atlantique au Kwango (16° 40 lat. E), au nord du 6° lat. sud, et dont la flore ligneuse est bien plus diversifiée.

Une catégorie de plantes particulièrement typiques de certains sols sableux signalée par KOEHLIN sont des chaméphytes ou géophytes généralement subligneux et à racines épaisses, souvent importantes et hors de proportion avec la partie aérienne, donc bien armés pour résister au feu. *Anisophyllea poggei*, *Landolphia thollonii*, *Ochna arenaria*, *Parinari pumila* sont citées comme caractéristiques des sols sableux. L'auteur rappelle que de WILDEMAN avait voulu voir dans ce type biologique une adaptation particulière au feu, mais, soulignant que de telles organisations biologiques sont plus rares dans les savanes sur sols argileux où les feux sont beaucoup plus violents que sur les sols sableux, il admet qu'il s'agit là d'une « adaptation plutôt au climat ou plus généralement à une écologie aride ».

Dans son groupe écologique xérophytique et xéromorphique sur sols édaphiquement arides, DUVIGNEAUD énumère des suffrutex rhizomateux à pousses aériennes annuelles ou se desséchant au début de la saison sèche : *Parinari latifolia*, *Anisophyllea dichostyla*, *Landolphia thollonii*, etc, en précisant que les sols arides en question sont de deux types : sols sablonneux filtrants, et sols très

compacts où l'eau se perd rapidement par ruissellement. Pour cet auteur, certains pyrophytes caractérisent bien plus la savane que la steppe, dans laquelle ils sont souvent rabougris au point de prendre la forme de suffrutex typiques (formes naines étalées de *Hymenocardia acida*, *Crossopteryx africana* (1), *Albizia adinanthifolia*, etc...

Le sol est évidemment un facteur important pour l'adaptation et la présence des espèces ligneuses suffrutescentes. AUBRÉVILLE a décrit la savane herbeuse qui s'étend sur le plateau de Kundelungu au Katanga, vers 1.600-1.700 m d'altitude, et signale le développement des chaméphytes après le feu : *Combretum*, *Ochna*, *Parinari*, etc... « Ce n'est évidemment pas le climat qui empêche la forêt claire de s'installer sur le plateau mais la structure du sol », car il s'agit de sols schisteux recouverts d'une couche poreuse de sable sous laquelle le drainage se fait mal. A ce sujet, on peut noter que certaines forêts denses existent sur des sols très mal drainés] et qu'on peut constater ici ou là leur disparition à la suite de défrichements et de feux, mais le phénomène est alors pratiquement irréversible, car il semble impossible d'y voir une reforestation naturelle à la suite d'une protection absolue, même de très longue durée.

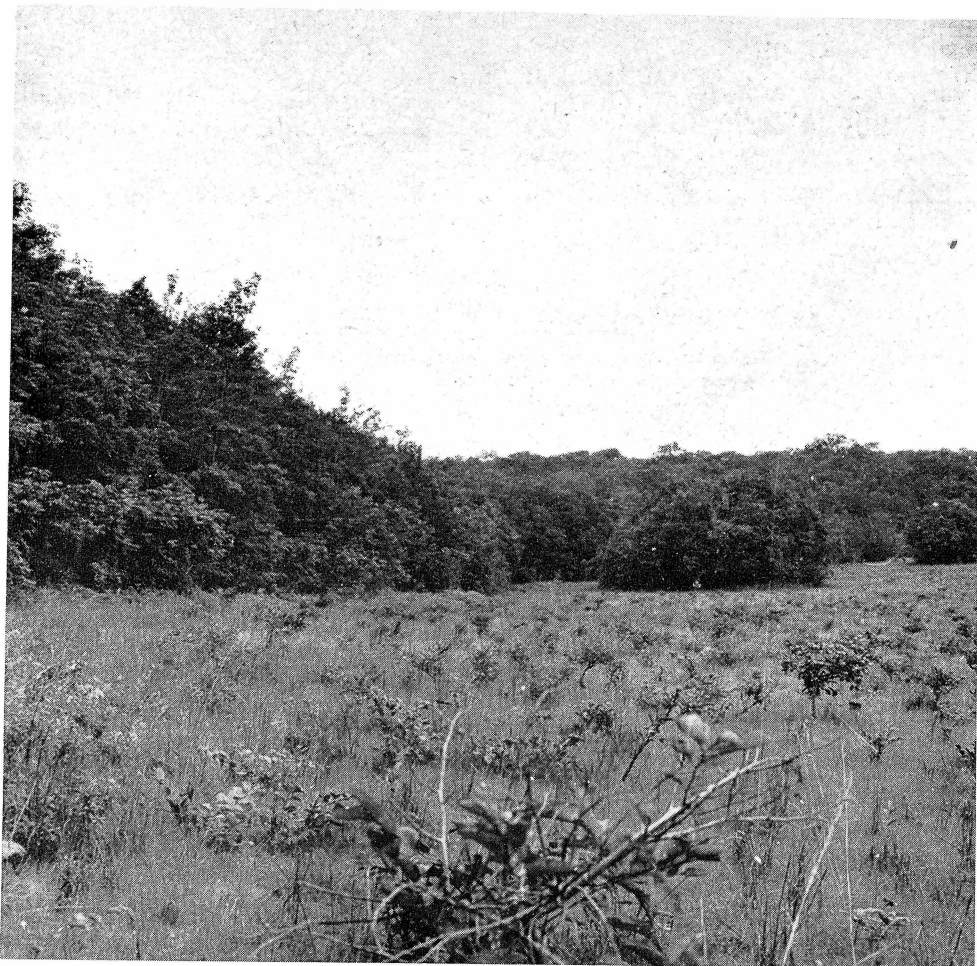
Pour la région de Brazzaville, il ne me semble pas que l'aridité du climat puisse être en cause. AUBRÉVILLE admet que la savane à *Hymenocardia* du pays batekè n'est qu'une « étrangère » et que les sols sableux en ont été jadis recouverts par des forêts denses de type sec, dont *Dialium englerianum* pouvait bien être une espèce caractéristique. Il existe des formations fermées avec de nombreuses espèces arborescentes ou arbustives dans des lieux beaucoup plus arides, subdésertiques, où les feux sont d'ailleurs peu violents. D'autre part, dans les forêts claires rhodésiennes, FANSHAVE signale une cinquantaine d'espèces de « woody herbs » et « suffrutex », en dehors des espèces ligneuses arborées ou arbustives.

On peut remarquer que l'on est en présence de deux catégories d'espèces : les unes ayant acquis leurs caractéristiques biologiques depuis longtemps et constituant des espèces spécialisées, par exemple *Anona cuneata* et *A. nana*, les autres, comme *Hymenocardia acida* et *Anona arenaria* par exemple, présentant tantôt le port arborescent, tantôt le port suffrutescents. Le climat et ses variations, le sol et le feu sont des facteurs qui sont tous à considérer dans l'évolution des espèces, l'action du feu ne devant pas à mon avis, être oubliée. Dans sa flore soudano-guinéenne, AUBRÉVILLE signale le cas de l'*Isoblerlinia* des Monts Mandaras du Nord-Cameroun qui, aujourd'hui pelés, furent autrefois, vers 1.100 m, occupés par d'importantes forêts d'*Isoblerlinia*. A la suite de défrichements et de cultures intensives, l'espèce s'est curieusement adaptée à cette situation et les rejets de deux à quatre centimètres de hauteur fleurissent comme les arbres. C'est une véritable race naine d'*Isoblerlinia* qui s'est constituée.

Après avoir, dans sa première partie, mis en évidence divers « catenas topographiques » comportant des stations plus ou moins xérophiles ou mésophiles, KOEHLIN propose pour la région étudiée une classification faisant apparaître des groupes écologiques au sein desquels il distingue un ou plusieurs « groupements végétaux » caractérisant des stations à amplitude écologique plus étroite et correspondant en fait aux différents éléments des catenas.

- I. — Groupe de la prairie sur sables blancs (1 groupement).
- II. — Groupe des savanes à tapis clair sur sol sableux (1 sous-groupe et trois groupements).
- III. — Groupe des savanes arbustives sur sols sablo-argileux à argileux peu profonds squelettiques ou érodés (2 sous-groupes avec chacun 2 groupements).

(1) AUBRÉVILLE a fait une variété australe *congoensis* de l'espèce septentrionale *C. febrifuga*.



Savane à *Annona arenaria* et forêt dense à Okoumé. Région de Youbi à 80 km environ de Pointe Noire.

Photo Bégué.

évidemment des types intermédiaires argilo-sablonneux. Ces derniers n'offrent aucune particularité au point de vue floristique. En effet, les savanes qui le recouvrent sont également un mélange des associations rencontrées sur les sols lourds et sur les sols légers ; suivant la composition floristique du mélange, il est possible de les rattacher à l'un ou l'autre des groupements précédents. »

Les groupes écologiques de DUVIGNEAUD, pour une région beaucoup plus étendue, sont néanmoins en nombre assez limité. Il en distingue d'ailleurs deux catégories : ceux à amplitude écologique assez restreinte et ceux à amplitude écologique relativement plus large. Parmi les premiers, les plus importants sont le groupe hygromésophyte ou mésophyte des sols argileux ou sablonneux humides ou calcaires, le groupe mésopsammophyte des sols sablonneux ou limono-sablonneux légers et profonds, très perméables, et le groupe xérophytique des sols édaphiquement arides. Les groupes à amplitude écologique large sont au nombre de 3 : le groupe psammophyte d'espèces de savanes

et steppes sur sol sablonneux plus ou moins sec ; le groupe des espèces de savanes et steppes sur sol sec ; le groupe commun à toutes les formations herbeuses. Ces différents groupes sont caractérisés par des espèces des diverses strates : graminées, suffrutex rhizomateux, arbustes, etc... *Sarcocephalus esculentus*, *Bauhinia thonningii*, *Bridelia ferruginea*, *Cussonia angolensis* sont classés dans le groupe mésophyte ; *Hymenocardia acida* dans le groupe mésopsammophyte et se retrouve dans le groupe à écologie large des savanes et steppes du sol sec ; *Vitex madiensis* et *Annona arenaria* sont inclus dans le groupe commun à toutes les formations herbeuses. DUVIGNEAUD a fortement insisté sur l'existence de groupements transitoires, « à composition floristique mixte due à l'intrication de groupes écologiques à vocation plus ou moins opposée ou tout au moins divergente » D'autre part, « les groupements mixtes sont loin d'être négligeables et sont parfois dominants dans certains terroirs ».

KOECHLIN a également tenté de classer les espèces suivant leur écologie. Parmi les espèces ligneuses de son groupe II (sols sableux), on relève *Albizia adinanthifolia*, *Strychnos pungens*. *Hymenocardia acida* est classé avec d'assez nombreuses autres espèces dont *Crossopteryx febrifuga*, *Vitex madiensis*, *Syzygium macrocarpum* dans le groupe III des savanes arbustives sur sol sablo-argileux à argile peu profond, squelettiques ou érodés. Le groupe IV des savanes arbustives sur sol sablo-argileux à argileux profonds ou chimiquement riches comprend : *Sarcocephalus esculentus*, *Bauhinia thonningii*, *Bridelia ferruginea*, *Cussonia angolensis*, *Annona arenaria*.

DEVRED, de son côté a classé plus simplement les espèces en deux catégories : espèces xérophiles et espèces mésophiles. Dans la première on note *Annona*, *Vitex*, *Syzygium* dans la deuxième, *Bridelia*, *Cussonia*. L'auteur semble hésiter pour certaines espèces : *Hymenocardia acida* et

IV. — Groupe des savanes arbustives sur sols sablo-argileux profonds ou chimiquement riches (1 sous-groupe à 4 groupements et 1 sous-groupe à 1 groupement).

V. — Groupe hydrophile de la végétation marécageuse (présentant des faciès assez différents les uns des autres).

Des tableaux établis d'après les relevés et correspondant aux divers groupes ou sous-groupes sont constitués par des listes d'espèces, assorties de chiffres exprimant la présence (% du nombre des relevés dans lesquels l'espèce est présente) et l'abondance (les moyennes étant chiffrées avec une échelle numérique continue, le coefficient + correspondant à 1 et le coefficient 5 à 87,5, atteint très exceptionnellement par *Loudetia simplex* dans le groupement de la prairie sur sable blanc).

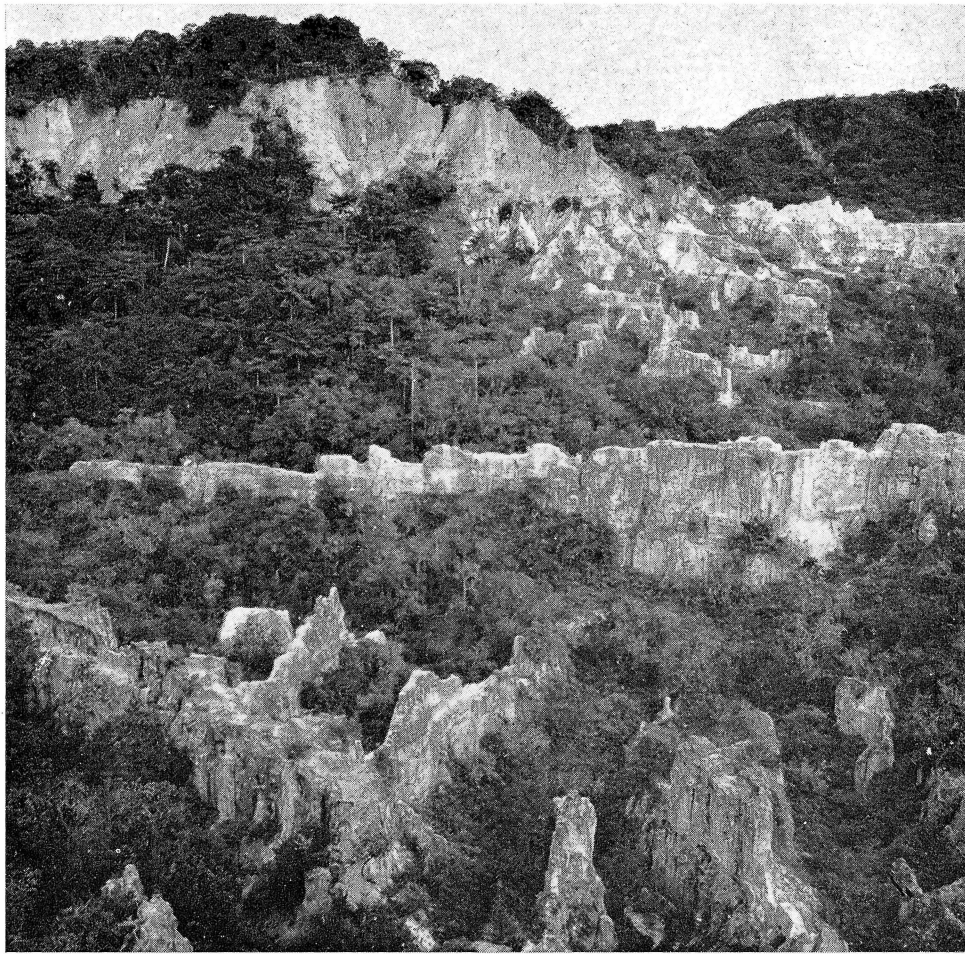
La plupart des groupements sont caractérisés à la fois par une espèce graminéenne et par une espèce ligneuse : groupement à *Andropogon schirensis* et *Syzygium macrocarpum*, groupement à *Hyparrhenia cyanescens* et *Bauhinia thonningii*, etc.

Pour sa région de Mvuazi, DEVRED avait abouti à une liste d'associations correspondant aux diverses conditions écologiques et qui s'apparentent en fait aux « groupements végétaux » de KOECHLIN. Ces associations sont définies par deux espèces graminéennes, à l'exception de celle à *Crossopteryx febrifuga* et *Elyonurus hensii*, où une espèce ligneuse a été considérée comme caractéristique. Elles correspondent aux divers styles de sols, cette association à *Crossopteryx* occupant dans la dition de l'auteur les stations aux sols les plus dégradés. « Elle correspond à un stade ultime de la succession régressive. » Nous reviendrons plus tard sur cet aspect dynamique de la végétation.

DEVRED note la présence de groupements mixtes. « Entre les sols lourds schisto-calcaires et les sols légers, il existe

Cirque de Diosso au nord
de Pointe Noire (Congo Brazzaville).

Photo Bégué.



Psorospermum febrifugum généralement indiqués comme xérophiles apparaissent dans un ou deux tableaux comme mésophiles. De même DUVIGNEAUD mentionne *Syzygium macrocarpum* tantôt comme espèce du groupe des sols secs, tantôt comme appartenant au groupe commun à toutes les formations herbeuses.

Les espèces graminéennes sont également classées par les divers auteurs suivant leur écologie. Les *Andropogon* apparaissent d'une manière générale de xéromorphisme plus marqué que les *Hyparrhenia*, *Andropogon pseudapricus* étant plus xéromorphe que *Andropogon schirensis*. Par ordre de xéromorphisme décroissant, on a *Hyparrhenia lecomtei*, *H. diplandra* et *H. cyanescens*. Si l'on se réfère au classement biologique des graminées d'après la morphologie et l'anatomie des feuilles, cité plus haut, on trouve les *Hyparrhenia* classés avec *Andropogon gabonensis* dans un groupe II, *Andropogon schirensis* et *A. pseudapricus* figurant au groupe III, d'un xéromorphisme plus accusé.

Les espèces ligneuses n'ont-elles pas une écologie plus large que les espèces graminéennes entre lesquelles joue, ou a joué, une vive concurrence pour la conquête d'espaces laissés libres par la forêt et dont le sol évolue et se dégrade peu à peu en général.

Si l'on se reporte à la flore soudano-guinéenne d'AUBREVILLE, on y voit que *Crossopteryx febrifuga* « se rencontre en toutes stations rocheuses, arides, dépressions inondées en saison des pluies, etc... ». D'après KOEHLIN, DEVRED, et DUVIGNEAUD, on pourrait penser que cette espèce est limitée aux stations les plus sèches ou aux sols les plus dégradés, ou bien qu'il se trouve là dans son optimum écologique. Il semble plutôt qu'elle ait une très grande plasticité. Je me souviens l'avoir vue en Afrique occidentale sur des sols très variés, mais sur les meilleurs sols on rencontre certainement des sujets beaucoup plus développés que sur les sols squelettiques et érodés.

Il semble que les stations où KOEHLIN signale la présence de *Peucedanum fraxinifolium* (zones d'affleurement des roches calcaires non argileuses) correspondent à l'écologie indiquée dans la flore soudano-guinéenne. « Elles (les deux espèces de *Peucedanum*, *P. araliaceum* et *P. fraxinifolium*) se maintiennent surtout dans les rochers. Pour DEVRED, « ce pyrophyte omni soudano-zambézien, très sensible aux variations des facteurs du milieu, disparaît rapidement dès les premiers signes de dégradation du sol. » Ne serait-il pas au contraire assez sensible au feu, mais pouvant se maintenir dans des stations rocheuses où il se trouve plus ou moins naturellement protégé contre les incendies ?

A propos des savanes de la vallée du Niari, KOEHLIN classe dans un groupe à part les savanes à *Hymenocardia acida* dont il dit qu'elles sont « botaniquement très homogènes bien que géographiquement et parfois écologiquement très distinctes ».

En fait, on se trouve devant un grand nombre d'espèces ligneuses et graminéennes ayant chacune son aire propre,

son écologie propre pouvant varier dans l'aire en fonction des variations du climat. On manque de renseignements sur ces données, même pour les espèces qui sont caractéristiques des formations et souvent dominantes et abondantes. Il semble donc assez arbitraire de caractériser un groupement par deux espèces, l'une graminéenne et l'autre ligneuse, ou toutes les deux graminéennes.

DEVRED caractérise l'une de ses associations par *Hyparrhenia lecomtei* et *Eupatorium africanum*. Dans les groupements de KOEHLIN on trouve un groupement de la vallée Niari où *Hyparrhenia lecomtei* est associé à *Vitex madiensis* mais où *Eupatorium africanum* est alors peu important à la fois par sa présence (seulement 40 % des relevés) et surtout du fait de son faible recouvrement (0,4 %). Je ne veux pas multiplier de tels exemples, mais l'on en trouve de nombreux en comparant les différents tableaux caractérisant les groupements ou associations des deux auteurs. Ceci n'a rien d'étonnant d'ailleurs et confirme le fait que les divers groupements n'ont qu'une valeur très locale, mais qu'ils peuvent néanmoins être intéressants pour caractériser certains sols et déterminer leur meilleure utilisation.

Tout au long de son étude, KOEHLIN s'est attaché à préciser la répartition géographique des espèces mentionnées. Il a adopté la chorologie de l'Afrique qui distingue 2 Régions en zone tropicale : la Région soudano-angolaise avec les domaines sahélien, soudanien, oriental et zambézien, et la Région congo-guinéenne. Ceci correspond approximativement au système des divisions phyto-chorologiques de l'Afrique présenté en 1956 à Yangambi par Th. MONOD. KOEHLIN classe d'abord les espèces en 16 groupes géographiques, puis se limite à 7 catégories lorsqu'il présente le spectre géographique de ses divers groupes, sous-groupes et groupements végétaux (pourcentage des espèces). Ces catégories distinguent notamment : les espèces à large distribution, les endémiques du secteur Bas-Congo-Niari, les espèces de liaison congo-

guinéennes-soudano-angolanes, les espèces soudano-angolanes réparties dans les différents domaines ou réparties uniquement dans le domaine zambézien. Mais l'auteur note que la répartition de certaines espèces est encore mal connue et que les distributions qu'il indique sont peut-être sujettes à discussion.

Dans sa flore soudano-guinéenne qui ne concerne que les savanes septentrionales de l'Afrique tropicale occidentale et centrale, AUBRÉVILLE a distingué 4 types de flore d'après les diverses régions climatiques : guinéenne, soudano-guinéenne, soudanienne et sahélo-saharienne. Mais toutes les espèces de sa Flore appartiennent à la flore sèche qui, si l'on se réfère à la division phyto-chorologique de l'Afrique appelée plus haut, correspond à la région soudano-angolane, domaines soudanien et sahélien, la flore forestière humide se rattachant à la région congo-guinéenne. On retrouve une fois de plus ces termes : guinéen et soudanien, qui peuvent prêter à confusion si l'on ne précise pas bien dans quel sens exact on les emploie.

Pour AUBRÉVILLE, la plupart des espèces ligneuses rencontrées par KOEHLIN, et qui existent également au nord de la forêt dense humide, sont soudano-guinéennes : *Hymenocardia acida*, *Bridelia ferruginea*, *Crossopteryx febrifuga*, *Sarcocephalus esculentus*. *Psorospermum febrifugum* est indiqué comme « guinéenne », alors que son aire est assez semblable à celle d'autres espèces classées « soudano-guinéennes ». Dans KOEHLIN, la plupart des espèces soudano-guinéennes d'AUBRÉVILLE deviennent soudano-angolanes, ce qui est logique dans une étude géographiquement plus vaste. Mais *Vitex madiensis*, soudano-guinéenne chez AUBRÉVILLE, devient pour KOEHLIN soudano-angolane, domaine sahélo-soudanien et zambézien ce qui ne correspond pas exactement à son aire septentrionale ; il en est de même pour *Annona arenaria*.

Maprounea africana, classée chez KOEHLIN comme zambézienne, existe aussi au nord de la forêt dense. Dans sa « Contribution à la Paléohistoire des Forêts de l'Afrique tropicale », AUBRÉVILLE a signalé le cas assez particulier de cette espèce d'origine australe qui aurait pu traverser la forêt congolaise en remontant de proche en proche le cours du Congo et de certains de ses affluents septentrionaux pour atteindre les savanes boisées de la République Centrafricaine. Cette hypothèse ne lui paraît pas inadmissible.

Lorsque l'on considère les espèces guinéennes ou soudano-guinéennes de la flore sèche d'AUBRÉVILLE, il ne faut pas perdre de vue que le problème se pose ainsi. Dans une vaste partie de l'Afrique tropicale à climat humide, correspondant à la forêt, il existe deux types de flore, d'une part la flore forestière congo-guinéenne dans la forêt et ses îlots satellites plus ou moins étendus, et d'autre part la flore sèche, généralement pyrophyte, rattachée à la région soudano-angolane. Les deux flores sont assez nettement distinctes ainsi que les types de végétation, correspondants : formations fermées non soumises aux feux et formations ouvertes qui brûlent pratiquement chaque année.

Les espèces de liaison congo-guinéenne — soudano-angolane de KOEHLIN correspondant aux espèces de liaison guinéenne et soudano-zambézienne de DEVRED, sont des espèces se situant entre les flores sèche et humide bien que ces flores soient assez nettement distinctes. *Albizia adinanthifolia* semble être la seule espèce de phanérophte indiquée par KOEHLIN dans cette catégorie. *Camoensia maxima* classée « guinéen sud » pourrait probablement se situer également dans la catégorie « de liaison ».

Sarcoccephalus esculentus est classé par KOEHLIN dans la catégorie « pluri régionale ». AUBRÉVILLE indique qu'on le trouve en tous terrains, sols rocheux ou humides et qu'il existe également dans les savanes côtières et les bushes littorales.

Parmi les espèces arbustives zambéziennes de KOEHLIN, on peut noter *Ochna gillettiana*, *Garcinia huilensis*, *Strychnos pungens*. La plupart des espèces ligneuses suffrutescentes sont, soit endémiques comme *Anisophyllea poggei*,

soit zambéziennes comme *Parinari pumila* et *Ochna arenaria*. Certaines espèces graminéennes des sols sableux sont aussi endémiques comme *Trachypogon tholontii*.

Examinons maintenant les aires des diverses espèces ligneuses dans la région considérée. Il s'agit là de données essentielles pour une étude approfondie de la végétation, mais malheureusement on ne dispose à ma connaissance, pour cette région, d'aucun document publié. Une grosse part de l'intérêt de la Flore soudano-guinéenne d'AUBRÉVILLE vient du fait que les aires de presque toutes ses espèces sont figurées schématiquement.

Au sud de la forêt dense du Gabon et du Congo, les espèces ligneuses de la flore sèche dans les savanes deviennent de plus en plus nombreuses au fur-et-à-mesure que l'on s'éloigne de la forêt. Il en est d'ailleurs de même dans la partie de l'Afrique située au nord de la forêt dense humide. AUBRÉVILLE a décrit la végétation des savanes de la Ngounié et de la Nyanga, de celles du Niari et de celles des plateaux et sables batékés. On peut ainsi se faire une idée de la répartition des diverses espèces. Dans la vallée de la Ngounié au sud de Mouila, la savane est d'abord intégralement nue, « puis viennent quelques bouquets de *Syzygium* et de *Bridelia ferruginea* ». Ensuite *Sarcocephalus esculentus*, *Annona arenaria*, etc. *Hymenocardia acida*, qui deviendra rapidement très abondant plus au sud, n'apparaît qu'au sud de Dendé.

Ailleurs, à proximité de la forêt dense, la succession des espèces dans l'espace peut se présenter autrement. AUBRÉVILLE signale aux abords de Fort-Rousset des plaines marécageuses portant de rares arbustes : *Annona* et *Sarcocephalus*, puis des savanes arbustives à *Hymenocardia* entre Fort-Rousset et Makoua sur l'Equateur, les savanes à *Hymenocardia* incluses dans la brousse secondaire et la palmeraie d'Elasis étant encore fréquentes au nord de Makoua. En Côte-d'Ivoire, en prospectant autrefois les savanes au sud de Toumodi, j'avais noté que *Terminalia glaucescens*, *Bridelia ferruginea* et *Crossopteryx febrifuga* apparaissaient les premières, puis *Sarcocephalus esculentus* et *Bauhinia thonningii*, *Hymenocardia acida* n'apparaissant que sensiblement plus au nord.

Une question intéressante soulevée dans l'étude de KOEHLIN est la répartition de l'*Hymenocardia* dans sa dition. Dans son esquisse de la végétation, il a distingué, dans la vallée du Niari, les savanes arbustives sans *Hymenocardia acida* et celles avec *H. acida*. *Hymenocardia acida* serait généralement absent dans les savanes sur sous-bassement calcaire, avec un certain nombre d'exceptions explicables par des considérations d'ordre édaphique. La nature des sols n'est probablement pas suffisante pour expliquer la répartition de ces deux types. Il faudrait voir comment l'*Hymenocardia acida* se localise au nord-ouest de Loudima où les savanes se prolongent vers la forêt. Les limites d'aires sont en relation avec le passé de la végétation lié aux modifications climatiques anciennes.

Les 218 relevés décrits par KOEHLIN paraissent peu nombreux pour la région qu'il a étudiée. Sa connaissance de la végétation locale lui a permis de faire un choix judicieux des emplacements de ses relevés établis également en fonction de la topographie et des éléments des « catenas ». Nous avons vu comment il a chiffré l'abondance des espèces, mais il n'a pas cherché à exprimer la sociabilité. « Dans de nombreux cas, explique-t-il, cette donnée ne m'a pas paru pouvoir exprimer un fait réel, et m'a semblé en tout cas difficile à saisir. » Dans sa « Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal », TROCHAIN avait jugé difficile d'évaluer l'abondance : « L'abondance est un caractère trop subjectif pour que j'essaie de la chiffrer suivant l'échelle familière aux floristes ». Mais il est exact, comme il le souligne, qu'il est difficile d'adopter une commune mesure entre la strate herbacée et la strate arborescente. Néanmoins, les coefficients utilisés par KOEHLIN, même s'ils sont approximatifs, donnent une idée de l'abondance des espèces. Ce que l'on peut noter, c'est que la plupart des espèces citées ont un recouvrement très faible et que la comparaison de l'abondance des espèces

dans de telles conditions risque d'aboutir à des résultats peu significatifs. L'auteur n'a pas utilisé les termes habituels hiérarchisés de la phytosociologie : associations, alliances, ordres et classes, mais ses groupements, sous-groupes, et groupes appartiennent à une hiérarchie similaire et comportent comme ceux-là des espèces caractéristiques et différentielles.

DEVRED, pour une superficie étudiée de 30.000 ha nous présente en 7 tableaux les résultats de 124 relevés. Il utilise la méthode phytosociologique classique avec indication du recouvrement des divers strates, évaluation pour chaque espèce de l'abondance et de la sociabilité. Il fait apparaître ainsi 8 associations et 2 sous-associations. Le choix des associations n'est-il pas subjectif, malgré l'exploitation de résultats chiffrés ? Je ne suis pas convaincu que l'on n'ait pas pu aboutir à des conclusions différentes en utilisant d'autres relevés. Car les relevés utilisés portant sur des surfaces variant de 500 m² à 8.000 m², généralement de 1.000 m², concernant au total moins de 1/2.000^e de la zone décrite.

DUVIGNEAUD, après une étude géographique comportant la description des catenas, donne, selon la méthode phytosociologique, « un aperçu provisoire des groupements herbeux (savanes et steppes) du Bas-Congo dans le cadre des groupements herbeux du Congo méridional ». La classification à laquelle il arrive a été esquissée par КОЕЧЛИН, au moins en ce qui concerne les groupements qui intéressaient cet auteur.

- I. — Savanes de dégradation guinéo-zambéziennes sur sols lourds ou calcaires ou légers mais frais (*Erythrina-Acacietaecompylacanthae altherbosa*).
- II. — Savanes de dégradation guinéo-zambéziennes sur sols légers plus ou moins secs ou sur sols compacts arides (*Combretum-Hymenocardietalia altherbosa*).
- III. — Steppes zambéziennes pénétrant en région guinéo-congolaise à la faveur de conditions édaphiques

* * *

Dans un chapitre de son étude intitulé « Chorologie des groupements », КОЕЧЛИН s'est efforcé de présenter un essai de synthèse, mais cette entreprise était difficile et, à mon avis, il était vain de la tenter. Les groupements définis pour la région considérée n'ont qu'une valeur locale et on voit mal comment les situer à l'échelle du monde tropical, de l'Afrique Tropicale ou même des savanes guinéennes. Dans la dition de КОЕЧЛИН, l'existence des sols très sableux est un fait très particulier, qui explique l'existence de steppes très pauvrement arbustives se prolongeant au nord jusqu'à l'Equateur.

Pour l'ensemble des savanes guinéennes africaines « caractérisées par une flore pauvre dont les éléments les plus typiques seraient *Hymenocardia acida*, *Annona arena-ria*, *Crossopteryx febrifuga* », il propose les divisions écologiques qu'il a adoptées pour les savanes du sud de la République du Congo.

- I. — Savanes à tapis clair sur sols sableux à *Loudetia arundinacea* avec des types à *Trachypogon-thollonii* et *L. demeusii* au sud de l'Equateur.
- II. — Savanes arbustives de type xérophile sur sols compacts à *Andropogon pseudapricus*, avec des

* * *

La publication de КОЕЧЛИН constitue une contribution très intéressante à l'étude des savanes africaines, surtout par sa partie analytique, les relations entre la végétation et les sols ayant fait l'objet d'une attention constante. Mais c'est l'occasion de noter qu'il est très difficile pour qui que ce soit de faire une étude synthétique des groupements

ou anthropiques spéciales (savanes steppiques sur sols sablonneux arides ou tourbeux).

Par ailleurs, il rattache ses unités phytosociologiques aux formations naturelles ou semi-naturelles du domaine zambézien.

— Les *Cussonio-Sarcocephaletalia* aux savanes à *Acacia* zambéziennes ;

— les *Loudetio-Hymenocardietalia* aux forêts claires zambéziennes ;

— les *Andropogono-Crossopterygieta* et les *Ctenio-Loudetietea* aux steppes zambéziennes ;

les formations zambéziennes étant floristiquement beaucoup plus riches que celles du Bas-Congo qui en sont l'aboutissement.

AUBREVILLE a analysé autrefois dans cette revue (1) l'étude de DUVIGNEAUD. Je me rallie sans hésitation à ses conclusions et notamment à celle-ci : « Je dois avouer que je me perds dans cette classification ». Une étude synthétique des groupements végétaux est très difficile à établir tant que l'on a seulement des données sporadiques sur les espèces composantes. Je ne pense pas pouvoir suivre DUVIGNEAUD lorsqu'il écrit que la savane à *Dialium englerianum* n'est qu'une « simple variante géographique de la savane à *Hymenocardia* ». La présence de ce *Dialium*, qui est probablement une ancienne composante importante de la forêt batéké disparue, a certainement une signification écologique très différente de la présence de l'espèce banale *Hymenocardia acida*.

D'autre part, en dehors de la hiérarchie à 3 ordres à laquelle il aboutit, l'auteur est obligé de créer des unités phytosociologiques mixtes pour ranger ses groupements mixtes. On y trouve notamment l'alliance *Sarcocephalo-Crossopterygion* caractérisée par deux espèces indiquées comme ayant des écologies tout à fait différentes. On trouve aussi dans cette catégorie l'alliance *Sarcocephalo-Hymenocardion* à laquelle se trouvent rattachées les savanes à *Cussonia-Dialium*.

variantes locales à *Loudetia arundinacea* *Aristida Pobeguinea*, etc...

III. — Savanes xéro-mésophiles à *Andropogon schirensis*, avec variante à *Hyparrhenia lecomtii* au sud de l'Equateur.

IV. — Savanes mésophiles à *Hyparrhenia diplandra*, avec variante à *H. cyanescens*, *H. chrysargyrea*, *H. rufa*.

En fait il aboutit à une classification établie en fonction de l'écologie d'un certain nombre d'espèces de graminées. A ce point de vue on peut considérer que la carte des tapis graminéens d'Afrique publiée par la F.A.O. et établie par J. M. RATRAY, constitue la synthèse à laquelle songeait КОЕЧЛИН. Mais cette carte n'était pas publiée à ce moment. Elle fait apparaître, comme l'a remarqué AUBREVILLE (2), « une corrélation remarquable entre la séparation des quelques genres caractéristiques choisis et les grandes régions chorologiques africaines ». Parmi les genres types, on retrouve *Hyparrhenia*, *Andropogon* et *Loudetia*, ce dernier étant caractéristique des sols sableux. A cet égard la comparaison de la carte de RATRAY avec la carte géologique est significative.

en l'absence de données suffisantes sur l'écologie des principales espèces. La détermination de celles-ci, en dehors

(1) Bois et Forêts des Tropiques, n° 40 (1955).

(2) Bois et Forêts des Tropiques n° 80 (1961).

des espèces dominantes ou abondantes, n'est d'ailleurs pas aisée, car la présence de certaines espèces disséminées peut avoir une signification écologique importante. Pour faire avancer l'étude phytogéographique des savanes africaines, il serait souhaitable que tous ceux qui ont l'occasion d'effectuer des travaux s'y rattachant apportent des éléments pour la connaissance des aires et de l'écologie des diverses espèces, en somme des données utilisables pour des monographies concernant les espèces. J'ai relevé avec intérêt dans DEVRED des indications sur un certain nombre d'espèces, on en trouve aussi dans DUVIGNEAUD et dans KOEHLIN, mais il me semble qu'un effort plus important aurait pu être tenté dans cette voie.

Le choix des groupements est fatalement assez subjectif et l'emploi de méthodes phytosociologiques utilisant des données chiffrées n'apparaît pas susceptible de le rendre beaucoup plus objectif, car ces chiffres n'ont statistiquement qu'une valeur très faible. D'autre part, les groupements végétaux qui comprennent des espèces d'aires différentes n'ont forcément qu'un intérêt local.

Dans le cas de formations mixtes, ligneuses et graminéennes, l'effet du feu, facteur écologique en fait plus puissant que les facteurs climatiques et édaphiques, vient compliquer l'étude. En outre, comme l'avait relevé AUBRE-

VILLE dans RATRAY, la composition du tapis graminéen ne coïncide pas nécessairement avec celle du peuplement arborescent. « Les compositions de deux formations juxtaposées dans la savane boisée varient dans l'espace indépendamment l'une de l'autre. »

J'ai déjà noté que les graminées dont la dispersion et la multiplication sont plus rapides que celles des espèces ligneuses, mais qui sont soumises à une forte concurrence entre elles, se situaient sur un autre plan que ces dernières au point de vue de la signification écologique. DUVIGNEAUD a insisté sur l'importance des espèces ligneuses à cet égard. « Dans la fixation des groupes écologiques et unités phytosociologiques nous avons taché d'utiliser au maximum les données écologiques fournies par de nombreux arbustes pyrophytiques. » Mais il a souligné la difficulté de fixer avec une certaine précision l'amplitude écologique de certaines espèces. Les espèces arbustives citées par KOEHLIN sont pratiquement toutes des espèces à très large amplitude écologique.

Ce tour d'horizon sur les savanes du Congo nous a déjà retenu longtemps, mais il serait intéressant d'en considérer maintenant l'aspect dynamique. Nous le ferons dans une prochaine chronique.



Photo Sarlin.

République du Congo (Brazzaville). Une plaine à graminées.