

50 376

1963

5

50376

1963

5

N° D'ORDRE : 116

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean-Louis AMIET,

Assistant à la Faculté des Sciences

- 1^{re} THÈSE. — **Recherches sur le peuplement entomologique de l'étage montagnard guinéo-équatorial du Mont Nimba (Guinée).**
- 2^e THÈSE. — **Propositions données par la Faculté.**

Commission d'examen :

MM. HEIM DE BALSAC,

Président

DEFRETIN,

DURCHON,

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE,

} *Examineurs*



IMPRIMERIE CENTRALE DU NORD
12, Rue Lepelletier, 12

LILLE

1963

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

Doyen : M. PARREAU, Professeur de Mathématiques.

Assesseur : M. DURCHON, Professeur de Zoologie.

Doyens Honoraires : MM. H. LEFEBVRE, P. PRUVOST.

Professeurs Honoraires : MM. ARNOULT, BÉGHIN, BROCHARD, CAU, CHAPELON, CHAUDRON, CORDONNIER, DEHEUVELS, DEHORNE, DOLLÉ, FLEURY, P. GERMAIN, KOURGANOFF, LAMOTTE, LELONG, Mme LELONG, MM. MAZET, A. MICHEL, NORMANT, PARISELLE, PASCAL, PAUTHENIER, ROIG, ROSEAU, ROUBINE, WIEMANN, ZAMANSKY.

Professeurs :

| MM. | MM. |
|---|---|
| BERKER, Mécanique des Fluides. | LEBEGUE, Botanique. |
| BONNEMAN-BEMIA, Chimie et Physico-chimie industrielles. | LEBRUN, Radioélectricité et Electronique. |
| BONTE, Géologie appliquée. | LEFEBVRE, Chimie appliquée. |
| Mlle CHAMFY, Mathématiques. | LUCQUIN, Chimie minérale. |
| CORSIN, Paléobotanique. | MARION, Chimie. |
| DECUYPER, Mathématiques. | Mlle MARQUET, Mathématiques. |
| DEFRETIN, Biologie maritime. | MARTINOT-LAGARDE, Mécanique des Fluides. |
| DEHORS, Physique industrielle. | MONTREUIL, Chimie biologique. |
| DELATTRE, Géologie. | PEREZ, Physique. |
| DELEAU, Géologie. | PHAM MAU QUAN, Mécanique rationnelle et expérimentale. |
| DESCOMBES, Calcul différentiel et intégral. | POITOU, Algèbre supérieure. |
| GABILLARD, Radioélectricité et Electronique. | ROUELLE, Professeur de Physique et Electricité industrielles. |
| GERMAIN, Chimie générale et Chimie organique. | SAVARD, Chimie générale. |
| GLACET, Chimie. | TILLIEU, Physique. |
| HEIM DE BALSAC, Zoologie. | TRIDOT, Chimie. |
| HEUBEL, Chimie minérale. | VIVIER, Zoologie. |
| HOCQUETTE, Botanique générale et appliquée. | WATERLOT, Géologie et Minéralogie. |
| KAMPÉ DE FÉRIET, Mécanique des Fluides. | WERTHEIMER, Physique. |

Maîtres de Conférences :

| MM. | MM. |
|---|---------------------------|
| AVARGUES, détaché à l'Energie atomique. | LACOMBE, Mathématiques. |
| BACCHUS, Astronomie. | Mlle LENOBLE, Physique. |
| BECART, Physique. | LINDER, Botanique. |
| BOILLET, Physique. | MAUREL, Chimie. |
| BOUISSET, Physiologie animale. | MENNESSIER, Géologie. |
| EOURIQUET, Botanique. | MONTARIOL, Chimie. |
| CELET, Géologie. | Mlle NAZE, Mathématiques. |
| DELHAYE, Chimie. | POLVÊCHE, Géologie. |
| GONTIER, Mécanique des Fluides. | POUZET, Mathématiques. |
| HENNEQUIN, Physique. | PRUVOST, Géologie. |
| HERZ, Mathématiques. | SCHALLER, Zoologie. |
| HUARD DE LA MARRE, Calcul numérique. | SCHILTZ, Physique. |

Chargés d'enseignement :

Mlle GOUSSELAND, Physique.

M. LIEBAERT, Radioélectricité.

Secrétaire : Mme BOUCHEZ.

SECONDE THÈSE

Propositions données par la Faculté :

**DONNÉES RÉCENTES SUR L'ORIENTATION
CHEZ LES OISEAUX MIGRATEURS**

VU ET APPROUVÉ :

Lille, le 20 Avril 1963.

Le Doyen de la Faculté des Sciences de Lille,
M. PARREAU.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Lille, le 23 Avril 1963.

Le Recteur de l'Académie de Lille,
G. DEBEYRE.

**Recherches sur le peuplement entomologique
de l'Etage montagnard guinéo-équatorial
du Mont Nimba (Guinée)**

SOMMAIRE

INTRODUCTION

| | |
|---|----|
| 1 — Généralités sur le relief, la végétation et le climat de la région du Nimba | 13 |
| 2 — Les recherches biologiques au Nimba | 15 |
| 3 — Limites et plan du travail | 16 |
| 4 — Remarques sur l'exposé et la présentation des résultats | 17 |
| Remerciements | 18 |

PREMIÈRE PARTIE

CARACTERES CLIMATIQUES ET BIOLOGIQUES DE L'ETAGE MONTAGNARD GUINEO-EQUATORIAL DU MONT NIMBA

| | |
|--|----|
| CHAPITRE PREMIER. — La notion d'étage et son application à l'étude des faunes montagnardes | 23 |
| I — Origine de la notion d'étage | 23 |
| II — Signification climatique des étages de végétation | 24 |
| III — Les causes de la succession des climats en montagne | 24 |
| IV — Notion d'étage et peuplements animaux | 25 |
| A — La notion d'étage dans la littérature zoologique | 26 |
| B — Aperçu sur les étages faunistiques en divers points des Alpes et du Jura | 26 |
| C — Causes de l'étagement des faunes. Rôle de la flore et de la végétation | 28 |
| D — A quelles catégories systématiques la notion d'étage est-elle applicable? | 30 |
| E — Quelques modalités et particularités de l'étagement | 31 |
| F — Les domaines d'application de la notion d'étage en zoologie | 33 |
| G — Intérêt du massif du Nimba pour l'étude de l'étagement des faunes | 34 |
| CHAPITRE II. — Le climat de l'étage montagnard | 35 |
| I — Caractères généraux du climat dans la région du Nimba | 35 |
| II — Le climat de l'étage montagnard | 37 |
| 1 — Les températures | 37 |
| a) L'abaissement des températures dans l'étage montagnard | 37 |
| b) Répartition saisonnière des températures | 39 |
| 2 — L'eau | 41 |
| a) L'accroissement de l'humidité et des précipitations dans l'étage montagnard | 41 |
| b) Variations des précipitations et de l'humidité au cours de l'année | 41 |
| III — Conclusion | 44 |

| | |
|---|----|
| CHAPITRE III. — Aperçu sur la végétation et la flore de l'étage montagnard | 45 |
| I — Les forêts | 45 |
| 1 — Répartition des forêts | 45 |
| 2 — Phytocénoses forestières | 47 |
| 3 — Caractères distinctifs des forêts montagnardes | 48 |
| II — Les prairies | 49 |
| 1 — Répartition | 49 |
| 2 — Phytocénoses prairiales | 49 |
| 3 — Caractères distinctifs des prairies montagnardes | 50 |
| III — Les zones de lisière | 51 |
| IV — Influence de la végétation sur la structure du peuplement animal. Faune praticole et faune silvicole | 51 |
| CHAPITRE IV. — Caractères généraux du peuplement animal de l'étage montagnard | 53 |
| I — Caractères particuliers à la faune de l'étage montagnard | 53 |
| 1 — Diminution du nombre des espèces. Cas des espèces préférantes | 53 |
| 2 — Présence d'un contingent orophile | 55 |
| II — Subdivisions de l'étage montagnard guinéo-équatorial | 58 |
| III — Importance respective des facteurs eau et température dans le déterminisme de l'étagement. | 59 |
| IV — Conclusion | 59 |
| Références bibliographiques de la première partie | 61 |

DEUXIÈME PARTIE

LES ENTOMOCÉNOSES DES MILIEUX HERBACES DE L'ÉTAGE MONTAGNARD

| | |
|---|----|
| CHAPITRE V. — Généralités sur les groupements. Méthodes et techniques | 65 |
| I — Individu d'association et association. Définitions et principes généraux | 65 |
| 1 — L'individu d'association | 65 |
| a) Définition de l'individu d'association. Facteurs intervenant dans sa constitution .. | 65 |
| b) Conséquences pratiques des considérations précédentes | 66 |
| 2 — L'association | 67 |
| a) Définition | 67 |
| b) Légitimité d'une limitation taxonomique dans la description des groupements .. | 67 |
| c) Dénomination des associations | 68 |
| II — L'étude morphologique des groupements | 68 |
| A — Méthodes et techniques d'étude de l'individu d'association | 68 |
| 1 — Reconnaissance et délimitation de l'individu d'association | 68 |
| 2 — Problèmes relatifs aux relevés. La méthode des prises | 69 |
| 3 — Technique employée dans les recherches sur les entomocénoses du Nimba | 70 |
| B — La description et la définition des associations | 71 |
| 1 — Indice de présence. Catégories de présence | 71 |
| a) Principes généraux | 71 |
| b) Application de la notion de présence aux groupements étudiés par la méthode des prises | 72 |
| c) Intérêt des espèces de « haute présence » au point de vue descriptif | 72 |
| d) Caractères généraux et signification des espèces de haute présence | 73 |
| 2 — Notions de fidélité et d'espèce caractéristique. Ensembles caractéristiques | 75 |

| | |
|---|-----|
| III — Synécologie et biologie collective des groupements | 76 |
| A — Remarques sur la synécologie des entomocénoses terrestres | 77 |
| B — Manifestations de la vie collective des groupements | 78 |
| CHAPITRE VI. — Le <i>Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis</i> | 81 |
| I — Description du groupement | 81 |
| 1 — Tableau | 81 |
| 2 — Affinités planitiales du <i>Pyrgomanteto-Apolabetum</i> | 81 |
| 3 — Caractères montagnards du <i>Pyrgomanteto-Apolabetum</i> | 84 |
| 4 — Les espèces préférantes | 84 |
| 5 — Les espèces praticoles indifférentes | 86 |
| 6 — Espèces de haute présence | 86 |
| 7 — Ensemble caractéristique | 86 |
| II — Répartition et synécologie du <i>Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis</i> | 87 |
| III — Aspects de la biologie collective du groupement | 88 |
| A — Stratification et régime des espèces. Caractères morphologiques en rapport avec le comportement | 88 |
| 1 — La strate inférieure | 88 |
| 2 — La strate supérieure | 90 |
| 3 — Résumé des caractères distinctifs des deux strates | 91 |
| B — Modifications saisonnières du groupement | 91 |
| CHAPITRE VII. — Le <i>Scotinopharetum lamottei</i> | 93 |
| I — Description du groupement | 93 |
| 1 — Tableau | 93 |
| 2 — Importance relative des contingents euryécique et planitiaire | 93 |
| 3 — Les espèces préférantes et orophiles. Leur signification bioclimatique | 95 |
| a) Les espèces préférantes | 95 |
| b) Les espèces orophiles | 96 |
| c) Signification des espèces orophiles et préférantes au point de vue bioclimatique .. | 97 |
| 4 — Espèces de haute présence. Ensemble caractéristique | 97 |
| II — Répartition et synécologie du <i>Scotinopharetum</i> | 98 |
| III — Stratification et régime des espèces dans le <i>Scotinopharetum lamottei</i> | 99 |
| IV — Evolution du <i>Scotinopharetum</i> | 100 |
| CHAPITRE VIII. — L' <i>Anisolabetum nimbaensis</i> | 103 |
| I — Description du groupement | 104 |
| 1 — Tableau | 104 |
| 2 — Les caractères de spécialisation de l' <i>Anisolabetum</i> | 104 |
| a) Pauvreté spécifique | 104 |
| b) Importance du contingent orophile | 104 |
| 3 — Les espèces euryéciques. Leur place dans l' <i>Anisolabetum</i> | 106 |
| 4 — Les espèces de haute présence | 106 |
| 5 — Espèces à faible indice de présence | 108 |
| 6 — Ensemble caractéristique | 109 |
| 7 — Variabilité de l'association | 109 |
| a) Rareté des faciès et variantes | 109 |
| b) La sous-association <i>Pargetosum lamottei</i> | 109 |

| | |
|---|-----|
| II — Répartition et synécologie de l' <i>Anisobelatum nimbaensis</i> | 111 |
| 1 — Extension du groupement | 111 |
| 2 — La prairie d'altitude. Sol et végétation | 111 |
| 3 — Conditions climatiques dans l'aire de l' <i>Anisobelatum</i> | 113 |
| III — Stratification et cycle annuel du groupement | 113 |
| A — Stratification | 113 |
| B — Les modifications saisonnières de l' <i>Anisobelatum</i> | 114 |
| 1 — Espèces se rencontrant toute l'année | 114 |
| 2 — La faune de saison sèche | 115 |
| a) Insectes représentés par des imagos actifs | 115 |
| b) Espèces passant la saison sèche en état de vie ralentie | 116 |
| c) Espèces représentées par des larves | 116 |
| 3 — La faune de saison des pluies | 116 |
| 4 — La faune des saisons de transition | 117 |
| a) La première saison de transition | 117 |
| b) La seconde saison de transition | 117 |
| c) Le rôle des courants aériens ascendants | 118 |
| 5 — Conclusion | 118 |
| CHAPITRE IX. — L' <i>Hexagonieto-Mallopelmetum</i> ss-ass. <i>submontanum</i> | 119 |
| A — Aperçu sur l' <i>Hexagonieto-Mallopelmetum linearis</i> des régions inférieures | 119 |
| B — L' <i>Hexagonieto-Mallopelmetum</i> ss-ass. <i>submontanum</i> | 120 |
| CHAPITRE X. — Le <i>Diatypeto-Apolabetum cristatae</i> | 121 |
| I — Description du groupement | 121 |
| 1 — Tableau | 121 |
| 2 — Espèces praticoles et silvicoles | 121 |
| 3 — Pauvreté faunistique. Abondance des individus | 123 |
| 4 — Espèces caractéristiques. Ensemble caractéristique | 124 |
| II — Synécologie, répartition et variabilité du <i>Diatypeto-Apolabetum cristatae</i> | 124 |
| A — Synécologie | 124 |
| B — Répartition et variabilité | 126 |
| III — Stratification à l'intérieur du <i>Diatypeto-Apolabetum</i> | 126 |
| CHAPITRE XI. — Conclusion sur les groupements | 127 |
| I — Caractères distinctifs et affinités des entomocénoses de l'étage montagnard | 127 |
| II — Rapports entre les facteurs du milieu et la nature des groupements | 130 |
| Références bibliographiques de la deuxième partie | 133 |

TROISIÈME PARTIE

EVOLUTION PASSEE DE LA FAUNE MONTAGNARDE

| | |
|---|-----|
| CHAPITRE XII. — Remarques préliminaires | 137 |
| CHAPITRE XIII. — L'évolution du peuplement animal en rapport avec les modifications du tapis végétal. 139 | |
| I — Progression contemporaine des formations périssilvatiques et silvatiques | 139 |
| 1 — Etage planitiaire | 139 |
| 2 — Etage montagnard | 140 |

| | |
|---|-----|
| II — Extension et régression de la forêt montagnarde | 143 |
| 1 — Caractère climacique de la forêt à l'étage montagnard | 143 |
| 2 — Les preuves de l'extension forestière | 144 |
| a) Le <i>Scotinopharetum</i> du Camp des Cyatheas | 144 |
| b) La faune du « Bosquet relique » | 144 |
| c) Le peuplement des vallées forestières | 145 |
| 3 — Le problème posé par les orobiontes praticoles. Les centres de survivance | 145 |
| III — Causes de la régression forestière. Origine de la prairie altimontane | 147 |
| a) Origine des savanes de plaine | 147 |
| b) Les incendies allumés par l'homme, cause de la destruction de la forêt des crêtes | 147 |
| c) Rôle des incendies allumés par la foudre | 148 |
| IV — Conclusion | 149 |
| CHAPITRE XIV. — Les variations climatiques quaternaires : leur rôle dans la genèse de la faune montagnarde | 151 |
| I — Les faits biogéographiques et géographiques | 151 |
| 1 — Distribution géographique des espèces orophiles | 152 |
| a) Espèces praticoles | 152 |
| b) Espèces silvicoles | 153 |
| 2 — Coup d'œil sur le relief ouest-africain | 154 |
| II — Essai d'interprétation des données biogéographiques en fonction de l'écologie des espèces orophiles | 155 |
| 1 — Le problème posé par la coexistence des espèces orophiles praticoles et silvicoles | 155 |
| 2 — Interprétation | 156 |
| III — Variations du climat en Afrique au cours du Quaternaire | 157 |
| 1 — Périodes pluviales et interpluviales | 157 |
| 2 — Nature et amplitude des variations climatiques pendant les périodes pluviales et inter- pluviales | 159 |
| a) Les températures pendant les pluviaux | 159 |
| b) Les précipitations pendant les pluviaux | 160 |
| c) Les interpluviaux | 160 |
| 3 — Possibilité d'un peuplement de l'étage montagnard par des vagues successives d'orobiontes. | 161 |
| IV — Espèces endémiques de la Dorsale guinéenne | 161 |
| V — Conclusion | 162 |
| Références bibliographiques de la troisième partie | 163 |
| CONCLUSION GENERALE | 167 |

INDEX ET TABLES

| | |
|---|-----|
| Indications concernant les relevés analysés | 171 |
| Index des localités citées | 181 |
| Tableaux et illustrations dans le texte | 187 |

Introduction

1) Généralités sur le relief, la végétation et le climat de la région du Nimba.

Politiquement situé à la limite des territoires de Guinée, de Côte d'Ivoire et du Libéria, le Mont Nimba se rattache, morphologiquement, au vaste ensemble de montagnes et de plateaux que J.-C. LECLERC a nommé Dorsale guinéenne. Il présente la double originalité d'en être à la fois un des sommets les plus élevés (1752 m, c'est-à-dire à peu près 200 m de moins que le Pic Bintumane) et le plus exigu (une quarantaine de km de long sur une douzaine de largeur seulement).

Dans ses grandes lignes, le relief du Nimba est très simple : une chaîne unique presque linéaire, orientée SSW-NNE, culminant au Mont Richard-Molard et ramifiée en un éventail de chaînons dans sa partie septentrionale.

Le massif constitue un « relief insulaire » surgissant brusquement au milieu d'une pénéplaine ondulée, dont l'altitude moyenne ne dépasse pas 450-500 m. Les hautes montagnes les plus proches se situent au minimum à 50 km à vol d'oiseau (massif des Dans), à 200 km pour les massifs de Fon et du Ziama. Par suite de cet isolement, le milieu montagnard est, au Nimba, parfaitement circonscrit.

C'est à une série de couches épaisses de quartzite à magnétite (Birrimien), dures, redressées presque verticalement, reposant sur un socle de gneiss, de granites et d'amphibolites, que le Nimba doit sa situation d'« inselberg » et aussi l'extraordinaire vigueur de son relief. Si la ligne de faite présente une certaine uniformité, avec ses sommets et ses cols peu marqués, le reste de la montagne est au contraire très accidenté : depuis les crêtes étroites, réduites parfois à quelques dm de largeur, descendent des pentes escarpées, souvent presque verticales ou entrecoupées de surplombs. Elles sont entaillées par de nombreux torrents et, aux moyennes altitudes, lorsque la pente devient moins forte, les rivières s'y enfoncent profondément. Rares sont les replats de quelque importance : quelques petites surfaces tabulaires sur la crête principale et une exception remarquable, le Plateau de Zouguépo, situé dans le Nord du massif, qui s'abaisse, par une série de plans doucement inclinés, de 1200 à 700 m d'altitude.

En dehors de son relief même, un aspect particulièrement attachant du Nimba réside dans la diversité de sa végétation : il y a là un contraste très net avec beaucoup d'autres régions d'Afrique occidentale, où l'allure du paysage végétal confine souvent à la monotonie.

En plaine, les formations herbacées, savanes ou « prairies » plus ou moins basses, occupent une place importante à l'W et au N de la chaîne. Elles se présentent comme des enclaves trouant la végétation forestière et se superposent en général à des affleurements de cuirasse ferrugineuse, plus rarement à un sol épais et rouge. Dans le détail, cette végétation est extrêmement variée et on peut y reconnaître de nombreux groupements.

Les forêts s'observent surtout au contact de la chaîne ; elles sont particulièrement étendues vers le S, où elles se rattachent aux immenses massifs forestiers éburnéen et libérien. Les forêts non montagnardes se ramènent à deux séries évolutives principales dont la frontière recoupe perpendiculairement l'axe de la chaîne : au S, on rencontre des forêts ombrophiles, toujours vertes, tandis qu'au N ce sont des forêts mésophiles, où certaines essences perdent leurs feuilles en saison sèche.

Au N et à l'W du Nimba, la forêt, on l'a dit, laisse généralement la place aux savanes ; elle se localise alors le long des cours d'eau, en franges plus ou moins larges. Vus d'un point haut, les plateaux du piedmont apparaissent comme un gigantesque « puzzle », où le contact sinueux des taches de savane s'intriquant les unes dans les autres est souligné de vert sombre par les forêts-galeries.

Une semblable coexistence de formations herbacées et forestières se retrouve en montagne.

Dans la partie septentrionale du Nimba, la forêt s'arrête en général vers 800 m mais elle s'élève beaucoup plus haut dans les vallées des torrents : c'est en somme la transposition aux régions hautes de la disposition en forêt-galerie. Une « prairie d'altitude », tapis graminéen haut en moyenne d'une cinquantaine de cm et de physionomie assez uniforme, occupe toutes les pentes et crêtes non boisées, sauf à l'emplacement des affleurements rocheux.

Le Nimba méridional (au S du sommet principal), d'altitude moyenne plus faible, est en revanche couvert d'un manteau forestier pratiquement continu, semblable à celui des fonds de vallées.

Les forêts montagnardes diffèrent de celles de la plaine (en dessous de 800 m à peu près) par le petit nombre des essences et la place importante prise par le Sougué (*Parinari excelsa* Sab.) L'altitude, et l'épaisseur du substrat, y déterminent l'existence de plusieurs phytocénoses distinctes.

En dehors des facteurs édaphiques et historiques, la végétation du Nimba doit sa diversité essentiellement aux conditions climatiques, elles-mêmes très variées si l'on tient compte de la faible superficie du territoire envisagé.

La chaîne s'élève en effet dans une région soumise à un climat de transition, où se mêlent des caractères propres aux climats équatorial, d'une part, tropical de l'autre, modifiés de surcroît par l'existence d'un relief élevé et isolé. Les forêts ombrophiles du Nimba méridional témoignent d'influences équatoriales dominantes (très forte pluviosité, grande saison sèche peu rigoureuse, peut-être une ébauche de petite saison sèche) tandis que la zone des forêts mésophiles et des savanes traduit une prépondérance des conditions tropicales (précipitations moins abondantes, une seule saison sèche, mais très marquée et durant 3 mois).

A basse altitude, c'est-à-dire vers 500 m, et au N de la chaîne, la température moyenne annuelle est d'environ 25° C et les précipitations atteignent ou dépassent 2 m. La saison sèche, caractérisée par des amplitudes thermiques relativement importantes (une douzaine de degrés) et une absence de pluies quasi complète, dure de Décembre à Février. Elle est encadrée par deux saisons de tornades (Mars-Avril et Octobre-Novembre), durant lesquelles les précipitations tombent sous forme de violentes averses orageuses. Le reste de l'année est occupé par la saison des pluies, ou hivernage, durant laquelle il pleut pratiquement tous les jours ; les températures maximales sont plus basses qu'en saison sèche et, surtout, les amplitudes thermiques sont très faibles (4° C à peu près en Août).

Dans la montagne même, ces conditions d'ensemble sont considérablement modifiées par l'altitude : les températures, en particulier, sont plus basses, et diminuent au fur et à mesure que l'on s'élève, alors que l'humidité et les précipitations augmentent dans de fortes proportions (phénomène de nébulosité orographique).

2) Les recherches biologiques au Nimba.

Dès 1909, les régions montagneuses de Guinée et de Côte d'Ivoire furent visitées par le grand botaniste explorateur A. CHEVALIER, qui y découvrit l'existence de plusieurs plantes remarquables. Par la suite, des recherches portant sur le massif du Nimba furent effectuées, peu avant la dernière guerre mondiale, par divers botanistes (P. CHOUARD, R. PORTÈRES, H. JACQUES-FÉLIX, R. HEIM...) qui contribuèrent à montrer l'intérêt de la flore locale.

Mais c'est avec la mission organisée en 1942 sous l'égide du Professeur Th. MONOD, Directeur de l'I.F.A.N., que la connaissance du peuplement du Nimba devait réellement prendre son essor.

En plus du géographe J.-C. LECLERC, cette mission comprenait deux naturalistes qui allaient devenir d'éminents connaisseurs du Nimba, le zoologiste M. LAMOTTE et le botaniste R. SCHNELL.

De ses 5 mois de séjour au Nimba (Fév.-Juin 1942), M. LAMOTTE rapporta une ample moisson d'animaux appartenant aux catégories systématiques les plus diverses. Dans cet abondant matériel, méthodiquement récolté, les spécialistes reconnurent plusieurs centaines d'espèces nouvelles.

Pareil résultat ne pouvait qu'encourager à poursuivre les recherches et M. LAMOTTE fit un nouveau séjour au Nimba en Juil.-Sept. 1946. A. VILLIERS, au cours d'un voyage en Septembre 1946, apporta lui aussi sa contribution à l'étude de la faune locale. L'année 1944 fut marquée par un événement important, qui ne pouvait que favoriser les investigations biologiques : le massif du Nimba était reconnu comme Réserve naturelle intégrale. La réserve, grâce à l'esprit d'entreprise et au talent de J.-L. TOURNIER, Directeur du Centre d'Abidjan de l'I.F.A.N., fut dotée d'une magnifique base laboratoire, point d'attache et instrument de travail rêvés pour les chercheurs qui devaient s'y succéder.

En 1951, de Juillet à Septembre, une nouvelle mission zoologique eut lieu au Nimba : avec M. LAMOTTE y participait cette fois R. ROY, à l'époque élève de l'École Normale Supérieure.

Devant l'ampleur des résultats obtenus, il était vite apparu nécessaire à Th. MONOD de consacrer une série spéciale des Mémoires de l'I.F.A.N. à la seule réserve du Nimba. Le premier tome, réunissant les travaux de plusieurs spécialistes relatifs à la faune du Nimba, parut en 1952. Il fut suivi de deux autres tomes, en 1954 et 1958.

Dans la même série, une importante étude géographique, œuvre collective de J.-C. LECLERC, J. RICHARD-MOLARD, M. LAMOTTE, G. ROUGERIE et R. PORTÈRES, vit le jour en 1955.

De son côté, grâce à l'activité de R. SCHNELL, la connaissance botanique de la région avait progressé de façon considérable, en passant du stade de la floristique à celui, beaucoup plus instructif, de l'étude du tapis végétal sous l'angle phytosociologique, écologique et biogéographique. Les recherches de R. SCHNELL aboutirent en 1952 à la publication d'un Mémoire de l'I.F.A.N. intitulé « Végétation et Flore de la région montagneuse du Nimba », ouvrage fondamental dont l'intérêt dépasse de beaucoup les limites du territoire étudié.

La faune commençant à être bien connue, M. LAMOTTE put faire paraître plusieurs notes écologiques relatives au peuplement de divers milieux, et tout spécialement d'un des plus intéressants, la prairie d'altitude (1946, 1947, 1959).

La dernière mission en date eut lieu de Décembre 1956 à Mai 1957. Organisée par M. LAMOTTE qui avait auparavant passé le mois de Septembre au Nimba, elle comprenait deux zoologistes, P. VAN DER PLAETSEN, boursier de l'I.F.A.N., et J.-L. AMIET, dont le voyage était subventionné par le Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille.

Pour nous, ce voyage fut d'abord l'occasion d'une confrontation, toujours émouvante pour un naturaliste, avec la flore et la faune tropicales. Mais, surtout, le massif du Nimba devait se révéler comme une illustration particulièrement démonstrative d'un phénomène dont nous nous étions déjà préoccupé en France, l'étagement des faunes. La connaissance déjà avancée du peuplement animal

de la région et l'utilisation de la méthode de relevés mise au point, dans un but bionomique, par M. LAMOTTE, concouraient à en augmenter l'intérêt, en permettant une étude des groupements animaux propres aux diverse étages faunistiques. D'autre part, grâce à l'excellent travail de SCHNELL, les recherches d'écologie animale se trouvaient assurées du solide substrat botanique qui, en pareil cas, nous paraît toujours utile et même indispensable. C'est cette conjonction de conditions favorables qui est, en partie du moins, à l'origine du présent travail, sur lequel il nous faut donner maintenant quelques précisions préliminaires.

3) Limites et plan du travail.

Evidemment, à moins de se limiter à des données superficielles, il n'était pas possible, après un séjour de 6 mois, de décrire dans son ensemble un peuplement de type tropical, où la richesse habituelle de la faune est encore accrue par la diversité des biotopes. Il était donc nécessaire d'imposer des frontières à notre sujet. Les limites écologiques et taxonomiques suivantes ont été choisies.

1° *Limites écologiques.*

Il ne sera question dans ce travail que du peuplement terrestre de l'étage montagnard guinéo-équatorial. Comme nous aurons l'occasion de le redire, l'étage constitue en effet une unité bioclimatique qui s'impose comme cadre à toute étude de faune dans une région montagneuse. D'autre part, dans la partie consacrée aux groupements, l'insuffisance des connaissances sur le peuplement des forêts nous a obligé à ne considérer que les associations des milieux herbacés.

Ces restrictions ne doivent pas faire croire que les milieux dont on ne parlera pas ici ont été ignorés au cours de nos recherches sur le terrain. En fait, les formations végétales de l'étage planitiaire et les forêts montagnardes ont fait l'objet de prospections souvent poussées, sans lesquelles il eût d'ailleurs été impossible de définir les caractères distinctifs de la faune et des associations praticoles de l'étage montagnard.

Précisons enfin que la faune endogée, la faune aquatique, et, pour la forêt, celle de la voûte et des troncs, seront laissées de côté. De même, nous ne nous arrêterons pas à la faune des biotopes restreints ou spécialisés (excréments, nids, grottes, cadavres...). En somme, nous n'étudierons que le peuplement terricole des grandes formations végétales qui donnent son cachet au paysage.

2° *Limites taxonomiques.*

Sur le terrain, toutes les espèces animales rencontrées ont été récoltées. Il aurait été très instructif de pouvoir tenir compte de la totalité du matériel ainsi recueilli, en particulier pour l'établissement des groupements. La chose malheureusement s'est vite révélée impossible, d'une part à cause de l'abondance des espèces (qui, pour l'étude des associations, aurait conduit à l'énoncé de listes interminables), et d'autre part à cause de la difficulté, souvent insurmontable, de les déterminer toutes (c'est ainsi que les Araignées, pourtant nombreuses, ne peuvent être identifiées faute de spécialistes).

Nous nous limiterons donc à l'étude d'une seule catégorie systématique, celle des Insectes, la plus significative de toutes à coup sûr en raison de l'extrême diversification spécifique et écologique de ses représentants (pour la légitimité d'une limitation taxonomique des groupements, v. discussion au chap. V). Les Aptérygotes et les Insectes sociaux étant touchés par les restrictions écologiques énoncées plus haut, on n'aura affaire en pratique qu'à des Ptérygotes non sociaux, vivant plus ou moins au niveau du sol.

Nous avons scindé notre travail en trois grandes parties, relatives chacune à des aspects du peuplement entomologique qui, à notre avis, ne peuvent être compris que les uns en fonction des autres.

La première partie sera consacrée à une étude d'ensemble de l'étage montagnard guinéo-équatorial. Il n'est pas dans notre intention de mettre ici en évidence l'existence d'un étagement des faunes ; ce phénomène, envisagé dans des publications antérieures, fera seulement l'objet d'une mise au point assez détaillée, tenant compte des observations qui ont pu être faites dans divers massifs montagneux (chap. I). Ceci permettra de définir la notion d'étage, fondamentale pour notre travail, et de préciser le déterminisme de l'étagement.

L'étage étant considéré comme la synthèse de données à la fois climatiques, botaniques et zoologiques, les chapitres suivants (II, III et IV) traiteront des caractères essentiels du climat, de la végétation et, surtout, de la faune de l'étage montagnard. Du même coup, ils fourniront l'occasion d'une description des « cadres » physiques et biologiques, après laquelle il sera possible d'envisager le peuplement de l'étage montagnard dans son état actuel (deuxième partie), mais aussi ses vicissitudes passées (troisième partie).

La seconde partie sera constituée par la description des entomocénoses (groupements d'Insectes) des milieux herbacés montagnards. Dans beaucoup de travaux consacrés aux groupements animaux, l'accent a été surtout mis sur l'aspect bionomique, quantitatif, de la question. En général, on ne possède pas de véritables descriptions de groupements permettant, en particulier, de les distinguer les uns des autres, ou de les reconnaître dans des territoires où ils n'ont pas encore été étudiés. Or, il nous paraît logique de commencer par décrire les associations et d'en montrer les caractères distinctifs : on conçoit fort bien que, sans bonnes descriptions d'espèces, la plupart des disciplines biologiques n'auraient pas pu s'épanouir comme elles l'ont fait ; il en va de même, pensons-nous, en biocénotique.

Cette deuxième partie débutera par un chapitre (chap. V) où la notion de groupement — ou d'association — est examinée sous un angle général : principes fondamentaux, méthodes et techniques qui en découlent. Il a paru en effet nécessaire d'insister sur les lignes directrices suivies tant au cours des recherches sur le terrain que dans l'établissement des groupements, afin d'éviter les risques, particulièrement fréquents en ce domaine, d'ambiguïtés ou d'imprécisions relatives aux concepts et aux termes employés.

Les entomocénoses reconnues dans l'étage montagnard feront chacune l'objet d'un chapitre (chap. VI, VII, VIII, IX, X). Leurs caractères distinctifs principaux et les facteurs dont dépend leur différenciation seront analysés dans un chapitre tenant lieu de conclusion à la seconde partie (chap. XI).

Au cours de la troisième partie sont envisagés quelques aspects des phénomènes qui ont abouti à la constitution du peuplement montagnard tel que nous le connaissons actuellement.

L'histoire récente, en rapport surtout avec les modifications de la couverture végétale, sera étudiée au cours du chap. XIII. Le chapitre suivant (chap. XIV) permettra d'examiner l'influence des variations climatiques quaternaires sur l'origine de la faune montagnarde.

4) Remarques sur l'exposé et la présentation des résultats.

Une des principales difficultés auxquelles se heurte l'étude de tout peuplement animal un tant soit peu diversifié réside dans la détermination des espèces. La plupart du temps, il n'est pas possible à l'écologiste d'identifier lui-même tous les représentants des catégories systématiques, souvent fort différentes, qu'il a pu trouver dans ses relevés ou dans ses récoltes. La solution qui s'offre alors consiste à s'adresser, pour chaque groupe, aux spécialistes compétents. Malheureusement, cette méthode, en plus des divers inconvénients d'ordre technique qu'elle peut rencontrer, conduit fréquemment à un cloisonnement entre les données faunistiques et écologiques : c'est ainsi que, l'étude du matériel venant en général après le travail sur le terrain, il ne sera pas toujours possible de revenir sur le cas d'espèces qui n'avaient pas attiré l'attention au moment de leur capture mais qui, entre les mains des spécialistes, se sont révélées intéressantes. Il y a donc là un risque non négligeable de perte d'information.

Pour notre part, nous avons eu la chance de disposer des collections de référence établies par M. LAMOTTE à partir d'espèces recueillies au cours de ses missions, et toutes déterminées par des spécialistes. Ceci nous a permis de prendre connaissance avant notre départ de beaucoup d'Insectes que nous allions par la suite observer dans leur milieu. C'est aussi grâce à ce matériel de référence qu'a été déterminée une bonne partie des espèces citées dans ce travail. Nous avons essayé d'apporter le plus possible d'esprit critique à cette confrontation et nous osons espérer que nos Insectes ont pour la plupart été correctement nommés. Quant aux espèces qui ne pouvaient être identifiées de cette façon, ou qui nous paraissaient quelque peu litigieuses, nous les avons confiées à divers spécialistes. C'est ainsi que MM. BASILEWSKY, CHOPARD, DIRSH, HINCKS, PRINCIS, SYNAVE et VILLIERS ont bien voulu nous faire profiter de leur grande compétence : nous tenons à les assurer ici de toute notre gratitude.

Enfin, il restait malgré tout des espèces indéterminables. Comme il n'était pas question de les passer sous silence, spécialement dans la description des groupements, nous avons dû nous résoudre, non sans quelque regret, à les désigner par des abréviations conventionnelles, rappelant la catégorie taxonomique à laquelle elles appartiennent (par exemple Elat. 1, Hétéro. 6...). Bien entendu, une même espèce citée dans plusieurs tableaux est toujours notée de la même façon. Nous avons fait notre possible pour n'utiliser cet expédient qu'à l'égard d'espèces d'intérêt plutôt secondaire.

Quitte à allonger un peu le texte, nous avons préféré, pour en faciliter la lecture, donner tous les binômes spécifiques *in extenso* ; en revanche, les noms d'auteurs n'ont été indiqués que dans les tableaux, sauf pour les espèces n'y figurant pas.

Les renseignements relatifs aux méthodes et aux techniques sont donnés dans le premier chapitre de chacune des trois parties. On s'étonnera peut-être de l'importance accordée à ces chapitres : nous avons tenu en effet à préciser le mieux possible les idées directrices qui nous ont guidé dans nos recherches, ce qui nous a conduit à développer certaines notions apparemment assez théoriques, ou à rappeler des résultats ne concernant pas directement la faune de la région. Il ne faudrait pas voir dans ces introductions un ensemble de postulats ou d'*a priori* qui trouveraient une illustration concrète dans les chapitres suivants ; il s'agit plutôt de mises au point ou de condensés très généraux de recherches effectuées antérieurement par divers chercheurs ou par nous-même, et qui nous ont paru le mieux en accord avec nos observations sur le peuplement du Nimba.

Enfin, comme les trois parties du travail ressortissent à des disciplines assez différentes (écologie, biocénotique et biogéographie), il nous a semblé plus pratique et rationnel de grouper à la fin de chacune d'elles les diverses références bibliographiques qui s'y rapportent.

**

Remerciements.

Tant au cours de mon séjour en Afrique que durant la période d'élaboration de mes résultats en France, j'ai contracté une importante dette de gratitude auprès de diverses personnes qui, d'une manière ou d'une autre, m'ont fait bénéficier de leurs conseils, de leur compétence, de leur appui ou de leur aide matérielle : sans être sûr d'y parvenir complètement, je voudrais tenter de m'en acquitter.

Je dois d'abord exprimer mes remerciements à M. le Professeur M. LAMOTTE qui, en me proposant de participer à une mission au Nimba, a été l'instigateur du présent travail. M. LAMOTTE m'a fait largement profiter de son expérience de l'Afrique et de ses vastes connaissances sur la faune du Nimba. Je lui sais particulièrement gré d'avoir mis à ma disposition de nombreux enregistrements météorologiques provenant de ses expéditions antérieures, ainsi que d'abondantes collections de référence sans lesquelles je me serais trouvé devant une tâche systématique pratiquement insurmontable.

L'écologiste réputé qu'est M. le Professeur DELAMARE-DEBOUTTEVILLE a eu la grande obligeance d'examiner un travail dont je ne sens que trop, lorsque je le compare à ses propres résultats, les multiples imperfections. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde et respectueuse reconnaissance.

Toute ma gratitude va aussi aux Professeurs de Lille qui ont accepté de juger mon travail.

M. le Professeur H. HEIM DE BALSAC, membre correspondant de l'Institut, m'a souvent montré son intérêt pour mes recherches et m'a fait l'honneur de présider mon jury de Thèse.

M. le Professeur R. DEFRETIN, malgré les nombreuses occupations inhérentes à la direction de l'Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux, a bien voulu en être le rapporteur. Je ne saurais oublier d'autre part que c'est grâce à lui que je suis entré au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille.

Dès son arrivée à Lille, M. le Professeur M. DURCHON a été pour moi un maître aussi généreux que compétent, ne cessant jamais, malgré une orientation scientifique très différente, de s'intéresser à mon travail. Par ses conseils, et par les encouragements qu'il m'a prodigués dans les moments difficiles, M. le Professeur DURCHON a beaucoup contribué à l'achèvement de ce mémoire.

M. le Professeur T. MONOD, Directeur de l'I.F.A.N., m'a autorisé à séjourner dans la Réserve du Nimba et à bénéficier des magnifiques installations de la Base-Laboratoire. Je tiens à l'assurer de ma respectueuse gratitude.

La réussite de notre mission doit beaucoup à M. J.-L. TOURNIER, Directeur du Centre I.F.A.N. d'Abidjan, qui a mis à notre disposition toutes les facilités possibles pour nos recherches. Mais plus encore que de cette aide matérielle, je garderai un souvenir reconnaissant du climat de cordialité et de détente que M. et Mme TOURNIER ont su créer autour de nous, aussi bien à Abidjan que durant leurs séjours au Nimba.

Tous ceux qui se sont trouvés plus ou moins isolés dans des régions éloignées savent l'importance que peut y prendre le facteur humain. J'ai eu la chance d'effectuer toute ma mission en Afrique en compagnie du camarade le plus sympathique et le plus dynamique qui soit, P. VAN DER PLAETSEN. En plus du soutien moral inappréciable apporté par sa présence, je lui suis redevable de tous les clichés qui illustrent ce travail. Aux remerciements que je lui adresse, j'associerai notre ami commun le géologue Y. GODFRIAUX qui, pendant le mois que nous avons passé ensemble, a procédé avec un entrain et une bonne humeur inaltérables à notre initiation de naturalistes africains.

Enfin, j'ai plaisir à remercier divers chercheurs qui ont bien voulu me donner leur avis sur certains points ou s'intéresser à mes résultats, et je pense spécialement ici à M. le Professeur GOULLIART, ainsi qu'à mon ami le botaniste J.-M. GÉHU, et aussi à tous les spécialistes qui m'ont fait bénéficier de leur compétence en matière de botanique (M. R. SCHNELL) ou d'entomologie (Messieurs BASILEWSKY, CHOPARD, DIRSH, HINCKS, PRINCIS, SYNAVE et VILLIERS).

PREMIERE PARTIE

Caractères climatiques et biologiques
de l'Étage montagnard guinéo-équatorial
du Mont Nimba

CHAPITRE PREMIER

**La notion d'étage
et son application à l'étude des faunes montagnardes**

Deux complexes bioclimatiques bien distincts se partagent le massif du Nimba : l'étage planitiaire depuis les basses altitudes jusqu'aux environs de 900-1000 m, et, plus haut, l'étage montagnard guinéo-équatorial, qui atteint les sommets les plus élevés (1750 m).

L'existence de ces deux étages nous paraît être un fait d'une importance essentielle, auquel se trouve étroitement subordonnée la compréhension des aspects actuels du peuplement animal, mais aussi de son évolution passée.

Nous avons donc placé la notion d'étage à la base même de nos recherches sur la faune du Nimba et nous espérons, par nos résultats, montrer tout l'intérêt qui s'y attache, tant pour l'écologiste que pour le biogéographe.

Dans ce chapitre, nous rappellerons d'abord ce que les botanistes entendent par « étage », puis nous donnerons un aperçu d'ensemble des résultats auxquels a déjà pu conduire l'utilisation de cette notion dans le domaine zoologique.

I. — ORIGINE DE LA NOTION D'ETAGE

On a remarqué depuis longtemps que, en montagne, des paysages végétaux différents se succèdent au fur et à mesure que l'altitude augmente.

Ainsi, dans les Alpes, on rencontre d'abord des forêts mixtes de Sapin et de Hêtre, ou de Pin sylvestre, puis des forêts formées uniquement de résineux : Cembrot, Pin à crochets ou Mélèze ; enfin, après une ceinture de buissons, on arrive à des prairies rases où les arbres ne poussent pas. Une succession semblable, sinon identique, s'observe dans les Pyrénées et les autres massifs d'Europe.

A ces différentes zones les botanistes ont donné le nom d'*étages de végétation*. Le concept d'étage, né en Europe, a pu être généralisé à toutes les montagnes du monde.

Les différences physionomiques, qui avaient surtout retenu les premiers observateurs, traduisent en fait des différences d'ordre floristique, car la flore de chaque étage est constituée d'une combinaison caractéristique d'espèces qui peuvent lui être plus ou moins étroitement liées, mais dont les origines et les exigences écologiques sont souvent fort diverses.

II. — SIGNIFICATION CLIMATIQUE DES ETAGES DE VEGETATION

On a rapidement été conduit à considérer les modifications graduelles du climat avec l'altitude comme le facteur essentiel de l'étagement de la végétation ; de là le parallèle, d'ailleurs un peu sommaire, entre la répartition des plantes en latitude (zones de végétation) et en altitude (étages).

Plus récemment, la notion de série dynamique, introduite par la Phytosociologie, a permis de préciser les rapports climat-étages de végétation.

Une des principales acquisitions des recherches de Phytosociologie montagnarde a été de montrer qu'on pouvait définir l'étage comme l'aire occupée par des groupements liés entre eux syngénétiquement. Autrement dit, à chaque étage doit correspondre un climax, donc un climat, particulier.

Ainsi, de purement botanique à l'origine, la notion d'étage a acquis une signification climatique sur laquelle, actuellement, beaucoup de chercheurs, et GAUSSEN en particulier, ont tendance à mettre l'accent.

III. — LES CAUSES DE LA SUCCESSION DES CLIMATS EN MONTAGNE

A l'origine de ce phénomène, nous trouvons une cause tout à fait générale, qui est la diminution de la pression atmosphérique. Comme le souligne GAUSSEN, « c'est là le fait fondamental, qui crée un caractère commun à toutes les montagnes du Globe » (1).

En ce qui concerne les températures, ceci se traduit de la façon suivante : l'air, étant plus rare, est plus froid, car il intercepte moins de rayons solaires qu'en plaine. En revanche, le sol, qui reçoit plus de rayons, s'échauffe plus facilement. L'inverse se produit en plaine (d'après GAUSSEN, 18).

Les températures moyennes baissent donc au fur et à mesure qu'on s'élève, et des mesures effectuées dans différents massifs du globe ont montré que la diminution était en moyenne de 0°5 à 0°6 C par 100 m d'altitude, ces chiffres étant valables aussi bien pour les montagnes d'Afrique que pour celles d'Europe. Quant à la décroissance de température du sol, elle est de 0°43 C par 100 m ; « par là même, la température du sol présente, par rapport à celle de l'air au même lieu, un excédent qui augmente avec l'altitude » (29).

La question de l'eau en montagne est plus complexe que celle de la température, même dans ses grandes lignes.

En principe, le refroidissement de l'air doit entraîner une condensation de la vapeur d'eau au fur et à mesure que l'altitude augmente. En fait, l'humidité n'est pas répartie également dans l'atmosphère car « l'air n'est pas calme. Des vents amènent l'air de la plaine à buter contre la montagne et à s'élever sur ses flancs. L'air se détend et se refroidit plus que ne le voudrait l'altitude. Les condensations deviennent rapidement fortes et nuages et pluies se forment volontiers aux fronts montagneux » (18). Ce fait est particulièrement net dans les massifs isolés. Une zone nébuleuse entoure la montagne d'une ceinture de brumes, de brouillards et de nuages ; à ce niveau, il pleut souvent et l'évaporation est faible. De plus, l'écran de nuages intercepte une partie des rayons solaires, si bien que les amplitudes diurnes sont plus faibles qu'en plaine.

(1) Dans cette partie, nous avons beaucoup emprunté à GAUSSEN (16, 18) et à OZENDA (29).

Cette zone de condensation s'observe surtout dans les régions bénéficiant d'une humidité générale élevée. Dans les pays secs, et spécialement dans les déserts, l'eau est trop rare pour qu'il y ait, même en montagne, des précipitations abondantes : il n'y a donc pas d'étage nébuleux. Toutefois, si le massif est assez élevé, certains sommets peuvent être plus arrosés : les montagnes du Sahara Central reçoivent des pluies d'été régulières (RAYNAUD-BEAUVERIE, 30) et un étage de végétation méditerranéenne a pu subsister dans le Hoggar, mais vers 3000 m.

Jusqu'à une époque assez récente, on a cru que, après être passée par un maximum, la condensation de vapeur d'eau diminuait. En réalité, de nombreuses mesures ont montré que les précipitations augmentent jusque 3500 à 4000 m, tout au moins en Europe où, à de pareilles altitudes, la vie est trop réduite pour que cette diminution ait une quelconque importance.

Le fait qu'il y ait « des étages dans toutes les montagnes du monde » (18) s'explique par le caractère tout à fait général des facteurs que nous venons d'envisager. Ceux-ci toutefois voient leur action considérablement modifiée par de nombreuses causes plus restreintes, mais très diverses.

En premier lieu interviennent les conditions climatiques régionales. Il est certain que le climat des montagnes ne peut être séparé de celui des territoires où elles s'élèvent ; il doit être considéré « comme la transformation du climat qui existerait s'il n'y avait pas de montagnes, et qui existe plus ou moins dans les plaines limitrophes » (29). Les climats montagnards sont, pour cette raison, très divers. C'est ainsi que « le climat d'altitude de l'Atlas est une forme extrême du climat méditerranéen », tandis que celui des « hauts sommets centrafricains est une forme extrême du climat équatorial » (EMBERGER, 14). La situation géographique du massif a des répercussions importantes sur la répartition des précipitations et des températures au cours des saisons, ainsi que sur leurs valeurs extrêmes et moyennes.

D'autre part, les facteurs eau et température « dépendent aussi de causes autres que l'altitude, telles que l'exposition, les courants atmosphériques, les détails du modelé orographique » (29). Bien qu'en principe accessoires, ces conditions peuvent avoir une grande influence sur la répartition, l'extension et les limites altitudinales des étages.

Il en résulte que la distinction et la définition des étages sur des bases uniquement climatiques, pour souhaitables qu'elles soient, sont souvent très délicates. Dans bien des cas, il sera plus simple de s'en rapporter aux étages de végétation puisque ceux-ci nous donnent, en quelque sorte, une représentation globale, au niveau du tapis végétal, de ces multiples influences climatiques.

Bien entendu, en raison même de leur déterminisme complexe, les étages de végétation offrent des aspects très différents suivant les territoires, et leurs limites ne sont pas toujours régulières, loin de là (v. ci-dessous). Mais ce qui importe, pour l'écologiste, c'est de pouvoir disposer d'un concept établi sur des fondements climatiques, et en même temps de nature éminemment synthétique.

IV. — NOTION D'ETAGE ET PEUPELEMENTS ANIMAUX

Connaissant l'influence que le climat peut avoir sur la distribution des espèces animales, il était logique de se demander s'il n'y avait pas aussi, en montagne, un étagement des faunes dépendant, comme celui de la végétation, des conditions climatiques. Depuis une dizaine d'années, c'est suivant cette hypothèse de travail qu'ont été conduites nos recherches dans divers massifs montagneux et il nous semble que, jusqu'ici, les résultats obtenus n'ont fait qu'en confirmer le bien-fondé.

A - La notion d'étage dans la littérature zoologique.

La notion d'étage, familière aux botanistes, paraît à peu près ignorée des zoologistes (2), et notamment des entomologistes pour qui elle serait cependant d'un particulier intérêt.

H. GADEAU DE KERVILLE, dans un travail (15) sur les Arthropodes de la région de Bagnères-de-Luchon paru en 1930, paraît avoir été le premier zoologiste qui ait tenu compte de l'existence d'étages. Malheureusement, ceux-ci ont été délimités de façon tout à fait arbitraire par des courbes de niveau et ne correspondent pas à des unités bioclimatiques réelles.

Divers travaux de faunistique ou d'écologie font état de « zones » altitudinales, mais leurs auteurs n'ont pas essayé d'établir de rapports entre ces dernières et le climat. Ces zones sont surtout des cadres pratiques pour l'exposé des faits et elles ne sauraient être considérées, pensons-nous, comme équivalentes des étages tels qu'ils sont compris ici.

En 1942, un entomologiste, L. KOCHER, et un botaniste, R. NÈGRE, publient en collaboration des « Observations sur les peuplements phytosociologique et entomologique des environs d'Ifrane » (20). Ils y montrent que certains Insectes sont liés à des étages de végétation et introduisent une notion très intéressante, celle d'*étage biocénotique*.

Par la suite, nos recherches dans le Jura, les Alpes, les Pyrénées-Orientales et au Nimba, nous ont permis de constater l'existence d'étages faunistiques dépendant du climat. Quelques publications ont précisé les modalités de l'étagement des espèces en diverses régions ; il nous semble utile, surtout à titre d'exemple, d'en rappeler quelques aspects essentiels.

B - Aperçu sur les étages faunistiques en divers points des Alpes et du Jura.

Le peuplement et les subdivisions de l'étage montagnard (3) ont été étudiés surtout dans le massif jurassien, en particulier dans la région de Salins (5) et dans la haute-chaîne (1).

1° Jusqu'à 550-600 m règnent les conditions de l'étage collinéen, se traduisant par l'existence d'une faune forestière semblable à celle qu'on observe dans toute la moitié N de la France.

2° Vers 550-600 m, l'établissement des conditions montagnardes s'accompagne de l'apparition en forêt de Carabiques orophiles tels que *Oreophilus selmanni* Duft., *Trichotichnus nitens* Heer, *Haptoderus pumilio* Dej., et, très localement, *Pterostichus hagenbachi* Sturm, *Harpalus quadripunctatus* Dej. ; ces espèces ont en général une densité faible ou très faible. A ce niveau, le Carabe *Hadrocarabus problematicus* Herbst se rencontre dans le milieu forestier, comme en plaine. Ce type de peuplement s'observe jusque vers 700-750 m et correspond au sous-étage montagnard inférieur.

3° A partir de 700-750 m, on voit apparaître d'autres espèces orophiles, qui s'ajoutent aux précédentes : *Cheporus burmeisteri* Heer, *Platycarabus irregularis* F., *Steropus aethiops* Panz. ; plusieurs deviennent communes. On remarque que *Hadrocarabus problematicus* ne vit plus en forêt mais dans les endroits découverts. C'est le sous-étage montagnard moyen, qui s'étend jusque 1100-1200 m.

4° Le sous-étage montagnard supérieur (1100-1200 m à 1500 m et plus) est caractérisé par la présence de *Calathus micropterus* Duft., *Orinocarabus silvestris* Panz., ainsi que par la disparition de diverses espèces

(2) Nous n'avons pas ici en vue, bien entendu, la notion d'étage littoral, ressortissant à un domaine écologique totalement différent.

(3) Rappelons que, dans nos régions tempérées humides, la succession des étages est la suivante : planitiaire ou collinéen, montagnard, subalpin et alpin ; ces étages peuvent eux-mêmes être subdivisés.

| Etages et sous-étages | | Zones forestières | Zones faunistiques |
|---|---|--|--|
| ETAGE PLANITIAIRE (en dessous de 550-600 m) | | Forêt feuillue thermophile, chênaie à Buis ; des plantes à affinités méditerranéennes. | Faune dépourvue d'Insectes orophiles. |
| ETAGE MONTAGNARD | Sous-étage MONTAGNARD INFÉRIEUR ou de transition (550-600 à 700-750 m) | Forêt feuillue montagnarde. Chênaies et Hêtraies de basse altitude. Des orophytes. | Présence de <i>O. selmanni</i> , <i>T. nitens</i> , <i>H. pumilio</i> (?), <i>P. hagenbachi</i> , <i>H. quadripunctatus</i> , avec une densité en général faible. <i>H. problematicus</i> vit en forêt ; <i>Ch. auronitens</i> souvent pourpré. |
| | Sous-étage MONTAGNARD MOYEN [700-750 à 1100-1200 m (?)] | Sapinière à Hêtre ou Sapinière pure. Orophytes abondants. | Espèces orophiles précédentes plus : <i>Ch. burmeisteri</i> , <i>P. irregularis</i> , <i>St. aethiops</i> , <i>H. problematicus</i> ne vit plus en forêt ; pas de var. pourpres chez <i>Ch. auronitens</i> ; <i>Oronic. nemoralis</i> mélanisant. |
| | Sous-étage MONTAGNARD SUPÉRIEUR (1100-1200 à 1500 et plus) | Pessières à Hêtre, avec plus ou moins de Sapin. | Apparition de <i>C. micropterus</i> et disparition de certaines espèces planitiaires : <i>Abax parallelus</i> , <i>Plat. assimilis</i> , <i>Pt. cristatus</i> , <i>Pat. atrorufus</i> . Les espèces silvicoles sont indifférentes à la végétation. |
| Domaine pseudo-alpin (de 1500 env. à 1700 m) | | Prairies culminales et peuplements de <i>Pinus montana</i> . | Faune très particulière, avec des espèces subalpines et même alpines. La plupart des espèces orophiles peuvent s'y rencontrer. |

TABLEAU I. — Un exemple de corrélations entre étages de végétation et étages faunistiques : phytocénoses forestières et peuplements de Carabiques silvicoles dans le Jura central (d'après AMIET, 5).

planitiaires telles que *Abax parallelus* Duft., *Platynus assimilis* Payk., *Pterostichus cristatus* Duf., *Patrobus atrorufus* Ström. Autre fait notable : les espèces silvicoles, qui jusque-là étaient confinées à la forêt, deviennent indifférentes et se rencontrent en prairie.

5° Les régions culminales de la haute chaîne sont occupées par des restes de formations forestières plus ou moins claires, et surtout par des prairies, d'origine naturelle sur les crêtes, et anthropozoogènes sur les pentes. Ces prairies sont le domaine d'une faune extrêmement curieuse, où se mêlent des espèces praticoles, silvicoles et indifférentes, d'origine planitiaire, montagnarde et même subalpine ou alpine pour certaines (*Pterostichus panzeri* Panz., *Percosia erratica* Duft., *Oreonebria ratzeri* Ban., *Otiorrhynchus alpicola* Boh.). Ces dernières témoignent de l'existence passée d'un peuplement de type alpin, mais la faune actuelle est très différente de celle de cet étage par la forte proportion d'espèces d'origine planitiaire ou montagnarde. Nous avons proposé le terme de « pseudo-alpin » pour désigner ce peuplement très particulier.

Un travail préliminaire sur les entomocénoses de la région du Lautaret (40) nous a permis de donner un aperçu de la faune des étages supérieurs, subalpin et alpin.

1° Entre 1900-2000 et 2350-2400 m, c'est-à-dire dans l'étage subalpin moyen et supérieur, on observe plusieurs groupements d'Insectes dont les plus importants sont ceux qui colonisent : les pentes raides en ubac, les prairies mésophiles du *Centaureeto-Festucetum spadiceae* et les gazons maigres du *Nardetum*. Dans tous ces groupements, on rencontre des espèces d'origine planitiaire (*Calathus melanocephalus* L., *Harpalus latus* L., *Platysma vulgare* L., *Percosia praetermissa* Sahlb., *Cyrtotus aulicus* Panz., *Hadrocarabus problematicus* Herbst, *Poecilus lepidus* Leske, etc...) et orophiles (*Leistus nitidus* Duft., *Oreophilus morio* Duft., *Pterostichus*

honorati Dej., *Harpalus fuliginosus* Duft., *Platycarabus depressus* Bon., etc...) dont la plupart, y compris les orophiles, ne dépassent pas 2400-2450 m. Quelques espèces communes dans l'étage alpin ne sont représentées à ce niveau que par des individus isolés (*Percosia erratica* Duft., *Percosia quenseli* Schön., *Cymindis vaporarium* L., divers Otiorrhynques). D'une manière générale, les entomocénoses de l'étage subalpin sont plus riches en espèces que celles de l'étage alpin.

2° A partir de 2350-2400 m, les espèces alpines sont mieux représentées ; elles coexistent avec des espèces des régions plus basses mais ont tendance à les supplanter. Il s'agit d'une zone de transition qu'on peut rattacher soit à l'étage alpin, soit au subalpin, et qui s'étend sur 150-200 m d'altitude avec des variantes dues à l'exposition.

3° Vers 2500 m, on ne trouve plus qu'une faune constituée d'espèces peu nombreuses, mais avec souvent beaucoup d'individus. C'est la faune de l'étage alpin, avec, comme espèces marquantes, *Percosia quenseli*, *Cymindis vaporarium*, des *Peryphus* du sous-genre *Testediolum*, des *Oreonebria*, divers Curculionides (*Otiorrhynchus*, *Dichotrachelus*), *Selatosomus rugosus*, parfois encore *Oreophilus morio*, etc...

Deux campagnes de recherches ont été effectuées en Haute Tarentaise, aux environs de Val-d'Isère. Les résultats, qui seront publiés ultérieurement, en sont encore plus intéressants que ceux obtenus au Lautaret, car les milieux végétaux y sont plus variés (la forêt, notamment, est bien représentée sur les ubacs, ainsi que les « ceintures de transition ») et la faune y est plus riche.

Sur les versants N, la succession est la suivante :

1° Jusqu'à 2200 m environ, dans l'étage subalpin moyen, faune subalpine typique, avec les mêmes espèces planitiaires qu'au Lautaret, et, comme espèces orophiles notables : *Calathus micropterus* Duft., *Platycarabus depressus* Bon., *Oreophilus multipunctatus* Dej. et *externepunctatus* Dej., et, dans les couloirs d'avalanche : *Chelidura pyrenaica* Bon. et parfois *Oreonebria castanea* Bon.

2° Plus haut, dans le subalpin supérieur, c'est-à-dire entre 2200 et 2350 m environ, la faune s'appauvrit. Il reste surtout *Oreophilus multipunctatus*, *Platycarabus depressus*, *Oreonebria castanea*, assez commune ; *Percosia quenseli* et *Cyrtanotus grajus* Dan. se montrent mais sont encore rares.

Aux endroits ventés, où les conditions sont très rudes, et à une altitude un peu supérieure en général (jusqu'à environ 2450 m), on rencontre un groupement très spécialisé, avec *Cyrtanotus grajus* très dominant et aucune espèce planitiaire. Ce groupement, qui marque la transition entre l'étage subalpin et l'étage alpin, correspond au domaine de l'Azalée naine et n'existe guère qu'en exposition N.

3° Au-dessus de 2450-2500 m, faune alpine semblable à celle du Lautaret, mais enrichie de *Orinocarabus cenisius* Kr., *Cyrtanotus grajus*, *Oreophilus planisculus* Chaud. Là encore, *Percosia quenseli* est nettement dominant, avec divers *Otiorrhynchus*. On observe ce peuplement jusque vers 2850 m.

Aux autres expositions, le schéma est un peu différent. Les espèces planitiales sont plus nombreuses et montent plus haut ; d'autre part, il y a en général continuité entre les formations herbacées subalpines et alpines, si bien qu'on observe une large bande de transition. Vers 2500 m, en général, le peuplement alpin est établi, mais sur les pentes raides en adret on peut encore trouver des espèces subalpines profitant de conditions d'ensoleillement favorables.

C - Causes de l'étagement des faunes. Rôle de la flore et de la végétation.

Dans les massifs que nous avons prospectés, il ne nous a jamais été possible d'établir un lien entre l'existence des étages faunistiques et l'action de facteurs biotiques tels que la concurrence ou le parasitisme, ou abiotiques, comme la nature du sol, le vent, la lumière, etc... D'un autre côté, nous avons pu constater qu'il y avait toujours une correspondance très étroite entre les zones faunistiques et les zones de végétation (on en trouvera des exemples dans les travaux cités, 1, 4, 5). Ces observations amènent à penser que l'étagement des faunes dépend des mêmes causes que celui de la végétation, c'est-à-dire des conditions climatiques.

On peut se demander toutefois si l'influence des facteurs climatiques est directe et si l'étagement des espèces animales ne reproduirait pas simplement celui des espèces végétales, dont il dépendrait : c'est une opinion parfois émise par des chercheurs qui ont en vue les liens d'ordre trophique qui unissent les premières aux secondes. Avant de discuter ce point, il est nécessaire de rappeler la distinction, banale pour les botanistes mais souvent ignorée par les zoologistes, entre *flore* et *végétation*. « La flore d'une région est l'énumération et la description de toutes les espèces qui y croissent... La végétation d'une contrée est le tapis végétal qui la recouvre » (THURMANN, 1849, in SCHNELL, 32). La notion de flore est donc une notion *systématique*, celle de végétation une notion *physionomique*, distinction que l'on retrouve entre les concepts de groupement végétal et de formation.

Flore et végétation interviennent dans la distribution des espèces animales suivant des processus extrêmement différents.

1° L'influence de la *flore* s'exerce par l'intermédiaire du régime alimentaire. Chez les espèces phytophages à régime spécialisé, la distribution va être évidemment conditionnée par celle des plantes-hôtes. Le rôle du climat pourra alors facilement être considéré comme secondaire. Cependant, il faut se rappeler que, dans les types de peuplement qui nous occupent ici, toutes les espèces animales sont loin d'être monophytophages, ce qui assouplit beaucoup les liens de dépendance à l'égard de la flore. D'autre part, il est facile de constater que l'aire de distribution de bien des espèces phytophages ne se superpose pas à celle de leurs plantes nourricières : par exemple, il y aurait assez de Crassulacées dans plusieurs régions de plaine pour assurer la subsistance de *Parnassius apollo*, qui reste pourtant un papillon montagnard. Dans de tels cas, et ils sont nombreux, le rôle du climat est évident.

Un autre exemple intéressant et significatif nous est fourni par la faune cérambycienne des montagnes françaises.

Les introductions de Conifères en plaine ont montré que certains Cérambycides pouvaient s'y acclimater facilement et étaient donc tributaires d'un type de plante et non d'un type de climat (*Monohammus*, *Acanthocinus*, etc...).

Mais plusieurs sont restés irrémédiablement orophiles. Parmi eux, on peut distinguer des espèces apparaissant dans l'étagé montagnard, telles que *Gaurotes virginea* L. et *Pachyta quadrimaculata* L., et aussi des espèces plutôt subalpines, *Evodinus*, *Tragosoma depsarium* L. Pour ces Insectes, c'est effectivement le climat qui intervient, puisque les Conifères dont ils vivent se trouvent aussi en plaine.

On voit que le rôle de la flore ne doit pas être surestimé ni généralisé. En montagne, la plupart du temps, la nature du climat prend le pas sur celle des plantes dans la distribution des espèces animales.

2° La *végétation* intervient dans la répartition des animaux par les modifications que peuvent apporter les formations aux conditions macroclimatiques. C'est, par exemple, un lieu commun de dire que les températures diffèrent en forêt et en terrain découvert, tant par leurs valeurs que par l'allure des courbes. L'étagement des faunes ne serait-il pas dû justement à la succession de formations végétales exerçant des influences différentes sur les espèces ?

On pourrait, à la rigueur, répondre par l'affirmative quand deux étages successifs ont des climax correspondant à des formations très dissemblables : c'est le cas, dans les régions tempérées humides, des étages subalpin (climax forestier) et alpin (climax herbacé) ; mais une telle conclusion ne saurait résister à une observation un peu attentive des peuplements animaux. Il est facile de constater en effet que les prairies subalpines, qu'elles soient naturelles (couloirs d'avalanches) ou anthropogènes, n'ont pas du tout la même faune que les prairies alpines, malgré leur identité physionomique.

Autre exemple : l'Epicéa, grâce à sa plasticité écologique ou à l'existence de plusieurs races physiologiques, constitue des forêts aussi bien dans les étages collinéen que montagnard et subalpin, donc dans des domaines climatiques très différents. Mais dans chaque étage, il est accompagné d'un « cortège » végétal et animal particulier.

Les formations végétales, nous l'avons montré dans nos travaux antérieurs et nous y reviendrons au sujet du peuplement entomologique du Nimba, ont une importance primordiale dans la distribution horizontale des espèces, mais leur distribution verticale, comme le montrent les exemples précédents, est liée à un déterminisme plus général, d'ordre climatique.

L'étagement des faunes ne résulte pas de l'étagement de la végétation. Si les deux phénomènes coïncident, c'est parce qu'ils dépendent des mêmes causes et traduisent, en somme, un étagement des climats.

D - A quelles catégories systématiques la notion d'étage est-elle applicable ?

Bien que nos recherches dans les massifs français aient porté sur l'ensemble des Coléoptères terricoles, nous avons surtout mis l'accent sur les Carabiques qui, en général, ont seuls fait l'objet des publications citées.

Pour les problèmes d'étagement, les Carabiques constituent un matériel d'étude très intéressant, et ceci pour plusieurs raisons :

1° La plupart du temps, leur régime est carnivore et non spécialisé : ils dépendent donc peu de la nature des espèces animales qui vivent avec eux, et encore moins des espèces végétales. De la sorte, ce sont surtout des facteurs d'ordre physique qui dictent leur répartition.

2° C'est un groupe riche en espèces, souvent dominant dans la faune entomologique terrestre de nos régions tempérées : les modifications des conditions écologiques (dues, dans le cas présent, aux variations d'altitude), affectent ainsi le comportement de plusieurs espèces ; on peut donc, pour la définition des zones altitudinales, s'appuyer sur des ensembles plurispécifiques nombreux, ce qui est évidemment plus sûr et plus significatif que de se fier aux réactions de quelques espèces isolées.

3° Enfin, beaucoup d'espèces de Carabiques sont aptères ou, du moins, font peu usage de leurs ailes. Leurs possibilités de déplacement sont donc assez réduites ce qui, du point de vue qui nous occupe, présente un double intérêt :

— Leur répartition exprime plus exactement l'action des facteurs écologiques que celle des espèces très mobiles, en ce sens qu'ils sont plus ou moins obligés de les subir « sur place ». Ce sont donc de bons « indicateurs écologiques », peut-être moins précis que les plantes (sur lesquelles ils ont toutefois l'avantage d'être très généralement indifférents à la nature chimique du sol) mais beaucoup plus que la plupart des autres Insectes.

— De façon plus pratique, il en résulte aussi que les risques d'intrusion dans des milieux inhabituels, sans pour autant être supprimés, sont quand même diminués. Ceci ne peut que simplifier la tâche de l'écologiste qui désire préciser la composition spécifique d'un groupement ou d'une zone.

S'il est certain que les Carabiques offrent des conditions optimales pour l'étude de l'étagement il ne faudrait pas croire pour autant qu'ils soient les seuls à présenter une distribution de type zonal.

Dans le Jura et les Alpes, nous avons pu constater une étroite coïncidence entre les limites de distribution verticale d'Insectes terricoles appartenant aux taxa les plus variés (Dermaptères, Elatérides, Curculionides, etc...) et celles des étages et sous-étages définis à partir des peuplements de Carabiques. Cela n'a rien de bien particulier si les espèces auxquelles on a affaire sont aussi carnivores, ou saprophages. Mais on remarque que les espèces phytophages elles-mêmes ont souvent une distribution zonale, certes plus lâche et plus étendue en général que celle de beaucoup d'espèces carnivores ou saprophages, mais néanmoins réelle.

Fait important, cette distribution n'est pas forcément sous la dépendance de celle des végétaux nourriciers, comme le montrent les exemples cités plus haut, ou les observations suivantes, faites dans le Jura salinois. Dans cette région, les Leptures *Pachyta quadrimaculata* L. et *Gaurotes virginea* L., inféodées aux Conifères, ne dépassent pas vers l'W la Forêt de la Joux, autrement dit ne descendent pas dans l'étage montagnard inférieur, où les Conifères existent pourtant ; *Leptura rubra* L. en revanche, dont le régime est semblable, existe dans l'étage montagnard inférieur. Chez les Curculionides, *Otiorrhynchus morio* F. a la même distribution que *Pterostichus hagenbachi* et *Harpalus quadripunctatus* : comme ces Carabiques, il manque dans l'étage montagnard inférieur, sauf dans une station bénéficiant de conditions climatiques locales particulières, le Bois des Marnes (5).

Au Nimba, la plupart des catégories systématiques dont les représentants vivent au niveau du sol sont affectées par la succession des étages. Dans un travail antérieur (3) nous avons déjà examiné le cas des Insectes orophiles : ces Insectes sont d'un grand intérêt car ils constituent la meilleure preuve de l'existence d'un étage faunistique guinéo-équatorial montagnard, auquel ils sont strictement liés. Or, parmi eux, on trouve un Diétyoptère, des Orthoptères Aeridoïdes, Tettigonoïdes et Grylloïdes, des Dermaptères, des Coléoptères Carabiques et un Formicide, auxquels il faut même ajouter un Amphibien ; et il n'est pas douteux qu'il y ait aussi des espèces orophiles parmi les nombreux groupes d'Arthropodes qui n'ont pas fait l'objet d'études écologiques spéciales, ainsi peut-être que chez les Gastéropodes terrestres.

Cependant, il faut reconnaître que l'application de la notion d'étage au domaine animal est rendue souvent difficile, et même impossible, par la nature même des espèces. En fait, des groupes systématiques entiers échappent pratiquement aux contingences de l'étagement.

C'est le cas des Vertébrés, et spécialement des homéothermes, doués de possibilités d'accommodation et de déplacement trop perfectionnés pour que leur distribution rende compte fidèlement de l'action des facteurs climatiques. Toutefois, il peut y avoir des exceptions, et l'on a au Nimba, avec *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel, l'exemple d'un Batracien lié à l'étage montagnard.

La même restriction doit être apportée pour les groupes endogés, cavernicoles ou aquatiques, dont les représentants occupent des milieux très « autonomes », où les conditions climatiques générales sont très atténuées ou modifiées.

Enfin, il est certain que les groupes d'Insectes où les facultés de vol sont très développées ne se prêtent guère à une distribution par étage. C'est en somme ce qui se produit pour le milieu marin, où la notion de zone ou d'étage bionomique ne s'applique pratiquement qu'aux formes benthiques, les espèces libres nageuses relevant d'un statut spécial. Chez les espèces aériennes, il semble toutefois que beaucoup de Lépidoptères, au moins Rhopalocères, se rencontrent de préférence dans des étages déterminés ; un groupe comme celui des *Erebia*, où les chenilles sont graminophages et ne doivent pas trouver de limitation alimentaire à leur extension verticale, serait intéressant à étudier sous cet angle. Remarquons que, pour les Lépidoptères, il serait probablement plus significatif de connaître la distribution verticale des larves que celle des adultes.

E - Quelques modalités et particularités de l'étagement.

Il ne faut pas s'attendre à ce que les étages constituent des bandes parallèles régulièrement superposées et limitées par des courbes de niveau. En ce qui concerne cette dernière condition, on a vu que l'étage, représentant la synthèse de facteurs climatiques aussi bien généraux que locaux, permettait justement de s'affranchir de la notion de cote d'altitude. L'exposition, au moins dans les régions tempérées et froides, a ici une action particulièrement importante et les limites d'un étage peuvent, sous son influence, être décalées de plusieurs centaines de m d'un versant S à un versant N. Les groupements situés, dans un même étage, à l'adret et à l'ubac, peuvent aussi avoir des compositions très différentes.

Indépendamment de la grande diversité introduite par les facteurs locaux dans la délimitation altitudinale des étages, leurs frontières, on le conçoit facilement, ne sauraient non plus être rigoureusement tracées : il y a toujours des zones de transition, où peuvent coexister des espèces caractéristiques de deux étages successifs.

A ce propos, on doit noter que, au moins dans les hautes montagnes d'Europe tempérée, il n'y a guère d'espèces liées à un seul étage. En général, leur amplitude écologique est assez grande pour leur permettre d'en fréquenter au moins deux. On ne doit donc pas trop s'attendre à trouver des espèces caractéristiques de telle ou telle zone, mais plutôt des combinaisons caractéristiques d'espèces, c'est-à-dire des groupements ou des séries de groupements propres à chacune d'elles. Au Nimba, les espèces orophiles ne descendent pas en dessous de la limite inférieure de l'étage montagnard et sont de ce fait localisées dans une zone unique, mais il est probable qu'elles se rencontreraient dans un ou plusieurs étages supérieurs si une plus grande altitude du massif en permettait l'existence.

Même lorsqu'elles sont aptères, certaines espèces peuvent être assez « vagabondes » pour transgresser les limites du ou des étages où elles vivent normalement. Il est souvent facile de s'en rendre compte car, dans ces conditions, elles sont en général recueillies en très petit nombre. Dans nos régions, le cas paraît assez fréquent chez certains Carabes et, le plus souvent, c'est la limite supérieure qui est dépassée. Ainsi, dans le S des Alpes, *Chrysocarabus solieri* Dej. vit normalement dans les étages collinéen, montagnard et subalpin, mais des individus ont été signalés vers 2700 m, c'est-à-dire dans l'étage alpin. C'est aussi ce qui se produit dans la région de Val-d'Isère (Savoie) pour *Chrysocarabus auronitens* F., rencontré à la même altitude sur la montagne de Belvarde par SCHULER (comm. epist.). La topographie est ici un facteur important : plus la pente est raide, moins la distance à parcourir est grande, plus l'espèce peut arriver haut.

Plus instructives, du point de vue écologique, sont les espèces qui présentent des populations établies à demeure en dessous ou au dessus de leur zone habituelle d'extension verticale.

Le cas des « stations abyssales » est bien connu. Les botanistes nomment ainsi les stations où, grâce à des conditions locales de fraîcheur et d'humidité, par exemple, des plantes peuvent se développer en dessous de leur limite inférieure normale. En raison même de leur caractère exceptionnel, la littérature botanique en fournit de nombreux exemples. Le même phénomène peut se retrouver chez les Insectes. Aux environs de St Martin-Vésubie (A.-M.), nous en avons observé un cas intéressant avec *Platynidius peirolerii* Bassi, Carabique normalement subalpin mais qui possède plusieurs stations dans des points particulièrement froids et humides de la zone du Châtaignier. De même, les endroits de l'étage subalpin où la neige s'accumule et persiste longtemps, peuvent abriter une faune de caractère alpin accusé.

Inversement, en des points très ensoleillés (et ici l'exposition, donc la topographie, ont une importance primordiale), certaines espèces ont pu franchir leur limite supérieure de distribution et s'établir, en stations plus ou moins étendues, dans un étage dont le climat leur est d'ordinaire hostile. Dans les Alpes, divers Insectes habituellement localisés dans les formations herbacées des étages forestiers peuvent ainsi s'installer dans l'étage alpin (*Hadrocarabus problematicus* Herbst à plus de 2600 m en Haute-Tarentaise, le Forficule *Anechura bipunctata* F. et le Carabique *Percosia equestris* Duft. à 2700 m sur une arête très ensoleillée près du Lautaret, etc...).

Lorsque des conditions locales particulières s'exercent sur une assez grande surface, on peut se trouver en présence de peuplements qui permettent de parler de « fragments d'étage » inclus dans l'étage normal. C'est le cas dans le Jura, massif presque entièrement soumis au climat montagnard mais qui présente, en certains points, des îlots de végétation subalpine jusqu'à l'altitude très faible de 1200 m environ.

Un autre cas, extrêmement intéressant, est celui de l'« inversion d'étage », souvent évoqué dans les travaux de phytogéographie montagnarde. Ici, un étage froid et humide peut se trouver

surmonté par un étage plus chaud et plus sec, auquel il devrait au contraire normalement succéder. Ce phénomène se produit en général dans des vallées étroites et dépend en grande partie du facteur exposition et aussi de l'écoulement des masses d'air le long des pentes.

F - Les domaines d'application de la notion d'étage en zoologie.

Comme on le voit, la notion d'étage faunistique ne saurait, d'une part, prétendre à une absolue généralité et, d'autre part, elle doit être comprise de manière suffisamment souple. Ces réserves étant faites, il reste que son application à l'étude du peuplement animal des régions montagneuses est particulièrement intéressante parce qu'elle fournit un cadre adéquat à la description de divers phénomènes écologiques et faunistiques, et aussi parce que la reconnaissance de son déterminisme lui confère en même temps une indéniable valeur explicative.

En zoologie, il nous semble qu'il est souhaitable et même souvent nécessaire d'introduire la notion d'étage dans plusieurs ordres de recherches.

1° *Ecologie descriptive.*

Jusqu'ici, on s'est généralement contenté de définir la répartition altitudinale des espèces par des cotes chiffrées. Cette méthode présente de sérieux inconvénients car elle ne tient compte ni de l'exposition ni de la latitude. De la sorte, un Insecte cité à 2400 m peut être soumis aux conditions du climat subalpin dans les Alpes-Maritimes, et du climat alpin en Savoie. De même, suivant l'exposition, les limites d'un étage peuvent varier de façon considérable : à altitude identique, on aura encore affaire à des climats différents. L'étage, au contraire, fournit d'emblée une synthèse climatique, traduite dans le tapis végétal, qui permet de placer les espèces dans le cadre de zones naturelles, homologues, avec certaines précautions évidemment, d'un massif ou d'une montagne à l'autre.

Parfois même, le comportement d'une espèce dans un étage permet de préciser la nature de ses exigences écologiques ou, tout au moins, montre dans quel sens orienter les recherches. En France, un exemple significatif nous semble être celui des espèces planitiaires silvicoles qui, dans l'étage montagnard supérieur et le subalpin, abandonnent le couvert forestier pour vivre en pleine prairie (AMLET, 1, 2).

2° *Biogéographie.*

En ce qui concerne les migrations ou les échanges de faune entre massifs, une méthode d'étude rationnelle doit faire intervenir non seulement l'évolution paléoclimatique du territoire envisagé, mais aussi l'écologie des espèces et donc, entre autres, les caractères de leur distribution altitudinale actuelle. Ainsi, en Europe, une profonde dépression constitue un obstacle d'efficacité très différente suivant que l'on considère des espèces planitiaires, montagnardes, subalpines ou alpines : les conditions climatiques passées ont très bien pu en rendre le franchissement aisé aux secondes, impossible aux dernières.

D'autre part, les étages déterminent fréquemment une répartition de type insulaire, les populations d'une même espèce ou d'espèces voisines pouvant être éloignées les unes des autres. Quand leurs possibilités de déplacement sont réduites on a ainsi la preuve que des variations climatiques anciennes ont causé un abaissement des limites des étages, qui se sont alors étendus dans les régions inférieures.

3° *Biocénétique.*

Nous avons évoqué, au début de ce chapitre, le cas des associations végétales : nos recherches sur les entomocénoses montagnardes, en Guinée et en France, nous ont montré des faits identiques à ceux que les phytosociologues ont mis en évidence.

D'un étage à l'autre, les groupements diffèrent par leur composition qualitative et quantitative, ainsi que par leur évolution. Dans un même étage, les associations peuvent être très dissemblables en raison, par exemple, de différences existant entre les formations qui les abritent ; souvent même, il y a plus de ressemblance entre des groupements propres à des étages différents mais à un milieu identique, qu'entre ceux d'un même étage. Mais, entre ces derniers, les conditions climatiques créent un lien qui se traduit par leur appartenance à une même « série évolutive ». En montagne, l'étude des associations animales est donc inséparable de la connaissance des étages.

Nous comptons donner, ici même, une illustration de ces principes, en considérant, dans la deuxième partie du travail, les entomocénoses de l'étage montagnard, et en consacrant la troisième partie à l'histoire de son peuplement animal.

G - Intérêt du massif du Nimba pour l'étude de l'étagement des faunes.

A cet égard, le massif du Nimba présente, il faut le souligner, un cas vraiment favorable. Pour diverses raisons, l'étagement des faunes y est facilement décelable et se présente de façon quasi schématique.

1° L'altitude relativement faible du massif, limitant le nombre des étages, son exigüité, la simplicité de son relief et, surtout, sa position géographique, permettant d'éliminer le facteur exposition et toutes les particularités locales qui en découlent, simplifient beaucoup l'analyse des phénomènes.

2° Les différences de climat entre les deux grandes unités constituées par l'étage planitiaire et l'étage montagnard guinéo-équatorial sont, on va le voir, très tranchées. Ceci est dû à l'isolement du massif et à son relief très abrupt, déterminant l'existence d'un niveau nébuleux qui, par sa localisation altitudinale constante, introduit une discontinuité climatique très nette sur les pentes de la montagne, donc un amenuisement de la zone de transition.

3° Enfin, il y a au Nimba toute une série d'espèces orophiles, animales et végétales, étroitement cantonnées dans l'étage montagnard. Indépendamment de leur signification écologique, ces espèces permettent, par leur présence ou leur absence, une délimitation facile des étages.

CHAPITRE II

Le climat de l'étage montagnard

Il est logique d'examiner d'abord les caractéristiques climatiques de l'étage montagnard puisque l'étagement des plantes et des animaux est déterminé essentiellement par le climat.

Comme l'a très justement souligné L. EMBERGER (14), alors que pour les météorologistes et les géographes les considérations dynamiques sont primordiales en matière de climats, « les biogéographes au contraire ont besoin de connaître exactement les qualités statiques [des climats] et les mettent au premier rang ». Celles-ci ont seules, en effet, un intérêt biologique, car elles interviennent directement dans la répartition des êtres vivants ; ainsi, il « importe peu aux végétaux que la pluviosité soit due à un phénomène de mousson ou à un autre. Ce qui est pour nous déterminant, c'est la quantité d'eau et pendant quelle saison les précipitations ont lieu ». Dans ce qui suit, nous nous attacherons donc surtout aux caractères statiques du climat montagnard, sans entrer dans le détail des phénomènes climatologiques fondamentaux.

Ceux-ci ont d'ailleurs fait l'objet d'une remarquable étude de J. RICHARD-MOLARD, M. LAMOTTE et R. PORTÈRES (28) où l'on trouvera en particulier une analyse approfondie des influences climatiques qui s'exercent dans la région du Nimba.

Nous avons emprunté de nombreuses données à ce travail, ainsi qu'à celui de R. SCHNELL (32) ; ce chapitre doit aussi beaucoup à l'obligeance de M. LAMOTTE, qui a bien voulu mettre à notre disposition l'importante série d'enregistrements réalisés par lui au cours de ses missions de 1942 et 1946.

I. — CARACTERES GENERAUX DU CLIMAT DANS LA REGION DU NIMBA

Il n'est pas facile de définir le climat de cette région car la chaîne s'allonge perpendiculairement à une zone de transition entre les climats de type équatorial (deux saisons des pluies alternant avec une grande et une petite saison sèche, pluviosité élevée) et tropical (une seule saison des pluies, saison sèche très marquée, précipitations théoriquement moindres).

Le territoire étudié se trouve ainsi soumis à un climat complexe empruntant ses éléments aux deux grandes entités climatiques équatoriale et tropicale, et modifié de surcroît par l'existence d'un relief s'élevant brutalement à 1200 m au-dessus des plateaux environnants.

La température moyenne annuelle à 500 m est évaluée par RICHARD-MOLARD, LAMOTTE et PORTÈRES à 25° C environ, tout au moins pour le piedmont Nord de la chaîne. A une altitude

similaire, la pluviosité est voisine de 2000 mm par an, donc moindre qu'en Basse Guinée (4292,3 mm à Conakry) et plus élevée que dans les savanes de la Haute Guinée (Beyla : 1772,5 mm, Siguiiri : 1269,5 mm, Kankan : 1704,3 mm) mais semblable à celle d'autres localités de la région forestière, telles que Macenta, N'Zérékoré, Man, Guiglo, Toulépleu... (d'après les données du Mémento du Service Météorologique de l'A.O.F. citées par SCHNELL).

Il y a une saison sèche bien marquée qui se situe à peu près pendant notre hiver et couvre les mois de Décembre, Janvier et Février. Elle est encadrée de deux saisons de tornades, l'une en Mars-Avril, l'autre en Octobre-Novembre. Le reste de l'année correspond à la saison des pluies ou hivernage, qui se poursuit pendant 5 mois d'affilée.

1° *La saison sèche.*

Durant les mois secs, les précipitations sont peu fréquentes et représentent, quelle que soit l'altitude, une lame d'eau mensuelle ne dépassant pas, en moyenne, la dizaine de cm ; souvent, d'ailleurs, en particulier en Janvier, la quantité de pluie est négligeable ou même nulle. La sécheresse du climat en cette saison est due à l'harmattan, vent sec soufflant de l'intérieur des terres, qui entraîne de brusques diminutions de l'humidité relative : l'hygromètre, qui plafonne normalement au-dessus de 40-45 % au moins, peut alors descendre jusqu'à 15 %.

Ces écarts hygrométriques importants sont caractéristiques de la saison sèche ; ils s'accompagnent de variations semblables de la température, celle-ci s'élevant d'autant plus que l'hygrométrie s'abaisse, et inversement. Les amplitudes thermiques diurnes sont alors plus étendues qu'à aucun autre moment de l'année, et elles atteignent, en plaine tout au moins, une douzaine de degrés.

2° *La première saison des tornades.*

La fin du mois de Février est marquée par l'arrivée des premières pluies, sous forme d'averses violentes appelées « tornades » mais qui sont en réalité des « grains ». Ces grains surviennent en général en fin d'après-midi et durent peu. Ils sont séparés par des journées sèches qui deviennent de plus en plus rares au fur et à mesure que la mousson s'établit. La quantité d'eau apportée par les « tornades » est « dans l'ensemble très variable et diversement répartie suivant les années » (28). Au cours des mois d'Avril et Mai, on assiste à une élévation des moyennes de température qui s'explique par l'augmentation des minima ne subissant plus de baisses importantes sous l'action de l'harmattan.

3° *L'hivernage.*

A partir de Mai, avec le début de l'hivernage, le régime des pluies devient très régulier : il pleut alors presque tous les jours et l'hygromètre descend rarement en dessous de 95-100 %. En Mai, Juin, Juillet, Août et Septembre, il tombe pratiquement toujours plus de 12 cm de pluie par mois, en général beaucoup plus (jusqu'à 52 cm à Ziéla en Septembre 1947). Les chiffres varient aussi, même en plaine, suivant les localités.

Normalement, il y a une diminution des précipitations en Août (parfois en Juillet ou en Septembre), ce qui correspond à une ébauche de petite saison sèche ; ce phénomène n'a d'intérêt que géographique, car il n'a sûrement aucune répercussion sur la vie animale et végétale.

Il y a d'autre part, pendant la saison des pluies, un abaissement des températures moyennes, mais aussi des amplitudes diurnes, qui diminuent progressivement depuis Mai jusqu'en Août-Septembre. C'est en Août que les écarts thermiques sont les plus faibles : 5 à 6° C en moyenne dans les basses régions. Ces valeurs sont liées au faible ensoleillement, dû lui-même à la nébulosité élevée des mois d'hivernage.

4° *La seconde saison de tornades.*

Dès la fin de septembre, les pluies de mousson peuvent faire place à des grains orageux, qui vont les remplacer au cours des mois d'Octobre et Novembre. Durant cette seconde période de tornades

on assiste à un relèvement des températures moyennes, en même temps que les amplitudes deviennent plus importantes. Quant aux précipitations, elles ont tendance à diminuer et représentent presque toujours une lame d'eau inférieure à celle de Septembre.

A l'approche de Décembre, les pluies cessent assez brusquement et l'arrivée de l'harmattan marque le commencement de la saison sèche.

II. — LE CLIMAT DE L'ETAGE MONTAGNARD

A en juger par la végétation (v. p. 45) et la faune (v. p. 53), les conditions montagnardes s'exercent dès 900 m, mais surtout à partir de 1000-1100 m. C'est donc le climat des régions situées au-dessus de ces altitudes qui va nous retenir.

Pour simplifier, et tout en reconnaissant que cette façon de faire est très arbitraire, nous traiterons séparément les caractères du climat en rapport avec la température, et ceux en rapport avec l'eau.

1 - LES TEMPÉRATURES.

a) *L'abaissement des températures dans l'étage montagnard.*

L'abaissement des températures est, à notre avis, le caractère essentiel du climat montagnard : la répartition altitudinale des espèces animales et végétales dépend en effet plutôt du refroidissement que de l'augmentation de l'humidité et des précipitations (v. p. 59).

Qu'il s'agisse des maxima ou des minima, les températures sont pratiquement toujours plus basses dans l'étage montagnard (du moins dans son horizon supérieur) qu'en plaine. C'est ce qu'illustre de façon particulièrement frappante le graphique de la fig. 1, où sont reportés les maxima et les minima journaliers à N'Zo, à 500 m d'altitude, et au Camp I, à 1600 m, durant les mois de Février à Août 1942. Dans aucun cas, la ligne reliant les maxima du Camp I ne recoupe celle de N'Zo, et celles des minima ne se recoupent que deux fois. En revanche, les lignes des minima en plaine et des maxima en montagne interfèrent fréquemment, surtout en saison des pluies.

Les moyennes mensuelles, calculées d'après les mêmes données, indiquent les décalages suivants, traduits graphiquement à la fig. 2 :

| | | | |
|--------|------|---------|-----|
| Fév. : | 4° C | Juin : | 6°5 |
| Mars : | 4°5 | Juil. : | 6°5 |
| Av. : | 6° | Août : | 6° |
| Mai : | 6° | | |

Comme on le voit, la différence est plus faible en saison sèche (Fév.) ou même en saison des tornades (Mars), qu'en saison des pluies où elle atteint 6°5 C. En moyenne, on peut estimer l'abaissement des températures à 5°5 C ou 6° C pour 1100 m de dénivellation, ce qui donne un gradient thermique de 0°5 C à peu près par 100 m d'altitude. Ce chiffre correspond de façon remarquable à ceux déjà obtenus pour diverses montagnes du Globe (OZENDA, 29).

Le décalage entre les températures de l'étage montagnard et de l'étage planitiaire, constant lorsque l'on compare des stations séparées les unes des autres par une forte dénivellation, doit subir des exceptions de plus en plus nombreuses au fur et à mesure que l'on descend. Ces exceptions disparaissent sûrement dans les moyennes. Bien que l'on ne possède pratiquement pas d'enregistre-

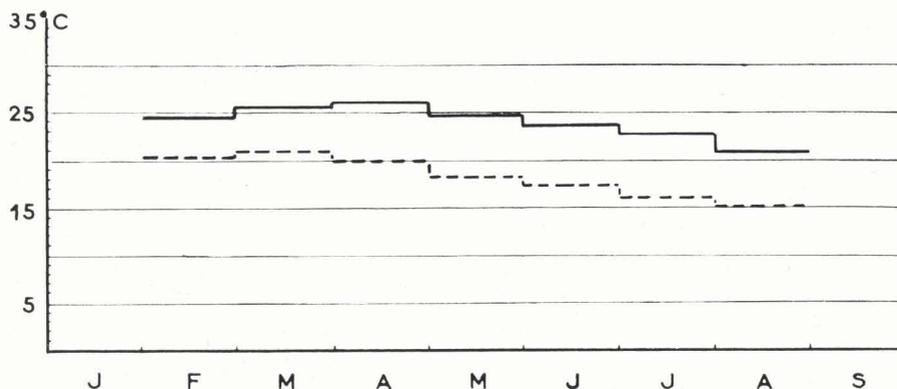


FIG. 2. — Moyennes mensuelles de température à N'Zo (trait plein) et au Camp I (tirets) de Février à Août 1942.

ments utilisables pour les altitudes comprises entre 1600 et 500 m, les moyennes peuvent être calculées, de façon approximative, en s'appuyant sur la connaissance du gradient thermique.

Si la moyenne à 500 m est de 25° C, elle doit ainsi être de 23° C à peu près vers le bas de l'étage montagnard, et de 19° C sur le Mont Richard-Molard. Par rapport aux chiffres cités par OZENDA, cette différence de température moyenne entre le haut et le bas de l'étage paraît importante car, d'après cet auteur, un étage représente un écart de 2° C environ. En fait, on verra que la végétation et la faune accusent l'existence de deux sous-étages, l'inférieur s'étendant grosso modo de 900-1000 m à 1300-1400 m, le supérieur atteignant les plus hautes altitudes : ces deux sous-étages correspondent donc à peu près à l'écart indiqué par OZENDA.

Tout comme la moyenne annuelle, l'amplitude moyenne est plus faible en montagne qu'en plaine. C'est du moins ce qui ressort du graphique de la fig. 3, établi à partir des mêmes enregistrements que précédemment : durant toute la période s'étendant de Février à Août 1942, les amplitudes moyennes mensuelles ont été de 0°5 C à 4° C plus basses à 1600 m qu'à 500 m. Il est très probable qu'il en est de même pour le restant de l'année.

b) Répartition saisonnière des températures.

En ce qui concerne la répartition saisonnière des températures, on n'est bien renseigné que pour la première saison de tornades et l'hivernage, sauf le mois de Septembre.

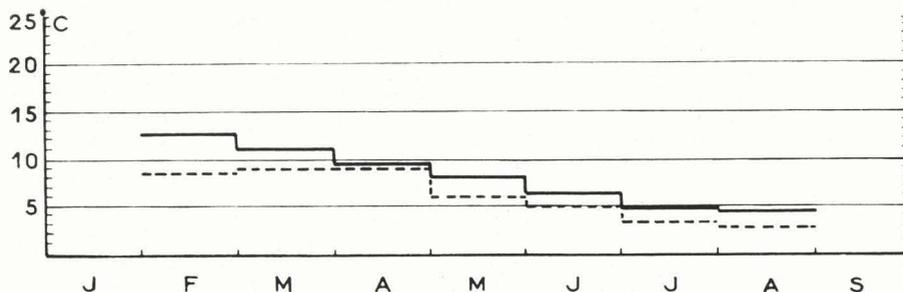


FIG. 3. — Amplitudes moyennes mensuelles à N'Zo (trait plein) et au Camp I (tirets) de Février à Août 1942.

Les quelques mesures que l'on possède pour la saison sèche (9 jours en Janvier 1957, 12 en Février 1942) montrent que dans l'étage montagnard, comme en plaine, les amplitudes sont beaucoup plus importantes durant cette saison que durant l'hivernage. Il semble, à en juger par les enregistrements de Février 1942, que cela soit dû surtout à l'augmentation des maxima ; toutefois, les mesures effectuées en Janvier 1957 accusent, au niveau du sol, des minima absolus très bas, de l'ordre de 9°-10° C. Ce régime thermique très contrasté s'accompagne, nous le verrons, de fortes baisses d'humidité, ce qui crée, pour les plantes et les animaux, des conditions d'existence plutôt défavorables.

Fait notable, durant les mois de tornades, les amplitudes restent du même ordre qu'en Février, alors qu'elles commencent à diminuer en plaine. Le graphique de la figure 4, qui réunit les minima et les maxima moyens mensuels au Camp I et à N'Zo, montre que la différence est due au relèvement des minima en plaine ; ceux-ci, au Camp I, se maintiennent au contraire aux alentours de 15° C, comme pendant la majeure partie de l'année.

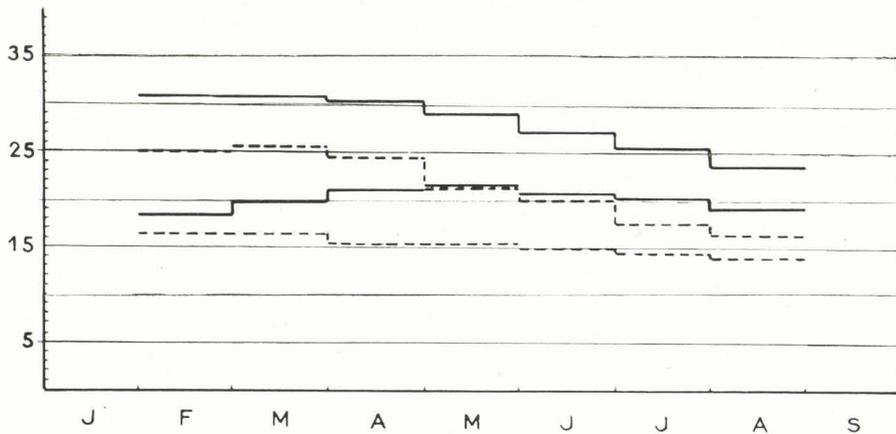


FIG. 4. — Minima et maxima moyens à N'Zo (trait plein) et au Camp I (tirets), Février-Août 1942.

Avec le mois de Mai se produit une chute assez brusque des maxima (3° C entre les maxima moyens d'Avril et Mai 1942), qui vont continuer à diminuer jusqu'en Juillet-Août et peut-être jusqu'au début de Septembre. Simultanément a lieu une baisse des minima, mais beaucoup moins marquée, comme en témoignent les chiffres suivants :

| | en 1942 | en 1946 |
|--|---------|---------|
| — différence entre les maxima moyens d'Avril et Août : | 8° | 7° |
| — différence entre les minima moyens d'Avril et Août : | 1°5 | 2°5 |

C'est durant l'hivernage que le contraste entre les conditions thermométriques de l'étage montagnard et des basses régions est le plus marqué : à 1600 m, les maxima moyens en Mai, Juin, Juillet et Août sont inférieurs aux minima moyens des mêmes mois en plaine. D'autre part les écarts journaliers s'amenuisent considérablement. Sur la montagne plongée continuellement dans le crachin ou le brouillard, le thermomètre monte de 1°, 2° ou 3° entre 12 h et 16 h, puis rejoint 15-16° jusqu'au lendemain. Ce rythme thermique très amorti peut se maintenir pendant plusieurs jours, jusqu'au moment où se produit une éclaircie ; la température s'élève alors brusquement de 4 ou 5° C.

On a peu d'indications sur le climat de la seconde saison de tornades, et sur la façon dont elle succède à la saison des pluies. Des enregistrements, portant sur 23 journées d'Octobre 1956, montrent par rapport à Août 1942 et 1946 un accroissement considérable des amplitudes dû au relèvement des maxima. L'apparition de l'harmattan est sûrement à l'origine de ce changement.

2 - L'EAU.

a) *L'accroissement de l'humidité et des précipitations dans l'étage montagnard.*

L'étage montagnard se distingue de l'étage planitiaire par une pluviosité et une humidité atmosphérique moyennes beaucoup plus élevées.

Entre Ziéla et le Camp I, les quantités de pluie annuelles peuvent différer de 50 cm à 1 m. Les chiffres suivants, empruntés à LAMOTTE (25), montrent que l'accroissement des précipitations se produit de manière à peu près progressive au fur et à mesure que l'on s'élève :

| | Ziéla, 550 m | 850 m | 1280 m | Mt Tô, 1650 m |
|------|--------------|---------|---------|---------------|
| 1955 | 1757 mm | 1964 mm | 2014 mm | 2263 mm |
| 1956 | 1234 mm | 1617 mm | 1663 mm | 2054 mm |

Dans le détail, les faits sont cependant plus compliqués. Des observations de RICHARD-MOLARD, LAMOTTE et PORTÈRES (28), il ressort en effet que, à l'intérieur même de l'étage montagnard, la lame d'eau annuelle peut varier beaucoup suivant le secteur considéré. C'est ainsi que, à altitude égale, le SW du massif, exposé à la mousson, reçoit plus d'eau que la moitié Nord.

Les données relatives aux précipitations totales n'ont de toute façon qu'un intérêt limité pour l'écologiste car il n'est pas possible de les rattacher au phénomène de l'étagement : ainsi, il est très probable que des localités du Nimba méridional situées dans l'étage planitiaire reçoivent autant de pluie annuellement que des points situés dans l'étage montagnard au Nord de la chaîne, sans que, pour autant, leur faune présente de caractères montagnards.

Ce qui est important, du point de vue biologique, c'est surtout la répartition saisonnière des précipitations, ainsi que l'humidité atmosphérique, dont la figure 5 donne les variations aux stations de N'Zo et du Camp I en 1942.

b) *Variations des précipitations et de l'humidité au cours de l'année.*

Si, dans l'ensemble, l'étage montagnard est plus arrosé que l'étage planitiaire, il faut insister sur le fait, déjà souligné par RICHARD-MOLARD, LAMOTTE et PORTÈRES, que la saison sèche y est plus rigoureuse qu'en plaine.

Durant les mois de Décembre, Janvier et Février, les précipitations sont très faibles, nulles en général en Janvier. De toute façon, elles ne sont jamais suffisantes pour avoir un rôle biologique vraiment efficace.

L'harmattan souffle de façon beaucoup plus régulière sur la montagne que dans la plaine et entraîne une considérable diminution de l'hygrométrie, qui est alors plus faible que dans les régions inférieures. Au cours de la journée, sous un chaud soleil que ne voile aucun nuage, l'humidité relative descend souvent à 20 ou 15 % pendant plusieurs heures, avec des pointes à 10 % ; il arrive même, ce qui ne se produit jamais durant le reste de l'année, que l'hygromètre n'atteigne pas la saturation pendant une ou plusieurs nuits et se contente de plafonner vers 60 % : c'est ce qui apparaît très nettement sur la fig. 5. Bien que ce phénomène (qui semble propre à la montagne) ne soit pas très fréquent, il n'est pas douteux que, joint à l'abaissement nocturne de la température, il ait une action défavorable sur la faune et la flore montagnardes.

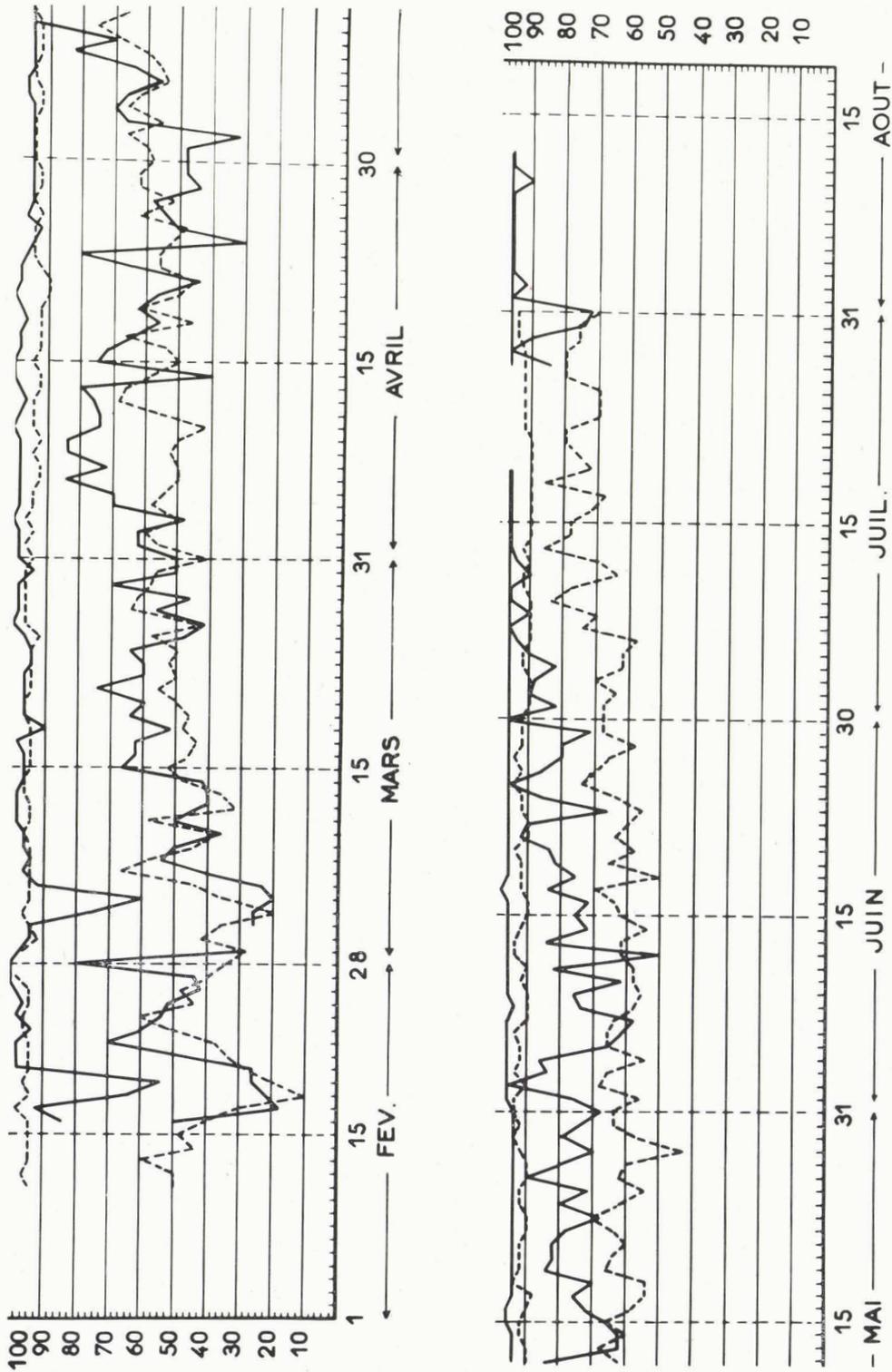


FIG. 5. — Maxima et minima hygrométriques à N'Zo, 500 m (tirets) et au Camp I, 1600 m (trait plein) de Février à Août 1942 (d'après des enregistrements de M. LAMOTTE).

Pour ces dernières, et nous aurons à y revenir en étudiant les entomocénoses des prairies culminales (v. deuxième partie), la saison sèche apporte une grave perturbation dans le cycle annuel des espèces, qui essaient en général de se soustraire, d'une façon ou d'une autre, aux effets de la sécheresse. En forêt, ceux-ci sont atténués par le couvert, mais il semble cependant y avoir un ralentissement de l'activité chez beaucoup d'animaux.

Dans le SW de la chaîne, à l'horizon inférieur de l'étage montagnard, les conditions sont beaucoup moins rudes, car la saison sèche y est plus courte que dans le reste du Nimba ; cette partie du massif est de plus protégée de l'harmattan par la masse de la montagne, ce qui favorise le développement des brouillards.

En Mars, les pluies de tornade, qui avaient été rares et sans grande influence en Février, deviennent plus nombreuses et entraînent un réveil du monde animal et végétal qui n'est pas sans rappeler notre printemps européen.

Simultanément, l'humidité augmente. Il peut y avoir encore, surtout au début de Mars, de forts coups de sécheresse, mais, en général, l'hygromètre ne descend pas en dessous de 40 % en Mars et Avril. La comparaison des graphiques de N'Zo et du Camp I montre cependant une plus grande irrégularité des minima hygrométriques en montagne ; ceci s'explique par la persistance de l'harmattan qui, quoique moins fréquent qu'en pleine saison sèche, souffle pendant plus longtemps sur les reliefs.

C'est en Mars-Avril, et pendant la seconde saison des tornades, qu'on a l'occasion d'observer le phénomène de la mer de nuages. Les crêtes émergent alors d'un niveau nuageux horizontal, qui se tient normalement vers la moitié inférieure de l'étage, mais qui a tendance à s'élever de plus en plus au fur et à mesure que s'installe le régime de mousson. Les régions moyennes bénéficient de la sorte d'une humidité plus élevée que la partie supérieure de l'étage ; il semble cependant que ce gain reste trop faible et trop localisé dans le temps pour influencer la répartition des animaux.

Dès que la mousson est établie, l'étage montagnard est soumis pour 4 ou 5 mois à un climat d'une extraordinaire humidité.

Au-dessus de 800-900 m, la nébulosité est quasi constante, et l'on peut fort bien passer alors au pied du Nimba sans soupçonner l'existence d'un massif montagneux tout proche. Sous son enveloppe de nuages, l'étage supérieur est noyé dans un brouillard ou une pluie fine que ne parviennent pas à percer les rayons du soleil.

En Mai et Juin, comme le montre la figure 5, le degré hygrométrique ne descend presque jamais en dessous de 60 %, et encore ce chiffre correspond-il à des chutes d'humidité extrêmement brèves. C'est en Juillet-Août que sont réalisées les conditions les plus extrêmes, l'hygromètre pouvant rester bloqué plusieurs jours de suite à la saturation. Ce fait ne se produit pas en plaine, où il y a toujours une baisse de l'hygrométrie pendant la journée.

Le matelas d'humidité qui recouvre continuellement l'étage montagnard est le principal responsable des faibles écarts de température et même, au moins en partie, de l'abaissement des moyennes, par suite du rôle d'écran joué par les nuages.

Comme l'harmattan apparaît plus tôt en montagne qu'en plaine, l'humidité diminue nettement dès le milieu de Septembre, l'hygromètre effectuant des baisses plus marquées tandis que les amplitudes thermiques augmentent.

On passe ainsi à la seconde saison des tornades, très semblable à la première : fortes pluies alternant avec de belles éclaircies au cours desquelles l'air s'échauffe tout en restant très humide, mer de nuages fréquente sur l'étage montagnard inférieur. Peu à peu, l'harmattan l'emporte sur la mousson. Après une seconde période d'activité intense, plantes et animaux vont pouvoir s'approprier à affronter la sécheresse.

CONCLUSION

Le climat de l'étage montagnard diffère considérablement de celui de l'étage planitiaire : températures bien plus basses, les moyennes étant comprises entre 23° C et 19° C, amplitudes thermiques plus faibles, saison sèche rigoureuse, avec de très fortes baisses de l'hygrométrie, hivernage très humide à ensoleillement réduit... Nous verrons que ces particularités climatiques, et notamment l'abaissement des températures, sont à l'origine des importantes différences botaniques (v. p. 45) et zoologiques (v. p. 53) qui existent entre les deux étages.

A l'intérieur même de l'étage montagnard, certaines modifications du peuplement animal sont en rapport avec le climat.

Ces modifications peuvent se situer dans l'espace et être dues par exemple aux différences de température entre le haut et le bas de l'étage (v. p. 58), ou encore à la plus ou moins grande xéricité de la saison sèche dans tel ou tel secteur de la chaîne (v. p. 95).

Elles peuvent aussi se situer dans le temps. L'analyse des variations annuelles du facteur température et du facteur eau montre que les diverses saisons sont surtout caractérisées, du point de vue biologique :

— pour la saison sèche, par des amplitudes thermiques bien marquées et une pluviosité-humidité faible ;

— pour les deux saisons de tornades, par des amplitudes du même ordre, mais avec une pluviosité-humidité forte ;

— pour l'hivernage, par des amplitudes faibles, une pluviosité-humidité élevée.

Ces variations saisonnières, comme nous le verrons en étudiant l'*Anisolabetum nimbaensis* (v. p. 114), ont de profondes répercussions sur le cycle des entomocénoses, dont les changements de faciès sont en corrélation étroite avec les changements de climat au cours de l'année.

CHAPITRE III

Aperçu sur la végétation et la flore de l'étage montagnard

C'est AUBRÉVILLE qui, le premier, a montré l'existence, dans le Massif de Man, d'une forêt montagnarde différant des forêts de plaine par l'abondance du *Parinari* (*Parinari excelsa* Sabine), et constituant un étage de végétation bien individualisé (8).

Cet étage a été retrouvé par la suite au Nimba, où il a fait l'objet de recherches approfondies de R. SCHNELL (32), et aussi sur d'autres sommets de la Dorsale guinéenne.

Sur plusieurs de ces montagnes (Monts Loma, Massif du Simandou, Nimba) se rencontrent, en plus des forêts à *Parinari*, des formations herbacées qui, par leur physionomie et leur flore, sont bien distinctes elles aussi de celles des régions inférieures.

Formations herbacées et formations forestières s'intègrent dans une même unité phytogéographique à laquelle SCHNELL a donné le nom d'*étage montagnard guinéo-équatorial*. Celui-ci, comme on l'a vu dans le chapitre précédent, débute vers 900-1000 m et atteint les plus hauts sommets de la Dorsale (près de 2000 m sur le Pic Bintumane en Sierra Leone).

Dans les pages qui suivent, nous passerons en revue les principaux caractères physionomiques et floristiques des forêts et des prairies montagnardes du Nimba, en insistant sur ceux qui les opposent aux formations homologues de la plaine.

I. — LES FORETS

1 - RÉPARTITION DES FORÊTS.

Dans la moitié septentrionale de la chaîne, c'est-à-dire au Nord du Mont Richard-Molard, la superficie totale des forêts montagnardes est nettement inférieure à celle des prairies.

Dans cette région, en effet, la forêt s'arrête sur les pentes aux environs de 800 m (retombée Nord du Mont Pierré-Richaud par exemple) ; plus haut, elle se localise dans les thalwegs et les bassins de réception des cours d'eau. Dans les vallées qui entaillent profondément la carapace ferrugineuse (vallées du Cavally, du Gouan, du Gba, etc...) elle dessine de larges rubans qui peuvent toutefois se réduire à une mince frange d'arbres lorsque la rivière coule à la surface du niveau durci (vallées du Zougoué à 1000 m, du Zié vers 1200 m).

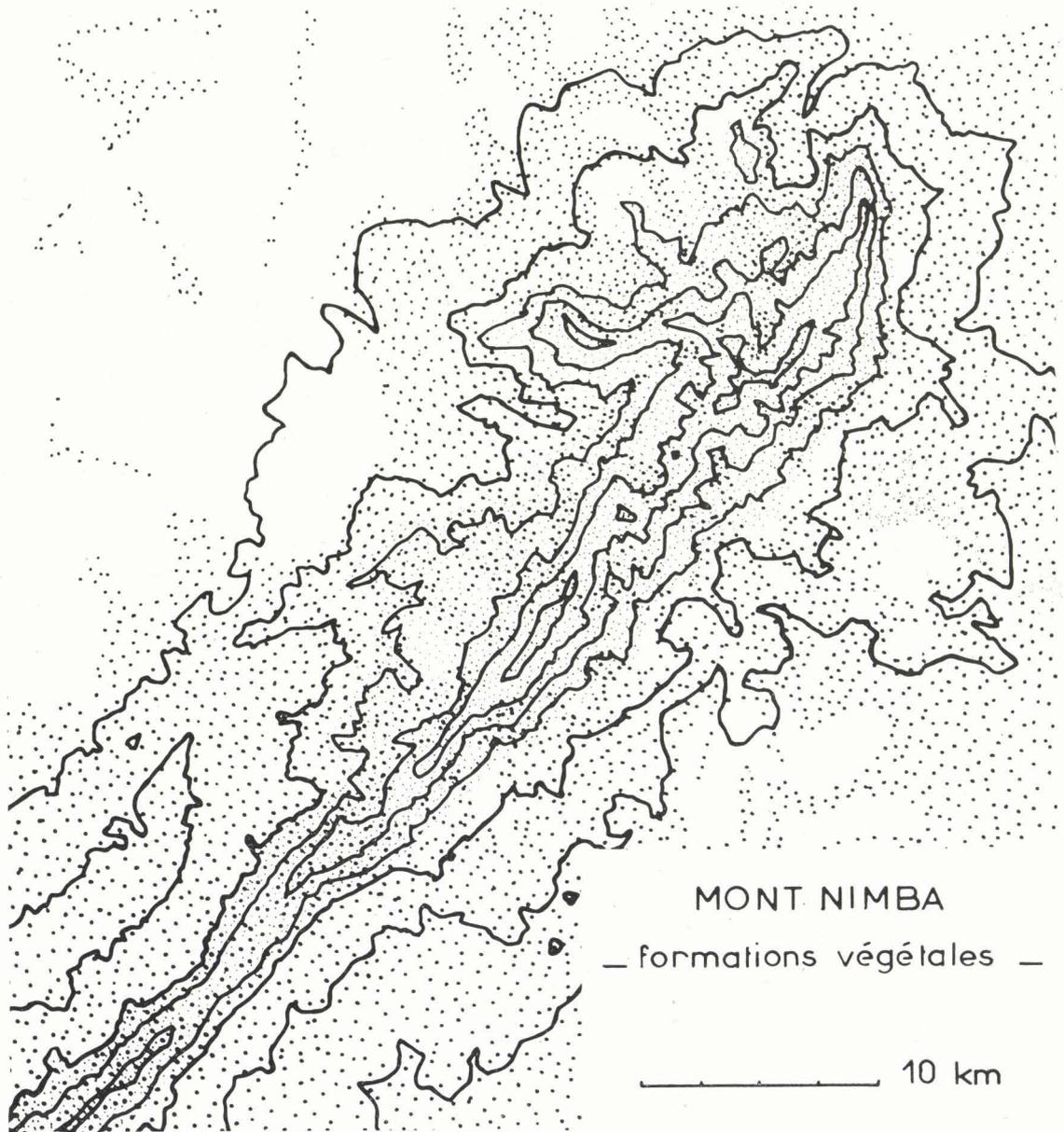


FIG. 6. — Carte des principales formations végétales de la région du Nimba. En pointillé fin : prairie d'altitude ; pointillé fin et gros points : forêts montagnardes ; gros points : forêts de plaine ; en blanc, savanes et prairies planitiaies. Courbes de niveau de 400 à 1600 m, équidistantes de 200 m.

Mais c'est surtout dans les cirques formés par les ravins supérieurs que la sylvie montagnarde acquiert son plus grand développement : là, sur des pentes parfois très raides, elle s'épanouit en vastes éventails limités en amont par des corniches rocheuses, disposition dont la haute vallée du Zié donne un magnifique exemple.

A ces forêts des hautes vallées s'opposent des formations silvatiques d'étendue plus restreinte, et souvent de physionomie et de composition floristique différentes, qui s'observent dans les zones de suintement, au bord des torrents temporaires, ou encore dans les encoorbellements formés par des vallées suspendues. Ce sont ces lambeaux forestiers que l'on remarque surtout de la plaine : d'un vert plus sombre que celui des prairies qui les entourent, ils soulignent de taches triangulaires ou linéaires les dépressions accidentant les pentes du massif.

Le Nimba méridional montre une répartition inverse des formations silvatiques et herbacées.

On y observe seulement quelques langues de prairies tapissant des crêtes ou des plateaux cuirassés alors que la forêt, abandonnant les dépressions, s'étend sur les pentes, même très inclinées. Toute la partie de la chaîne située au Sud d'une ligne allant de Sérangbara à Gouéla est recouverte d'un manteau forestier continu atteignant 1400 m sur la crête principale (Crête de Nion).

2 - PHYTOCÉNOSES FORESTIÈRES.

Dans le domaine qu'elle occupe, la forêt est représentée par plusieurs types physionomiques correspondant à des conditions stationnelles particulières et tous caractérisés par la dominance de *Parinari excelsa*. Chacun de ces types se superpose à une phytocénose définie et, à la suite de SCHNELL, nous distinguerons :

1° Des forêts hautes où, au *Parinari* et à son cortège, s'ajoutent de nombreuses espèces planitiaires. Cette association, voisine du *Parinarieto-Ochnetum Parkietosum* décrit du Massif de Fon, occupe les vallées dans l'étage montagnard inférieur, vers 1100-1200 m, et constitue en quelque sorte un groupement de transition.

2° Des forêts hautes sur sol meuble épais, correspondant au *Parinarieto-Ochnetum membranaceae*. C'est là la principale association forestière de l'étage montagnard.

Le *Parinari* y est largement dominant dans la strate arborescente, dont il constitue parfois la seule essence. Comme espèces caractéristiques, SCHNELL retient : *Parinari excelsa* Sab., *Salacia alpestris* Chev., *Tridactyle tridactylites* Schltr., *Asplenium dregeanum* Kze., *Ochna membranacea* Oliv., *Memecylon polyanthemum* Hook., *Syzygium montanum* Aubr., *Gaertnera cooperi* Hutch. et Moss., *Begonia rubromarginata* Gilg., *Bulbophyllum* aff. *schimperianum* Kraenzl., *Urostachys gnidioides* (L.) Hert, etc...

Vue depuis un point haut, cette forêt présente un aspect tout à fait caractéristique, avec le moutonnement des cimes arrondies, d'un beau vert foncé, du *Parinari*.

Quant au sous-bois, il est assez dégagé : entre les fûts moussus, hauts d'une trentaine de mètres, on n'observe guère que des arbustes grêles, mais pas de strate herbacée ; cette structure n'est pas sans rappeler celle de certaines vieilles futaies de Hêtre, d'autant plus que le sol est souvent recouvert d'une litière de feuilles mortes.

Ce groupement occupe les vallées supérieures et leurs bassins de réception. Il est particulièrement bien développé dans les vallées du Zié, du Gba et du Cavally, ainsi que dans tout le bassin du Yâ ; dans cette région, plus humide, on le rencontre aussi sur les pentes et même, lorsque le sol est assez épais, sur la crête, par exemple au Sud de la clairière de la Crête de Nion.

3° Sur les pentes les plus abruptes, comme sur la crête méridionale, ainsi qu'à l'extérieur des corniches et en général dans tous les endroits où le sol meuble est peu épais, la forêt montagnarde, quand elle existe, est représentée par le *Parinarieto-Ochnetum Eugenetosum leonensis*. « Il s'agit

d'une variante édaphique du groupement précédent caractérisée par une voûte forestière basse (8-12 m) et par la présence de caractéristiques différentielles telles que *Eugenia leonensis* Engl. et v. Br., *Lachnopylis guineensis* Hutch. et Moss., *Hymenodictyon floribundum* Rob., *Disperis thomensis* Summerh., *Habenaria macranda* Lindl. » (32). *Syzygium montanum* est très abondant et peut se substituer en forte proportion au Parinari.

Ces forêts ont un aspect bien différent des précédentes. Les arbres restent de petite taille et se ramifient près du sol ; leurs troncs trapus et noueux, enrobés de Mousses et d'épiphytes (Bégonias, Fougères, Lycopodes et surtout Usnées) donnent au sous-bois, suivant l'expression d'AUBRÉVILLE, l'allure d'un taillis âgé.

C'est à cette association qu'appartiennent en particulier les forêts de la Crête de Nion (sauf l'exception déjà signalée), ainsi qu'un petit bosquet isolé sur un plateau à 1600 m près du Camp I et dont nous aurons à reparler par la suite (v. p. 144).

4° Dans certains ravins, les Fougères arborescentes (*Cyathea laurentiorum* Christ) peuvent former des peuplements presque purs, se substituant au *Parinarietum*. D'ordinaire, cette association se localise près des cours d'eau. Bien que spectaculaire, elle n'a guère d'importance écologique car les surfaces qu'elle occupe sont assez restreintes.

3 - CARACTÈRES DISTINCTIFS DES FORÊTS MONTAGNARDES.

Ce dernier groupement mis à part, les associations forestières montagnardes ont en commun divers caractères que ne montrent pas les forêts planitiaires.

En premier lieu, on doit noter la pauvreté spécifique de la strate arborescente, souvent formée de 2 ou 3 essences, et même, en certains points, d'une seule. Ceci ne s'observe jamais en plaine, où les espèces forestières sont très nombreuses, mais représentées par un petit nombre d'individus. Cette particularité des forêts montagnardes est sûrement due à l'action sélective du climat de l'étage, trop rude pour beaucoup d'essences de plaine. Seules quelques espèces capables de résister aux basses températures ont pu coloniser l'étage supérieur, où leur petit nombre est généralement compensé par l'abondance des individus.

Ces espèces, et nous avons en vue ici aussi bien les herbacées que les arborescentes, peuvent être rangées dans deux catégories :

1° *Espèces hygrophiles eurythermes.*

Elles ont surtout besoin d'une humidité élevée et peuvent se rencontrer aussi en plaine, dans certains milieux favorables. Un bon exemple est fourni par *Parinari excelsa*, normalement disséminé en plaine, mais abondant dans les forêts côtières et dans l'étage montagnard.

2° *Espèces sténothermes.*

Ce sont de véritables orophytes forestiers, dont la présence dans les forêts montagnardes constitue, par rapport aux forêts de plaine, un caractère distinctif important.

Il s'agit de plantes qui, suivant les cas, peuvent être considérées comme hygrophiles ou xérophiles, mais qui sont toutes localisées dans l'étage montagnard : ceci implique que leur distribution dépend essentiellement de la température.

D'après les travaux de SCHNELL, les orophytes forestiers semblent être au nombre d'une quinzaine. Citons parmi eux : *Asplenium dregeanum* Kze., *Begonia rubromarginata* Gilg., *Elaphoglossum cinnanomeum* Diels, *Eugenia pobeguini* Aubr. et *leonensis* Engl. et v. Br., *Garcinia polyantha*

Oliv., *Sersalisia djalonensis* Aubr. et Pell., *Memecylon polyanthemos* Hook., *Ochna membranacea* Oliv., *Maesa nuda* Hutch. et Dalz., *Salacia alpestris* Chev., *Syzygium montanum* Aubr., *Hymenodictyon floribundum* Rob., *Lachnopylis guineensis* Hutch. et Moss., etc...

Il faut remarquer enfin que les forêts montagnardes, à l'inverse des forêts planitiaires, présentent peu de lianes et d'arbres à contreforts ou à racines-échasses. En revanche, les branches sont souvent abondamment revêtues d'épiphytes et surtout d'Usnées, ce qui est dû à la plus grande humidité de l'atmosphère.

II. — LES PRAIRIES

1 - RÉPARTITION.

La végétation herbacée de l'étage montagnard est surtout constituée par des formations d'aspect assez uniforme qui ont été nommées « prairies d'altitude » par divers auteurs.

Ces prairies occupent une place importante dans le tapis végétal du Nimba septentrional, où leur domaine s'intrique profondément avec celui des forêts ; cependant, et c'est là un des caractères les plus remarquables de la végétation de cette région, le passage des unes aux autres ne se fait pas par une transition progressive, mais par un brusque remplacement des formations. Ce dernier se produit souvent au niveau des corniches marquant l'interruption de la cuirasse ferrugineuse, mais aussi en dehors de tout accident notable du relief.

D'une manière générale, mais non toujours, les prairies s'observent sur des sols très peu épais. Elles occupent ainsi de vastes surfaces sur les flancs abrupts de la chaîne, où la pente favorise l'entraînement des éléments fins sous l'action du ruissellement. Elles s'étendent aussi sur des plateaux à peu près horizontaux ainsi que sur les crêtes sommitales, qui forment souvent des niveaux tabulaires mollement ondulés : dans les deux cas, le substrat rocheux affleure plus ou moins, constitué sur les crêtes par des cuirasses de substitution, et sur les plateaux par des cuirasses allochtones conglomératiques.

On doit noter d'autre part que, par rapport aux forêts, les prairies ont une plus grande extension sur le flanc oriental de la chaîne, peu boisé, que sur son flanc occidental.

Pour l'instant, nous ne tenterons pas de donner une explication de ces diverses particularités de la répartition de la forêt et de la prairie ; un chapitre leur sera consacré dans la troisième partie de ce travail (v. p. 147).

2 - PHYTOCÉNOSES PRAIRIALES.

Les formations herbacées de l'étage montagnard appartiennent surtout à l'*Eriosemeto-Loudetietum kagerensis* et à l'*Eriosemeto-Loudetietum Loudetietosum arundinaceae* ; il faut y ajouter quelques autres groupements, parfois très individualisés, mais moins importants en raison de la faible superficie qu'ils recouvrent.

1° Dans les régions situées au-dessus de 1300-1400 m, la prairie d'altitude correspond à l'*Eriosemeto-Loudetietum kagerensis*, interrompu en quelques points seulement par des groupements de marécage sur dalle ferrugineuse affleurante.

Le caractère le plus frappant de cette association est son homogénéité : peu ou pas de faciès, plantes toutes de même taille, aspect d'ensemble assez monotone. Le fond de la végétation est constitué par une demi-douzaine de Graminées et à peu près autant de Cypéracées. Les autres plantes à fleurs sont assez nombreuses en espèces, mais en général disséminées et représentées par peu d'individus.

SCHNELL cite comme caractéristiques les espèces suivantes : *Dissotis amplexicaule* J.-Fel., *Eriosema spicatum* Hook., *Dolichos nimbaensis* Schnell, *Hypericophyllum multicaule* Hutch., *Disa subaequalis* Summer., *Loudetia kagerensis* Hubb., *Andropogon schirensis* Hochst.

L'association est absolument dépourvue d'arbres ; on y remarque seulement quelques arbustes de petite taille, très dispersés.

2° L'*Eriosemeto-Loudetietum Loudetietosum arundinaceae* représente une variante de l'association précédente, où les orophytes sont plus rares mais les espèces planitiales plus nombreuses, *Loudetia arundinacea* Steud. étant la plus notable. Ce groupement forme en effet la transition entre la prairie d'altitude typique et les formations homologues de la plaine, et s'étend entre 950 et 1300 m à peu près, domaine qui comprend de nombreuses surfaces tabulaires où l'association connaît une grande extension.

Celle-ci a une physionomie beaucoup plus variée que l'*Eriosemeto-Loudetietum kagerensis*, en particulier sur les plateaux. Ces derniers coïncident en effet avec des dalles de carapace ferrugineuse : la pente, l'épaisseur du sol recouvrant la cuirasse, se répercutent sur la répartition des espèces, qui tendent à former une mosaïque à l'intérieur de l'individu d'association.

Un autre caractère distinctif réside dans la présence presque constante de petits arbres, *Syzygium guineense* var. *macrocarpum* Aubr. le plus souvent, hauts de 8-10 m au plus, et assez régulièrement répartis à travers la prairie. Cette strate arborescente discontinue n'a aucune influence sur la composition de la strate herbacée et sur sa faune, mais donne un cachet tout à fait caractéristique au paysage végétal.

3° Lorsque la cuirasse affleure et que sa surface est peu inclinée, la prairie passe à des marécages généralement de faible étendue. Leur végétation peut appartenir à plusieurs associations, qui n'ont pas toutes été décrites ; le plus souvent, elle est formée de Cypéacées, rarement de Graminées, en tapis plus ou moins continu, haut d'une vingtaine de cm. Les espèces sont peu nombreuses, comme il est normal, dans ces associations spécialisées.

4° Les groupements rupicoles héliophiles qui peuplent les escarpements rocheux ou les corniches, si fréquents dans le haut Nimba, sont particulièrement intéressants, car ils hébergent quelques orophytes remarquables et, surtout, paraissent avoir eu un rôle biogéographique important, ainsi que nous le verrons par la suite.

La principale association, l'*Eriosporeto-Osbeckietum porteresi*, occupe les corniches rocheuses fissurées et sèches. Les grosses touffes d'une Cypéacée, *Eriospora pilosa* Benth., constituent l'essentiel de la végétation et peuvent masquer complètement le substrat. Dans le groupement se rencontrent deux orophytes propres au Nimba, *Blaeria nimbana* Chev. et *Osbeckia porteresi* J.-Fel.

3 - CARACTÈRES DISTINCTIFS DES PRAIRIES MONTAGNARDES.

La flore prairiale de l'étage montagnard a une structure à peu près semblable à celle de la flore silvatique. On y trouve en effet :

1° Des espèces indifférentes à l'altitude, qui peuvent être plus abondantes en montagne qu'en plaine. Les Graminées et Cypéacées, qui représentent l'essentiel de la flore des diverses associations praticoles, font partie de ce groupe.

2° Des espèces orophiles, qui ont, du point de vue physionomique, assez peu d'importance, mais dont la signification écologique et biogéographique est considérable. Citons ici : *Dissotis amplexicaule* J.-Fel., *Euphorbia depauperata* Hochst., *Phyllanthus alpestris* Beille, *Dolichos tonkouiensis* Port., *D. nimbaensis* Schnell, *Thesium tenuissimum* Hook., *Hypericophyllum multicaule* Hutch., *Helichrysum globosum* Sch. Bip., *Acidanthera aequinoctialis* Baker, *Disa subaequalis* Summer., *Striga aequinoctialis* Chev., et, parmi les espèces plutôt rupicoles, *Osbeckia porteresi* J.-Fel., *Blaeria nimbana* Chev., *Panicum pusillum* Hook., *Asplenium schnellii* Tard., etc...

En revanche, dans les formations herbacées montagnardes, la diminution du nombre des espèces par rapport aux groupements similaires de la plaine paraît très faible ou inexistante. Ceci s'explique par le fait que, dans un cas comme dans l'autre, il s'agit d'associations spécialisées : les prairies et les savanes de la région du Nimba se sont en effet substituées, sous l'action de l'Homme, à la végétation forestière primitive représentant le véritable climax ; elles constituent des climax artificiels adaptés aux feux (v. p. 147).

III. — LES ZONES DE LISIERE

Bien que leur végétation soit essentiellement herbacée, et malgré l'exiguïté de leur domaine, il est nécessaire de séparer les zones de lisière de toutes les autres formations herbacées de l'étage montagnard, auxquelles les opposent de nombreux caractères.

Elles forment en général une bande large de quelques mètres, parfois de plusieurs dizaines, séparant la prairie de la forêt, au contact desquelles elles s'interrompent brusquement.

Dans l'ensemble, leur végétation a une allure bien différente de celle de la prairie : plus dense, plus haute, elle montre plusieurs plantes de grande taille, certaines semi-arbustives.

Cette individualité des zones de lisière, due à leur localisation et à leur physionomie, est encore accentuée par leur composition floristique.

Le fond de la végétation est constitué soit par un *Panicum* qui forme des tapis denses épais de 60 à 80 cm, et dont nous aurons à reparler par la suite, soit par *Setaria chevalieri* Stapf, grande Graminée haute de 1 m-1,50 m ; le plus souvent, les *Panicum* dominant au-dessus de 1300-1400 m, les *Setaria* à l'étage montagnard inférieur et en plaine. Il s'y ajoute plusieurs espèces étroitement liées à ce type de végétation : *Vigna gracilis* Hook., *Virecta setigera* Hiern, *Hewittia sublobata* O. Ktze., *Pteridium aquilinum* L. var. *lanuginosum* Henriq., plantes d'origine planitiaire, mais aussi trois orophytes : *Drymaria cordata* Willd., *Dissotis jacquesii* Chev. et *Rubus fellatae* Chev. L'ensemble forme une association bien définie, le *Dissoteto-Setarietum chevalieri*.

L'origine et la signification des brousses de lisière paraissent variables suivant les cas.

Elles s'établissent souvent là où la forêt a été très dégradée (chutes d'arbres, ravinement, déboisement, etc...) et il arrive qu'elles soient surmontées d'arbres isolés témoignant de l'ancienne extension de cette dernière. Mais il semble bien qu'elles puissent représenter un stade d'évolution progressive, comme on le verra par la suite (v. p. 101) ; *Panicum* sp. joue alors un rôle dynamique prépondérant.

IV. — INFLUENCE DE LA VEGETATION SUR LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT ANIMAL. FAUNE PRATICOLE ET FAUNE SILVICOLE

La coexistence de formations forestières et de formations herbacées est un fait biologique important, d'abord par sa signification historique, qui sera envisagée plus loin (chap. XIII), et aussi parce que les milieux silvatiques et asilvatiques ont chacun une faune qui leur est propre.

Bien que ce dernier phénomène ne soit pas particulier à l'étage montagnard, nous nous y arrêterons quelque peu, afin d'en préciser les modalités ; ceci nous permettra d'autre part de séparer l'influence de la végétation de celle du climat dans l'étagement des faunes.

Faune forestière et faune praticole (nous entendons par là la faune propre aux milieux herbacés en général) constituent deux mondes totalement distincts. Les espèces y sont différentes, et il est fort rare qu'une espèce praticole s'aventure en forêt, ou inversement. Quant aux espèces indifférentes, réellement euryéciques, elles paraissent être en nombre infime par rapport à l'ensemble de la faune (rappelons que nous avons seulement en vue ici les Insectes vivant au niveau du sol).

Seules les entomocénoses de lisière font exception, car elles réunissent des espèces praticoles et quelques espèces forestières, mais il faut préciser que ces formations périssilvatiques, quoique herbacées, présentent des conditions écoclimatiques tout à fait particulières (v. p. 124).

Si la séparation entre ces deux ensembles faunistiques est particulièrement bien tranchée au Nimba, on doit souligner qu'elle existe aussi dans les régions tempérées d'Europe où, à côté d'un certain nombre d'espèces indifférentes, on en observe aussi qui sont exclusivement liées aux forêts, alors que d'autres sont propres aux milieux « ouverts » (c'est le cas de la majeure partie de la faune rudérale).

Dans un travail sur la faune carabologique des forêts du Jura central (5), nous avons proposé une explication de ce phénomène de ségrégation entre faunes silvicoles et faunes praticoles. Les premières seraient liées surtout à une humidité élevée et constante et, à basse altitude tout au moins, à un régime thermique peu contrasté, conditions qui se trouvent réalisées dans beaucoup de types forestiers. Les espèces praticoles au contraire « auraient besoin » avant tout de variations de température marquées, les amplitudes thermiques pouvant par exemple jouer le rôle de stimulus dans le cycle d'activité. Il ne s'agit là que d'une hypothèse et, de toute façon, rien ne dit que le déterminisme de la localisation des espèces dans les grands types de végétation est le même au Nimba qu'en France.

En ce qui concerne le Nimba, on peut en tout cas constater que les facteurs macroclimatiques n'affectent pas cet aspect du comportement des espèces, contrairement à ce qui se passe dans les montagnes françaises où, à partir d'une certaine altitude, les espèces silvicoles cessent de se confiner au milieu forestier (1, 2). A cet égard, l'exemple suivant est très significatif.

Des prairies, de physionomie identique, s'étendent sans interruption de 720 à 1650 m d'altitude sur le Plateau et la Crête de Zouguépo. Elles sont encadrées par les vallées du Zougué à l'W, du Gouan et du Zié à l'E, dans lesquelles la forêt remonte, elle aussi, depuis les régions inférieures jusqu'à 1600 m environ. Dans les prairies, les caractères du peuplement animal se modifient vers 900 m, pour donner d'abord le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis* (v. p. 81), groupement de l'étage montagnard inférieur, puis, plus haut, l'*Anisolabetum nimbaensis* (v. p. 103) des prairies culminales ; dans les forêts voisines, à partir de la même altitude, la composition de la faune montre une évolution exactement parallèle. Mais si les peuplements des deux types de végétation acquièrent les mêmes caractères montagnards : présence d'espèces orophiles, etc... (v. chap. suivant), la faune forestière et la faune praticole restent totalement distinctes.

Les exigences des espèces en matière de formations végétales ne changent donc pas avec l'altitude. On voit aussi par là que l'étagement des animaux est indépendant de la nature du tapis végétal, mais qu'il est déterminé par des causes générales, d'ordre essentiellement macroclimatique.

CHAPITRE IV

Caractères généraux du peuplement animal de l'étage montagnard

Malgré les profondes différences qui séparent les faunes prairie et silvicole, il n'y a aucun inconvénient à les réunir dans une étude d'ensemble du peuplement de l'étage supérieur : comme on vient de le dire en effet, l'action du climat montagnard a, sur l'une comme sur l'autre, les mêmes conséquences générales.

C'est à partir de 850-900 m, et surtout au-dessus de 1000 m, qu'on observe des modifications dans la structure et la composition du peuplement animal. Celui-ci acquiert alors des caractères bien différents de ceux qu'il avait en plaine.

I. — CARACTÈRES PARTICULIERS A LA FAUNE DE L'ÉTAGE MONTAGNARD

Ils résident essentiellement dans la diminution du nombre des espèces et dans l'apparition d'un contingent orophile important.

1 - DIMINUTION DU NOMBRE DES ESPÈCES. CAS DES ESPÈCES PRÉFÉRANTES.

Ce caractère a été noté depuis plusieurs années déjà par M. LAMOTTE, qui a souligné la pauvreté de la faune de la prairie d'altitude par rapport à celle des milieux herbacés de plaine. En fait, le même phénomène se produit partout dans l'étage montagnard, aussi bien en forêt que dans les zones de lisière.

Au fur et à mesure que s'instaurent les conditions montagnardes, on assiste à un appauvrissement progressif de la faune, d'abord assez lent, puis de plus en plus rapide ; vers 1300-1400 m, sa composition est à peu près stabilisée, après disparition d'une quantité d'espèces appartenant à toutes les catégories systématiques.

Dans la faune forestière, un bon exemple est celui des Blattes, représentées en plaine, et jusqu'à 1200 m environ, par une vingtaine d'espèces terrioles, alors qu'il n'en reste que cinq dans le haut ravin du Zié.

En prairie, les faits sont entièrement semblables. Ainsi, il y a souvent plus d'une dizaine d'espèces de Carabiques dans les relevés du Plateau de Zouguépo inférieur, vers 700 m, mais il y en a rarement plus de 2 ou 3 dans les relevés effectués en prairie d'altitude. Toutefois, c'est surtout

la faune des herbes (Lagriidés, Homoptères, Acridiens) qui subit l'appauvrissement le plus marqué, peut-être parce qu'elle est plus exposée aux facteurs extérieurs.

Toujours dans les milieux herbacés, les Termites montrent un changement de leur comportement très significatif : dès 800 m, les grands édifices de *Bellicositermes* disparaissent ; au-dessus de 1000 m, on ne voit plus aucune termitière, même de petite taille, mais les Termites existent toujours : ils vivent alors dans le sol, les fissures de rocher, et on peut les trouver, en général par petits groupes, en soulevant des pierres enfoncées.

Cette diminution du nombre des espèces résulte d'une véritable sélection exercée par les facteurs climatiques. Toutes celles qui ne peuvent s'accommoder des conditions de l'étage montagnard s'en trouvent éliminées plus ou moins rapidement ; nous les qualifierons de « planitiaires » par opposition aux espèces « indifférentes », qui se maintiennent dans tout l'étage, dont elles constituent une proportion importante du peuplement.

Aux modifications qualitatives de la faune se superposent des modifications quantitatives, d'une appréciation évidemment plus délicate.

Il semble que les relevés (récoltes effectuées sur des surfaces standard) de plaine comprennent plus d'individus que ceux de l'étage montagnard ; cependant, il est difficile d'affirmer qu'il y a une diminution de la densité du peuplement animal dans les régions supérieures. Pour en être sûr, il faudrait pouvoir comparer des relevés provenant de formations végétales absolument identiques (pour éliminer l'influence des différences de couverture végétale) et effectués à la même date (pour éliminer l'influence de la saison), ce qui n'a jamais été fait.

En tout cas, il est certain que plusieurs espèces indifférentes à l'altitude montrent un accroissement de leurs populations dans l'étage montagnard, fait qui avait été noté par LAMOTTE en 1946 (22) et dont l'étude des groupements nous a permis de préciser les modalités.

Chez ces espèces, les individus étant plus nombreux, les possibilités de capture sont plus grandes qu'en plaine, si bien qu'elles figurent plus souvent dans les relevés. Il en résulte que, dans l'étage montagnard, leur indice de présence (indice de présence = nombre de relevés où une espèce a été notée/nombre total de relevés effectués) est plus élevé qu'ailleurs, ce qui nous a conduit à les nommer « espèces préférantes ». Il faut remarquer dès maintenant que la valeur maximale de l'indice de présence peut être atteinte, suivant les espèces, soit dans l'étage montagnard supérieur, soit dans son horizon inférieur, l'espèce se raréfiant et disparaissant ensuite.

Les distributions de ce type ont, croyons-nous, des causes surtout biologiques. Le départ des espèces planitiales entraîne en effet une diminution de la concurrence à l'intérieur des diverses niches écologiques, exploitées en montagne par un nombre d'espèces plus restreint. Les possibilités d'expansion numérique de ces dernières s'en trouvent accrues, la réduction du nombre des espèces étant en quelque sorte compensée par l'augmentation du nombre des individus.

A cet égard, la répartition d'une Carabique propre aux forêts et aux lisières, *Metagonum subaeneum nimbanum* Basil., est tout à fait caractéristique. Cette espèce, qui avait été considérée comme orophile par BASILEWSKY (9), est assez disséminée dans les forêts de plaine et de l'étage montagnard inférieur, où les espèces de Carabiques sont très nombreuses ; c'est ce qui ressort des récoltes suivantes (Carabiques uniquement) :

| | | | | |
|--------------------------------|---|------|------------------|----------|
| — Camp du Yâ, 560 m | : | 7 % | des ex. récoltés | (16 sp.) |
| — Ft à Zouguépo, 700 m | : | 12 % | — — | (14 sp.) |
| — Cp des Cyatheas, 1000-1100 m | : | 5 % | — — | (31 sp.) |

Mais plus haut, à 1600 m, il est très abondant, aussi bien dans les lisières à *Panicum* (14 ex. sur 4 m²) qu'en forêt :

| | | | | |
|------------------------|---|------|------------------|----------|
| — Ravin du Zié, 1600 m | : | 76 % | des ex. récoltés | (4 sp.). |
|------------------------|---|------|------------------|----------|

La plus grande humidité de l'étage montagnard favorise probablement ce Carabique, qui paraît plutôt hygrophile. Cependant, le fait qu'il soit encore peu abondant dans les forêts du Camp des Cyatheas, où le climat est très humide mais où l'altitude moyenne permet l'existence de nombreux autres Carabiques, montre que le facteur essentiel doit être surtout la diminution du nombre des espèces.

Dans la seconde partie, nous aurons l'occasion de citer plusieurs cas similaires, concernant les espèces praticoles.

2 - PRÉSENCE D'UN CONTINGENT OROPHILE.

L'aspect le plus remarquable de la faune montagnarde, et même de l'ensemble de la faune du Nimba, réside sans aucun doute dans l'existence de plusieurs espèces étroitement confinées à l'étage supérieur. Ces espèces orophiles sont intéressantes à des titres divers :

- du point de vue écologique, en raison de leurs exigences climatiques très strictes ;
- du point de vue biogéographique, par leur isolement « insulaire » qui pose le problème de leur origine ;
- du point de vue pratique enfin, car leur présence permet de définir la faune montagnarde plus aisément que par des caractères négatifs (disparitions d'espèces) ou numériques (augmentations d'effectifs).

L'orophilie paraît certaine chez les espèces suivantes :

Epilampra pluriramosa Karny (Dictyopt. Blatt.).

Dans la riche faune de Blattes du Nimba, *Epilampra pluriramosa* représente le seul élément orophile. C'est une espèce à aire disjointe qui (d'après LAMOTTE, communication orale) existe aussi au Fouta-Djallon.

Commune au niveau du sol en prairie et dans les zones de lisière, cette espèce, par l'abondance de ses populations, vient juste après *Anisolabis nimbaensis* (si l'on ne considère que les espèces orophiles). Nous ne l'avons pas trouvée en dessous de 1280 m dans le Nimba septentrional, mais elle descend à 1020 m au Camp des Cyatheas. Elle fréquente toutes les formations herbacées humides et se rencontre même sous les pierres en terrain mouilleux, près de la « Mare d'hivernage » au Camp I ; il lui arrive aussi de pénétrer en forêt (Camp des Cyatheas, Ravin du haut Zié, Camp du Gouan) mais elle y est plus rare.

La femelle est microptère, le mâle ailé, mais il ne paraît pas voler.

Parga lamottei Chopard (Orthopt. Acrid.).

Cette espèce homotypique, allongée et de teinte fauve, vit sur les Graminées. Bien que ses élytres soient assez développés (ils atteignent l'extrémité de l'abdomen), elle ne peut voler en raison de la brièveté de ses ailes membraneuses.

Commune dans tout le Nord de la chaîne, où elle est abondante dans les fauchages, elle descend jusqu'aux environs de 1300 m (Crête de Zougouépo, 21-III-1957, 9 ex.), peut-être plus bas encore sur l'arête du Pierré-Richaud ; elle paraît en revanche être absente du Sud du massif.

Platyphymus nimbaensis Chopard (Orthopt. Acrid.).

En général plus rare et plus disséminé que les précédents, il est capable de descendre plus bas : 8 ex. sur la crête entre le Zougoué et le Gba, à 1100 m, le 12-XII-1956. Paraît lui aussi absent du Nimba méridional. Brachyptère.

Homorocoryphus brevipennis Chopard (Orthopt. Tettig.).

Le seul Tettigonide orophile du Nimba. « C'est une forme très intéressante qui diffère complètement de tous les autres *Homorocoryphus* d'Afrique et d'Asie par la forme de ses élytres qui sont, non seulement courts, mais larges à la base et très étroits à l'apex, de forme générale presque triangulaire » (CHOPARD, 12). De teinte verte ou brune, cette espèce est fréquente, surtout en saison des pluies, sur les Graminées ; elle semble moins résistante à la sécheresse que les Acridiens précités.

H. brevipennis atteint le Sud de la chaîne (Crête de Nion), et descend jusqu'à 1100 m avec *Spathosternum brevipenne* (2 ex., au même endroit et à la même date), et même, d'après ROY (31), à 1000 m sur l'arête du Pierré-Richaud et sur la piste de Gbié.

Cophogryllus royi Chopard (Orthopt. Gryll.).

Complètement aptère, ce Grillon vit dans la couche de débris végétaux recouvrant le sol en prairie. En général peu abondant, il ne semble pas descendre en dessous de 1200 m (Crête du Pierré-Richaud, 3 ex. le 28-X-1956) ; dans le Sud du massif, nous l'avons trouvé aux environs du Camp des Cyatheas, à 1280 m d'altitude (1 ex. le 29-III-1957).

Dans le même genre, plusieurs espèces, apparemment orophiles, sont connues du Kivu, d'Afrique Orientale et du Cameroun. Elles sont toutes aptères, mais présentent « des différences considérables dans la forme de l'organe copulateur » (CHOPARD, 12).

Pteronemobius albolineatus Chopard (Orthopt. Gryll.).

Petit Grillon très commun dans toutes les formations herbacées de l'étage montagnard, à élytres courts, tronqués à l'apex, et totalement dépourvu d'ailes membraneuses. Son éthologie est très semblable à celle de *Cophogryllus royi*, et comme lui il paraît assez hygrophile.

Il a été trouvé à 1000 m par ROY, sur la Crête du Pierré-Richaud, mais, pour notre part, nous ne l'avons jamais vu en dessous de 1100 m (Camp des Cyatheas) ; il est abondant à la Crête de Nion.

Apolabis cristata Hincks (Dermapt.).

C'est un des rares Insectes orophiles silvicoles actuellement connus (4). Il est commun dans les forêts montagnardes de toute la chaîne, et aussi dans les lisières à *Panicum*. Bien que 2 ex. en aient été récoltés vers 860 m, aux alentours du Camp du Zougoué, son orophilie ne fait pas de doute : nous n'en avons trouvé aucun sur la centaine de Carcinophorines recueillis dans les forêts de plaine au cours de notre séjour. En fait, l'espèce a son optimum à partir de 1100-1200 m dans le Sud du Nimba, un peu plus haut dans le Nord, où, dans le ravin du Zié, à 1600 m, une seule récolte en a donné 120 ex. !

Anisolabis nimbaensis Hincks (Dermapt.).

Cet autre Carcinophorine, praticole celui-ci, est facilement reconnaissable à ses antennes entièrement noires, alors que chez toutes les autres espèces du Nimba le scape est fauve. C'est l'Insecte orophile le plus abondant en prairie d'altitude et l'on trouvera de nombreuses indications sur son écologie et sa répartition dans le courant de ce travail. Mentionnons seulement ici qu'il apparaît plus bas dans le Sud du massif (environ 1050 m au Camp des Cyatheas) que dans le Nord (1200-1300 m). Ce mode de distribution, commun à beaucoup d'espèces praticoles orophiles, paraît aller de pair avec une certaine hygrophilie.

Comme *Apolabis cristata*, *Anisolabis nimbaensis* est totalement aptère.

(4) L'indication de Yalanzou, rapportée par HINCKS (19), nous paraît erronée, en raison de la faible altitude de cette localité. De même, l'attribution par ROY (31) de larves de Carcinophorines praticoles à cette espèce résulte sûrement d'une confusion (probablement avec *Apolabis quadricollis* ou *Anisolabis nimbaensis*, qui sont les seules espèces praticoles du groupe au Nimba).

Metagonum longeantennatum Burgeon (Col. Carab.).

Il s'agit d'un Carabique forestier, trouvé d'abord au Nimba en 1942 par LAMOTTE (7 ex., Camp IV, 1000 m, et Crête de Nion, 1100-1200 m), puis récolté à nouveau par nous au Camp des Cyatheas (4 ex., 1100-1200 m, IV-57) et sur la Crête de Nion (2 ex., V-57). Malgré le petit nombre d'exemplaires recueillis, l'orophilie de cet Anchoméniide nous paraît certaine, d'autant plus qu'il est connu aussi du Cameroun, d'où il a été décrit par BURGEON, entre 1800 et 2000 m (v. BASILEWSKY, 9). Jusqu'ici, on ne le connaît pas du Nimbu septentrional, mais il s'y rencontrera sûrement.

Onotokiba guineensis Basilewsky (Col. Carab.).

Ce Carabique praticole, connu aussi du Pic Bintumane (Sierra Leone) vers 1900 m, ainsi que du Mont Cameroun, est assez commun en prairie d'altitude, et aussi dans les zones de lisière. Nous l'avons capturé en nombre sur la Crête de Nion (29 ex. sur 25 m²) mais, à altitude identique, il est rare dans le Nord du massif, où il devient plus commun à partir de 1400 m. La citation d'Ouyakoré (10), à 500 m, est sûrement erronée (2 ex. le 19-VIII-51) : en réalité, les échantillons doivent provenir du Camp I, où ROY avait séjourné auparavant. Aptère.

Diatypus leonensis Basilewsky (Col. Carab.).

D. leonensis fait partie d'un genre comprenant plusieurs espèces orophiles sur les montagnes d'Afrique centrale et orientale (v. p. 152), et il se retrouve sur le Pic Bintumane avec l'espèce précédente.

Dans le Nimba septentrional, il est assez disséminé aux environs de 1400-1600 m, et très rare plus bas ; 1 ex. aurait cependant été récolté à 850 m par LAMOTTE et ROY (10) ; dans le Sud de la chaîne, il est très abondant, en particulier sur la crête de Nion. C'est une espèce praticole à tendance hygrophile, qui recherche les milieux humides et surtout les formations de lisière à *Panicum*, où il est plus fréquent que dans la prairie proprement dite.

Stenocallida alticola Basilewsky (Col. Carab.).

Espèce assez rare, qui n'a été trouvée jusqu'ici que dans le Nord du massif. Elle a été récoltée en 1942 au Camp I par LAMOTTE, en 6 ex., mais nous ne l'y avons pas revue. Elle nous a semblé surtout commune dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*, groupement de l'étage montagnard inférieur, ce qui pourrait laisser quelque doute sur son caractère orophile (1 individu a été pris à seulement 880 m). Surtout sous les grosses pierres anfractueuses, dans les endroits plutôt secs.

Hystrichopus nimbanus Basilewsky (Col. Carab.).

Ce Lébiide d'assez grande taille appartient à un genre abondamment représenté sur les hautes montagnes d'Afrique, quoique non connu du Cameroun (v. p. 152). Il n'a été que très rarement capturé au cours de notre séjour (3 ex.), mais la Mission LAMOTTE et ROY en a recueilli de nombreux exemplaires, en particulier au Camp II. Il occupe toute la chaîne, surtout à altitude élevée, en prairie et en lisière. La plus basse station connue est à 1000 m : piste de la Base au Camp I, 1 ex. le 21-VIII-51 (LAMOTTE et ROY). Ailé, mais ne doit pas voler.

Camponotus traegaordhi Santsehi (Hyménopt. Formicide).

C. traegaordhi est jusqu'ici l'unique Fourmi orophile du Nimba. D'après BERNARD (11), il en est, « géographiquement, un des éléments les plus intéressants » : cette espèce a en effet été trouvée d'abord au Natal, puis en Rhodésie du Sud, et possède donc une aire très disjointe. Au Nimba, LAMOTTE l'a rencontrée dans toute la chaîne en prairie, depuis 900 m, et surtout vers 1600 m. Elle a été récoltée aussi au cours de notre séjour, mais nous ne pouvons pas donner d'indications écologiques plus détaillées car le matériel est encore en cours d'étude.

Nectophrynoïdes occidentalis Angel (Batracien Amoure).

Découvert en 1942 par M. LAMOTTE, ce Batracien vivipare est un des orobiontes les plus remarquables de l'étage montagnard.

Strictement praticole, il affectionne surtout les corniches ou les abrupts rocheux enherbés. Il y est si abondant qu'on peut se demander si les prairies ne représentent pas pour lui un habitat de complément. C'est d'ailleurs dans les fissures des rochers qu'il passe la saison sèche, et il est significatif qu'il soit rare ou absent dans les endroits où le substratum rocheux n'affleure pas.

En dehors de ce facteur, sa distribution est déterminée par le climat montagnard et ressemble de ce fait à celle des espèces précédentes ; on notera toutefois que son domaine ne paraît pas s'étendre jusqu'à la Crête de Nion.

Le genre *Nectophrynoïdes* est représenté, à plusieurs milliers de km du Nimba, par deux autres espèces qui vivent dans les monts Uluguru et Usambara. Il est remarquable que ces espèces ne soient pas orophiles et vivent en forêt ou dans les cultures vers 600 m d'altitude (ANGEL et LAMOTTE, 6, 7).

Il est fort possible que des recherches ultérieures permettent d'allonger cette liste. D'ailleurs, certaines espèces déjà décrites ou en voie de description, mais trop rarement capturées, sont peut-être aussi orophiles. Tel est le cas de *Oxygonium acutangulum* Basil., capturé en 6 ex. par LAMOTTE à 1600 m, et de deux *Liagonidium* nouveaux récoltés par nous dans la forêt du ravin du Zié, à la même altitude.

D'un autre côté, on remarquera que nous n'avons pas cité ici *Metagonum subaeneum nimbanum* Basil., *Neosiopeilus nimbanus* Basil., *Chlaenites lamottei* Basil., *Callistoderus long antennatus* Basil., *Neomegalonychus brunneoniger* Basil., *Egadroma lamottei* Basil., *Brachinus nigrovirescens* Basil., *Macrocheilus royi* Basil., dont BASILEWSKY fait des espèces « subalpines tropicales » (9) ; en fait, de nombreuses observations écologiques sur le terrain nous ont montré qu'il s'agissait d'espèces indifférentes ou, plus souvent, ayant une distribution semblable à celle de *Metagonum subaeneum* (espèces préférantes) ; certaines même sont plutôt planitiales (*Brachinus nigrovirescens*, *Macrocheilus royi*).

Quoi qu'il en soit, il est certain que l'existence d'une quinzaine d'espèces orophiles sur un domaine aussi restreint que l'étage montagnard du Nimba fait de ce massif un « phénomène biogéographique » exceptionnel, sinon unique.

II. — SUBDIVISIONS DE L'ETAGE MONTAGNARD GUINEO-EQUATORIAL

Dans son travail sur la végétation du Nimba (32), SCHNELL a décrit plusieurs associations montagnardes de transition caractérisées par une plus grande abondance des espèces planitiales.

A des altitudes similaires, il existe aussi des entomocénoses dans lesquelles on relève, à côté des espèces orophiles, une proportion d'espèces planitiales plus forte que dans les régions supérieures. Nous avons déjà parlé des forêts du Camp des Cyatheas, bien plus riches en Carabiques que la forêt du haut Zié : cet exemple peut être étendu à tous les groupes zoologiques, mais aussi à tous les groupements se situant au même niveau.

On est de ce fait conduit à distinguer deux sous-étages :

— un *sous-étage montagnard inférieur*, où les espèces planitiales sont encore bien représentées et où, en principe tout au moins, peuvent se rencontrer toutes les espèces orophiles. Ce sous-étage se situe entre les cotes 900-1000 et 1300-1400.

— un *sous-étage montagnard supérieur*, où, à côté des espèces indifférentes à l'altitude, prédominent les espèces montagnardes ; il débute vers 1300-1400 m et atteint les plus hauts sommets.

On notera que ces sous-étages ne possèdent pas d'espèces orophiles qui leur soient propres. En revanche, parmi les espèces non orophiles, il peut y avoir des espèces préférantes particulières aux groupements de l'un ou l'autre sous-étage.

III. — IMPORTANCE RESPECTIVE DES FACTEURS EAU ET TEMPERATURE DANS LE DETERMINISME DE L'ETAGEMENT

Les caractères de la végétation et de la flore, pas plus que ceux du sol (v. à ce sujet p. 130), ne peuvent expliquer ni l'apparition des espèces orophiles, ni les modifications subies par les populations des espèces non orophiles à partir de 900-1000 m. Ces faits apparaissent liés essentiellement aux conditions climatiques, déterminant l'existence d'un étage montagnard qui diffère profondément, par son peuplement végétal et animal, de l'étage planitiaire.

Le climat de l'étage supérieur est, on l'a vu, caractérisé par :

1° Une diminution des températures, l'étage étant compris entre les isothermes 23° et 19° C environ ;

2° Une augmentation des précipitations et de l'humidité atmosphérique.

C'est de l'action conjuguée de ces deux facteurs que résultent les modifications du peuplement animal. Toutefois, contrairement à LAMOTTE (25), nous pensons que le rôle prépondérant dans le déterminisme de l'étagement revient à la diminution des températures. Si l'on considère les traits généraux du peuplement montagnard, évoqués ci-dessus, on s'aperçoit en effet que :

— La diminution du nombre des espèces par élimination des espèces planitiales se produit aussi bien dans le Sud de la chaîne, fort arrosé, que dans le Nord, longtemps soumis à l'harmattan et plus sec. Le même phénomène a lieu aussi en forêt, où, pour des raisons écoclimatiques, l'humidité est toujours élevée, au moins au sol. Si les espèces planitiales disparaissent c'est donc, semble-t-il, plutôt à cause du refroidissement, ou du faible ensoleillement durant l'hivernage, qu'en raison de l'accroissement des précipitations ou de l'humidité atmosphérique.

— Ces mêmes facteurs ne sont pas non plus susceptibles d'expliquer l'apparition des espèces orophiles, bien que celles-ci soient en général assez hygrophiles : il y a en effet des localités du Nimba SW qui, dans l'étage planitiaire, doivent recevoir plus de précipitations que certains points du Nimba septentrional situés dans l'étage montagnard : leur faune ne montre pas pour autant d'espèces orophiles.

Ces considérations sont certes très générales ; elles conduisent cependant à penser que c'est au refroidissement du climat que sont surtout dues les différences de faune entre les étages montagnard et planitiaire. Il est toutefois bien évident qu'il ne s'agit là que d'une distinction de principe : dans les faits, le facteur eau et le facteur température, agissant conjointement, sont indissociables.

IV. — CONCLUSION

Ce chapitre nous a amené à envisager l'influence des conditions climatiques sur la répartition verticale des espèces animales. Les conséquences en sont les mêmes que pour la flore :

— diminution du nombre des espèces, consécutive à la disparition de nombreuses formes planitiales ;

— apparition d'espèces orophiles, ne vivant qu'au-dessus de 1000 m environ.

Ces observations montrent qu'il y a un lien étroit entre le macroclimat et la distribution des Insectes, ce qui n'apparaît pas toujours nettement en plaine où, comme nous l'avons déjà souligné, « le rôle du climat est souvent masqué par la grande étendue des territoires climatiques et la présence de vastes zones de transition » (1).

Nous avons reconnu d'autre part, à la fin du chapitre précédent, l'importance du type de végétation pour la différenciation des faunes.

Comme on le verra par la suite (chap. XI), c'est de l'action simultanée des conditions macroclimatiques et du « style écoclimatique » des formations végétales que dépendent les caractères distinctifs des entomocénoses de l'étage montagnard.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE LA PREMIERE PARTIE

- 1 - AMIET J.-L., 1959. — Les Carabiques des prairies pseudoalpines du Montrond (Ain). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 28, 4, pp. 103-108.
- 2 - AMIET J.-L., 1961. — Rapports entre le climat, la couverture végétale et le peuplement carabologique dans les prairies pseudoalpines jurassiennes. *C. R. Ac. Sc.*, 252, pp. 1662-1663.
- 3 - AMIET J.-L., 1961. — Observations écologiques sur les Insectes orophiles du Mont Nimba (Guinée). *Arch. Zool. expé. et géné.*, 100, 1, pp. 14-36.
- 4 - AMIET J.-L., 1961. — Observations préliminaires sur quelques entomocénoses de la région du Lautaret (H.-A.). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 30, 5, pp. 126-129, et 6, pp. 161-167.
- 5 - AMIET J.-L. — Le peuplement carabologique des forêts du Jura salinois Recherches sur le rôle du climat et du tapis végétal dans la distribution de certains Carabiques. *Mém. Soc. Sc. nat. et Mathém. Cherbourg*, 5^e série, t. X, pp. 1-54.
- 6 - ANGEL F. et LAMOTTE M., 1944. — Un crapaud vivipare d'Afrique occidentale, *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *Ann. Soc. Sc. nat., Zool.*, VI, pp. 63-89.
- 7 - ANGEL F. et LAMOTTE M., 1948. — Nouvelles observations sur *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. Remarques sur le genre *Nectophrynoïdes*. *Ann. Soc. Sc. nat., Zool.*, XI, pp. 115-147.
- 8 - AUBRÉVILLE A., 1938. — Etude forestière de la région de Man. *Ann. Acad. Sc. colon.*, t. IX (in SCHNELL, 31).
- 9 - BASILEWSKY P., 1952. — Carabiques, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. I, pp. 71-143. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 10 - BASILEWSKY P., 1954. — Carabiques, 2^e mémoire, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. II, pp. 233-264. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 11 - BERNARD F., 1952. — Hyménoptères Formicidae, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. I, pp. 165-270. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 12 - CHOPARD L., 1954. — Orthoptères Ensifères, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. II, pp. 24-97. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 13 - CHOPARD L., 1958. — Acridiens, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. IV, pp. 127-153. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 14 - EMBERGER L., 1955. — Projet d'une classification biogéographique des climats, in Les divisions écologiques du Monde. *Coll. internat. C.N.R.S.*, 1954, pp. 5-11.
- 15 - GADEAU DE KERVILLE H., 1930-1931. — Distribution altitudinale des Arthropodes récoltés entre 600 et 2600 m, dans le canton de Bagnères-de-Luchon (H.-G.). Mélanges entomologiques, 5^e mémoire, pp. 402-465 (extrait du *Bull. Soc. Amis Sc. nat. Rouen*, 1930-1931).
- 16 - GAUSSEN H., 1954. — L'Étage alpin, in Etude botanique de l'étage alpin, pp. 4-8. *Trav. Com. scientif. C.A.F.*, Bayeux.
- 17 - GAUSSEN H., 1954. — Géographie des Plantes, 2^e éd. Paris, Armand Colin, 223 p.
- 18 - GAUSSEN H. et BARRUEL P., 1955. — Montagnes. Collect. Nature vivante, Horizons de France, 207 p.
- 19 - HINCKS W.D., 1954. — Dermaptères, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. II, pp. 101-120. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.

- 20 - KOCHER L. et NÈGRE A., 1952. — Observations sur les peuplements phytosociologique et entomologique des environs d'Ifrane. *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc*, 31, 2, pp. 265-268.
- 21 - LAMOTTE M., 1943. — Premier aperçu sur la faune du Nimba. D.E.S. Jouve et Cie, Paris.
- 22 - LAMOTTE M., 1946. — Un essai de Bionomie quantitative. *Ann. Sc. nat., Zoologie*, 11^e série, t. 8, pp. 195-211.
- 23 - LAMOTTE M., 1947. — Recherches écologiques sur le cycle saisonnier d'une savane guinéenne. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 72, pp. 88-90.
- 24 - LAMOTTE M., 1947. — Comparaison bionomique de quelques milieux herbacés guinéens. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 72, pp. 91-94.
- 25 - LAMOTTE M., 1959. — Le cycle écologique de la savane d'altitude du Mont Nimba (Guinée). *Ann. Soc. Roy. zool. Belg.*, t. 89, fasc. I, pp. 119-148. (Symposium franco-belge sur des Problèmes écologiques et éthologiques, Bruxelles, 15-18 mai 1958).
- 26 - LAMOTTE M. et ROY R., 1954. — Dermaptères, appendice, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. II, p. 121. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 27 - LAMOTTE M. et ROY R., 1961. — La zonation de la faune au Mont Nimba (Guinée). *C. R. Ac. Sc.*, 252, pp. 4040-4042.
- 28 - LECLERC J.-C., RICHARD-MOLARD J., LAMOTTE M., ROUGERIE G. et PORTÈRES R., 1955. — La chaîne du Nimba. Essai géographique. *Mém. I.F.A.N.*, n° 43, Dakar, 270 p.
- 29 - OZENDA P., 1955. — La température, facteur de répartition de la végétation en montagne, in Les Divisions écologiques du Globe. *Coll. internat. C.N.R.S.*, 1954, pp. 51-67.
- 30 - RAYNAUD-BEAUVERIE M.-A., 1936. — Le Milieu et la Vie en commun des Plantes. Paris, Lechevalier, 237 p.
- 31 - ROY R., 1952. — Le peuplement en Orthoptéroïdes de la prairie d'altitude du Nimba. D.E.S. Paris, 86 p. (non publié).
- 32 - SCHNELL R., 1952. — Végétation et Flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. I.F.A.N.*, n° 22, Dakar, 598 p.

DEUXIEME PARTIE

Les Entomocénoses des milieux herbacés
de l'Etage montagnard

CHAPITRE V

**Généralités sur les groupements
Méthodes et techniques**

La Biocénologie est une discipline si neuve que la signification des termes, et même certains concepts fondamentaux, varient souvent avec les auteurs. Il apparaît donc nécessaire actuellement, chaque fois que l'on a affaire à des groupements, de définir les notions de base auxquelles on s'est référé, ainsi que le sens des concepts utilisés ; c'est ce à quoi nous nous emploierons dans ce chapitre.

Auparavant, il nous faut préciser que, par suite de leur nombre, et surtout du fréquent manque d'accord entre les opinions qui y sont exprimées, il ne nous a pas été possible, dans ce chapitre de généralités, de tenir compte de toutes les études, théoriques ou non, consacrées aux biocénoses terrestres. En revanche, les principes qui nous ont guidé doivent beaucoup aux idées émises par un botaniste, M. GUINOCHE, dans la partie de son livre « Logique et Dynamique du peuplement végétal » (12) consacrée aux associations végétales. Dans ce travail, en effet, l'auteur s'est attaché à donner des bases logiques à diverses notions classiquement admises, mais établies le plus souvent de manière intuitive ou empirique et, bien qu'il ait restreint son exposé au domaine du peuplement végétal, les conclusions auxquelles il aboutit ont une portée si générale qu'elles peuvent, sans risque d'analogies trompeuses, être appliquées aux groupements animaux.

I. — INDIVIDU D'ASSOCIATION ET ASSOCIATION.
DEFINITIONS ET PRINCIPES GÉNÉRAUX

1 - L'INDIVIDU D'ASSOCIATION.

a) *Définition de l'individu d'association. Facteurs intervenant dans sa constitution.*

Il est logique de nous y arrêter d'abord, puisque l'association correspond à des « ensembles d'individus d'association se ressemblant plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres » (5).

Les individus d'association sont des « ensembles organisés de populations distinctes ne pouvant échanger des gènes, mais en relations mutuelles de compétition, de tolérance ou de coopération au

(5) Dans tout ce chapitre, les citations sans nom d'auteur sont tirées de l'ouvrage précité de GUINOCHE.

sein et en partie par l'intermédiaire d'une combinaison définie de facteurs physiques et biologiques ». Cette définition, riche de substance, demande quelques commentaires.

Son auteur, en précisant que les ensembles de populations (c'est-à-dire les espèces) sont placés au sein d'une combinaison de facteurs physiques et biologiques, donc écologiques, envisage un milieu « extérieur » à l'individu d'association, autrement dit des facteurs tels que la température, l'entourage biologique, le sol. De ce milieu extérieur dépendent en premier lieu l'existence et la nature de l'individu d'association, ce qu'exprime la phrase de P.-P. GRASSÉ : « Il n'y a de groupement qu'en fonction du milieu » (10).

Toutefois, une restriction est apportée par le terme « en partie ». En effet, on ne doit pas seulement considérer un milieu externe, mais aussi un milieu interne déterminé justement par les « relations mutuelles » qu'entretiennent les différentes populations.

Le milieu interne est donc essentiellement d'ordre biologique. Quant au milieu externe, il est défini comme une « combinaison de facteurs physiques et biologiques ». En effet, pour un individu d'association végétale, le monde animal peut être considéré comme s'intégrant dans le milieu, dont il représente un ou plusieurs facteurs, et inversement pour les associations animales, qui peuvent être sous la dépendance des associations végétales.

La question est évidemment simplifiée (du moins théoriquement !) si l'on envisage non plus des zoocénoses ou des phytocénoses, mais des biocénoses, puisque celles-ci réunissent les êtres vivants des deux Règnes. Malgré tout, les « individus-biocénoses » ne sont pas soumis uniquement au milieu physique, car ils dépendent aussi des autres « individus-biocénoses », fait qui a son équivalent à l'échelle de l'individu *s. str.*

Nous pouvons donc considérer l'individu d'association comme le résultat d'un équilibre entre les actions simultanées de facteurs externes ou internes, équilibre qui se traduit, au niveau des populations (donc des espèces), par la réalisation de « combinaisons définies et caractéristiques », susceptibles de se renouveler pareilles à elles-mêmes, à quelques fluctuations près, chaque fois qu'un équilibre identique se reproduit.

b) *Conséquences pratiques des considérations précédentes.*

L'individu d'association étant ainsi compris, le travail essentiel et primordial est d'identifier les espèces qui le composent et d'en dresser une liste aussi complète que possible. En conséquence, on ne doit, « formellement parlant, faire intervenir que le caractère présence-absence des espèces ».

Cette affirmation a un corollaire très important, à savoir qu'il n'est pas nécessaire de tenir compte des critères de dominance, d'abondance, de vitalité, etc., pour définir et caractériser l'individu d'association. Or, jusqu'ici, les efforts des zoocénoticiens ont visé surtout à obtenir des renseignements de cet ordre, ce dont témoignent, par exemple, les discussions relatives à l'appréciation de l'abondance des individus.

Il y a là, à notre avis, une confusion qui tire son origine du fait que les recherches sur les zoocénoses ayant débuté après que la Phytosociologie eût codifié ses principes, on s'est attaché à transposer ceux-ci du domaine de la végétation à celui de la faune. Mais on ne s'est pas rendu compte, d'une part, que ces principes, conçus et utilisés par des botanistes en vue de l'étude du tapis végétal, ne pouvaient que difficilement s'appliquer à la description des zoocénoses sans subir de graves déformations de leur signification initiale (comparer, à ce sujet, les différences de sens d'un même terme suivant qu'il est utilisé par RAYNAUD-BEAUVERIE (25), ou par BODENHEIMER (6) : un des exemples les plus significatifs est celui de la dominance), et qu'il ne s'agissait là, d'autre part, que d'éléments descriptifs, certes « intéressants, mais subsidiaires à l'égard de la question posée » et dont la méconnaissance ne compromet en rien la distinction et la définition des associations.

D'un autre côté, sans approfondir les analogies entre l'espèce et l'association, on remarquera que la composition faunistique de l'individu d'association constitue en quelque sorte sa « morphologie ».

Les caractères envisagés plus haut (abondance, etc.), qui expriment des rapports interindividuels et interspécifiques à l'intérieur de l'individu d'association, ou les rapports de celui-ci et du milieu extérieur, sont au contraire relatifs à sa « biologie globale », et ressortissent en fait à une « symphyologie » ou à une « synécologie ». Dans ces domaines, leur connaissance est indispensable.

Comme, au cours des chapitres suivants, nous nous attacherons surtout à la description morphologique des entomocénoses montagnardes, il nous a semblé inutile de donner des indications numériques (au niveau des espèces, elles sont d'ailleurs rarement significatives) : seule la présence, symbolisée par le signe +, sera retenue.

2 - L'ASSOCIATION.

a) *Définition.*

Avant de nous occuper de cette notion, il importe de préciser que les termes zoocénose, groupement animal et association animale, dont on a souvent essayé de limiter le sens, sont pris ici comme synonymes, car la réalité qu'ils désignent est en fait unique.

Le dernier de ces termes a été beaucoup critiqué, et nous ne nous engagerons pas dans une discussion à son sujet. Remarquons seulement que, par la force de l'usage, ce mot d'association a perdu de son ambiguïté initiale, et qu'en s'éloignant de son sens courant il a acquis une signification nouvelle, purement technique, qui suffit, pensons-nous, à en justifier l'emploi.

De même que l'espèce est formée d'individus présentant un certain nombre de caractères communs, qui les font se ressembler plus entre eux qu'ils ne ressemblent à ceux des autres espèces, de même, l'association correspond à un « ensemble d'individus d'association se ressemblant plus entre eux qu'ils ne ressemblent aux autres, pouvant plus ou moins librement échanger des génotypes ». Dans la pratique, on doit donc comparer les individus d'association pour en dégager les caractères communs ou différentiels, et les ordonner, suivant leurs affinités, en associations. Bien entendu, l'individu d'association possède des caractères particuliers, ou individuels, qui peuvent être négligés, tout comme on le fait pour les individus proprement dits.

Il y a d'ailleurs, notons-le, proportionnellement plus de ressemblance entre ces derniers qu'entre les individus d'une même association, soumis à un déterminisme à la fois plus complexe et plus lâche. C'est pour cette raison que la définition et la description des associations font une place importante à certaines données statistiques simples (présence-constance, fidélité ; v. ci-dessous).

b) *Légitimité d'une limitation taxonomique dans la description des groupements.*

Si l'on envisage l'association sous un angle moins théorique, on remarque que le nombre des espèces participantes peut varier considérablement suivant la nature des complexes bioécologiques auxquels sont liés les individus d'association ; il en est de même de leur extension spatiale.

Jusqu'ici, l'attention s'est surtout portée sur des zoocénoses relativement restreintes, ou occupant des « milieux extrêmes ». Leur analyse est en effet facilitée par le fait qu'elles ne réunissent en général qu'un petit nombre d'espèces ; il est possible aussi que cette préférence provienne de ce que le « fait de l'association » y apparaît souvent de manière particulièrement démonstrative.

Au contraire, les groupements riches en espèces et occupant un vaste espace, comme par exemple les zoocénoses des prairies ou des forêts, ont été plutôt négligés. Ils offrent pourtant l'intérêt d'obéir à un déterminisme surtout climatique et écoclimatique (v. p. 132), alors que les précédents dépendent le plus souvent de facteurs moins généraux.

Il est certain que la connaissance de ces « grandes associations » est sérieusement entravée par l'abondance des espèces, mais on peut se demander s'il ne serait pas possible, au moins pour un

travail préliminaire d'identification et de séparation des groupements, de s'en tenir à une ou plusieurs catégories systématiques seulement.

La pratique phytosociologique courante apporte une justification à cette manière de faire : les relevés, en général, se limitent aux Spermatophytes et Ptéridophytes et négligent les Lichens, les Algues et les Bryophytes. Or, les relevés ainsi effectués permettent d'établir des associations dont la définition n'est pas modifiée par l'adjonction d'espèces appartenant aux groupes ordinairement délaissés. Ceci s'explique par le fait qu'on s'adresse, dans ce cas, à un ensemble taxonomique « assez vaste pour offrir une gamme d'espèces suffisante pour explorer sinon la totalité, du moins le plus grand nombre des possibilités sociologiques ».

D'autre part, quelques associations animales limitées à un groupe zoologique ont déjà été décrites : citons les travaux de SACCHI sur les groupements de Gastéropodes (28), ou ceux de VERDIER et QUEZEL sur les groupements de Carabiques (24, 35) ; les résultats obtenus par ces chercheurs semblent tout à fait convaincants.

Quant à nous, bien que nos relevés se soient étendus à tous les animaux macroscopiques, nous avons dû nous limiter aux Insectes, car la détermination de tout le matériel récolté soulevait d'innombrables difficultés. Cette immense catégorie systématique satisfait pleinement au critère de diversité écologique que nous venons d'évoquer, tout au moins en ce qui concerne les groupements terrestres du Nimba (et il doit en être de même partout ailleurs).

Une solution de ce genre n'est malgré tout qu'un pis-aller. Il est possible de séparer ainsi, et d'une manière très satisfaisante, les différentes associations d'un territoire, d'en donner une description, évidemment partielle, et parfois même d'en aborder le déterminisme écologique, mais il est certain que toutes les questions relatives à la « vie globale » des groupements (v. plus loin, p. 78) devront être laissées sans réponse, étant donné le caractère fragmentaire des documents obtenus.

e) *Dénomination des associations.*

Précisons enfin que les noms de groupements ont été forgés exactement à la manière des noms d'associations végétales. Cette méthode n'est sûrement pas à l'abri des critiques, mais elle a fait ses preuves en phytosociologie, et nous l'avons adoptée ici à défaut d'une autre. C'est d'ailleurs ce qu'avaient fait, auparavant, VERDIER et QUEZEL (24, 35), ainsi que SACCHI (28).

Les espèces qui donnent leur nom aux groupements sont remarquables à des titres divers, mais il est évident qu'elles ne sauraient les caractériser à elles seules : elles peuvent très bien manquer dans certains relevés ou exister dans d'autres entomocénoses, de même, par exemple, que le qualificatif *violaceus* appliqué à une espèce ne signifie pas forcément qu'elle soit la seule de teinte violacée, ou qu'elle le soit toujours.

II. — L'ETUDE MORPHOLOGIQUE DES GROUPEMENTS

Malgré le caractère assez théorique des considérations qui précèdent, il nous paraît nécessaire de les avoir toujours présentes à l'esprit lorsqu'on s'attache à définir des méthodes ou des techniques devant s'appliquer à l'étude de l'individu d'association ou de l'association.

A - Méthodes et techniques d'étude de l'individu d'association.

1 - RECONNAISSANCE ET DÉLIMITATION DE L'INDIVIDU D'ASSOCIATION.

Sur le terrain, on se heurte à une première difficulté, la reconnaissance et la délimitation dans l'espace de l'individu d'association.

En principe, l'association ayant des fondements purement faunistiques, on ne devrait pas s'occuper des caractères du milieu physique et biologique. Mais on se rend bien compte que si cette attitude est encore possible pour le botaniste, qui voit les plantes et peut faire abstraction du milieu en se fiant uniquement aux variations de composition du tapis végétal, elle est incompatible avec la tâche du zoologiste, qui ne voit pas, en général, les animaux dont il s'occupe. Celui-ci doit donc prendre des repères dans la nature du sol, dans la topographie, dans la végétation surtout. Mais il doit toujours le faire avec la plus grande prudence, en se souvenant que des milieux qui paraissent différents peuvent en réalité abriter la même zocécénose, tandis que, à une formation végétale unique, peuvent correspondre des groupements animaux différents.

Même si l'on est arrivé à distinguer les uns des autres les individus relevant d'associations différentes, on peut se trouver en face du problème, très délicat à résoudre, posé par un individu d'association dont l'extension dans l'espace est très vaste. C'est très exactement le cas de l'*Anisobetum nimbaensis* qui s'étend, au Nimba, de façon continue sur les crêtes herbeuses au-dessus de 1400 m, et possède de ce fait une aire unique couvrant des centaines d'hectares.

Doit-on alors considérer que l'on a affaire à une association représentée par un seul individu ou, à la rigueur, si on la retrouve sur d'autres sommets de la Dorsale guinéenne, par plusieurs individus distants de quelques centaines de km ? Il nous semble qu'il est possible de résoudre la question d'une façon plus raisonnable.

GUINOCHE, dans sa définition de l'individu d'association (v. p. 65), précise que celui-ci est constitué d'un ensemble de « populations » distinctes ; ici, le terme de population, pris dans son sens génétique, désigne un « ensemble de génotypes, ou individus, peu différents et pouvant librement échanger des gènes ». Or, on conçoit que, d'une extrémité à l'autre d'une aire très étendue, les possibilités d'échanges de gènes soient plus réduites qu'en deux points rapprochés, et ne soient donc pas identiques pour tous les individus. Il y a là une ébauche d'isolement génétique qui, valable pour une population, l'est plus ou moins pour toutes celles qui participent à l'individu d'association, avec des modalités différentes suivant les cas.

On peut alors considérer l'individu d'association à aire très vaste, comme un ensemble de sous-individus d'association dont les populations constituantes sont, en raison de leur éloignement, plus ou moins isolées sexuellement.

Cette distinction peut paraître subtile, car il n'y a pas de frontière entre ces sous-ensembles de populations, mais elle conduit à une solution pratique du problème légitimée par les faits : il suffit en effet d'étudier le peuplement de surfaces assez étendues pour que toutes les espèces de l'individu d'association y soient représentées (à quelques fluctuations près), mais assez distantes pour qu'il y ait un début d'isolement génétique (ne serait-ce que pour quelques espèces seulement).

2 - PROBLÈMES RELATIFS AUX RELEVÉS. LA MÉTHODE DES PRISES.

Les individus d'association étant reconnus et délimités, au moins sommairement, leur étude peut être menée suivant les méthodes les plus diverses, mais en s'attachant toujours à dresser une liste des espèces qui y participent, ou relevé, aussi complète que possible.

La réalisation de « prises » identiques, méthode sur laquelle nous reviendrons dans un instant, n'est nullement indispensable, de même qu'il n'est pas nécessaire de recueillir simultanément tous les animaux rencontrés. On peut très bien, après avoir déterminé l'emplacement des individus d'association, et à condition que les facteurs stationnels restent stables, procéder à une prospection sporadique mais portant sur un laps de temps important, utiliser des techniques de récolte variées, étudier la composition faunistique groupe par groupe, etc..., jusqu'à ce qu'on ait acquis la conviction que toutes les espèces ont été notées dans les individus d'association étudiés.

Néanmoins, on conçoit facilement que, pour souhaitable qu'elle soit, l'obtention de relevés complets rencontre, dans la pratique, de nombreux obstacles d'ordre technique.

D'un autre côté, on ne possède aucun critère qui permette d'affirmer qu'aucune espèce de l'individu d'association n'a échappé aux investigations. On peut d'ailleurs estimer aussi que, à partir d'un certain point, les recherches les plus poussées ne fourniraient que des accidentelles sans grand intérêt.

On est donc amené le plus souvent, en acceptant d'avance les conséquences que cette manière de faire peut avoir sur la connaissance de l'individu d'association, à établir les relevés sur des « prises nombreuses, faites suivant des règles strictes, qui substituent le hasard à un choix plus ou moins conscient : en général, ces prises sont faites au moyen d'aires échantillons de dimensions définies et placées au hasard » (PRENANT, 23).

En somme, au lieu de procéder à une étude approfondie de quelques individus d'association, on se contente d'en examiner des fragments. Ceux-ci devront donc, pour donner une image satisfaisante du groupement, être aussi nombreux que possible. Il est toutefois évident qu'il ne s'agit là que d'une solution de compromis dont on ne peut pas trop exiger.

Les phytosociologues ont essayé de tourner la difficulté en effectuant leurs relevés sur des aires identiques, mais au moins égales à une surface dite « minimum », surface « nécessaire pour que l'on ait des chances de trouver à peu près toutes les espèces de l'individu d'association étudié ». Cette notion est extrêmement intéressante mais elle nous paraît d'une application difficile en zoocénologie terrestre, en raison de la mobilité des individus, et du fait que ceux-ci sont rarement visibles, et surtout parce que les aires minima semblent devoir être si étendues, pour de nombreuses associations, qu'on se trouve ramené au problème initial posé par l'étude intégrale de l'individu d'association.

Dans nos recherches sur la faune du Nimba, nous avons dû concilier deux buts différents : d'une part réunir des matériaux susceptibles d'être utilisés pour les travaux bionomiques de M. LAMOTTE, et d'autre part entamer la description des principales entomocénoses de la région. Nous avons été ainsi conduit à adopter la méthode des aires échantillons, indispensable pour toute étude bionomique, et qui peut être aussi utilisée, non sans quelques inconvénients, par le zoocénologue.

3 - TECHNIQUE EMPLOYÉE DANS LES RECHERCHES SUR LES ENTOMOCÉNOSES DU NIMBA.

Elle a été parfaitement exposée par LAMOTTE (15, 18), par ROY (27) et par VAN DER PLAETSEN (32) et nous n'y insisterons guère.

Les prises sont effectuées sur une aire de 5×5 m, délimitée par une corde. A l'intérieur de ce périmètre, tous les animaux sont recueillis sans exception. C'est dire que cette méthode nécessite une main-d'œuvre abondante : pour notre part, nous avons employé une équipe de 12 à 16 manœuvres indigènes.

Ces derniers, régulièrement répartis sur les côtés du carré, se rapprochent peu à peu du centre; au fur et à mesure de leur progression, les débris végétaux qui tapissent la surface du sol sont inspectés, les touffes d'herbe arrachées et secouées sur des nappes, les touradons soigneusement fragmentés, les pierres retournées, etc...

Lorsque le périmètre de prélèvement est dépouillé de sa couverture végétale, une seconde inspection est effectuée, afin de recueillir les animaux qui auraient pu échapper à la première.

Ensuite, suivant le même procédé, le sol est retourné au coupe-coupe, les mottes de terre et les bases de touffes fractionnées et scrutées attentivement, afin de dénicher les Géophiles et les petits Lombrics qui pourraient s'y loger.

Un carré annexe de 1×1 m peut être étudié, ce qui permet de porter un soin particulier à la faune de petite taille (tamisage).

Dans certains cas, nous avons utilisé aussi des surfaces de 4 m², pratiques pour les milieux à peuplement dense mais peu diversifié (zones de lisière).

Il est évident que pendant toute la durée d'un relevé les manœuvres sont étroitement surveillées; ceux-ci, d'ailleurs, montrent souvent un coup d'œil et un savoir-faire remarquables.

Cette technique de récolte, quand elle est pratiquée avec toute l'attention désirable, est beaucoup plus précise qu'on ne pourrait le penser à première vue. Un long usage nous a convaincu que, dans l'ensemble, le nombre d'individus non capturés était relativement faible. Cependant, il faut faire exception pour les espèces de petite taille, pour les Fourmis et les Termites, trop nombreux pour être récoltés tous, et pour les Insectes sauteurs (Orthoptères, Homoptères).

Sauf pour ces Insectes, on peut estimer que les relevés réalisés de cette façon donnent une image fort exacte, au point de vue de la composition spécifique, de la faune peuplant les surfaces de prélèvement.

Il reste toutefois que ces surfaces sont beaucoup trop restreintes — sûrement bien inférieures à la surface minima —, ce qui fait qu'une partie seulement des espèces normales de l'individu d'association sont capturées et que les données synthétiques (présence, fidélité, v. ci-dessous), sur lesquelles la description de l'association doit s'appuyer, perdent leur signification générale et deviennent d'un maniement délicat.

Cependant, de la comparaison des relevés ainsi obtenus, se dégagent très nettement les caractères distinctifs des diverses associations étudiées et c'est ce qui nous a incité, malgré des imperfections de méthode que nous ne nous cachons pas, à donner une première esquisse de quelques-unes d'entre elles.

B - La description et la définition des associations.

Le caractère essentiel de l'individu d'association réside dans sa composition spécifique. Il en résulte que, pour définir et séparer les associations, il faut faire appel à des critères qui réalisent, en quelque sorte, une synthèse des données relatives à la présence ou à l'absence des diverses espèces du groupement. Ces critères synthétiques permettront de caractériser chacune d'entre elles à l'intérieur d'une association — notion de présence, ou de constance — ou à l'intérieur d'un ensemble d'association — notion de fidélité, d'espèce caractéristique.

1 - INDICE DE PRÉSENCE. CATÉGORIES DE PRÉSENCE.

a) *Principes généraux.*

Même en imaginant que l'on ait affaire à des individus d'association bien délimités et de composition faunistique parfaitement connue, il est quasi impossible que l'on obtienne des relevés identiques. Certaines espèces se rencontreront dans tous, ou presque, d'autres dans un seul et, entre ces deux extrêmes, les modalités seront fort diverses.

On exprime ce fait en disant que, dans une association, toutes les espèces n'ont pas la même présence, ou la même constance; pour chacune d'elles, il est possible d'établir un « indice de présence », encore appelé « coefficient de présence », rapport du nombre X de relevés où elle a été trouvée, au nombre N de relevés effectués.

L'indice de présence doit être considéré comme le meilleur moyen d'apprécier la « fidélité » d'une espèce aux diverses associations auxquelles elle est susceptible de participer, mais aussi, au sein d'un même groupement, de situer les espèces les unes par rapport aux autres.

Le nombre des relevés étant forcément limité, il est évident d'autre part que plusieurs espèces partageront le même indice. Or, la proportion d'espèces dans chacune des « catégories de présence »

— correspondant aux diverses valeurs de l'indice — varie suivant le groupement considéré : dans telle association, on notera un fort pourcentage d'espèces de « haute présence », le reste comprenant surtout des accidentelles (cas des associations spécialisées) ; dans une autre, le nombre des espèces augmentera graduellement dans chaque catégorie à partir d'un petit nombre de constantes (c'est ce qu'on remarque dans les groupements riches, englobant plusieurs synusies). En phytosociologie, la répartition des espèces dans les différentes catégories a pu être exprimée de façon mathématique et graphique, sous forme d'histogrammes de présence qui diffèrent suivant les associations et fournissent ainsi de précieux éléments de description (v. GUINOCHEZ, 12).

b) *Application de la notion de présence aux groupements étudiés par la méthode des prises.*

Dans ce travail, nous n'avons pas comparé des individus d'association, mais seulement des prises identiques qui, en raison des faibles surfaces prospectées, ne peuvent réunir la totalité des espèces de l'individu d'association. La présence dans ce dernier n'implique donc pas forcément la présence dans le relevé.

Lorsqu'il s'agit d'établir la composition de l'association, on pare facilement à cet inconvénient en multipliant le nombre des relevés.

En revanche, l'application des notions de constance, d'indice de présence, etc., devient très délicate.

En effet, la présence d'une espèce dans un relevé ne se trouve plus, dans ce cas, uniquement subordonnée à la réalisation de conditions écologiques favorables et aux possibilités de dispersion : elle dépend aussi de divers facteurs, de nature très variable (dispositions anatomiques, comportement, structure des populations...) qui peuvent être totalement étrangers au déterminisme réel de la présence ou de l'absence. Quoi qu'on fasse en effet, la méthode des prises est une méthode sélective : « A l'intérieur d'un même ordre, d'une même famille, les espèces risquent d'être dénombrées avec une fidélité très inégale, selon leur taille, leur mode de vie, leur agilité » (LAMOTTE, 15).

Dans ces conditions, il n'est pas possible d'accorder une signification générale à l'indice de présence : il n'est valable en effet que pour la collection de relevés dont il a été déduit, et pour elle seule.

Il est donc difficile, tout au moins d'un point de vue strictement formel, de classer les espèces d'une association ainsi définie en fonction de leur indice de présence. Dans la pratique, et à condition d'agir avec prudence, on peut toutefois aboutir à des indications intéressantes quand l'écart entre deux indices est important.

Pour cette raison, nous n'avons guère tenu compte de la valeur de l'indice de présence dans la description des groupements. Si, dans les tableaux, les espèces ont été rangées par indices décroissants, c'est surtout par commodité, et il serait hasardeux de vouloir en tirer une représentation graphique.

De même, il ne nous a pas paru nécessaire de distinguer des accidentelles, des accessoires ou des constantes. Les espèces de très faible présence (1/8 des relevés par exemple) n'ont pas été citées, mais simplement dénombrées, afin d'alléger les listes.

c) *Intérêt des espèces de « haute présence » au point de vue descriptif.*

Toutefois, dans la description des groupements les mieux connus, nous avons accordé une place assez importante aux espèces dites de « haute présence », c'est-à-dire aux espèces présentes dans la totalité ou la quasi totalité des relevés (7/8 des relevés et plus pour le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, 6/7 pour le *Scotinopharetum lamottei*, plus des 3/4 pour l'*Anisolabetum*). En voici les raisons.

La méthode des prises a, on l'a vu, un effet essentiellement limitatif sur la valeur de l'indice de présence : celui-ci ne peut être, en effet, qu'inférieur ou égal à ce qu'il serait s'il était établi

par comparaison d'individus d'association. Ainsi, une espèce qui n'a pas été notée dans tous les relevés peut très bien exister en réalité dans tous les individus d'association où ceux-ci ont été effectués. Mais pour les espèces qui, dans nos tableaux, atteignent d'emblée un indice élevé, l'application de la seconde méthode (comparaison d'individus d'association) n'entraînerait probablement pas de modification de l'indice, à condition bien entendu que les relevés portent sur toute l'année et soient assez nombreux pour que celui-ci soit significatif. On voit donc que, malgré l'imperfection de la technique d'étude sur le terrain, il est possible, pour les espèces de cette catégorie, d'aboutir à des résultats à peu près définitifs.

D'autre part, l'étude comparative des espèces de « haute présence » montre qu'elles possèdent en commun plusieurs caractères biologiques et structuraux qui leur assurent une relative indépendance à l'égard des facteurs limitants inhérents aux méthodes employées et leur permettent de ce fait de se rencontrer dans la plupart des relevés. C'est un point sur lequel il est intéressant de s'arrêter, car nous pouvons alors mettre en évidence, au moins partiellement, le déterminisme biologique de la présence et de l'absence.

d) *Caractères généraux et signification des espèces de haute présence* (6).

Dans les principales associations que nous avons étudiées au Nimba, les espèces de haute présence représentent en général à peu près 5 % du nombre total des espèces (4,2 % dans l'*Anisolabetum*, 6,6 % dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*).

Ces faibles pourcentages sont dus au fait que, pour qu'une espèce atteigne un indice de présence élevé, il faut que les individus constituant ses populations satisfassent aux impératifs suivants :

— avoir une répartition homogène, c'est-à-dire se trouver également distribués dans tout l'ensemble de la station ;

— être assez nombreux (autrement dit avoir une densité suffisante) pour que les chances de les rencontrer dans les surfaces de prélèvement soient grandes ;

— être dans une phase de leur cycle annuel qui permette de les identifier dans les relevés.

Avant de considérer la question sous un angle moins théorique, il faut souligner que ces trois conditions, étroitement liées, doivent être remplies simultanément. On ne pourra en effet se rendre compte de l'homogénéité d'une distribution que si l'abondance des individus le permet ; mais pour qu'une espèce, même abondante, soit notée dans la plupart des relevés, il faut qu'il soit possible de la trouver partout dans la station, et non pas seulement en certains points ; enfin, on conçoit que, si la troisième condition n'est pas satisfaite, les deux premières sont insuffisantes, et réciproquement.

1° *Mode de distribution des individus.*

Bien entendu, la notion d'homogénéité doit être comprise de façon relative et non pas absolue.

D'ailleurs, les exemples de répartition homogène paraissent rares : de la comparaison des relevés, et surtout de l'observation sur le terrain, se dégage l'impression que, dans les groupements dont nous nous sommes occupés, le type de répartition le plus général est fourni par des espèces dont les individus sont soit dispersés apparemment au hasard, soit réunis en agrégats plus ou moins lâches occupant un territoire plus ou moins étendu.

Mis à part les cas d'hétérogénéité apparente, dus à de trop petites surfaces de prélèvement, l'origine de ce phénomène peut être attribuée à des causes d'ordre écologique ou éthologique.

Dans leur ensemble, les milieux herbacés de l'étage montagnard du Nimba sont remarquables par leur uniformité éoclimatique. On n'y observe pas cette fragmentation en « microstations » qui, en Europe, fait de véritables puzzles de beaucoup de prairies de montagne. Il n'y a donc pas, en général, d'obstacles écologiques à la réalisation de peuplements homogènes.

(6) Les données suivantes, issues essentiellement des observations que nous avons pu faire sur les entomocénoses du Nimba, auraient dû figurer en fait dans un chapitre de synthèse succédant à la description des divers groupements. Cependant, comme elles ont trait en même temps à la structure des associations, nous avons cru bon de les inclure dans ce chapitre de généralités.

Dans ces conditions, les particularités du comportement déterminent à elles seules le type de distribution des individus.

A cet égard, les Insectes sociaux représentent un cas extrême. Dans les associations qui nous intéressent, il s'agit surtout de Formicides, car les Termites se rattachent plutôt à la faune du sol. L'indice de présence prend pour eux une signification particulière, car il dépend de facteurs tels que la répartition des fourmilières, leur densité, le rayon d'action des ouvrières, etc... C'est ce qui nous a conduit à ne pas en tenir compte dans nos tableaux.

Le grégarisme, qu'il soit constant ou temporaire, a pour conséquence la réunion d'un grand nombre d'individus ; ce phénomène reste néanmoins presque toujours localisé dans le temps (migrations massives) ou dans l'espace (rassemblements), si bien que les Insectes qui en sont affectés ne sont que rarement notés dans les relevés. Nous n'avons pas, en prairie tout au moins, observé de rassemblements bien caractérisés, comme il s'en produit si souvent chez les Coccinelles ou les Brachines de nos régions ; en revanche, les déplacements en masse ne semblent pas très rares, et nous aurons l'occasion de revenir sur ce point (v. p. 108).

La nature du régime a d'importantes répercussions sur le type de distribution. On a fait souvent remarquer que les possibilités d'expansion des formes phytophages à régime spécialisé étaient liées à l'existence des plantes-hôtes. Dans le cas précis de la prairie d'altitude, les Insectes vivant sur les Graminées sont avantagés par rapport à ceux qui se nourrissent de Dicotylédones, dont la densité est parfois faible. Ces derniers auront le plus souvent un peuplement discontinu, formé d'agrégats localisés, et se traduisant dans les tableaux par des signes + disséminés et peu nombreux.

On verra que, d'une manière générale, les espèces de haute présence se recrutent surtout parmi les phytosaprophages (Blattes, Forficules) ou les graminophages (plusieurs Hétéroptères), mais aussi, quoique plus rarement, parmi les prédateurs ; dans ce cas, il s'agit d'Insectes s'accommodant des proies les plus diverses (Mantes, *Stenopodinae*).

Il faut prendre encore en considération les possibilités de dispersion. Pour beaucoup d'espèces capables de se déplacer rapidement et fréquemment (et elles sont nombreuses : Carabiques, Homoptères, Acridiens), la distribution des individus subit de perpétuels remaniements et les captures sont sporadiques, surtout quand, de surcroît, la densité est assez faible. Or, il est tout à fait remarquable que la plupart des espèces de haute présence soient aptères, ou ne fassent que rarement usage de leurs ailes.

Ces exemples ne prétendent pas épuiser la question. Ils montrent en tout cas que l'homogénéité ne peut être que difficilement atteinte. Quelques Insectes parviennent pourtant à une notable constance, tel le Forficule *Anisolabis nimbaensis*, dont le nombre d'individus, en prairie d'altitude et en saison sèche, ne varie guère qu'entre 50 et 70 par 25 m².

2° Densité.

L'homogénéité n'est apparente que si la densité (nombre moyen d'individus par unité de surface) est suffisante. Il est bien possible que plusieurs espèces ne soient capturées sporadiquement que parce que leur densité est trop faible. Dans le cadre même du relevé de 25 m², le statut des Insectes de haute présence est assez variable. Quelques-uns sont si abondants que l'on pourrait réduire la surface de prélèvement sans que l'indice en soit affecté : c'est ainsi que, dans l'*Anisolabetum*, 1 m² paraît suffire pour *Margatta nana*, un peu plus pour *Anisolabis nimbaensis*. Il n'en est pas de même pour d'autres, *Cyptocoris lüнди*, *Epilampra pluriramosa* par exemple, pour lesquels 25 m² semblent être une limite minimum à ne pas transgresser.

En général, les espèces de haute présence sont plus riches en individus que les autres, sans que la réciproque soit forcément vraie. Il est difficile de trouver les causes de cette abondance. Elles doivent être multiples : grande prolificité, concurrence réduite, bonne adaptation au milieu ; la nature du stock alimentaire doit intervenir aussi, par sa qualité et surtout par sa quantité, car, à part les Fourmis, les Insectes les plus abondants dans les formations herbacées sont des phytosaprophages qui vivent aux dépens de l'inépuisable couche de débris végétaux recouvrant le sol.

3° Influence des saisons.

La répartition des espèces dans le temps paraît d'un domaine plus accessible que les questions précédentes ; ses incidences sur la valeur de l'indice de présence sont pourtant complexes.

On verra qu'il n'y a pas de faune de saison sèche bien caractérisée à l'étage montagnard du Nimba ; mais, à ce moment, l'activité et le rythme normal des générations peuvent être sérieusement perturbés. Du point de vue qui nous occupe, c'est essentiellement le comportement des espèces durant cette période qui doit être considéré.

La densité et le mode de répartition interviennent seuls, et la saison devient un facteur négligeable, si l'activité et la succession des générations ne sont pas interrompues ou simplement ralenties.

Mais il est fréquent que l'une ou l'autre, ou bien les deux, subissent une interruption. Plusieurs possibilités doivent être envisagées.

— Des adultes passent l'hiver en état de vie ralentie : on les trouve alors en retournant le sol et ils sont réunis à la faune épigée (sauf quand l'hibernation a lieu en profondeur, comme chez *Nectophrynoides occidentalis*). Ici, le mode de développement n'a pas d'importance.

— Il ne subsiste pas, ou peu, d'adultes ; seules des larves ou des nymphes subissent la saison sèche. Dans ce cas, les hétérométaboles, dont les formes jeunes sont généralement faciles à déterminer, continuent d'être notés dans les relevés. En revanche, les holométaboles cessent d'y figurer, leurs larves ne pouvant pas être nommées ; la plupart du temps, la chose est sans gravité, car ces larves font très souvent partie des associations du sol (sauf celles des Lépidoptères).

— Quand des œufs seuls persistent, l'espèce n'est plus décelable et semble disparaître totalement ; c'est un cas extrême, qui semble se rencontrer chez certains Orthoptères.

On remarquera, à ce sujet, que la plupart des espèces de haute présence sont hétérométaboles : sur les 18 que comptent l'*Anisolabetum* et le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, 2 seulement sont holométaboles.

Ainsi, rien qu'en ce qui concerne le facteur temps, l'indice de présence dépend à la fois : du cycle annuel, de la période durant laquelle ont été faits les relevés, mais aussi du type de développement des espèces.

Si nous avons insisté sur les espèces de haute présence c'est, d'abord, pour en dégager les caractères généraux et ne plus avoir à y revenir par la suite, mais surtout parce qu'elles nous montrent, d'une façon très concrète, que la présence résulte de l'interférence de diverses données biologiques et des conditions imposées par la méthode de prélèvement. Celles-ci sont toujours restrictives, et seules atteignent un indice de présence élevé les espèces qui, grâce à certaines particularités de leur structure, de leur comportement et de leur distribution dans le temps et dans l'espace, peuvent échapper à leur influence.

2 - NOTIONS DE FIDÉLITÉ ET D'ESPÈCE CARACTÉRISTIQUE. ENSEMBLES CARACTÉRISTIQUES.

L'indice de présence d'une espèce participant à plusieurs associations peut être à peu près le même dans toutes, ou seulement dans certaines d'entre elles, ou encore varier considérablement suivant le groupement envisagé : les écarts, dans ce dernier cas, peuvent aller de l'absence totale à la valeur maximale de l'indice. On exprime ce fait en disant que l'espèce est plus ou moins fidèle à un groupement déterminé.

La fidélité, tout comme la constance, est une notion synthétique établie sur la présence, mais elle se situe sur un plan supérieur puisqu'elle s'applique non plus aux espèces considérées à l'intérieur d'une association, mais à l'intérieur d'un ensemble d'associations. Grâce à ce critère, nous pouvons définir la morphologie de l'association d'une manière non pas absolue, comme nous avons seulement pu le faire jusqu'ici, mais relative, en la comparant à d'autres groupements et en dégageant ainsi les caractères qu'elle partage avec eux, ou qui l'en distinguent.

Comme ces derniers se ramènent essentiellement, ainsi que nous l'avons vu (v. p. 66), à la composition spécifique des associations, un intérêt tout particulier s'attache aux espèces dites caractéristiques, c'est-à-dire aux espèces qui, en raison de leur fidélité au groupement, le caractérisent par rapport aux autres.

C'est aux phytosociologues de l'Ecole zuricho-montpelliéraine que nous sommes redevables de cette notion. A l'origine, le terme « caractéristique » avait d'ailleurs un sens plus restreint qu'actuellement, et désignait des espèces liées à une seule association. Par la suite, la connaissance des groupements végétaux progressant, on s'est aperçu qu'il y avait très peu d'espèces vraiment caractéristiques, ou qu'elles l'étaient seulement à l'échelle locale. Le concept s'est donc élargi et assoupli, si bien que sont maintenant reconnues comme telles les espèces dont l'indice de présence dans une association est significativement plus élevé que dans une autre.

Celles-ci ne sont pas forcément des constantes, et leur indice de présence peut même être faible dans leur groupement d'élection : c'est ce qui arrive lorsqu'une espèce, aux exigences écologiques strictes, n'est représentée que par quelques populations disséminées.

D'après ce que nous ont montré nos recherches au Nimba, les grandes entomocénoses de forêt et de prairie possèdent peu d'espèces caractéristiques. Le cas s'observe même pour l'*Anisolabetum*, qui pourtant est une association assez spécialisée, mais dont toutes les espèces, y compris les orophiles, peuvent se trouver dans d'autres groupements. En fait, dans ces associations, on peut reconnaître, plutôt que des espèces, des ensembles spécifiques caractéristiques, formés par la combinaison d'espèces appartenant à plusieurs groupes écologiques partagés par diverses associations. Ainsi, le groupe « praticole orophile » se rencontre dans l'*Anisolabetum nimbaensis*, le *Scotinopharetum lamottei* et le *Diatypeto-Apolabetum cristatae*, mais dans le second s'observe aussi, entre autres, un groupe « praticole planitiaire », et dans le troisième un groupe « silvicole », qui n'existent pas dans le premier. En définitive, chaque groupement possède un complexe d'espèces qui lui est propre.

Nous pensons donc qu'il vaut mieux, dans la description d'entomocénoses de ce type, tenir compte d'espèces considérées simultanément et non isolément. Il en est d'ailleurs de même en phytosociologie où, comme le souligne GUINOCHET, « un groupement ne peut être caractérisé que par un ensemble d'espèces », ce qui est tout à fait normal, et même nécessaire, si l'on songe que, quand une espèce est caractéristique, elle l'est presque toujours de façon purement relative et qu'on peut donc l'observer dans diverses autres associations.

Dans les pages qui suivent, la composition de ces ensembles caractéristiques n'est donnée qu'à titre provisoire : cette question se ramène en effet à celle de la présence, dont nous avons évoqué plus haut les difficultés d'appréciation.

III. — SYNECOLOGIE ET BIOLOGIE COLLECTIVE DES GROUPEMENTS

La nature profonde de l'association, ou mieux, de la biocénose, est encore l'objet de controverses : alors que plusieurs auteurs y voient une sorte de superorganisme, d'autres, comme BODENHEIMER (6), repoussent cette conception. Tout en nous tenant à l'écart de cette discussion, qui est un peu une affaire de sentiment et n'engage en rien la réalité de l'association, nous ferons remarquer qu'il est à tout le moins pratique d'assimiler celle-ci à un organisme, et d'en mener l'étude comme s'il s'agissait d'une espèce.

C'est l'attitude qui a été adoptée ici : après la morphologie du groupement, sont envisagées son écologie et sa répartition, puis sa « vie collective », ainsi qu'on le fait d'ordinaire pour les espèces.

A - Remarques sur la synécologie des entomocénoses terrestres.

Dans les entomocénoses terrestres, toutes les espèces ne dépendent pas des mêmes facteurs écologiques, et il est fréquent d'observer des groupements où leurs exigences sont très différentes, sinon opposées. Leur cohabitation est cependant possible grâce à la diversité des conditions régnant dans chaque « niche écologique ».

On conçoit donc que, mis à part le cas exceptionnel des caractéristiques véritables, l'écologie des espèces d'une association et celle de l'association elle-même ne soient nullement superposables. Les déterminismes écologiques dont elles dépendent ne sont d'ailleurs pas exactement du même ordre.

En effet, dans l'espace qu'occupe un individu d'association, la répartition des individus, donc des espèces, obéit à des causes surtout microclimatiques, mais celles-ci peuvent être négligées puisque leur influence s'exerce en quelque sorte « à l'intérieur » de l'individu d'association. Seuls peuvent être alors qualifiés d'écologiques les facteurs qui agissent sur lui de l'extérieur, et qui sont essentiellement d'ordre macroclimatique et écoclimatique.

1° Influence des conditions écoclimatiques.

Par *écoclimat*, on désigne en général les « conditions climatiques d'un certain type de paysage, tel un désert, une forêt, un certain versant » (BODENHEIMER, 6). Ici, le mot a été pris, faute d'un autre terme plus satisfaisant, dans un sens un peu restreint, et s'applique aux caractères thermohygro-métriques des divers types de couverture végétale. Cette notion nous semble importante car nos observations sur les groupements d'Insectes du Nimba nous ont montré qu'il y avait un rapport étroit, non pas tant entre les entomocénoses et les phytocénoses, mais entre les entomocénoses et les formations végétales. A quelques mètres de distance, donc sous un même macroclimat, une prairie abritera une entomocénose très différente de celle qu'on rencontre dans la lisière à hautes herbes voisine.

Comme, dans un pareil cas, les différences de composition entre les groupements ne portent pas seulement sur les espèces phytophages, on doit penser qu'elles sont imputables aux conditions climatiques de chacune des formations-hôtes. On sait en effet que la végétation peut modifier les caractères du climat d'une façon parfois considérable. Si les moyennes thermiques ne changent pas forcément beaucoup, les amplitudes peuvent être très amorties (en forêt par exemple) ou au contraire accentuées (prairie ouverte sur rocher) ; quant à l'humidité, elle restera élevée à l'abri d'une forêt, alors que dans le champ proche elle connaît de nombreuses et brusques variations. On pourra ainsi distinguer des « styles écoclimatiques » différant suivant les couvertures végétales, et résultant de la transformation à leur niveau des conditions macroclimatiques.

2° Influence des conditions macroclimatiques.

Ces dernières jouent aussi un rôle important, comme le montre la distribution des entomocénoses dans le massif du Nimba. On verra ainsi que, à altitudes sensiblement égales, la moitié Nord et la moitié Sud de la chaîne abritent deux associations praticoles différentes : la répartition des pluies n'est pas la même en effet dans ces deux régions, la première ayant une saison sèche beaucoup plus rigoureuse que la seconde. La succession des associations résultant de l'augmentation d'altitude est un phénomène du même ordre.

En définitive, comme on le verra plus loin (v. p. 132), la composition de nos entomocénoses se révèle déterminée à la fois par des facteurs éco- et macroclimatiques, aussi importants les uns que les autres et inséparables.

Cette opinion est fondée sur l'étude de la faune du Nimba et il serait imprudent de l'étendre à d'autres territoires. Il nous semble cependant qu'il en est de même en France, à en juger du moins par la structure et la répartition des groupements de Carabiques que nous avons pu observer ici.

B - Manifestations de la vie collective des groupements.

Si l'on peut concevoir la composition spécifique de l'association comme la résultante, assez accessible à nos méthodes d'investigation, de facteurs internes et surtout externes, il existe aussi d'autres caractères qui ne ressortissent pas à vrai dire à une « morphologie » de l'association, mais reflètent les multiples interactions qui s'exercent en son sein, et dont l'ensemble constitue en quelque sorte une « symphysiologie ». L'étude des phénomènes qui s'y rapportent est difficile, car tout s'y enchevêtre d'une façon souvent aussi inextricable que dans les organismes les plus évolués. D'autre part, sous peine de ne donner qu'une image incomplète et faussée de la réalité, cette étude ne saurait porter sur des associations taxonomiquement limitées, mais sur des zoocénoses complètes ou plus exactement sur des biocénoses.

Dans les chapitres suivants, les indications relatives aux manifestations de la vie collective des groupements ne pourront donc avoir qu'une valeur documentaire et nullement explicative. Elles concerneront quelques aspects de la « physiologie » des associations parmi les plus facilement accessibles à l'observation directe.

1° *Spectre alimentaire.*

Il nous sera possible de définir des groupes d'espèces ayant un régime commun, mais plus difficile de dresser le « spectre alimentaire » des groupements et pratiquement impossible de parler des « cycles alimentaires ».

Les questions relatives aux cycles alimentaires ne peuvent en effet être considérées que dans le cadre de la biocénose et non plus de la simple zoocénose ; de plus, dans un cycle général, s'intègrent souvent des cycles réduits (v. WAUTIER, 37) ; enfin, il est fréquent qu'une partie d'un cycle se déroule dans une autre biocénose (stade de décomposition dans les biocénoses bactériennes). D'un autre côté, il est certain que, pour bien faire, il faudrait tenir compte, dans chaque catégorie alimentaire, du nombre d'individus, de leurs dimensions, des quantités de nourriture qu'ils absorbent, de leur durée de vie, etc., ce qui est évidemment très difficile.

2° *Synusies et strates.*

L'organisation interne de l'association s'exprime aussi dans les notions de synusie et de strate biologique, qui ne sont pas, comme on pourrait parfois le croire à première vue, uniquement descriptives.

La synusie est un ensemble d'individus qui, à l'intérieur de l'association, « dépendent du même facteur stationnel » (RAYNAUD-BEAUVERIE, 25). On peut étendre cette définition aux ensembles d'espèces évoqués plus haut, qui possèdent un régime semblable.

Cette notion de synusie est, notons-le, assez théorique car, en fait, les animaux et les plantes ne dépendent pas d'un seul facteur, si bien que le nombre et la composition des synusies varient suivant le facteur en fonction duquel elles sont définies.

Les strates peuvent être considérées comme des synusies complexes réunissant des synusies élémentaires. C'est ainsi que, dans les associations praticoles du Nimba, on distingue, schématiquement, une strate inférieure, avec un groupe (synusie) d'espèces prédatrices et un autre d'espèces phytosaprophages, et une strate supérieure où un groupe d'espèces phytophages s'ajoute à celui des

prédatrices. On pourrait être tenté d'assimiler chacune de ces strates à une association. En réalité, les strates peuvent avoir entre elles beaucoup plus de rapports de tous ordres que les individus d'association, et il n'y a d'ailleurs pas de frontières faunistiques nettes entre l'une et l'autre (échanges d'espèces, espèces indifférentes) ; de plus, et cet argument paraît décisif, les deux strates n'existent pas séparément, c'est-à-dire que la strate 2 d'une association A ne peut pas se combiner à la strate 1 d'une association B sans changer de composition.

3° *Faciès saisonniers.*

Il faut inclure parmi les manifestations vitales de l'association les changements saisonniers de sa composition spécifique. Les phytosociologues connaissent bien ce phénomène et distinguent, dans un même groupement, des faciès vernal, estival, etc., qui correspondent à une succession de végétation dans la même station.

Des faits identiques s'observent dans les entomocénoses, et nous en verrons quelques exemples plus loin (v. p. 114). Les espèces ne disparaissent pas forcément, mais peuvent passer par un stade de repos, ou changer de groupement ; elles sont alors relayées dans leurs biotopes par d'autres espèces actives à cette saison. L'utilisation du milieu est ainsi assurée au mieux, en fonction de ses conditions écologiques saisonnières et du cycle annuel des espèces. Malgré l'intérêt qu'elle présente, l'étude de la « phénologie » des associations est assez difficile, car elle nécessite des observations portant autant que possible sur plusieurs années.

CHAPITRE VI

Le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*

Les prairies plus ou moins arborées qui s'étendent sur les flancs N, NW et NE du massif, entre 850 et 1300 m environ, sont occupées par le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*, interrompu en quelques points par des affleurements de carapace ferrugineuse ou, aux altitudes inférieures, par de rares massifs de grandes herbes.

Cette association, en raison de sa position intermédiaire entre les groupements des basses régions et l'*Anisolabetum nimbaensis* de l'étage montagnard supérieur, et en raison aussi de sa localisation dans la moitié septentrionale de la chaîne, présente des caractères composites qui en rendent la description et l'analyse parfois délicates.

I. — DESCRIPTION DU GROUPEMENT

1 - TABLEAU (v. p. 82 et 83).

2 - AFFINITÉS PLANITIAIRES DU *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

De tous les groupements praticoles montagnards, le *Pyrgomanteto-Apolabetum* est le plus riche en espèces : 95 Insectes sont mentionnés dans le tableau, alors que 63 seulement sont cités dans le *Scotinopharetum lamottei* et 57 dans l'*Anisolabetum* ; de même, le nombre moyen d'espèces par relevé est plus élevé qu'ailleurs (58/25 m², contre 37/25 m² dans l'*Anisolabetum*). Par là, le *Pyrgomanteto-Apolabetum* se rapproche nettement des groupements planitiaires, où la faune montre une considérable diversité spécifique.

La composition faunistique de l'association nous permet d'ailleurs de faire la même remarque. L'abondance des espèces dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* est due surtout, en effet, à la présence de nombreux Insectes dont le « centre de gravité » se situe dans l'étage inférieur. Citons ici : *Comptosia occidentalis*, *Oxyphilus annulatus*, *Danuria buchölzi*, *Wilwerthia acuminata*, *Trachytettix bufo*, *Cycloptiloides lamottei*, *Pteronemobius massaicus*, *Dymantis plana*, *Edoclina fallax*, *Orthunga guineensis*, *Oncocephalus nimbaensis*, *Harpagochara spinuliceps*, *Schidium* sp., *Polytoxus lamottei*, *Ennius ater*, *Tinna nimbaensis*, *Gardena lamottei*, *Gonocephalum* sp., *Abacetus gagates*, *Paussus latreillei*

| | 130 | 218 | 202 | 250 | 223 | 251 | 219 | 201 |
|--|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Margattea nana</i> Sauss. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Symploce lamotteana</i> Princis | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Miomantis misana</i> G.-T. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Gratidia gracilipes</i> Westw. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Dieuches</i> sp. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pseudobaebius occidentalis</i> Vill. | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pyrgomantis pallida</i> G.-T. | | + | + | + | + | + | + | + |
| Ac. 3 (Tétrigide) | | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Apolabis quadricollis</i> Hincks | + | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Gellia angulicollis</i> Stal. | + | + | + | + | + | | + | + |
| <i>Polididus spinosissimus</i> Stal. | + | | + | + | + | + | + | + |
| <i>Heterotarsus longipennis</i> Chat. | + | + | | + | + | + | + | + |
| <i>Gonocephalum simplex</i> F. | + | + | + | + | | + | + | + |
| <i>Hebardina truncata</i> Princis | + | + | | + | + | + | + | |
| <i>Dymantis plana</i> F. | + | + | + | + | | + | + | + |
| <i>Edoclina fallax</i> Jean. | + | + | | + | | + | + | + |
| Scarab. 1 | + | + | + | | | + | + | + |
| <i>Polyaulacus pallidus</i> Pering. | | + | + | + | | + | + | + |
| Staphyl. 2 | + | + | | | + | + | + | + |
| Homopt. 6 | | + | + | | | + | + | + |
| <i>Orthunga guineensis</i> Vill. | | + | | | + | + | + | + |
| <i>Cryptocoris lüdi</i> F. | + | + | + | + | + | | | |
| <i>Polytoxus villosus</i> Vill. | + | + | | + | | | + | + |
| <i>Oncocephalus nimbaensis</i> Vill. | | + | + | | | + | + | + |
| <i>Aeptus singularis</i> stal. | + | + | + | + | + | | | |
| <i>Cydnides</i> sp. sp. | + | + | | + | + | + | | |
| <i>Neosiopelus fletifer</i> Dej. | | + | | + | | + | + | + |
| <i>Neosiopelus nimbanus</i> Basil. | + | + | | + | | | + | + |
| <i>Danuria bucholzi</i> Gerst. | | + | | | + | | + | + |
| <i>Wilwerthia acuminata</i> Bol. | + | | + | | | | + | + |
| <i>Tristria discoidalis</i> Bol. | | | | + | + | | + | + |
| <i>Cycloptiloides lamottei</i> Chop. | | | + | + | | + | | + |
| <i>Dichelorhinus vittatus</i> Sign. | | | + | | | + | + | + |
| <i>Ptychtus signatus</i> Schout. | | | + | | | + | + | + |
| <i>Scotinophara lamottei</i> Vill. | | | | + | | + | + | + |
| Lyg. 17 | + | + | | | | | + | + |
| <i>Harpagochares spinuliceps</i> Stal. | | | | + | | + | + | + |
| <i>Sastrapada livida</i> Vill. | | | | + | + | | + | + |
| <i>Stenocallida alticola</i> Basil. | | + | + | + | | + | | |
| Elat. 2 | | | + | + | | | + | + |
| Chrysom. 2 | | | + | + | | + | | + |
| <i>Gonocephalum</i> sp. | | + | | | | + | + | + |
| Elat. 1 | + | + | | | | + | + | |
| <i>Compothespis occidentalis</i> Sjöst. | | | | + | | + | + | |
| <i>Oxyphilus annulatus</i> Serv. | | + | + | | | | + | |
| <i>Pteronemobius massaicus</i> Sjöst. | | | | | | + | + | + |
| <i>Arachnocephalus nigrifons</i> Chop. | | + | | + | | + | | |

TABLEAU II. — *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*

| | 130 | 218 | 202 | 250 | 223 | 251 | 219 | 201 |
|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Gryll. 3 | | | + | + | | + | | |
| <i>Neocalauria phrixus</i> Fennah | | + | + | + | | | | |
| <i>Schidium</i> sp. | | | | + | + | | + | |
| <i>Ennius ater</i> Dallas | + | | + | + | | | | |
| <i>Tinna nimbanda</i> Vill. | | + | + | | + | | | |
| <i>Gardena lamottei</i> Vill. | | + | | | + | | | + |
| Hétéro. 4 | | + | + | + | | | | |
| <i>Nabis capsiformis</i> Germ. | | + | + | | | | | + |
| <i>Polytoxus lamottei</i> Vill. | | | + | | + | | | + |
| <i>Abacetus gagates</i> Dej. | | | | | + | + | + | |
| Staphyl. 4 | | | | | | + | + | + |
| Staphyl. 6 | | | | + | | + | | + |
| Coléo. 3 | | | | + | | | + | + |
| <i>Alcidodes albolineatus</i> Boh. | | | | | | + | + | + |
| Coléo. 1 | | | | + | + | | | + |
| <i>Deropeltis</i> sp. | + | | + | | | | | |
| <i>Trachytettix bufo</i> Costa | | | | | | + | + | |
| <i>Rhabdoplea angusticornis</i> Uv. | | | | + | | + | | |
| <i>Pseudomitraria lunda</i> Rehm. | | | | | | | + | + |
| <i>Spathosternum brevipenne</i> Chop. | + | | + | | | | | |
| <i>Paratettix</i> sp. | | + | | | | | + | |
| <i>Homorocoryphus brevipennis</i> Chop. | + | | + | | | | | |
| <i>Conocephalus</i> sp. | | | + | | | | | + |
| <i>Negus asper</i> Jac. | | | + | | | | | + |
| <i>Phytocoris</i> sp. | | | | + | + | | | |
| <i>Thodelmus</i> sp. | | | | + | | | | + |
| <i>Harpagochares monticola</i> Vill. | | | + | | | | | + |
| <i>Thoria zuwanica</i> Schout. | | + | + | | | | | |
| <i>Didymocephalus c. curculio</i> Karsh. | | | + | | | + | | |
| Pentat. 9 | | + | + | | | | | |
| Hétéro. 11 | + | | + | | | | | |
| Hétéro. 13 | + | | + | | | | | |
| Pentat. 4 | | | + | | + | | | |
| <i>Tribelocephala tristis</i> Bred. | + | | + | | | | | |
| Hétéro. 12 | + | | + | | | | | |
| <i>Coranus flavicornis</i> Vill. | | | + | + | | | | |
| Chrysom. 6 | | | | + | | + | | |
| Coléo. 5 | | | | + | + | | | |
| Coléo. 4 | | | | | | + | | + |
| Chrysom. 5 | | | | | | | + | + |
| Elat. 3 | | | | | | | + | + |
| Staphyl. 5 | | + | | + | | | | |
| Staphyl. 7 | | | + | + | | | | |
| Staphyl. 3 | | + | | | | | | + |
| <i>Pleroticus buqueti</i> Dej. | | | | + | | | | + |
| <i>Homalachus vertagoides</i> Laf. | | | | + | | | | + |
| <i>Paussus latreillei</i> Westw. | + | | | | | | + | |
| Espèces trouvées dans un seul relevé : | 15 | 8 | 12 | 8 | 4 | 20 | 4 | 27 |

TABLEAU II. — *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*. (Suite).

etc... L'importance de ce contingent planitiaire, qui représente le quart environ des espèces retenues dans le tableau, contribue à marquer aussi les affinités du *Pyrgomanteto-Apolabetum* avec le peuplement animal des régions inférieures.

Cependant, plusieurs caractères montrent l'originalité du groupement, et dénotent une incontestable influence montagnarde.

3 - CARACTÈRES MONTAGNARDS DU *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

On remarquera en premier lieu que, si les espèces planitiales sont nombreuses, elles ont souvent un indice de présence très faible ; une centaine d'espèces qui n'ont été récoltées que dans un seul relevé et n'ont pas été, pour cette raison, notées dans le tableau, font d'ailleurs partie de ce contingent.

Le fait que plusieurs de ces Insectes aient été trouvés uniquement dans les relevés les moins élevés (n^{os} 201, 219, 251) prouve que cette raréfaction est due à l'établissement des conditions climatiques de l'étage montagnard. En fait, pour reprendre l'heureuse expression de M. LAMOTTE, on assiste, dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, à une « décantation » de la faune, d'où procédera, en partie tout au moins, l'*Anisolabetum* des régions culminales. C'est cette décantation que traduit la sporadicité, donc la faible valeur de l'indice de présence, des espèces planitiales.

Il y a très peu d'espèces orophiles dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*. On ne peut guère citer que *Homorocoryphus brevipennis* et *Spathosternum brevipenne*, capturés tous deux dans les relevés 130 et 201, ainsi que *Stenocallida alticola*, plus fréquent, mais dont l'orophilie laisse quelque doute.

Il se peut que les Insectes orophiles soient un peu plus abondants en saison des pluies (les relevés ont été effectués en saison sèche et en saison de transition) mais il est certain que, à ce point de vue, le *Pyrgomanteto-Apolabetum* reste défavorisé par rapport au groupement homologue du Nimba méridional, le *Scotinopharetum lamottei* (v. p. 96).

La comparaison des deux groupements est d'ailleurs très instructive. L'existence de nombreuses espèces orophiles dans le *Scotinopharetum* (*Anisolabis nimbaensis*, *Epilampra pluriramosa*, *Diatypus leonensis*, *Onotokiba guineensis*, *Pteronemobius albolineatus*, etc.) apparaît en effet liée à l'atténuation de la saison sèche dans le S du massif. Celle-ci est au contraire longue et rigoureuse dans le domaine du *Pyrgomanteto-Apolabetum* ; comme l'abaissement des températures n'est pas encore suffisant pour compenser ce facteur défavorable (7), les conditions climatiques nécessaires au développement normal d'une faune montagnarde ne sont pas réalisées, ou seulement en partie. C'est ce qui explique, semble-t-il, la rareté des espèces orophiles dans le groupement.

4 - LES ESPÈCES PRÉFÉRANTES.

L'aspect le plus original du *Pyrgomanteto-Apolabetum* réside toutefois dans la présence de plusieurs espèces qui, tout en étant originaires de la plaine, ont leur plus grande fréquence entre 800 et 1200-1300 m. Ce sont *Pyrgomantis pallida*, *Apolabis quadricollis*, *Pseudobaebius occidentalis*, *Polididus spinosissimus* et *Heterotarsus longipennis*, tous à peu près constants dans les relevés.

(7) L'*Anisolabetum* du Camp I et de la retombée N du Mont Sempéré subit une saison sèche aussi marquée, mais l'augmentation d'altitude, donc l'abaissement général des températures, doit en atténuer les effets, ce qui permet l'existence des espèces orophiles tout en éliminant les espèces planitiales.

Pendant la saison des pluies, où les précipitations sont partout abondantes, la température reste le seul caractère écologique distinctif entre les deux groupements.

Apolabis quadricollis est un Forficule aisément reconnaissable à sa petite taille, à sa teinte d'un brun très clair, tirant sur le roux ou l'acajou, ainsi qu'à l'absence de caractères sexuels secondaires autres que la forme des pinces. Comme ses congénères, il vit dans le sol ou, plus souvent, sous les pierres, mais se rencontre dans des stations qui peuvent subir une forte dessiccation durant la saison sèche : prairies à sol caillouteux, affleurements de carapace, pentes rocailleuses, etc... Il ne s'agit pas là de xérophilie véritable, mais plutôt de tolérance à la sécheresse, car il arrive que les mêmes biotopes soient très humides, sinon mouilleux, en saison des pluies.

C'est un Insecte très abondant entre 800 et 1300 m environ (souvent une trentaine sur 25 m²). En revanche, il est si rare en plaine que, pendant un temps, nous l'avons considéré comme une espèce orophile ; la découverte de 2 individus dans une prairie située à 540 m d'altitude près du Niomouya, ainsi que la lecture de relevés manuscrits de R. ROY, où il semble cité, nous a conduit à revenir sur notre première opinion. A haute altitude, *Apolabis quadricollis* est aussi fort rare : au Camp I, à 1600 m, nous n'en avons récolté que 3 ex. durant tout notre séjour (8), contre environ 650 *Anisolabis nimbaensis* ! Notons enfin qu'il est assez commun dans le *Scotinopharetum* du Camp des Cyatheas, c'est-à-dire encore dans l'étage montagnard inférieur.

Pyrgomantis pallida est une Mante de petite taille qui chasse à l'affût surtout sur les herbes sèches, où sa teinte terne et son curieux aspect bacilliforme la rendent parfois difficile à repérer. Assez commune en plaine, surtout dans les formations herbacées basses, elle devient plus abondante sur la retombée N de la chaîne et sur le Plateau de Zougouépo, entre 700 et 1400 m d'altitude ; à 1600 m, les captures sont très rares (3 ex. au Pierré-Richaud, d'après ROY). Dans l'étage montagnard inférieur, nous la connaissons seulement du *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

Le Réduvide *Pseudobaebius occidentalis* a à peu près le même comportement que *Pyrgomantis pallida* mais se tient plutôt à la base des touffes, ou même sur le sol, dans les débris de Graminées. Lui aussi est commun dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* mais manque dans le *Scotinopharetum*.

Polididus spinosissimus, un autre Réduvide, (*Stenopodinae*), est un peu plus répandu dans l'étage montagnard : trouvé dans 2 relevés du *Scotinopharetum*, il a été capturé une fois dans l'*Anisolabetum*.

Heterotarsus longipennis, enfin, est souvent abondant sur le sol, dans la couche de débris, où il vit en compagnie d'autres Ténébrionides. Sa répartition est identique à celle de *Polididus spinosissimus*, mais sa préférence pour le *Pyrgomanteto-Apolabetum* semble moins marquée.

Lorsque l'association sera mieux connue, on pourra probablement ajouter encore plusieurs espèces à cet ensemble. *Ennius ater*, *Polytoxus lamottei*, *Harpagocharis spinuliceps*, *Stenocallida alticola*, par exemple, doivent être dans le même cas que les Insectes précités, mais leur indice de présence est trop faible pour qu'on puisse être totalement affirmatif.

Les espèces dont il vient d'être question sont donc des « espèces préférantes » de l'étage montagnard inférieur et, d'une façon plus précise, du *Pyrgomanteto-Apolabetum* (on verra en effet que, à la même altitude, dans le *Scotinopharetum*, il existe aussi des espèces préférantes, mais différentes). Bien que ces espèces soient d'origine planitiaire, leur plus grande abondance dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* dénote les affinités montagnardes de ce groupement, car elle est consécutive à une diminution de la concurrence, due elle-même à l'augmentation d'altitude (voir chap. III). Leur amplitude écologique, un peu supérieure à celle des autres espèces planitiales, n'est quand même pas suffisante pour leur permettre de garder la même vitalité dans tout l'étage ; passés 1300-1400 m, elles se raréfient rapidement et ne se mêlent plus qu'accidentellement aux espèces de l'*Anisolabetum*.

(8) 1 ex. le 21-III-57, 1 ex. le 5-IV-57 et 1 autre le 23-V-57.

5 - LES ESPÈCES PRATICOLES INDIFFÉRENTES.

Par leurs caractères propres, les différents contingents qui viennent d'être passés en revue confèrent au *Pyrgomanteto-Apolabetum* une physionomie sinon franchement montagnarde, tout au moins bien différente de celle des groupements de plaine. Toutefois, aux espèces planitiales, orophiles et préférantes, dont la distribution est nettement influencée par l'altitude et la nature du biotope, il faut ajouter un fonds praticole euryécique constitué d'espèces qui prospèrent dans tous les milieux herbacés, aussi bien en plaine qu'en montagne, et qui, de ce fait, n'ont guère d'intérêt pour la définition des associations. Ce sont par exemple, *Margattea nana*, *Miomantis misana*, *Symploce lamotteana*, *Gratidia gracilipes*, *Dieuches* sp., Ac. 3, *Gellia angulicollis*, *Hebardina truncata*, *Neocalauria phrixus*, *Negus asper*, *Cyptocoris lündi*, *Aeptus singularis*, *Polytoxus villosus*, *Ptychtus signatus*, *Sastrapada livida*, *Nabis capsiformis*, *Phytocoris* sp., *Neosiopelus fletifer* et *nimbanus*, Elat. 1, *Pleroticus buqueti*, etc..., qui peuvent parfois, dans d'autres groupements, jouer le rôle d'espèces préférantes.

6 - ESPÈCES DE HAUTE PRÉSENCE.

Nous avons déjà examiné le cas de plusieurs d'entre elles : *Pyrgomantis pallida*, *Apolabis quadricollis*, *Pseudobaebius occidentalis*, *Polididus spinosissimus* et *Heterotarsus longipennis*. Les autres sont des espèces indifférentes et nous aurons l'occasion de les retrouver dans d'autres groupements, parfois sous la même rubrique : *Margattea nana*, *Miomantis misana*, *Gratidia gracilipes*, *Dieuches* sp., *Gellia angulicollis*, Ac. 3, *Symploce lamotteana*, *Gonocephalum simplex*.

Les Blattes *Margattea nana* et *Symploce lamotteana*, le Ténébrionide *Gonocephalum simplex* et un Tétrigide indéterminé, Ac. 3, sont des phytosaprophages qui vivent dans la couche de débris recouvrant le sol. *Gonocephalum simplex* et Ac. 3 sont moins communs dans l'*Anisolabetum* et semblent manquer dans le *Scotinopharetum*, comme d'ailleurs *Symploce lamotteana*.

Les Hétéroptères *Gellia angulicollis* et *Dieuches* sp. se nourrissent sûrement de la sève des Graminées, qu'ils doivent piquer au collet, car on les trouve plutôt au niveau du sol.

Au contraire, *Gratidia gracilipes*, un Phasme, vit sur les herbes, auxquelles il est parfaitement adapté par sa forme et sa couleur.

Le seul prédateur, parmi les espèces ubiquistes, est *Miomantis misana*, Mante très commune partout dans les milieux herbacés.

7 - ENSEMBLE CARACTÉRISTIQUE.

Pas plus que dans les autres entomocénoses montagnardes, il ne semble y avoir, dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, de véritables espèces caractéristiques. C'est ainsi que la présence de *Pyrgomantis pallida* ou d'*Apolabis quadricollis* dans un relevé n'autorise nullement à l'attribuer à l'association qui nous occupe.

En revanche, il est facile de définir une combinaison d'espèces caractéristique du groupement et comprenant *Polididus spinosissimus*, *Pseudobaebius occidentalis*, *Heterotarsus longipennis* ainsi que *Pyrgomantis pallida* et *Apolabis quadricollis*. On peut y ajouter une série d'espèces moins constantes, et qui ne se rencontrent pas toujours simultanément dans les relevés, mais qui sont tout aussi significatives : *Harpagochares spinuliceps*, *Ennius ater*, divers Emésides, *Stenocallida alticola*, *Paussus latreillei*, *Polytoxus lamottei*, etc...

II. — REPARTITION ET SYNECOLOGIE DU *PYRGOMANTETO-APOLABETUM QUADRICOLLIS*

Le *Pyrgomanteto-Apolabetum* est l'association praticole de l'étage montagnard inférieur dans le Nimba septentrional. Nous l'avons observé sur la crête entre le Zougoué et le Gba, sur le Plateau de Zougouépo, où le groupement est particulièrement bien développé, et sur la retombée N du Mont Pierré-Richaud ; d'après les relevés de Roy, il doit exister aussi sur le flanc oriental de la chaîne (Piste de Gbié) ; enfin, on le retrouve sûrement aux environs du Mont Leclere et sur le Mont des Génies.

Dans toutes ces localités, le *Pyrgomanteto-Apolabetum* s'étend entre 900 m et 1200-1300 m d'altitude ; il semble cependant monter encore plus haut dans la région du Pierré-Richaud.

Les conditions climatiques qui règnent sur ce domaine sont assez peu connues.

Les moyennes thermométriques annuelles doivent se situer, suivant les points, entre 21° et 23° C. Quant aux autres caractères du climat, ils paraissent être, dans l'ensemble, intermédiaires entre ceux de Ziéla et ceux du Camp I, analysés précédemment (chap. II).

A part le décalage des courbes thermiques vers le bas, résultant de l'augmentation d'altitude, il est certain que la principale différence climatique avec la plaine réside dans la plus grande rigueur de la saison sèche. Pendant notre séjour, nous n'avons pas observé de pluie entre la deuxième quinzaine de Décembre et la mi-Février, et les brouillards ont été rares. La carapace ferrugineuse, partout subaffleurate, contribue à accroître la xéricité du milieu en cette saison. Les conditions d'humidité sont alors à peu près les mêmes que dans les régions supérieures, mais les températures restent plus élevées.

La formation végétale qui abrite le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, d'aspect assez constant, correspond à la sous-association à *Loudetia arundinacea* de l'*Eriosemeto-Loudetietum kagerensis* Schnell (v. p. 50). C'est une prairie surtout graminéenne, haute en général d'une cinquantaine de cm, et plus riche en espèces que la prairie d'altitude typique.

La densité de la végétation dépend beaucoup de l'épaisseur du sol, qui surmonte presque toujours une dalle ou une croûte ferrugineuse.

Sur certains niveaux tabulaires (relevés n^{os} 201, 219 et 251), dans d'anciennes zones tourbeuses évoluées (n^o 250), ou encore dans les dépressions, le sol est épais d'une trentaine de cm au plus, jaune rougeâtre dans le premier cas, noir et fin dans les deux autres, et porte une végétation assez vigoureuse où dominent les Graminées en grosses touffes.

Fréquemment, la terre meuble a été emportée par l'érosion superficielle, si bien que la carapace peut affleurer.

Si sa surface est inclinée ou simplement ondulée, le tapis graminéen s'éclaircit, laissant voir en maints endroits le niveau durci à nu ; ceci s'observe souvent sur le Plateau de Zougouépo, moulé sur une cuirasse allochtone, mais aussi sur les cuirasses de substitution, en pente très raide, de l'arête du Pierré-Richaud.

Lorsque la surface de la carapace est horizontale et qu'il n'y a pas d'écoulement, il s'installe généralement un petit marécage à Cypéracées retenant quelques cm d'eau en hivernage. Le *Pyrgomanteto-Apolabetum* laisse alors la place à un groupement de rivage, assez peu différencié en raison de son caractère temporaire, où l'on rencontre plusieurs espèces d'*Abacetus* (Col. Carab.).

Dans les deux cas, on a affaire à des milieux très xériques en saison sèche.

A sa partie inférieure, jusque vers 1000 m au maximum, le *Pyrgomanteto-Apolabetum* peut être aussi interrompu par des massifs de hautes herbes, représentant des avant-postes des lisières à *Setaria* : leur peuplement, très individualisé, correspond à une variante appauvrie de l'*Hexagonieto-Mallopelmetum linearis* (v. p. 119).

A la strate herbacée se superpose la plupart du temps une strate arborescente ou arbustive, trop peu dense pour avoir une influence biologique. L'essence la plus répandue est le *Syzygium guineense* var. *macrocarpum*, petit arbre au tronc tortueux et au feuillage un peu coriace. Ces *Syzygium*, par leur allure, leur taille et surtout leur répartition assez régulière, évoquent un peu un paysage de verger.

En résumé, le *Pyrgomanteto-Apolabetum* est une association liée aux conditions écoclimatiques des prairies, définies par l'existence d'écartes thermiques et hygrométriques bien marqués. Du point de vue climatique, le groupement se distingue des autres entomocénoses montagnardes par sa thermophilie relative et son adaptation à une saison sèche rigoureuse, plus chaude que dans les régions culminales.

III. — ASPECTS DE LA BIOLOGIE COLLECTIVE DU GROUPEMENT

Nos recherches ayant porté essentiellement sur les Insectes, il ne nous sera pas possible, dans ce travail, d'aborder la « physiologie globale » des groupements. En restant sur un terrain purement descriptif, nous nous contenterons de définir des ensembles d'espèces ayant un comportement semblable, soit qu'elles occupent les mêmes niches écologiques, soit qu'elles aient le même régime alimentaire, soit encore qu'elles aient un cycle annuel identique.

A - Stratification et régime des espèces. Caractères morphologiques en rapport avec le comportement.

Comme dans tous les groupements praticoles, on peut reconnaître deux grandes strates biologiques : l'une comprend les espèces qui vivent surtout sur les herbes, l'autre celles qui vivent sur le sol ou dans ses dépendances. Cette distinction est évidemment très schématique, car il y a des rapports étroits entre les deux strates, et si certaines espèces sont confinées à l'une ou à l'autre, il en est aussi qui se rencontrent indifféremment dans les herbes et sur le sol.

Dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, si l'on considère uniquement le nombre des espèces qui en font partie, strate supérieure et strate inférieure sont d'égale importance (36-38 dans l'une et l'autre, tout au moins pour les espèces de fréquence appréciable) mais en réalité le peuplement de la strate inférieure est beaucoup plus dense.

1 - LA STRATE INFÉRIEURE.

Elle comprend essentiellement des phytosaprophages et des prédateurs en proportions à peu près égales. Là encore, l'équilibre n'est qu'apparent et masque une forte inégalité des effectifs. Chez les phytosaprophages en effet, les individus sont toujours nombreux, en particulier chez les Blattes (*Hebardina truncata*, et surtout *Margattea nana* ainsi que *Symploce lamotteana*) et, à un moindre titre, chez les Forficules (*Apolabis quadricollis*), les Ténébrionides (*Heterotarsus longipennis*, *Gonocephalum* sp. et *simplex*), les Tétrigides (Ac. 3, *Paratettix* sp., *Pseudomittraria lunda*), les Gryllides (*Cycloptiloides lamottei*, *Pteronemobius massaicus*, *Arachnocephalus nigrifrons*), etc...

Les prédateurs se recrutent chez les Carabiques pour la plus grande partie, avec une demi-douzaine d'espèces communes (*Polyaulacus pallidus*, *Neosiopeplus fletifer* et *nimbanus*, *Abacetus gagates*, *Stenocallida alticola*, etc.), la plus fréquente étant la première, la plus abondante la seconde. *Homalchnus vertagoides* et *Pleroticus buqueti* sont plutôt sporadiques. Nous trouvons encore des prédateurs parmi les Staphylinins, représentés surtout par des *Paederus*, parmi les Hétero-ptères: *Didymocephalus curculio*, *Tribelocephala tristis* et surtout *Edoclina fallax*, petite Réduve très commune dans les régions inférieures et remarquable par la coutume qu'ont les larves de se recouvrir de reliefs alimentaires (cadavres de petits Insectes et particulièrement de Fourmis) mêlés de particules inorganiques (grains de sable ou de latérite, parfois de plâtre aux abords des habitations). Chez les Mantès enfin, le curieux *Oxypilus annulatus*, qui vit sur le sol, semble préférer les affleurements de carapace et en général les endroits secs; *Miomantis misana* est à peu près indifférente à la strate et se rencontre aussi bien sur le sol que sur les herbes.

Tous ces Insectes, en compagnie d'Opilions, d'Araignées et de Chilopodes, trouvent le « gîte et le couvert » dans le feutrage de débris végétaux qui recouvre le sol et constitue un facteur écologique important, tout à fait caractéristique des prairies du Nimba. Ce feutrage est formé par les feuilles périphériques des touffes de Graminées qui, mortes, se détachent et s'accumulent en un tapis épais de quelques cm.

Plusieurs espèces de la strate inférieure sont susceptibles de se blottir sous les pierres ou de s'enfoncer dans le sol, à une dizaine ou une quinzaine de cm de profondeur; suivant les cas, cet enfouissement est une réponse à la sécheresse et s'observe alors régulièrement en Décembre, Janvier et Février, ou correspond à la phase d'inactivité du cycle nyctéméral. En revanche, Blattes et Orthoptères ne pénètrent jamais dans le sol, pas plus que les Hétero-ptères prédateurs.

Les phytosaprophages sont d'autre part très généralement aptères, au moins dans un sexe, ou ne paraissent pas faire usage de leurs ailes, tandis que les prédateurs sont ailés pour la plupart, y compris les Carabiques qui, en plaine, viennent souvent à la lampe U.-V. En outre, il est intéressant de remarquer que les populations semblent être d'autant plus abondantes que les capacités de vol sont plus réduites (*Apolabis*, Blattes).

Pas plus chez les phytosaprophages que chez les prédateurs on n'observe de caractère morphologique en rapport avec le comportement, peut-être parce que les espèces de cette strate ont surtout une activité nocturne.

Il n'y a pas de limite absolue entre les deux strates, qui peuvent échanger des espèces: *Symploce lamotteana*, par exemple, grimpe parfois sur les herbes, tandis que divers prédateurs et phytophages de la strate supérieure se déplacent et se nourrissent sur le sol (*Stenopodinae* en particulier).

Plusieurs Insectes paraissent d'autre part avoir un mode de vie mixte, tels les Hétero-ptères *Gellia angulicollis*, *Dymantis plana*, *Ennius ater*, *Cyptocoris lüнди*, *Aeptus singularis*, *Scotinophara lamottei*, *Thoria zuwanica*, qui s'observent uniquement au sol pendant la journée, mais montent probablement sur les herbes durant la nuit; ces Insectes sont caractérisés par leur teinte terne ou sombre, leurs téguments mats et très sclérifiés. *Cyptocoris lüнди* et *Aeptus singularis*, franchement terricoles, sont aptères.

Le cas des Cydnides, communs dans le groupement, est particulier car ils vivent enfouis dans la terre durant la journée; nous ne connaissons pas leur comportement nocturne, mais ils volent en grand nombre à la tombée du jour, après le coucher du soleil, et viennent nombreux à la lampe U.-V.

2 - LA STRATE SUPÉRIEURE.

La strate supérieure réunit, en proportions à peu près égales, des espèces prédatrices et des espèces phytophages, qui tiennent la place des phytosaprophages de la strate inférieure. Ici toutefois, les premières semblent numériquement dominantes.

Les phytophages sont représentés par des Acridiens (*Wilwerthia acuminata*, *Tristria discoidalis*, *Rhabdoplea angusticornis*, *Spathosternum brevipenne*), des Homoptères (Hom. 6, *Neocalauria phrixus*, *Negus asper* et de nombreuses petites espèces peu fréquentes), divers Hétéroptères (Coréides, Lygéïdes), ainsi que quelques Coléoptères *Phytophagoidea* et un Phasmoptère commun dans les milieux herbacés, *Gratidia gracilipes*.

En ce qui concerne les Acridiens et les Homoptères, il est nécessaire de souligner que la méthode de récolte utilisée ne donne qu'une idée lointaine du peuplement, même si l'on ne tient pas compte des effectifs par espèce ; c'est là l'origine probable de l'apparente supériorité numérique des prédateurs.

Parmi ces derniers, on note de nombreuses espèces d'*Emesinae* (*Orthunga guineensis*, *Schidium* sp., *Tinna nimba*, *Gardena lamottei*) et de *Stenopodinae* (*Pseudobaebius occidentalis*, *Polididus spinosissimus*, *Onccephalus nimbaensis*, *Harpagochares spinuliceps* et *monticola*, *Sastrapada livida*, *Thodelmus* sp.), et d'autres Réduvides encore (*Polytoxus lamottei* et *villosus*, *Coranus flavicornis*, *Nabis capsiformis*). Quatre Mantides complètent cet ensemble : *Miomantis misana*, *Danuria buchölzi*, *Compsotherpis occidentalis* et *Pyrgomantis pallida*.

La faune de la strate supérieure est, en général, lucicole, et ceci l'oppose à celle de la strate inférieure. La vie dans les herbes paraît cependant peu animée, surtout si on la compare à celle des clairières ou même des savanes à hautes herbes. Les phytophages, qui se nourrissent surtout de Graminées, n'ont pas à effectuer de déplacements importants pour trouver leur nourriture. Quant aux prédateurs, ils chassent presque tous à l'affût et ne présentent, de ce fait, qu'une activité réduite.

Ces aspects du comportement sont peut-être à rapprocher de l'existence, chez la plupart des Insectes de la strate supérieure, de très nets caractères « d'adaptation » à la vie sur les Graminées. Beaucoup d'entre eux montrent en effet un allongement de l'ensemble du corps, et souvent des appendices, accompagné d'une coloration toujours terne, grise, jaunâtre, verdâtre ou brunâtre, en accord avec la teinte générale de la prairie.

Homotypie et homochromie affectent aussi bien des espèces phytophages que des espèces prédatrices, mais sont particulièrement poussées chez les *Emesinae* et les *Stenopodinae*. Les premiers, grâce à leur allure filiforme, sont difficilement identifiables parmi les feuilles de Graminées. Chez les seconds, l'allongement, pour n'être pas aussi poussé, n'en aboutit pas moins à une excellente imitation de fragment de chaume, surtout réussie chez les larves.

Les Mantes *Pyrgomantis pallida*, *Danuria buchölzi* et *Compsotherpis occidentalis* présentent, elles aussi, un aspect bacilliforme. Le comportement des trois espèces est semblable : on les voit parfois se déplacer sur les herbes, mais elles passent la plus grande partie de la journée immobiles sur une feuille, agrippées des quatre pattes postérieures, les antérieures souvent tendues chez *Danuria buchölzi* et *Compsotherpis occidentalis*, dans l'attente des Insectes de passage. L'aspect de *Miomantis misana* est plus banal, mais on doit noter que c'est une espèce mobile, qui chasse « à courre » plutôt qu'à l'affût.

Chez les phytophages, les exemples d'homotypie sont plus rares. Le plus remarquable est évidemment fourni par un Phasme, *Gratidia gracilipes*.

Les petites espèces d'Homoptères (Hom. 6, *Neocalauria phrixus*) et parfois d'Hétéroptères (Hétéro. 12) ont plutôt tendance à imiter des graines ou des glumes de Graminées : c'est le cas en particulier de Hom. 6, au corps étroit, longuement atténué aux deux extrémités, de teinte jaune fauve, qui est très abondant sur les herbes.

Quant aux Acridiens, ils sont surtout homochromes. Chez certains, toutefois, le corps s'étire et devient plus ou moins cylindrique ; cette disposition, esquissée chez *Wilwerthia acuminata*, est poussée au maximum chez les *Cannula* et *Mesopsis*, qui s'observent assez fréquemment dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*. Il est remarquable que ces espèces homotypiques aient une activité beaucoup plus réduite que les Criquets d'aspect banal.

3 - RÉSUMÉ DES CARACTÈRES DISTINCTIFS DES DEUX STRATES.

Bien qu'il n'y ait pas de frontière écologique tranchée entre les deux strates, on voit que le peuplement de chacune d'elles est constitué d'espèces différant souvent par leur éthologie ainsi que par diverses particularités morphologiques. Les principaux caractères distinctifs (ils souffrent évidemment de nombreuses exceptions) sont résumés dans le tableau ci-dessous :

| <i>Strate inférieure</i> | <i>Strate supérieure</i> |
|--|---|
| — Espèces surtout lucifuges. | — Espèces surtout lucicoles. |
| — Consommateurs primaires : phytosaprophages caractérisés par : | — Consommateurs primaires : phytophages caractérisés par : |
| - des populations abondantes ; | - des populations assez peu abondantes ; |
| - brachy- ou aptérisme fréquent. | - nombreuses espèces ailées. |
| — Ni homotypie ni homochromie. | — Homotypie et homochromie fréquentes. |

TABLEAU III. — Caractères distinctifs des deux strates du *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*.

B - Modifications saisonnières du groupement.

Le cycle annuel du *Pyrgomanteto-Apolabetum* est pratiquement inconnu. On manque en particulier de relevés provenant du plein hivernage. Dans leurs grandes lignes, les phénomènes doivent être les mêmes que dans l'*Anisolabetum*. Il semble toutefois que la période sèche ait des effets un peu moins marqués que dans ce dernier groupement, et qu'elle affecte plus les Insectes de la strate inférieure que ceux de la strate supérieure. Dans les deux strates, le maximum de diversité spécifique s'observe aux premières pluies.

CHAPITRE VII

Le *Scotinopharetum lamottei*

Comme le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*, le *Scotinopharetum lamottei* est une association propre aux moyennes altitudes, mais son domaine se situe plus au Sud, sur le flanc occidental du Mont Richard-Molard et sur la Crête de Nion. Par sa moins grande richesse faunistique, et surtout par la présence de nombreuses espèces orophiles, ce groupement se rapproche beaucoup plus de l'*Anisolabetum nimbaensis* que du *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

I. — DESCRIPTION DU GROUPEMENT

1 - TABLEAU (voir p. 94).

2 - IMPORTANCE RELATIVE DES CONTINGENTS EURYÉCIQUE ET PLANITIAIRE.

Un tiers environ des espèces du tableau doivent être considérées comme euryéciques ; c'est le cas de *Hebardina truncata*, *Miomantis misana*, *Margattea nana*, *Gratidia gracilipes*, Lyg. 17, *Polytoxus villosus*, *Dieuches* sp., *Pachybrachius* sp., *Cyptocoris lündi*, *Aeptus singularis*, *Sastrapada livida*, *Gellia angulicollis*, *Nabis capsiformis*, Elat. 1, *Neosiopelus fletifer* et *nimbanus*, *Pleroticus buqueti*, *Arachnocephalus nigrifrons*, espèces qui se rencontrent partout dans les milieux herbacés.

La composition de cet ensemble est à peu près la même que dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*. La place tenue par les espèces euryéciques dans le *Scotinopharetum* est toutefois plus importante que dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* car les espèces planitiales, qui sont nombreuses dans ce dernier groupement, sont rares ici. On relève seulement la présence de *Apolabis quadricollis*, *Didymocephalus curculio*, *Oncocephalus nimbaensis*, *Polididus spinosissimus*, *Gardena lamottei* et *Heterotarsus longipennis*, alors que *Pyrgomantis pallida*, *Pseudobaebius occidentalis*, *Polytoxus lamottei*, *Harpagochares spinuliceps*, *Danuria buchölzi*, *Compsothespis occidentalis*, *Trachytettix bufo*, *Tinna nimbaana*, pour ne citer qu'eux, paraissent manquer.

Les conditions climatiques du Nimba méridional ne doivent pas être la cause, tout au moins directe, de cet amenuisement du contingent planitiaire. Le domaine du *Scotinopharetum* est certes plus arrosé que celui du *Pyrgomanteto-Apolabetum*, et nous aurons à y revenir, mais ce facteur n'est sûrement pas défavorable aux espèces de plaine et ne saurait expliquer leur raréfaction dans le groupement. Quant aux températures, elles doivent être sensiblement identiques au niveau des deux associations.

| | 203 | 225 | 226 | 230 | 236 | 258 | 259 |
|--|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Margattea nana</i> Sauss. | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Epilampra pluriramosa</i> Karny | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Miomantis misana</i> G.-T. | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pseudomitriaria lunda</i> Rehm. | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Scotinophara lamottei</i> Vill. | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Gratidia gracilipes</i> Westw. | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Pteronemobius albolineatus</i> Chop. | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Odontomelus</i> af. <i>subtusminiatus</i> Ram. | | | + | + | + | + | + |
| <i>Anisolabis nimbaensis</i> Hincks | + | + | + | + | + | + | + |
| Staphyl. 1 | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Maracnopsis dubia</i> Vill. | + | + | + | + | + | + | + |
| Cydnide 1 | + | + | + | + | + | + | + |
| Hétéro. 2 | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Diatypus leonensis</i> Basil. | | + | + | + | + | + | |
| <i>Craspedophorus erichsoni</i> Hop. | + | + | + | + | + | + | |
| <i>Polytoxus walhbergi</i> Stal. | | | + | + | + | + | + |
| <i>Dieuches</i> sp. | + | | + | + | + | + | + |
| <i>Thoria rotundata</i> Vill. | | + | + | + | + | | + |
| <i>Rhinocoris hutsebeauti</i> Schout. | + | + | + | + | + | | |
| <i>Onotokiba guineensis</i> Basil. | | + | + | | + | + | |
| Elat. 1 | + | | + | + | | + | |
| <i>Pachybrachius</i> sp. | + | + | + | + | | | |
| Pentat. 10 | + | | + | + | | + | |
| <i>Oncocephalus nimbaensis</i> Vill. | | + | + | + | | | + |
| <i>Arachnocephalus nigrifrons</i> Chop | | + | + | | | | + |
| <i>Neosiopelus fletifer</i> Dej. | | | + | | + | + | |
| <i>Pleroticus buqueti</i> Dej. | + | + | | | + | | |
| <i>Heterotarsus longipennis</i> Chat. | | | | | + | + | + |
| Chrysom. 1 | + | | + | | | + | |
| Staphyl. 2 | | | + | | | + | + |
| <i>Cryptocoris lindi</i> F. | | | | | + | + | + |
| <i>Aeptus singularis</i> Stal. | | | | | + | + | + |
| <i>Didymocephalus c. curculio</i> Karsh | + | | + | + | | | |
| <i>Sastrapada livida</i> Vill. | | | | | + | + | + |
| Pentat. 5 | | | | | + | + | + |
| <i>Clovia patruelis</i> Stal. (?) | + | + | + | | | | |
| <i>Apolabis quadricollis</i> Hincks | | | | | + | + | |
| <i>Isolabis</i> sp. | + | | + | | | | |
| <i>Egadroma columbinum</i> Er. | | | + | + | | | |
| <i>Egadroma lamottei</i> Basil. | | | | | + | + | |
| <i>Abacetus</i> sp. | + | + | | | | | |
| Scarab. 2 | | | | | | + | + |
| Coléo. 2 | | + | | | | | + |
| Chrysom. 3 | + | + | | | | | |
| Staphyl. 4 | | | + | | | | + |
| Staphyl. 8 | | | + | | | | + |
| <i>Clovia pseudoproliza</i> Lall. | | | | | | + | + |
| <i>Poophilus costalis</i> Walk. | + | + | | | | | |
| Homopt. 6 | | | | | + | + | |
| <i>Negus asper</i> Jac. | + | + | | | | | |
| <i>Hebardina truncata</i> Princis | + | | | | | | |
| <i>Cophogryllus royi</i> Chop. | | | | | | + | |
| <i>Hystrihopus nimbanus</i> Basil. | | + | | | | | |
| <i>Neosiopelus nimbanus</i> Basil. | | | + | | | | |
| <i>Neocalauria phrixus</i> Fennah | | | | | | + | |
| Autres espèces trouvées dans un seul relevé : | 18 | 5 | 10 | 14 | 3 | 8 | 12 |

TABLEAU IV. — *Scotinopharetum lamottei*.

Il faut plutôt incriminer, semble-t-il, l'isolement dans lequel se trouvent les formations herbacées qui abritent le *Scotinopharetum*.

Dans le Nord de la chaîne, les espèces planitiaires et indifférentes, même aptères, peuvent se répandre facilement sur les pentes grâce aux couloirs de prairie qui descendent, par endroits, jusqu'en plaine.

Ce n'est nullement le cas dans le Nimba méridional, où la forêt occupe un domaine beaucoup plus vaste. Aux environs du Camp des Cyatheas, sur le flanc W du Mont Richard-Molard, elle isole, sauf vers le haut, les langues de prairie qui, descendant de la crête principale, s'insinuent entre les thalwegs du haut Yâ et de ses affluents. Vers l'Ouest, un manteau continu de forêt vierge, large de 4 km au minimum, les sépare des savanes de plaine ; les prairies de moyenne altitude qui couvrent le flanc méridional du Mont Leclerc sont encore moins accessibles en raison de l'obstacle présenté par l'immense bassin forestier du Cavally, où la forêt remonte parfois jusqu'à 1600 m sur les pentes.

L'isolement maximum est atteint par la prairie de la Crête de Nion, puisqu'elle se situe, du moins actuellement, dans une clairière de la forêt montagnarde.

Les prairies du *Scotinopharetum* sont donc accessibles seulement aux espèces ailées capables de franchir de grandes étendues forestières. Les espèces aptères praticoles, pour leur part, ne peuvent venir que par le haut, en suivant la crête principale puis en redescendant sur les pentes (nous avons en vue ici les prairies de la région du Camp des Cyatheas; le cas de la Crête de Nion sera examiné plus loin). Elles doivent donc être capables de supporter les rigueurs du climat de l'étage montagnard supérieur.

Dans ces conditions, on comprend que les espèces euryéciques praticoles, qui peuvent vivre dans le groupement culminant, se trouvent presque toutes dans le *Scotinopharetum*.

En revanche, beaucoup d'espèces planitiales n'ont pu franchir les barrières climatique et écoclimatique que leur opposaient l'altitude et la forêt. Seuls ont pu le faire quelques Insectes ailés, et il est remarquable que la plupart des espèces du *Pyrgomanteto-Apolabetum* absentes du *Scotinopharetum* soient aptères ou peu douées pour le vol. Seul fait exception *Apolabis quadricollis*, mais on a vu que ce Forficule existe, quoique très disséminé, en prairie d'altitude.

Un chapitre spécial sera consacré à l'origine des formations herbacées montagnardes mais on peut remarquer dès à présent que cette interprétation implique que la prairie s'est installée postérieurement à la forêt. En effet, si l'inverse s'était produit, les formations herbacées, représentant la végétation « primitive », auraient joué le rôle de refuges pour les espèces de plaine refoulées sur les pentes par la forêt, et il est logique de penser qu'elles y seraient plus nombreuses qu'elles ne le sont actuellement.

3 - LES ESPÈCES PRÉFÉRANTES ET OROPHILES. LEUR SIGNIFICATION BIOCLIMATIQUE.

On doit conclure de ce qui précède que la rareté des espèces planitiales dans le *Scotinopharetum* n'est pas un caractère suffisant pour le séparer du *Pyrgomanteto-Apolabetum*, puisqu'elle est sous la dépendance de facteurs géographiques et historiques et non écologiques.

L'existence de nombreuses espèces préférantes et orophiles dans le groupement est au contraire liée à certaines particularités climatiques du Nimba méridional, et constitue de ce fait un excellent critère distinctif.

a) Les espèces préférantes.

Nous mentionnerons ici Hétéro. 2, *Maraenopsis dubia*, *Scotinophara lamottei*, *Craspedophorus erichsoni*, Staphyl. 1 et *Pseudomittraria lunda*, qui paraissent avoir une fréquence plus élevée dans le *Scotinopharetum* que dans les autres groupements montagnards ou même planitiales. Plusieurs sont abondants dans les relevés.

Dans le Nimba septentrional, l'Hétéroptère Hétéro. 2 (un Nabide) n'a été capturé que dans le *Diatypeto-Apolabetum cristatae*, qui est, on le verra, la plus hygrophile des associations montagnardes non forestières ; dans le même secteur, il est absent du *Pyrgomanteto-Apolabetum* et même de l'*Anisolabetum*. Plus au Sud, il devient commun, et parfois assez abondant (10-20/25 m²), dans le *Scotinopharetum*.

Maraenopsis dubia, un Réduvide aptère, est très rare dans les prairies septentrionales (1 seul dans l'*Anisolabetum*, aucun dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*). C'est pourtant une espèce euryécique puisque, en dehors du *Scotinopharetum*, elle participe aussi à des groupements périssilvatiques (lisières à hautes herbes ou à *Panicum*) et même silvatiques.

Le dernier Hétéroptère de ce groupe, le Pentatomide *Scotinophara lamottei*, est plus largement distribué dans les formations herbacées, car on le trouve dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* et, très rarement, dans l'*Anisolabetum* (1 ex. au Camp I) ; cette espèce est donc rare aussi à haute altitude. En plus du *Scotinopharetum*, elle participe surtout aux entomocénoses des formations de hautes herbes.

L'écologie et la distribution de *Craspedophorus erichsoni* (Col. Carab.) sont très voisines de celles de *Scotinophara lamottei*. C'est encore un Insecte répandu dans les milieux herbacés, principalement en plaine, mais fréquent surtout dans le *Scotinopharetum*.

Quant au Staphylinide Staphyl. 1, qui peut parfois être extrêmement abondant dans les horizons superficiels du sol et les débris végétaux, il semble que ce soit un Insecte étroitement lié au groupement : nous ne l'avons vu en effet dans aucune autre entomocénose montagnarde.

Les Orthoptères enfin sont représentés par un Tétrigide, *Pseudomittraria lunda*, commun dans beaucoup de formations herbacées plutôt hygrophiles, où il reste cependant assez disséminé, tandis qu'il est constant, et souvent abondant (40 ex. dans un relevé de la Crête de Nion !), dans le *Scotinopharetum*.

On voit que la plupart de ces Insectes sont susceptibles de se rencontrer dans diverses associations, qui peuvent différer suivant les espèces ; ils présentent toutefois, dans leur distribution, deux caractères communs :

- ils manquent ou sont rares dans l'étage montagnard supérieur, donc dans l'*Anisolabetum* ;
- ils évitent de même le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, fait sur lequel on reviendra dans un instant.

b) *Les espèces orophiles.*

Nous n'insisterons pas sur l'écologie des espèces orophiles, étudiée plus en détail dans la première partie et dans le chapitre consacré à l'*Anisolabetum*. Voici, rangées par indice de présence décroissant, celles qui ont été notées dans les relevés du *Scotinopharetum* : *Epilampra plurivamosa*, *Pteronemobius albolineatus*, *Anisolabis nimbaensis*, *Diatypus leonensis*, *Onotokiba guineensis*, *Hystri-chopus nimbanus*, *Cophogryllus royi* ; *Homorocoryphus brevipennis* y existe aussi sûrement, car il a été capturé dans le *Diatypeto-Apolabetum* de la Crête de Nion. On remarquera que plusieurs Insectes orophiles, en particulier les Acridiens *Parga lamottei*, *Platyphymus nimbaensis* et *Spathosternum brevipenne* n'ont été trouvés ni au Camp des Cyatheas ni sur la Crête de Nion ; il est difficile de dire s'ils manquent réellement dans ces localités, ou si, comme *Nectophrynoïdes occidentalis*, ils y sont simplement plus rares. *Cophogryllus royi* et *Homorocoryphus brevipennis* nous ont d'ailleurs paru peu communs eux aussi.

Toutes les espèces orophiles du *Scotinopharetum* existent dans le *Diatypeto-Apolabetum* et l'*Anisolabetum*. Plusieurs, à la même altitude, sont absentes ou très rares dans le *Pyrgomanteto-*

Apolabetum (*Epilampra pluriramosa*, *Anisolabis nimbaensis*, *Pteronemobius albolineatus*) alors qu'elles atteignent ici un indice de présence élevé ; il semble même que *Diatypus leonensis* soit moins fréquent dans l'*Anisolabetum* que dans le *Scotinopharetum*.

c) *Signification des espèces orophiles et préférantes au point de vue bioclimatique.*

Espèces orophiles et espèces préférantes confèrent au *Scotinopharetum* un assez net caractère d'hygrophilie que ne montre pas le *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

Les premières ont en effet besoin de beaucoup d'humidité, comme le montrent de nombreuses particularités de leur éthologie et de leur écologie (cycle annuel, localisation des espèces dans les groupements montagnards, etc.). Seuls font peut-être exception à la règle les Acridiens *Parga lamottei* et *Spathosternum brevipenne*, ainsi que le Carabique *Stenocallida alticola*, mais, justement, ces Insectes ne sont pas connus du *Scotinopharetum*.

Quant aux espèces préférantes, il est très significatif de les retrouver, en dehors de leur groupement d'élection, dans des entomocénoses liées à une hygrométrie élevée et relativement constante : formations à hautes herbes (*Scotinophara lamottei*, *Maraenopsis dubia*, *Craspedophorus erichsoni*, *Pseudomittraria lunda*), lisières à *Panicum* (au moins dans l'étage montagnard inférieur : *Maraenopsis dubia*, Hétéro. 2, *Pseudomittraria lunda*) et même forêt (*Maraenopsis dubia*).

De plus, les espèces préférantes comme les espèces orophiles sont toutes rares ou absentes dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* ; ce groupement se situe pourtant à la même altitude que le *Scotinopharetum* mais on a vu qu'il avait à subir une saison sèche rigoureuse. Le *Scotinopharetum*, au contraire, occupe une région où cette saison est moins marquée, et où, d'une manière générale, les précipitations sont plus abondantes.

Ces particularités du climat expliquent les différences de composition entre le *Pyrgomanteto-Apolabetum* et le *Scotinopharetum* et s'accordent parfaitement avec la relative hygrophilie de ce dernier.

4 - ESPÈCES DE HAUTE PRÉSENCE. ENSEMBLE CARACTÉRITIQUE.

En plus des espèces de haute présence qui font partie des contingents précédents (espèces orophiles : *Epilampra pluriramosa*, *Anisolabis nimbaensis*, *Pteronemobius albolineatus* ; espèces préférantes : *Scotinophara lamottei*, *Pseudomittraria lunda*, *Maraenopsis dubia*, Hétéro. 2, Staphyl. 1), il nous faut en mentionner d'autres, beaucoup plus banales, et qui doivent être considérées comme indifférentes (euryéciques praticoles) ; ce sont : *Margattea nana*, *Miomantis misana* et *Gratidia gracilipes*.

Les Cydnides du Nimba ne sont pas assez connus pour qu'on puisse définir le statut du Cydnide sp. 1, présent dans 6 relevés. Quant à *Odontomelus* af. *subtusminiatus*, son cas est assez particulier et devra être éclairci.

L'absence de *Symploce lamotteana* et de Ac. 3 dans nos relevés du *Scotinopharetum* est curieuse car ces deux Insectes sont très communs dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* et l'*Anisolabetum*, ainsi que dans les groupements de plaine.

L'ensemble caractéristique pourra être défini, provisoirement, en joignant aux espèces préférantes les espèces orophiles les plus fréquentes, ce qui donne la liste suivante : *Epilampra pluriramosa*, *Anisolabis nimbaensis*, *Scotinophara lamottei*, *Maraenopsis dubia*, Hétéro. 2, *Diatypus leonensis*, Staphyl. 1, *Pseudomittraria lunda* et *Pteronemobius albolineatus*.

II. — REPARTITION ET SYNECOLOGIE DU *SCOTINOPHARETUM*

Le *Scotinopharetum* se cantonne dans la moitié méridionale du Nimba français, où il occupe les prairies situées entre 1000 et 1300 m d'altitude. Nous ne savons pas s'il existe sur le flanc E de la chaîne, mais nous avons pu l'étudier sur la Crête de Nion et dans la région du Camp des Cyatheas, sur le flanc occidental du Mont Richard-Molard ; vers le N, sa limite doit être constituée par le bassin forestier du Cavalley.

Tout en se rattachant au milieu prairial, les formations qui abritent l'association sont susceptibles d'une certaine diversité physiologique.

Les prairies du Camp des Cyatheas ressemblent beaucoup à celles du Plateau de Zouguépo. Etablies elles aussi sur une vaste dalle de carapace ferrugineuse, elles offrent le même paysage de prairie arborée, piquetée de *Syzygium*, et interrompue de place en place par des affleurements de carapace nue ou revêtue d'un gazon ras de Cypéracées ; au fur et à mesure que l'altitude augmente, elles acquièrent un aspect plus uniforme et plus sévère pour passer, vers 1400 m, à la prairie d'altitude proprement dite (*Eriosemeto-Loudetietum kagerensis* Schnell).

Dans l'ensemble, la végétation est cependant plus dense, plus luxuriante, que sur le Plateau de Zouguépo. En certains endroits, les touffes d'une Graminée, *Andropogon* af. *schirensis*, atteignent même des proportions énormes et constituent des « faciès » étendus très caractéristiques quand le sol est assez épais.

La clairière de la Crête de Nion se situe sur un ensellement de la crête principale, vers 1150 m d'altitude ; là encore, le substrat est formé par la cuirasse ferrugineuse. En revanche, le tapis végétal, assez différent de ce qu'il est au Camp des Cyatheas, a un aspect composite des plus curieux.

Parmi les herbacées, on retrouve plusieurs Graminées et Cypéracées courantes dans les prairies montagnardes et sur les cuirasses, mais la plupart, au lieu de former un mélange homogène, se répartissent en une mosaïque de faciès enchevêtrés.

Un peu partout, on remarque des buissons et des taillis. Les *Dissotis* aux fleurs mauves sont nombreux mais de trop faibles dimensions pour modifier la strate herbacée. Par contre, d'autres essences forment, suivant les endroits, des fourrés épais ou des perchis assez clairs, sous lesquels on retrouve souvent des touffes d'*Andropogon* af. *schirensis* à moitié décomposées, couronnées de quelques feuilles étiolées.

On est surtout étonné de la place importante (50-75 % de la couverture graminéenne) qu'occupe un *Panicum* indéterminé qui, normalement, se cantonne dans les lisières dont il est un des constituants essentiels (v. p. 51 et p. 124). Ici, il quitte le voisinage de la forêt et se mêle aux autres Graminées : il s'insinue entre leurs touffes, les enlace de ses guirlandes de feuilles duveteuses et, peu à peu, leur substitue un tapis épais où l'on enfonce jusqu'aux genoux. Quelques individus appartenant à des espèces robustes parviennent à résister et constituent, ça et là, des reliques de la végétation primitive.

De toute évidence, dans cette région, la couverture végétale se trouve dans une phase d'évolution, les formations périssilviques (et même silviques : v. p. 144) prenant progressivement la place des formations prairiales préétablies. Ce phénomène, on le verra d'ici peu, se répercute sur la composition du peuplement animal, ce qui indique que les conditions écoclimatiques ne sont plus tout à fait identiques à celles des prairies véritables.

Les stations de la Crête de Nion et du Camp des Cyatheas se situent toutefois dans une même zone climatique, définie par RICHARD-MOLARD, LAMOTTE et PORTÈRES (20) et correspondant à la moitié méridionale du massif, à l'exception du flanc Est ; nous en empruntons les caractéristiques principales à ces auteurs.

Soumis plus longtemps à l'influence de la mousson, soustrait au contraire à celle de l'har-mattan grâce à sa situation sous le vent, ce secteur doit être considéré comme « la partie la plus arrosée du Nimba ». C'est ainsi que, certains mois, la quantité de pluie recueillie dans le pluviomètre de la Crête de Nion est double ou triple de celle notée partout ailleurs ! D'autre part, la saison sèche, « tempérée de fréquents brouillards », y est beaucoup moins accusée que dans le N du massif ou dans les hautes régions.

L'abondance des précipitations n'a pas de conséquences directes sur la faune, qui pourrait sûrement s'accommoder de quantités moindres, mais doit être retenue comme un facteur important dans l'évolution de la végétation.

Quant au régime des températures, il est pratiquement inconnu. Les moyennes annuelles doivent se situer entre 21° C et 22°5 C environ, puisque le groupement s'élève de 1000 à 1300 m. Il est toutefois possible que les amplitudes soient plus faibles que dans le Nimba septentrional à la même altitude, la plus grande nébulosité diminuant l'ensoleillement.

III. — STRATIFICATION ET REGIME DES ESPECES DANS LE *SCOTINOPHARETUM LAMOTTEI*

Alors que dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum* les deux strates sont qualitativement d'égale importance, il semble que dans le *Scotinopharetum* la strate inférieure soit plus diversifiée que la supérieure, car elle comprend à peu près les 2/3 des espèces du tableau. En fait, il se peut que cette disproportion ne soit qu'apparente : les espèces de la strate supérieure échappent en effet assez facilement au mode de récolte utilisé (surtout les Insectes sauteurs) et, d'autre part, leurs peuplements sont souvent d'une faible densité.

La strate inférieure réunit des phytosaprophages, quelques phytophages (qui lui sont moins subordonnés que les précédents) ainsi que plusieurs prédateurs.

Les phytosaprophages sont, avec les prédateurs, les plus nombreux en espèces (2/5 des espèces de la strate environ), et plusieurs ont un indice de présence élevé par suite de leur abondance (*Margattea nana*, *Epilampra pluriramosa*, *Anisolabis nimbaensis*, *Pseudomittraria lunda*, *Pteronemobius albolineatus*). Dans cette synusie, on remarque en particulier des Blattes (*Hebardina truncata*, *Margattea nana*, *Epilampra pluriramosa*), et des Forficules (*Anisolabis nimbaensis*, *Apolabis quadricollis*, *Isolabis* sp.), mais aussi des Orthoptères (*Pteronemobius albolineatus*, *Arachnocephalus nigrifrons*, *Cophogryllus royi*, *Pseudomittraria lunda*) et quelques Coléoptères (*Heterotarsus longipennis*, et Staphyl. 1, qui fait peut-être partie de cette catégorie). Presque tous ces Insectes sont aptères ou brachyptères, au moins dans un sexe.

Les Carabiques sont les principaux prédateurs, avec *Egadroma lamottei* et *columbinum*, *Pleroticus buqueti*, *Neosiopeus fletifer*, *Onotokiba guineensis*, *Craspedophorus erichsoni* et *Diatypus leonensis*. Il faut leur joindre deux Hétero-ptères, *Maraenopsis dubia* et *Didymocephalus curculio* ainsi que, probablement, les Staphylinides Staphyl. 4 et Staphyl. 1.

Les espèces à régime phytophage sont surtout des Hémiptéroïdes qui vivent dans la couche de détritit ; c'est le cas des *Thoria rotundata*, *Cyptocoris lüнди*, *Aeptus singularis*, Pentat. 5, *Gellia angulicollis*, Hom. 6 ; *Scotinophara lamottei*, comme les Cydnides, paraît s'enfoncer normale-ment dans l'horizon supérieur du sol.

Dans la strate supérieure, les phytophages sont soit des Coléoptères, souvent rares (Chrysom. 1, Chrysom. 3, *Cryptocephalus* sp.), soit des Orthoptéroïdes (*Gratidia gracilipes*, *Odontomelus* af. *subtusminiatus*), soit surtout des Hémiptéroïdes (*Negus asper*, *Pachybrachius* sp., *Dieuches* sp., Lyg. 17, Cor. 2).

Les prédateurs sont tous, si l'on excepte la Mante *Miomantis misana*, des Héétéroptères (*Rhinocoris hutsbeauti*, *Polytoxus villosus*, Hétéro. 2, *Oncocephalus nimbaensis*, *Sastrapada livida*, *Polididus spinosissimus*, *Gardena lamottei*, *Nabis capsiformis*). Tous, sauf *Rhinocoris hutsbeauti*, sont remarquables par leurs caractères nettement homotypiques et homochromiques.

Comme on le voit, la stratification se présente, dans ses grandes lignes, exactement de la même manière que dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*. Les espèces sont seulement moins nombreuses dans chacune des strates, ce qui est en rapport avec la moins grande richesse faunistique du groupement.

Le cycle annuel du *Scotinopharetum* reste à définir. Le fait que, dans le territoire qu'il occupe, la saison sèche soit assez peu marquée, laisse à penser que les différences entre le peuplement de cette saison et celui des mois de tornades et d'hivernage doivent être plus faibles que dans l'*Anisolabetum*.

IV. — EVOLUTION DU SCOTINOPHARETUM

Du peuplement animal de la Crête de Nion, nous n'avons jusqu'ici considéré, pour simplifier, que le contingent praticole. En réalité, au fonds ainsi constitué, viennent s'ajouter quelques Insectes propres aux forêts et aux formations de lisière. Ces espèces silvicoles vivent mêlées aux praticoles, dans des conditions de milieu entièrement similaires ; elles sont réunies dans le tableau ci-dessous, qui complète le tableau IV :



| | 203 | 225 | 226 | 230 |
|--|-----|-----|-----|-----|
| <i>Apolabis cristata</i> Hincks | + | + | + | + |
| Blatte 2 | | + | + | + |
| <i>Colpodichius platyderoides</i> Straneo | + | + | + | |
| <i>Siopelus crassicornis</i> Burg. | + | + | | |
| Hétéro. 1 | + | | | |
| <i>Didymocephalus curculio villiersi</i> Jeannel | | | + | |

TABLEAU V. — Espèces silvicoles du *Scotinopharetum* de la Crête de Nion.

Comme espèce constante, nous trouvons *Apolabis cristata*, Forficule orophile et forestier abondant aussi dans le *Diatypeto-Apolabetum*, où il fait partie de l'ensemble caractéristique du groupement ; il est totalement étranger aux prairies montagnardes typiques.

Parmi les Héétéroptères, le petit Hétéro. 1 semble propre aux lisières à *Panicum*. Quant au *Didymocephalus curculio*, son écologie est assez curieuse. La sous-espèce typique vit en prairie : nous l'avons trouvée au Plateau de Zouguépo et aussi, plus fréquemment, dans nos relevés de la Crête de Nion. La sous-espèce *villiersi* se comporte au contraire comme une forme silvicole et elle est commune partout en forêt ; dans le relevé n° 226, on peut la considérer comme une forme forestière intrusive.

On note aussi la présence d'une *Blattella* (?) des forêts de basse et moyenne altitude, Blatte 2, et d'un Carabique peu commun, *Siopelus crassicornis*, qui est peut-être indifférent.

Plusieurs auteurs ont déjà eu l'occasion d'insister sur le fait que certaines espèces animales ou végétales douées d'un puissant « dynamisme » étaient capables de modifier les conditions écologiques d'un milieu et de déterminer un déséquilibre puis un remplacement des biocénoses. C'est un phénomène tout à fait semblable qui se produit ici.

En effet, l'existence de ce petit lot d'Insectes forestiers dans un groupement prairie apparaît liée à l'envahissement de la végétation herbacée par *Panicum* sp. (voir plus haut). Cette Graminée crée au niveau du sol des conditions écoclimatiques qui, par certains côtés, sont proches de celles du milieu forestier, comme on le verra en étudiant la synécologie du *Diatypeto-Apolabetum*. Ici, elle ne réalise pas partout un peuplement pur, mais sa densité est suffisante pour permettre l'installation d'Insectes tels que *Apolabis cristata* ou *Colpodichius platyderoides*. Actuellement, si on en juge par la structure de la faune, le tapis végétal présente un écoclimat intermédiaire entre celui des prairies typiques de moyenne altitude et celui des lisières à *Panicum*. On peut prévoir que, au fur et à mesure que s'effacera la végétation primitive, le *Scotinopharetum* sera remplacé progressivement par le *Diatypeto-Apolabetum*, pouvant lui-même annoncer un groupement forestier.

En ce qui concerne la dynamique des groupements, ce cas nous paraît particulièrement démonstratif, car l'évolution de l'association est rendue évidente par l'existence d'un stade intermédiaire entre le *Scotinopharetum* et le *Diatypeto-Apolabetum*. Un tel processus n'est pas fréquent : d'ordinaire, l'extension d'une zone de lisière entraîne simplement le refoulement d'un groupement par un autre : ici, au contraire, l'intrusion en prairie de plusieurs espèces silvicoles ménage une transition entre les deux associations.

CHAPITRE VIII

L'*Anisolabetum nimbaensis*

Le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis* et le *Scotinopharetum lamottei* sont relayés, dans les régions culminales du Nimba, par un groupement praticole tout à fait remarquable, l'*Anisolabetum nimbaensis*.

Avant même que l'*Anisolabetum nimbaensis* n'ait été étudié en tant qu'association, le peuplement animal de la prairie d'altitude avait fait l'objet de nombreuses recherches écologiques et bionomiques, de telle sorte que plusieurs aspects du groupement sont bien connus depuis un certain temps déjà.

C'est à M. LAMOTTE que nous sommes redevables de la plupart des travaux consacrés à cette question. En 1943, un « Premier aperçu de la faune du Nimba » (14) lui permit de définir les grandes lignes de la faune montagnarde. En 1946 et 1947, trois autres publications apportaient de nombreux renseignements bionomiques sur cette même faune, comparée à celle d'autres milieux herbacés, et permettaient d'en esquisser le cycle saisonnier (15, 16, 17). Plus récemment, enfin, dans une conférence prononcée au cours du Symposium franco-belge sur des problèmes écologiques (Mai 1958) et publiée en 1959 (18), M. LAMOTTE a pu faire état de données nouvelles, concernant en particulier la saison sèche, recueillies en 1956-1957 par la Mission LAMOTTE, AMIET et VAN DER PLAETSSEN.

D'autre part, en 1953, un intéressant mémoire fut consacré par R. ROY au « Peuplement en Orthoptéroïdes de la Prairie d'altitude du Nimba » (27), tandis que, cinq ans plus tard, P. VAN DER PLAETSSEN devait s'attacher à définir les caractères généraux du peuplement animal durant la saison sèche (32).

On pourra peut-être regretter que ces auteurs aient réuni dans leurs travaux des résultats se rapportant, en fait, à plusieurs associations différentes. C'est ainsi que ROY groupe dans ses tableaux des relevés du *Pyrgomanteto-Apolabetum* et de l'*Anisolabetum*, et que LAMOTTE, comme VAN DER PLAETSSEN, traitent simultanément de la faune du sol et de la faune épigée, qui pourtant ne relèvent pas des mêmes zoocénoses. Cette façon de faire, pleinement justifiée du point de vue bionomique, ne diminue nullement la valeur des recherches en question et c'est grâce à elles qu'il nous sera possible, dans les lignes qui suivent, d'insister sur les caractères biologiques de l'*Anisolabetum* plus longuement que nous ne l'avons fait pour les autres groupements.

I. — DESCRIPTION DU GROUPEMENT

1 - TABLEAU (voir p. 105).

2 - LES CARACTÈRES DE SPÉCIALISATION DE L'*Anisolabetum*.

a) *Pauvreté spécifique*.

L'*Anisolabetum nimbaensis* est un groupement pauvre en espèces, comme on s'en rendra facilement compte en comparant les tableaux du *Pyrgomanteto-Apolabetum*, du *Scotinopharetum* et de l'*Anisolabetum* : c'est dans ce dernier que la liste des espèces est la plus courte, et pourtant les relevés sont deux fois plus nombreux que pour les autres groupements. De même, le nombre moyen d'espèces par relevé atteint à peine la quarantaine dans l'*Anisolabetum*, alors qu'il est de 60 dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

Cette pauvreté spécifique est en rapport avec la relative spécialisation de l'association, soumise à des conditions climatiques dont seul un nombre restreint d'espèces peut s'accommoder. En revanche, les effectifs de ces dernières sont souvent abondants et il est intéressant de noter que ce phénomène de compensation s'observe aussi dans nos montagnes d'Europe, surtout à l'étage alpin.

b) *Importance du contingent orophile*.

La place importante que tiennent les espèces orophiles dans l'*Anisolabetum* témoigne aussi de cette spécialisation. Tous les Insectes orophiles praticoles que nous avons cités au chapitre IV s'y rencontrent en effet, avec une fréquence variable, mais en général plus élevée que dans tout autre groupement montagnard.

Trois d'entre eux rentrent dans la catégorie des espèces de haute présence : une Blatte, *Epilampra pluriramosa*, un Forficule, *Anisolabis nimbaensis*, et un Gryllide, *Pteronemobius albolineatus*.

Epilampra pluriramosa, commune dans l'*Anisolabetum*, se trouve aussi dans le *Scotinopharetum* et dans le *Diatypeto-Apolabetum*, sans paraître manifester de préférence pour l'une ou l'autre de ces associations. C'est une espèce assez hygrophile, mais avant tout montagnarde puisque, sur les centaines d'individus qui en ont été récoltés, aucun ne provient de l'étage planitiaire.

L'aire de répartition et l'écologie de *Anisolabis nimbaensis* se superposent exactement à celles de l'espèce précédente. Avec *Margattea nana*, *Anisolabis nimbaensis* est un des Insectes les plus abondants du groupement, où sa distribution est de plus relativement régulière (en général 60-70 individus par 25 m²). Ses effectifs sont moins constants et aussi plus réduits dans le *Scotinopharetum* et le *Diatypeto-Apolabetum*, où il coexiste soit avec *Apolabis quadricollis*, soit avec *Apolabis cristata*.

Le petit Grillon *Pteronemobius albolineatus* est un peu moins constant. Lui aussi se rencontre dans le *Scotinopharetum* et le *Diatypeto-Apolabetum*, mais il paraît moins commun dans cette dernière association.

Les autres Insectes orophiles sont soit des Orthoptères, soit des Coléoptères Carabiques.

Plusieurs paraissent manquer dans le *Scotinopharetum* et le *Diatypeto-Apolabetum*, mais peuvent être trouvés dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*. Citons ici le Carabique *Stenocallida alticola*, dont l'orophilie n'est pas certaine car il a été capturé très bas dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, ainsi que l'Acridien *Spathosternum brevipenne*, qui descend à 1100 m dans le même groupement. Deux autres Acridiens, *Platyphymus nimbaensis* et *Parga lamottei* sont plus étroitement confinés à l'*Aniso-*

| | 113 | 116 | 117 | 119 | 124 | 129 | A | B | 204 | 206 | 208 | 211 | 212 | 214 | 252 | 264 |
|---|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| <i>Margattea nana</i> Sauss. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Miomantis misana</i> G.-T. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Anisolabis nimbaensis</i> Hincks | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Aeptus singularis</i> Stal. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Cyptocoris lindi</i> F. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Sastrapada livida</i> Vill. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Symploce lamotteana</i> Princis | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Epilampra pluriramosa</i> Karny | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Dieuches</i> sp. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Hebardina truncata</i> Princis | | + | + | + | | + | + | + | + | + | + | | | + | + | |
| <i>Odontomelus</i> af. <i>subtusminiatus</i> Ramme | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | + |
| <i>Pteronemobius albolineatus</i> Chop. | | + | + | | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | |
| <i>Homorocoryphus brevipennis</i> Chop. | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | + |
| Staphyl. 2 | | | | | | + | + | + | | + | + | + | + | + | + | + |
| <i>Clovía declivis</i> Lall. | + | | + | | + | | + | + | + | + | + | + | + | | + | |
| Ac. 3 (Tétrigide) | | | + | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| <i>Ptychus signatus</i> Schout. | + | + | | + | + | + | | + | + | + | + | | | | + | + |
| Cor. 3 | + | | + | + | | + | + | + | + | + | | | | | + | + |
| <i>Gratidia gracilipes</i> Westw. | | | | | | + | | + | + | + | + | + | + | | | |
| <i>Cophogryllus royi</i> Chop. | + | + | + | + | + | + | | | | | | | | | + | + |
| <i>Gellia angulicollis</i> Stal. | + | + | + | | | | + | + | | | | + | + | + | | |
| <i>Nabis capsiformis</i> Germ. | | | | | | + | + | + | + | | + | + | + | | | |
| <i>Thoria zuccanica</i> Schout. | | | + | | | + | + | + | + | | + | | | | + | + |
| <i>Negus asper</i> Jac. | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | | + | + | |
| <i>Neosiopelus fletifer</i> Dej. | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | |
| Chrysom. 1 | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | + | | + | |
| <i>Cannula karschi</i> Kirby | + | + | + | | + | | + | + | | | | | | | + | |
| <i>Platyphymus nimbaensis</i> Chop. | | | | | | | + | + | + | + | | | | + | + | |
| <i>Diatypus leonensis</i> Basil. | | + | | | + | | + | + | + | + | + | + | | + | + | |
| Elat. 1 | + | | | | | | | + | + | + | + | + | + | | | |
| <i>Platypria funebris</i> Gestro | + | | | | | + | + | + | | | + | | | + | | |
| Pentat. 4 | | | | | | + | + | + | + | | | + | + | | | |
| <i>Phytocoris</i> sp. | | | | | | + | + | + | + | + | + | + | | | | |
| <i>Polytoxus villosus</i> Vill. | + | | | | | + | + | | + | | | | + | | | |
| Gryll. 1 | | + | | + | | | | | | + | | + | + | | | |
| <i>Gonocephalum simplex</i> F. | | + | | + | | | | | | + | | | | + | | |
| <i>Onotokiba guineensis</i> Basil. | | | | | | + | | + | + | | | + | | | + | |
| Cor. 2 | | + | | | | + | | + | + | | | | + | | | |
| <i>Paromius gracilis</i> Ramb. | | | | | | + | + | + | + | | | + | | + | | |
| Homopt. 4 | | | | | | + | | + | + | + | + | | | + | | |
| Coléo. 2 | + | + | | | + | + | | | | | | | | | | |
| <i>Di cladispa kraatzi</i> Weise | | | | | + | + | + | + | | | + | | | | | |
| Chrysom. 4 | + | | | | + | | + | + | | | | | | | | |
| <i>Pachybrachius</i> sp. | | | + | | + | | + | | | | | | | | | + |
| Lyg. 17 | + | + | + | | | | | | | | | | | + | | |
| Hétéro. 10 | | | | | | + | + | + | | | + | | | | | |
| <i>Lobopeltista funebris</i> Schout. | | | | | + | | | | | | + | | | | + | + |
| Gryll. 2 | | | | | + | + | + | + | | | | | | | | |
| Hétéro. 4 | + | | | | | | | | | | + | | + | | | |
| <i>Pachygruntha bipunctata</i> Stal. | + | | | | | + | + | | | | | | | | | |
| Lyg. 16 | + | + | | + | | | | | | | | | | | | |
| <i>Pachybrachius vinctus</i> Say | | | | | | + | | | | | + | | | + | | |
| Hétéro. 7 | | + | | | | + | + | | | | + | | | | | |
| Hétéro. 8 | | | | | | + | + | | | | + | | | | | |
| <i>Clovía pseudoproulxia</i> Lall. | + | | | | | + | + | | | | | | | | | |
| Larves de <i>Dictyopharidae</i> | | | | | | | + | + | | + | | + | + | | | |
| Espèces trouvées dans 2 relevés | 1 | 2 | | | 2 | 4 | 2 | 4 | 4 | 1 | 3 | 4 | 4 | 3 | 1 | 1 |
| Espèces trouvées dans 1 relevé | 14 | 10 | 5 | 3 | 11 | 19 | 13 | 22 | 11 | 5 | 5 | 3 | | | 7 | 3 |

TABLEAU VI. — *Anisolabetum nimbaensis*.

labetum et se tiennent au-dessus de 1300 m ; le premier est commun dans la prairie d'altitude, tandis que le second n'a été pris que rarement dans les relevés, bien qu'il soit assez abondant dans les fauchages.

Plus hygrophiles, le Gryllide *Cophogrillus royi* et le Tettigonide *Homorocoryphus brevipennis* peuvent quelquefois participer au *Pyrgomanteto-Apolabetum* et se trouvent aussi dans le *Scotinopharetum*, où ils sont d'ailleurs rares ; comme la plupart des Orthoptères sauteurs, ils évitent le *Diatypeto-Apolabetum*.

Enfin, les Carabiques *Onotokiba guineensis*, *Hystrihopus nimbanus* (toujours rare) et *Diatypus leonensis*, exceptionnels ou absents dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, ont une distribution identique à celle des trois espèces de haute présence ; *Diatypus leonensis*, très abondant dans le *Diatypeto-Apolabetum*, y est même plus fréquent que dans l'*Anisolabetum*.

3 - LES ESPÈCES EURYÉCIQUES. LEUR PLACE DANS L'*Anisolabetum*.

En dehors des espèces orophiles dont il vient d'être question, l'*Anisolabetum* est formé uniquement d'espèces praticoles euryéciques, auxquelles leur grande amplitude écologique permet de vivre dans de nombreux groupements, et qui sont assez résistantes pour tolérer les conditions climatiques de l'étage montagnard supérieur.

Parmi les plus banales, on peut citer *Polytoxus villosus*, *Negus asper*, Staphyl. 2, *Sastrapada livida*, *Platypria funebris*, *Phytocoris* sp., *Thoria zuwanica*, *Paromius gracilis*, *Pachybrachius* sp., *Neosiopelus fletifer*, *Nabis capsiformis*, *Miomantis misana*, *Margattea nana*, Lyg. 16, Lyg. 17, *Gratidia gracilipes*, *Gonocephalum simplex*, Elat. 1, *Dieuches* sp., *Gellia angulicollis*, *Cyptocoris lündi*, *Aeptus singularis*, Cor. 2, Cor. 3, *Ptychtus signatus*, *Cannula karschi*, *Symploce lamotteana*, *Hebardina truncata*, Ae. 3, etc...

Ce contingent euryécique constitue le fond du groupement, puisqu'il représente plus des 4/5 des espèces du tableau. Il résulte d'une décantation de la faune planitiaire, d'où ne subsistent que les espèces les moins exigeantes.

Toutefois, parmi ces dernières, il en est quelques-unes dont l'indice de présence est nettement plus élevé dans l'*Anisolabetum* que dans les autres groupements. Ce fait paraît lié à une diminution de la concurrence (ce terme étant pris ici dans un sens large) concomitante de la diminution du nombre des espèces, elle-même sous la dépendance des conditions climatiques. Ces espèces doivent être considérées comme préférantes et leur cas va être examiné à l'instant.

4 - LES ESPÈCES DE HAUTE PRÉSENCE.

Il arrive, en raison de la pauvreté spécifique du groupement, que les espèces de haute présence, dont les populations sont souvent riches en individus, représentent la majeure partie des relevés, ce qui fait qu'elles ont dans l'*Anisolabetum* un rôle physiologique relativement plus important que dans les autres associations.

Sur la soixantaine d'espèces citées dans le tableau, 12 font partie de cette catégorie : *Aeptus singularis*, *Anisolabis nimbaensis*, *Cyptocoris lündi*, *Margattea nana*, *Miomantis misana*, *Sastrapada livida*, *Symploce lamotteana*, *Dieuches* sp., *Epilampra pluriramosa*, trouvées dans plus de 12 relevés sur 16, et auxquelles on peut ajouter sans inconvénient *Hebardina truncata*, *Pteronemobius albolineatus* et *Odontomelus* af. *subtusminiatus*, notés dans 12 relevés seulement.

Dans l'*Anisolabetum*, toutes les espèces de haute présence sont donc soit des Orthoptéroïdes *sensu lato*, soit des Hétéroptères, et par conséquent toujours des hétérométaboles, fait dont nous avons déjà indiqué la signification (v. p. 75).

Parmi ces espèces, les Blattes occupent une place importante, puisqu'elles représentent à elles seules le 1/3 des espèces. Trois d'entre elles, *Margattea nana*, *Symploce lamotteana* et *Hebardina truncata*, sont indifférentes à l'altitude, tandis que *Epilampra pluriramosa* est, on l'a vu, strictement orophile.

D'une grande plasticité écologique, *Hebardina truncata* se rencontre dans tous les types de milieux herbacés, et même en forêt. Elle est moins abondante dans l'*Anisolabetum* que *Symploce lamotteana* et *Margattea nana*, mais semble cependant l'être plus que dans les autres associations planitiaires ou montagnardes, où son indice de présence est moindre. On peut donc la considérer comme une espèce préférante.

L'écologie, le comportement et la distribution de *Symploce lamotteana* sp. et *Margattea nana* montrent quelques différences. Toutes deux sont très communes dans les formations herbacées. Toutefois, au moins dans l'*Anisolabetum*, *Margattea nana* est plus abondante que *Symploce lamotteana* : on en trouve en effet parfois près de 200 individus sur 25 m², ce qui en fait l'espèce la plus abondante de la prairie d'altitude. *Symploce lamotteana*, d'autre part, est plus strictement praticole : rare en lisière, elle ne pénètre jamais dans les forêts des ravins, alors que *Margattea nana* se rencontre assez souvent à leur périphérie.

En dehors de *Pteronemobius albolineatus*, le seul Orthoptère de haute présence est un *Odontomelus* que nous rapportons avec quelque doute à l'espèce *subtusminiatus*. Cet *Odontomelus* vit à la fois dans le *Scotinopharetum*, le *Diatypeto-Apolabetum* et l'*Anisolabetum*, mais il est beaucoup plus abondant dans le S de la chaîne qu'au N. Il s'agit peut-être d'une espèce orophile, mais l'existence en plaine d'une espèce voisine, *Odontomelus togoensis*, et la rareté des adultes capturés dans les relevés (où l'on trouve surtout des larves), rendent difficile l'analyse de sa distribution.

Cyptocoris lündi et *Aeptus singularis*, deux Hétéroptères Pentatomides fort répandus, s'accompagnent fidèlement dans de nombreux milieux herbacés, à tel point qu'il est très rare de trouver l'un sans l'autre. Jamais très abondantes (guère plus d'une demi-douzaine d'individus par relevé en général), ces deux espèces sont constantes dans l'*Anisolabetum*. Elles le sont moins dans les autres groupements et elles paraissent absentes de la Crête de Nion.

Un autre Hétéroptère, un Lygéide cette fois-ci, *Dieuches* sp., est encore plus banal. Il participe à de nombreuses entomocénoses praticoles, avec un indice de présence élevé dans toutes.

A ces espèces phytophages ou phytosaprophages, il faut ajouter, dans la même catégorie, deux espèces prédatrices, un Hétéroptère encore, *Sastrapada livida*, et une Mante, *Miomantis misana*.

Le premier est une espèce préférante de l'*Anisolabetum*, où il est assez abondant (une vingtaine par 25 m² en général). Ce n'est pas pour autant un Insecte orophile car il n'est pas rare en plaine, mais il s'y trouve en concurrence avec de nombreux autres *Stenopodinae* et c'est peut-être ce qui explique qu'il soit moins fréquent en dehors de l'*Anisolabetum*.

Miomantis misana, au contraire, existe dans toutes les associations praticoles du Nimba, où elle est parfois accompagnée d'autres Mantides sans pour cela cesser d'être constante.

Comme on le voit, les espèces de haute présence peuvent facilement être rangées dans trois groupes :

- a) Espèces orophiles : *Anisolabis nimbaensis*, *Epilampra pluriramosa*, *Pteronemobius albolineatus*.
- b) Espèces euryéciques préférantes : *Aeptus singularis*, *Cyptocoris lündi*, *Sastrapada livida*, *Hebardina truncata*.
- c) Espèces indifférentes : *Margattea nana*, *Miomantis misana*, *Symploce lamotteana*, *Dieuches* sp.

Seul reste litigieux le cas de *Odontomelus* af. *subtusminiatus*, aussi fréquent dans le *Scotinopharetum*, mais nul dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

5 - ESPÈCES A FAIBLE INDICE DE PRÉSENCE.

La faune normale de l'*Anisolabetum* est complétée par des espèces dont l'indice de présence est très faible. Ces espèces, apparemment plus nombreuses qu'ailleurs, sont loin d'être dépourvues d'intérêt et la connaissance du groupement est assez avancée pour qu'on puisse tenter de préciser le statut de quelques-unes d'entre elles.

Dans plusieurs cas, la rareté des captures s'explique par le mode de distribution des espèces, soit que cette distribution soit naturellement lâche, soit qu'elle se fasse « par taches ».

On a de bons exemples du premier type avec des Carabiques tels que *Pleroticus buqueti*, *Craspedophorus erichsoni*, *Neosiopelus nimbanus*, dont la densité est normalement assez faible (leur abondance est cependant plus élevée dans les régions inférieures) ; il est possible que *Stenocallida alticola* et *Hystrihopus nimbanus*, deux Carabiques orophiles, n'aient pas été capturés dans nos relevés pour cette raison.

Il faut placer aussi dans cette catégorie des espèces qui se rencontrent, parfois communément, dans les groupements de l'étage montagnard inférieur, mais qui ne sont représentées ici que par des individus disséminés. *Maraenopsis dubia*, *Scotinophara lamottei*, *Polididus spinosissimus*, *Polyaulacus pallidus*, *Macrina juvenca*, fréquents dans le *Scotinopharetum* ou le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, ont ainsi été capturés 1 ou 2 fois dans l'*Anisolabetum* ; de même, *Apolabis quadricollis* a été trouvé 3 fois en 1 ex. au Camp I, en dehors des relevés. Tous ces Insectes, et spécialement les espèces aptères, paraissent bien exister à demeure dans le groupement, mais la densité réduite de leurs populations indique qu'ils sont à l'extrême limite de leurs possibilités d'expansion vers le haut.

Toute différente est la répartition « en taches ». Il est alors possible de trouver de nombreux individus simultanément, mais ceux-ci, pour des causes diverses, sont localisés en de rares points de la prairie. Les Homoptères sont coutumiers du fait : *Poophilus costalis* a été capturé en une quinzaine d'individus dans le seul relevé 113, *Literna nigra*, en nombre aussi, dans le 124, un autre petit Homoptère dans le n° 214 ; il se peut que l'on ait affaire ici à des manifestations de grégarisme, car nous avons pu observer, chez un Homoptère (Hom. 4) ressemblant au *Dorydium lanceolatum* de la région méditerranéenne, un déplacement en masse dans les prairies du Camp I : ce jour-là, dans le relevé n° 208, 30 ex. en furent récoltés, contre 2 ou 3 dans les autres relevés.

Une répartition semblable peut être due aussi au rassemblement de plusieurs individus d'une espèce sur la plante à laquelle celle-ci est inféodée. Dans l'*Anisolabetum*, ce comportement s'observe surtout chez des Eumolpides et des Halticides.

Enfin, chez certains Insectes, lorsque les larves s'éloignent peu du point où les œufs ont été pondus, il peut y avoir une apparition simultanée de nombreux adultes dans un périmètre restreint. L'abondance d'un petit Curculionide terricole dans le relevé 124, d'une *Chrysolagria* (?) dans le 116, semble s'expliquer ainsi.

A proprement parler, les espèces dont la distribution individuelle vient d'être évoquée ne peuvent être considérées comme des accidentelles. Les véritables accidentelles ne vivent en effet que temporairement dans l'association, sans s'y intégrer. La très grande majorité des espèces accidentelles de l'*Anisolabetum* doivent leur présence à l'action des courants aériens ascendants qui, pendant les saisons de tornades, les amènent des régions inférieures jusque sur les crêtes (v. ci-dessous, cycle annuel du groupement). Les Insectes ainsi transportés peuvent être très nombreux ; par exemple, dans les relevés 129, A et B, il y a 23, 15 et 26 espèces de faible indice de présence, contre une dizaine en moyenne dans les autres relevés : la plupart sont tout à fait étrangères à l'association et ont été apportées par le vent.

6 - ENSEMBLE CARACTÉRISTIQUE.

Il faudrait tout d'abord y placer la totalité des espèces orophiles mais, en fait, beaucoup se retrouvent soit dans le *Diatypeto-Apolabetum*, soit dans le *Scotinopharetum*, soit même dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*. Dans un but surtout pratique, il semble que la meilleure solution consiste à retenir les espèces constantes : *Anisolabis nimbaensis*, *Epilampra pluriramosa* et *Pteronemobius albolineatus*, ainsi que les espèces qui ne se rencontrent pas ou peu fréquemment dans le *Scotinopharetum* : *Homorocoryphus brevipennis*, *Cophogryllus royi*, *Platyphymus nimbaensis*.

Cet ensemble sera complété par les espèces préférantes les plus fréquentes : *Aeptus singularis*, *Cyrtocoris lündi*, *Blatta flavilatera*, et surtout *Sastrapada livida*.

Lorsque les limites taxonomiques de nos associations seront étendues, on pourra adjoindre plusieurs espèces à cette liste, l'une des plus remarquables étant le Batracien *Nectophrynoïdes occidentalis* ; citons aussi le Formicide orophile *Camponotus traegaordhi*.

7 - VARIABILITÉ DE L'ASSOCIATION.

a) *Rareté des faciès et variantes.*

L'*Anisolabetum* est un groupement très constant dans sa composition, probablement en raison de sa spécialisation, mais aussi de la grande homogénéité du milieu qu'il occupe (v. ci-dessous). Il est donc rare d'y observer des « faciès » ou d'en trouver des « variantes ».

Le peuplement de certains sommets isolés peut être toutefois considéré comme une forme particulière de l'*Anisolabetum*. Dans ces stations, exposées à toutes les intempéries, parfois presque dépourvues de sol meuble, plusieurs espèces du groupement se raréfient ; d'un autre côté, l'action des courants aériens ascendants et le phénomène encore mal connu de « l'attraction par les sommets » y amènent un certain nombre d'espèces inhabituelles qui constituent un ensemble évidemment fluctuant, mais dont le rôle, au point de vue physiologique, n'est pas négligeable.

b) *La sous-association Pargetosum lamottei.*

Beaucoup plus importantes sont les modifications dues à la diminution d'altitude.

En fait, la description de l'*Anisolabetum* que nous venons de donner se rapporte à l'association telle qu'on la rencontre au-dessus de 1450-1500 m, mais, sur les pentes et les crêtes situées entre cette limite inférieure et la cote 1300 environ, on trouve une forme particulière du groupement, à laquelle on peut donner rang de sous-association, et dont les 4 relevés du tableau VII donneront une idée.

Par leur composition, ces relevés restent voisins de ceux de l'*Anisolabetum* typique.

On y trouve en effet la série habituelle d'espèces préférantes (*Hebardina truncata*, *Epilampra pluriramosa*, *Pteronemobius albolineatus*, *Cophogryllus royi*, *Homorocoryphus brevipennis*, *Platyphymus nimbaensis*, *Anisolabis nimbaensis*, *Sastrapada livida*, etc.). Si quelques-unes manquent, leur absence reste du domaine des fluctuations normales.

Toutefois, sur le terrain, on remarque que, chez plusieurs de ces Insectes, la densité des populations tend à diminuer. C'est ainsi que *Anisolabis nimbaensis* n'est plus représenté que par une quinzaine d'individus par relevé ; de même, la présence d'*Epilampra pluriramosa* dans un seul relevé paraît être en rapport avec cette diminution d'abondance.

Les Acridiens orophiles, *Parga lamottei*, *Platyphymus nimbaensis*, pour leur part, sont encore assez abondants. *Parga lamottei* semble même avoir son optimum vers 1400 m, ainsi que l'avait déjà remarqué Roy.

| | 118 | 215 | 216 | 217 |
|--|-----|-----|-----|-----|
| <i>Margattea nana</i> Sauss. | + | + | + | + |
| <i>Symploce lamotteana</i> Princis | + | + | + | + |
| <i>Miomantis misana</i> G.-T. | + | + | + | + |
| <i>Anisolabis nimbaensis</i> Hincks | + | + | + | + |
| <i>Cyptocoris lüнди</i> F. | + | + | + | + |
| <i>Gellia angulicollis</i> Stal. | + | + | + | + |
| <i>Sastrapada livida</i> Vill. | + | + | + | + |
| Lyg. 17 | + | + | + | + |
| <i>Dieuches</i> sp. | + | + | + | + |
| Homopt. larve 2 | + | + | + | + |
| <i>Pteronemobius albotineatus</i> Chop. | + | | + | + |
| <i>Arachnocephalus nigrifrons</i> Chop. | | + | + | + |
| <i>Platyphymus nimbaensis</i> Chop. | | + | + | + |
| Ac. 3 (Tétrigide) | | + | + | + |
| <i>Apolabis quadricollis</i> Hincks | | + | + | + |
| Staphyl. 2 | + | + | + | |
| Elat. 1 | | + | + | + |
| <i>Aeptus singularis</i> Stal. | + | + | + | |
| Pentat. 4 | + | + | + | |
| <i>Nabis capsiformis</i> Germ. | | + | + | + |
| Homopt. 4 | + | | + | + |
| Homopt. sp. | | + | + | + |
| <i>Neocalauria phrixus</i> Fennah | + | | + | + |
| <i>Hebardina truncata</i> Princis | + | + | | |
| <i>Gratidia gracilipes</i> Westw. | + | + | | |
| Gryll. 1 | | | + | + |
| <i>Cannula karschi</i> Kirby | + | | + | |
| <i>Parga lamottei</i> Chop. | | + | + | |
| <i>Neosiopelus fletifer</i> Dej. | + | | | + |
| Scarab. 1 | | | + | + |
| Staphyl. 5 | | + | | + |
| <i>Polytozus viliosus</i> Vill. | | + | | + |
| <i>Phytocoris</i> sp. | | + | + | |
| <i>Thoria zucanica</i> Schout. | + | | | + |
| <i>Macrina juvenca</i> Burm. | | | + | + |
| Homopt. 6 | | | + | + |
| Larves <i>Dictyopharidae</i> | | + | + | |
| Homopt. larve 1 | | + | + | |
| Homopt. larve 3 | | + | + | |
| <i>Epilampra pluriramosa</i> Karny | | + | | |
| <i>Cophogryllus royi</i> Chap. | + | | | |
| <i>Homorocoryphus brevipennis</i> Chop. | + | | | |
| <i>Gonocephalum simplex</i> F. | | | + | |
| <i>Paederus villiersi</i> Cam. | + | | | |
| <i>Schidium</i> sp. | | | | + |
| <i>Pachybrachius</i> sp. | | + | | |
| Autres espèces | 9 | 9 | 7 | 9 |

TABLEAU VII. — *Anisolabetum nimbaensis* ss.-ass. *Pargetosum lamottei*.

Autre fait notable, on trouve dans 3 relevés le Forficule *Apolabis quadricollis*, Insecte commun dans les associations de l'étage montagnard inférieur mais exceptionnel dans l'*Anisolabetum*.

Enfin, on remarque que les Homoptères sont bien représentés dans cette sous-association : près d'une dizaine d'espèces y ont été récoltées, dont plusieurs, de petite taille en général, ne se trouvent pas ou rarement dans l'association typique.

Ces relevés, malgré leur petit nombre, présentent ainsi divers caractères distinctifs qui autorisent à les séparer de l'*Anisolabetum* proprement dit et à les ranger dans une sous-association que nous proposons de nommer *Anisolabetum nimbaensis* ss-ass. *Pargetosum lamottei*.

Celle-ci, par certains points, en particulier par la coexistence de *Apolabis quadricollis* et *Anisolabis nimbaensis*, fait penser au *Scotinopharetum* du Camp des Cyatheas, mais la faune est moins « hygrophile ».

En fait, il vaut mieux la considérer comme marquant la transition entre l'*Anisolabetum*, dont elle possède les espèces orophiles, et le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, dont elle se rapproche par l'apparition ou la plus grande fréquence de quelques espèces.

Ces modifications qualitatives et quantitatives qui affectent l'*Anisolabetum* sont évidemment sous la dépendance du changement d'altitude, les relevés analysés s'étageant entre 1450 et 1300 m environ, ce qui représente une élévation de la température moyenne de 1° C à 1°5 C par rapport à l'association typique du Camp I.

II. — REPARTITION ET SYNECOLOGIE DE L'*ANISOLABETUM NIMBAENSIS*

1 - EXTENSION DU GROUPEMENT.

Les domaines respectifs du *Pyrgomanteto-Apolabetum* et du *Scotinopharetum* sont fragmentés par les galeries forestières qui recoupent transversalement l'étage montagnard inférieur. Au contraire, l'*Anisolabetum* s'étend sur une aire unique, qu'interrompent cependant des affleurements rocheux, des lambeaux forestiers isolés ou de rares marécages sur carapace.

Les courbes 1300-1400 m représentent à peu près la frontière du groupement, mais cette limite inférieure peut toutefois se relever jusqu'à 1600 m là où la forêt s'élève dans les ravins.

2 - LA PRAIRIE D'ALTITUDE. SOL ET VÉGÉTATION.

En fait, le domaine de l'*Anisolabetum* se superpose à celui de la prairie d'altitude typique. Cette formation correspond à l'association décrite par SCHNELL sous le nom d'*Eriosemeto-Loudetietum kagerensis* (v. p. 49). Quelques espèces de Graminées et de Cypéracées, dont les plus fréquentes sont *Loudetia kagerensis* Hubb., *Monocymbium* sp., *Andropogon schirensis* Hochst., *Hypparhenia diplandra* Stapf, *Panicum pectinatum* Rendle, *Bulbostylis* div. sp., s'y mêlent dans des proportions assez constantes pour former un ensemble phytosociologiquement très uniforme, où l'on note peu de faciès. Le peuplement animal reflète, on l'a vu, cet aspect du milieu botanique.

Nous n'insisterons guère sur la structure du tapis végétal, qui a fait l'objet de plusieurs bonnes descriptions de LAMOTTE, ainsi que de ROY et de VAN DER PLAETSEN. Une coupe établie dans la prairie (fig. 7) nous permettra d'en rappeler les principaux caractères.

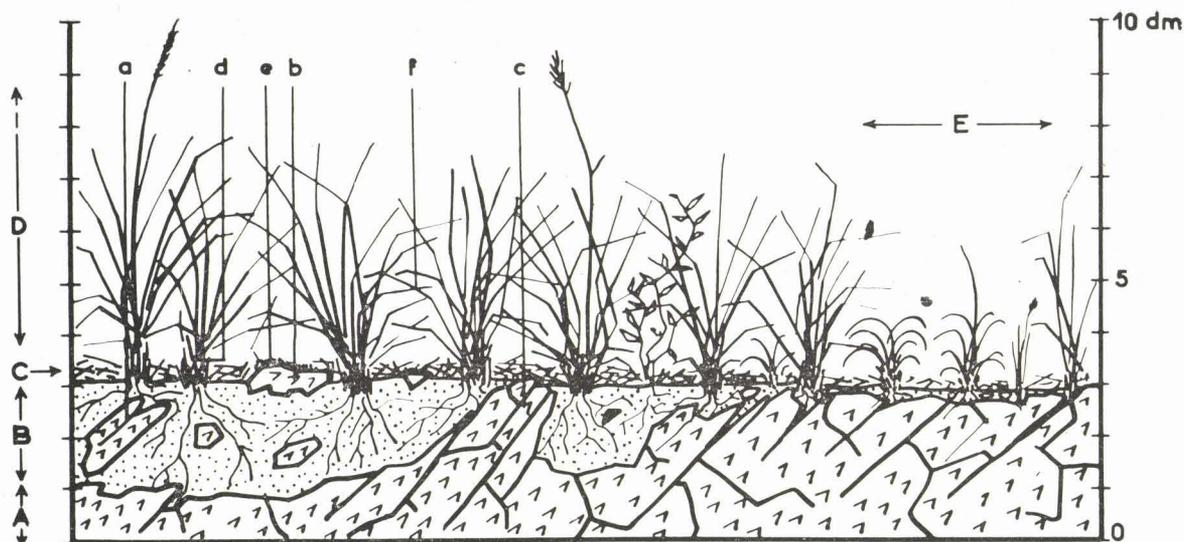


FIG. 7. — Profil dans la prairie d'altitude. (Légende dans le texte).

De bas en haut, on observe :

1° Un sol rouge-brun ou noir (B), épais au maximum d'une vingtaine de cm, reposant sur un substratum rocheux (A) qui peut affleurer par endroits (E) ; les Graminées s'y enracinent, mais les pieds restent distants les uns des autres, si bien que les systèmes radiculaires ne constituent pas un horizon continu et homogène. Le pH du sol, d'après LAMOTTE (18), est de 5 à 5,5. Un fait intéressant est la présence d'un squelette abondant : gravillons anguleux formés de plaquettes de quartzite à magnétite, blocs anfractueux de taille variable (atteignant parfois plus de 50 cm dans leur plus grande dimension), inclus dans le sol (a) ou reposant à sa surface (b), apophyses de la roche sous-jacente (c), etc...

2° Un niveau superficiel (C) formé surtout d'une accumulation de débris de Graminées, et auquel il faut rattacher, du point de vue écologique, les cailloux non enfoncés profondément (b), toujours nombreux, ainsi que les bases des touffes d'herbe (d). La couche de fragments végétaux occupe tout l'espace libre entre ces dernières ; épaisse de quelques cm, elle peut être plus ou moins humide suivant la saison ; elle manque aux endroits récemment incendiés. Sur les rochers qu'elle ne recouvre pas, il peut y avoir une strate muscinale plus ou moins importante (e).

3° A une vingtaine ou une trentaine de cm au-dessus du sol (D), les touffes de Graminées s'épanouissent et leurs feuilles retombantes constituent une voûte à peu près continue (f) ; entre cette dernière et le feutrage de débris, il peut y avoir un espace libre, seulement traversé de quelques feuilles mortes non encore détachées. En général, l'épaisseur du tapis graminéen est de 50 à 80 cm, beaucoup moins au niveau des affleurements de carapace (E) où la végétation est différente, formée souvent de touradons de *Catagyna pilosa* Hutch.

Dans l'ensemble, ce schéma (susceptible de subir quelques modifications en rapport avec la plus ou moins grande épaisseur du sol, ou la plus ou moins grande ancienneté des incendies) est valable aussi pour les prairies de l'étage montagnard inférieur.

On notera toutefois que, dans les prairies supérieures, la végétation est beaucoup plus uniforme (v. fig. 2, pl. VI) et que les arbres, même de petite taille, sont toujours absents.

3 - CONDITIONS CLIMATIQUES DANS L'AIRE DE L'*Anisolabetum*.

L'*Anisolabetum* est soumis à des conditions climatiques plus rudes que les autres groupements montagnards praticoles. Il connaît en particulier des minima et des maxima plus bas, et une saison sèche plus accentuée (du moins par rapport au *Scotinopharetum*). Durant les mois de Décembre, Janvier et Février, les débris deviennent abondants sur le sol, car l'absence d'humidité ralentit la décomposition des feuilles mortes. Le sol lui-même s'assèche superficiellement, mais il n'est cependant pas rare qu'il y ait, la nuit, une condensation de gouttes d'eau sous les cailloux (rosée, remontée de l'eau du sol?). A partir de Mars, sol et débris retrouvent leur humidité habituelle, qu'ils conserveront jusqu'à la mi-Décembre à peu près.

Les enregistrements analysés au chapitre II donneront une idée plus précise du climat au niveau de l'*Anisolabetum*, car ils ont été effectués dans ce groupement. Comme les enregistreurs étaient placés sur le sol au milieu des herbes ou dans des conditions équivalentes, ils illustrent aussi le « style écoclimatique » des formations herbacées, caractérisé par des écarts thermiques peu amortis et une hygrométrie assez variable. Sous la litière de débris et sous les cailloux, les amplitudes sont sûrement plus faibles, mais, à biotope identique, elles restent supérieures à ce qu'elles sont en forêt.

III. — STRATIFICATION ET CYCLE ANNUEL DU GROUPEMENT

A - Stratification.

Par rapport aux groupements étudiés précédemment, la stratification ne présente pas, dans l'*Anisolabetum*, de particularité remarquable. On notera seulement que, dans l'ensemble, la strate supérieure paraît plus riche en espèces que la strate inférieure, mais elle est moins abondamment peuplée car les individus y restent assez disséminés ; c'est d'ailleurs là que se recrutent surtout les espèces accidentelles.

L'importance des observations relatives à la faune de la prairie d'altitude, et aussi la pauvreté de cette faune, permettent de préciser la place de quelques espèces dans les niches écologiques offertes par les différentes strates, et surtout l'inférieure. On observe dans cette dernière :

1° Des espèces lucifuges étroitement liées au sol : elles n'entrent en activité que la nuit et passent la journée sous les pierres ou les débris végétaux ; elles peuvent pénétrer dans les horizons superficiels du sol, où elles franchissent la saison sèche en état de vie ralentie. On peut citer ici : *Anisolabis nimbaensis*, *Diatypus leonensis*, *Neosiopelus fletifer* et aussi des Opilions.

2° Des espèces apparemment lucifuges, mais ne pénétrant pas dans le sol et fréquentant surtout le feutrage de débris : *Epilampra pluriramosa*, *Hebardina truncata*, *Cophogryllus royi*, *Pteronemobius albolineatus* peuvent être donnés en exemple ; c'est le cas aussi de plusieurs Héteroptères : *Lopopeltista funebris*, Pentat. 4, *Gellia angulicollis* et surtout *Cyptocoris lündi* et *Aeptus singularis*.

3° Des espèces vivant à la surface du sol ; parmi elles, le Tétrigide Ac. 3 ne semble guère quitter le sol, tandis que *Miomantis misana*, *Sastrapada livida*, Lyg. 16, Lyg. 17, *Dieuches* sp., se rencontrent souvent sur les herbes et établissent une transition avec la strate supérieure. Ces animaux ont une activité diurne.

Rappelons que le comportement des Pentatomides reste assez énigmatique : il est possible que durant la nuit ces Insectes ne se contentent pas de se tenir au niveau du sol, mais grimpent aussi sur les herbes. En tout cas, au cours de la journée, ils n'abandonnent pas la strate inférieure, comme le montre le fait qu'on ne les capture pas au fauchoir.

La faune de la strate supérieure est éthologiquement moins diversifiée. On y trouve surtout des Insectes se nourrissant de plantes vivantes : Héteroptères (*Phytocoris* sp., *Ptychtus signatus*, *Paromius gracilis*, *Pachybrachius* sp., etc.), Homoptères (*Negus asper*, *Clovina declivis* et *pseudoprolixa*, Hom. 4), Coléoptères Chrysomélides, Orthoptères (Acridiens, *Homorocoryphus brevipennis*) et Phasmoptères (*Gratidia gracilipes*). Il y a aussi quelques prédateurs : *Polytoxus villosus*, *Nabis capsiformis*, ainsi que *Sastrapada livida* et plus rarement *Miomantis misana*. Tous ces Insectes sont diurnes et plusieurs sont, on l'a vu, homotypiques.

En ce qui concerne les régimes alimentaires, on note que c'est la synusie phytosaprophage qui est la plus riche en individus ; les espèces y sont relativement peu nombreuses (un dizaine) mais on y trouve les Blattes et les Forficules, dont les populations sont très abondantes. Toutes les espèces phytosaprophages sont aptères ou brachyptères et vivent dans la strate inférieure.

Hormis les Pentatomides cités plus haut, les Insectes phytophages sont surtout liés à la strate supérieure.

Les espèces prédatrices enfin sont peu nombreuses. En général, ce sont des espèces de petite taille et peu fréquentes. Exception doit être faite cependant pour *Miomantis misana* et *Sastrapada livida*, qui sont les seuls Insectes notables de cette synusie où le rôle principal semble revenir surtout aux Araignées et au Batracien *Nectophrynoides occidentalis*.

B - Les modifications saisonnières de l'*Anisolabetum*.

Actuellement, on connaît beaucoup mieux le cycle annuel de l'*Anisolabetum* que celui des autres groupements montagnards, car LAMOTTE (15, 18), ROY (27) et VAN DER PLAETSEN (32) ont consacré plusieurs travaux à cette question.

Malgré tout, les résultats sont encore bien fragmentaires, les seuls relevés dont nous disposions ne couvrant au total que 8 mois de l'année.

Dans les lignes qui suivent, nous essaierons de faire une synthèse des données apportées par nos prédécesseurs, en les discutant le cas échéant, et en y joignant nos observations personnelles. Il va sans dire qu'il ne sera pas possible de tenir compte de tous les Insectes cités dans le tableau VI, mais simplement des espèces dont le cycle annuel est à peu près connu.

1 - ESPÈCES SE RENCONTRANT TOUTE L'ANNÉE.

Les Insectes de l'*Anisolabetum* n'ont pas tous une période d'apparition limitée à une partie de l'année ; en réalité, une vingtaine au moins d'entre eux peut se rencontrer à n'importe quelle saison, sans qu'on puisse déceler de modification de leur abondance ou de leur comportement. Nous citerons ici, pour ne plus avoir à y revenir : *Aeptus singularis*, *Ptychtus signatus*, Cor. 1, Cor. 3, *Cyptocoris lündi*, *Dieuches* sp., *Gellia angulicollis*, *Gonocephalum simplex*, Gryll. 1, *Miomantis misana*, *Pachybrachius* sp., *Pachygruntha bipuncta*, *Polytoxus villosus*, *Pteronemobius albolineatus*, *Platypria funebris*, *Thoria zuwanica*, *Lobopeltista funebris*, etc...

Le nombre de ces Insectes, à peu près le tiers des espèces les plus courantes de l'association, nous montre que l'influence des saisons, malgré son incontestable importance, ne doit pas être exagérée.

2 - LA FAUNE DE SAISON SÈCHE.

a) *Insectes représentés par des imagos actifs.*

Grosso modo, ils peuvent être rangés dans trois catégories :

1° Espèces indifférentes à la saison, énumérées plus haut.

2° Espèces ne se montrant qu'au cours de la saison sèche, mais autochtones, c'est-à-dire existant à demeure dans l'*Anisolabetum*. Nous ne pouvons en citer qu'un très petit nombre : l'Elatéride Elat. 1, les Homoptères *Clovia declivis* et *Negus asper*, et encore s'agit-il de cas douteux ; les Homoptères en particulier peuvent faire partie de la catégorie suivante.

3° Espèces n'existant dans l'*Anisolabetum* que pendant la saison sèche, mais provenant en réalité d'autres groupements : ce sont des espèces migratrices sur lesquelles ROY a, le premier, attiré l'attention (27). Nous reprendrons la question ici car nos observations, sur plusieurs points, ne correspondent pas avec les faits rapportés par cet auteur.

On doit noter en premier lieu que des migrations de deux types peuvent contribuer à enrichir la faune des régions supérieures

— Des migrations brusques, généralement massives et plurispécifiques, dues à l'action des courants aériens ascendants. Elles semblent surtout fréquentes aux saisons de transition, et nous reviendrons plus loin sur leur rôle.

— Des migrations progressives, qui sont le fait de populations étendant leur aire en dehors de leurs associations habituelles ; il s'agit d'extensions temporaires, limitées aux mois de saison sèche. Ce sont surtout elles qui, dans le cas présent, doivent être retenues.

Parmi les formes migratrices, ROY cite plusieurs Acridiens, des Mantres, des Forficules et une Blatte.

Pour les Acridiens, le fait est incontestable ; s'il n'apparaît pas toujours dans les relevés, les fauchages en apportent la preuve, en permettant la capture d'espèces inhabituelles dans le groupement. ROY relève en particulier la présence de *Gastrimargus africanus* Sauss., *Amphiprosopia* sp., *Phymateus stollii* Sauss., qui se montrent en Décembre, puis de *Tapesia oberthuri* Bol. et *Ornithacris cyanea* Stoll, plus tardifs.

En revanche, pendant le mois de Janvier, nous n'avons jamais vu au Camp I, ni dans les relevés ni dans les fauchages, les Mantres *Danuria buchölzi* et *Oxyphilus annulatus* qui pourtant, d'après ROY, existent en prairie d'altitude en saison sèche. Il faut peut-être considérer la pénétration de ces espèces dans l'*Anisolabetum* comme un phénomène ne se produisant que certaines années, soit en raison d'un accroissement excessif des populations, soit en raison de conditions climatiques anormales.

L'existence de migrations chez les Forficules nous paraît enfin peu probable. Selon ROY, « en saison sèche, les espèces les moins hygrophiles montent jusque sur les crêtes » ; or la seule espèce qui semble moins hygrophile que les autres, *Apolabis quadricollis*, passe cette saison enfouie dans le sol ou sous les pierres, comportement d'ailleurs général chez tous les Forficules de l'étage montagnard.

De même, il ne semble pas que *Hebardina truncata* soit une espèce migratrice, comme le montre sa constance dans les relevés aussi bien en saison des pluies qu'en saison sèche. Toutefois, durant cette dernière saison, l'espèce n'est représentée que par des larves, qui ont pu être confondues avec celles d'autres Blattes ; c'est ce qui expliquerait que ROY place son apparition en Février.

En revanche, il est possible qu'il y ait une migration vers les prairies d'altitude de certains Homoptères, qui n'y apparaissent que durant les mois secs.

b) *Espèces passant la saison sèche en état de vie ralentie.*

Les espèces dont il a été question jusqu'ici restent actives pendant la saison sèche. D'autres, au contraire, rentrent à ce moment en état de vie ralentie. Elles s'enterrent dans le sol, à 10-20 cm de profondeur, ou bien s'insinuent dans des fissures de rochers, ou encore s'abritent dans une logette creusée sous une grosse pierre. Ce sont là autant de moyens qui leur permettent d'échapper à une action trop brutale de la sécheresse, car le sol conserve toujours une certaine humidité.

Ce type de comportement n'est pas très répandu parmi les Insectes, mais on le rencontre chez une des espèces les plus caractéristiques de la prairie, *Anisolabis nimbaensis*, ainsi que chez les Carabiques *Neosiopelus fletifer* et *Diatypus nimbaensis*. Les Opilions, et surtout le Batracien *Nectophrynoïdes occidentalis*, hibernent de la même façon.

On doit noter que si ces espèces continuent d'être notées dans les relevés, elles ne font cependant plus partie de l'*Anisolabetum*, mais, temporairement, d'une association endogée. Il ne faudrait donc pas, pour cette période, en tenir compte dans la description des faciès saisonniers du groupement.

c) *Espèces représentées par des larves.*

L'*Anisolabetum* renferme enfin, pendant la saison sèche, plusieurs espèces actives mais représentées essentiellement par des formes jeunes. C'est le cas en particulier de *Sastrapada livida*, des Blattes *Epilampra pluriramosa*, *Symploce lamotteana*, *Hebardina truncata* et *Margattea nana*, de plusieurs Homoptères, de *Gratidia gracilipes* et de *Platyphymus nimbaensis*.

L'exemple le plus typique est celui de *Margattea nana*, qui peut être très abondante (100-200 sur 25 m²), mais chez laquelle il est alors impossible de trouver un adulte. Il en est de même chez *Sastrapada livida* et *Hebardina truncata*.

Mais on doit souligner que les stades larvaires de ces Insectes ne sont nullement propres à la saison sèche, car on peut rencontrer des jeunes, et souvent en grand nombre, pendant toute l'année. Ce n'est donc pas l'abondance des larves qui est remarquable, mais plutôt la rareté des adultes.

Les causes de ce phénomène sont assez difficiles à élucider.

La durée anormalement longue — pour le territoire étudié — de la vie larvaire, qui se prolonge pendant 3 mois, et la disparition des adultes à l'orée de la saison sèche, sont peut-être dues à un blocage de la croissance chez les jeunes soumis à des conditions climatiques inhabituelles (l'action de la sécheresse est sûrement prépondérante car les adultes apparaissent dès les premières pluies, qui semblent ainsi jouer un rôle d'activateur). Ce blocage, s'opposant au renouvellement des adultes, qui se produit continuellement le reste de l'année, expliquerait la disparition de ces derniers, par un amenuisement progressif de leurs effectifs sous l'action de la mortalité naturelle.

3 - LA FAUNE DE SAISON DES PLUIES.

LAMOTTE, puis ROY, ont opposé la pauvreté spécifique de cette faune à la diversité de celle de la saison sèche. En réalité, comparés à nos relevés de saison sèche, ceux de LAMOTTE et ROY (Août et Septembre 1951) et de LAMOTTE (Septembre 1956) paraissent montrer plutôt un enrichissement de la faune entomologique.

Celle-ci est en effet constituée :

- a) Des espèces indifférentes déjà mentionnées.
- b) De plusieurs espèces qui, durant la saison sèche, manquaient dans l'*Anisolabetum*.

Les unes, en état d'hibernation auparavant, sont rentrées en activité avec les premières pluies. *Anisolabis nimbaensis*, par exemple, se rencontre alors dans les détritux végétaux humides ou sous les pierres à peine enfoncées, mais non plus en retournant le sol.

Un autre contingent, plus important, est constitué par des Insectes rares ou introuvables pendant les mois secs, aussi bien à l'état de larves que d'adultes hibernants. Ce sont en particulier deux Orthoptères orophiles, *Cophogryllus royi* et *Homorocoryphus brevipennis*, dont la distribution dans le tableau est très significative, ainsi que les Lygéides Lyg. 16 et Lyg. 17 ; *Spathosternum brevipenne* semble, d'après les relevés de ROY, être dans le même cas. Comme tous ces Insectes sont des hétérométaboles, il est probable qu'ils franchissent la saison sèche à l'état d'œuf.

Cet ensemble d'espèces à tendances nettement hygrophiles tient en quelques sorte la place des espèces migratrices, plutôt xérophiles, mais leur rôle est beaucoup plus important pour la physionomie de l'association car elles sont souvent fréquentes, tandis que les secondes restent sporadiques.

c) Enfin, il faut ajouter les espèces qui, présentes dans le groupement durant la saison sèche, mais à l'état juvénile, y existent maintenant à l'état adulte. Ce changement, qui ne se traduit pas dans les relevés, est très apparent sur le terrain.

On trouve encore beaucoup de larves pendant la saison des pluies. Ce fait, rendu particulièrement évident par la prédominance des hétérométaboles, ne signifie pas que cette saison soit, plus que les autres, une période privilégiée pour l'accomplissement des stades pré-imaginaux. En réalité, la rapide succession des générations, qui n'obéissent pas à un rythme d'ensemble comme dans les pays tempérés, entraîne la coexistence d'individus à des stades très différents de leur développement : le petit nombre d'adultes par rapport aux larves ne fait que traduire l'habituelle diminution du nombre des individus entre l'éclosion des œufs et la maturité imaginale.

4 - LA FAUNE DES SAISONS DE TRANSITION.

Les relevés effectués pendant les saisons de transition comprennent en général plus d'espèces que les relevés de pleine saison sèche ou de pleine saison des pluies.

a) *La première saison de transition.*

Dans le cas de la première saison de transition, qui correspond à peu près aux mois de Mars et Avril, il y a un réel enrichissement de la faune, en ce sens que de nombreuses espèces, qui étaient auparavant absentes de l'association, y font leur apparition. Les unes faisaient partie d'un autre groupement, d'autres étaient à l'état d'œuf ou de larve : les premières précipitations vont entraîner la remontée en surface, l'éclosion ou la mue imaginale de tous ces Insectes, d'où un accroissement assez brusque du nombre des espèces. Les adultes sont alors plus abondants qu'aux autres saisons car tous les hétérométaboles qui avaient dû passer la saison sèche à l'état larvaire rattrapent en quelque sorte le temps perdu et effectuent presque simultanément leurs dernières mues.

b) *La seconde saison de transition.*

L'enrichissement des relevés pendant la seconde période de transition ne paraît pas correspondre à un enrichissement de la faune car celle-ci procède directement du peuplement de la saison des pluies ; d'autre part, on ne peut pas invoquer l'apparition de nouvelles espèces à l'approche de la saison sèche puisque cette dernière, on l'a dit, n'a pratiquement pas de faune propre.

En fait, il semble que l'amélioration du climat, encore humide mais plus chaud, crée des conditions de vie plus favorables, spécialement pour les espèces originaires de plaine. Il y aurait alors une augmentation du nombre des individus permettant la capture d'espèces plus nombreuses et donc, en fin de compte, un enrichissement des relevés.

c) *Le rôle des courants aériens ascendants.*

L'agitation de l'atmosphère pendant ces périodes de transition, où se produisent les tornades, apporte aussi une importante contribution à l'enrichissement de l'*Anisolabetum*.

Des courants aériens s'élèvent alors sur les flanes de la montagne, transportant avec eux des nuages mais aussi de nombreux Insectes provenant de régions inférieures. On peut voir à ce moment des papillons franchir les crêtes d'un vol rapide, et redescendre de l'autre côté du massif qu'ils ont escaladé en quelques minutes. Des Hémiptères, des Coléoptères, et notamment des Scarabéides, les accompagnent et s'abattent souvent sur les herbes. Par le même chemin arrivent encore de gros criquets, et pas toujours des meilleurs voiliers, puisque, en Avril, nous avons pu voir au Camp I plusieurs *Zonocerus*, cette « peste » des cultures de la plaine.

Ces apports étrangers n'ont guère de répercussions sur la structure et l'économie de l'*Anisolabetum*, mais ils mettent une certaine diversité dans le peuplement de la prairie, plutôt monotone en temps normal. Il est certain d'autre part, étant donné la quantité d'individus ainsi véhiculés, qu'ils contribuent en grande partie à l'enrichissement des relevés d'Octobre, Novembre, Avril et Mai.

5 - CONCLUSION.

Il ressort des considérations précédentes que, si l'*Anisolabetum* présente de nettes modifications en rapport avec la succession des saisons, celles-ci n'ont pas, à vrai dire, de faune propre.

Le faciès saisonnier le mieux caractérisé est le faciès de saison sèche, mais ses caractères sont essentiellement *négatifs*.

En dehors de la saison sèche, le peuplement animal reste qualitativement le même pendant toute l'année ; si l'on excepte les espèces migratrices (qui n'ont qu'un rôle très accessoire dans le groupement), il n'y a pas de différence entre la faune des saisons de transition et celle de l'hivernage ; seules diffèrent les proportions entre formes larvaires et formes imaginales.

On peut estimer que cette faune des mois de tornades et d'hivernage est la « faune normale » de l'association. C'est une faune relativement hygrophile pour laquelle la saison sèche représente une *période de crise*. Il est probable que s'il n'y avait pas de saison sèche, la composition de l'*Anisolabetum* resterait la même dans ses grandes lignes.

CHAPITRE IX

L'Hexagonieto-Mallopelmetum ss-ass. submontanum

Dans l'étage inférieur, les savanes à grandes herbes (*Setaria chevalieri* Stapf le plus souvent) occupent de vastes surfaces, en particulier le long des forêts-galeries, où elles forment des zones de lisière pouvant atteindre des dizaines ou des centaines de mètres de large. Très généralement, diverses essences ligneuses, arbres ou arbustes non forestiers, s'ajoutent aux Graminées, sans constituer toutefois de strate arborescente continue (sauf quand la savane a la possibilité d'évoluer vers la forêt, v. plus loin, p. 139).

On retrouve cette végétation sur les buttes qui parsèment les plateaux herbeux horizontaux du piedmont occidental et aussi le Plateau de Zougouépo inférieur. Ces monticules, qui donnent au paysage un aspect qui a pu être comparé à celui du « veld » sud-africain (20), sont dus à l'activité constructrice des Termites (*Bellicositermes*) ; couronnés de hautes herbes et souvent d'arbrisseaux, ils constituent comme des îlots de végétation haute au milieu des prairies maigres qui les entourent.

A - APERÇU SUR L'HEXAGONIETO-MALLOPELMETUM LINEARIS
DES REGIONS INFÉRIEURES

Le peuplement animal des formations à grandes herbes est d'une richesse extraordinaire. C'est par centaines que se comptent les Insectes capturés dans un relevé de 25 m². Blattes, Mantes, Coléoptères Carabiques et Ténébrionides, Acridiens et Gryllides, Hétéroptères surtout, y sont représentés par des quantités d'espèces de teinte et d'aspect souvent remarquables.

Bon nombre d'entre elles font partie du contingent praticole euryécique, mais le grand intérêt de cette faune réside dans la présence de toute une série d'espèces, voire même de genres, étroitement liées à ce type de végétation. Citons ici, à titre d'exemple, *Haulevillea denticulata* Schout., *Thodelmus* sp., *Caystreus marginiventris* Stal., divers Scutellérides et Réduvides, des Carabiques tels que *Drypta thoracica* Bohem. et surtout les *Hexagonia* et plusieurs *Stenocallida*, des Harpalides nombreux, *Mallopelmus linearis*, divers Lagriides et Ténébrionides, des Curculionides et des Cérambycides spéciaux, de grands Acridiens, etc...

Tous ces animaux, et bien d'autres encore, forment une grande entomocénose, parfaitement individualisée, pour laquelle nous proposons le nom d'*Hexagonieto-Mallopelmetum linearis*. Par la suite, on devra sûrement y distinguer plusieurs sous-associations ; c'est ainsi que, lorsque le groupement occupe des formations de lisière, il peut s'enrichir de plusieurs espèces forestières : *Metagonum subaeneum* Kolbe, *Paralabis owenii* Burr, *Colpodichius platyderoides* Stran., qui manquent dans le peuplement « insulaire » des buttes édifiées par les Termites.

B - L'HEXAGONIETO-MALLOPELLETUM SS-ASS. SUBMONTANUM

Une autre sous-association peut être reconnue dans l'étage montagnard inférieur, où les formations à *Setaria* persistent jusque vers 1200-1300 m, en lisière le long des vallées forestières.

Deux relevés seulement y ont été effectués, et dans des localités où les conditions de peuplement sont bien différentes : l'un provient en effet du Plateau de Zougouépo, vers 880 m, et l'autre du Camp des Cyatheas, vers 1000 m. On connaît donc encore très mal la composition du groupement dans l'étage montagnard, mais il est quand même possible de tirer quelques indications intéressantes de ces relevés, sans pour autant qu'il soit nécessaire de les donner *in extenso*.

Il faut noter d'abord que la faune y est beaucoup moins riche et variée que celle de l'*Hexagonieto-Mallopelletum* de plaine, les espèces n'étant guère plus nombreuses que dans les relevés du *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

Il y a une assez forte proportion d'espèces praticoles indifférentes telles que *Margattea nana*, *Gellia angulicollis*, *Cyrtocoris lündi*, *Hebardina truncata*, *Miomantis misana*, *Heterotarsus longipennis*, *Neosiopelus fletifer*, *Negus asper*, *Pseudomitraria lunda*, *Gratidia gracilipes*, Staphyl. 2, *Oncocephalus nimbaensis*, *Polytoxus villosus*, *Polididus spinosissimus*, etc., les unes étant plutôt planitiaires, d'autres indifférentes à l'altitude.

Mais on remarque surtout la présence d'Insectes caractéristiques de l'association : *Hexagonia terminalis* Semm. et Har., *Drypta thoracica* Bohem., *Stenocallida ruficollis* F., *Mallopelmus linearis* Stran., *Caystreus marginiventris* Stal., *Thodelmus* sp., *Haulevillea denticulata* Schout., divers Ténébrionides et Lagriides. Cet ensemble caractéristique est moins riche qu'en plaine, mais témoigne cependant d'une affinité certaine avec l'association typique.

D'autre part, quelques Insectes reflètent par leur présence des différences dans la structure générale du peuplement des régions qui ont fourni les relevés ; c'est le cas de *Maraenopsis dubia* dans le relevé du Camp des Cyatheas, de *Harpagochara spinuliceps*, *Dymantis plana* et *Pteronemobius massaicus* dans celui du Plateau de Zougouépo.

Enfin, l'influence de la forêt proche et du climat plus montagnard se manifeste, au Camp des Cyatheas, par la présence de *Colpodichius platyderoides*, silvicole, et d'*Epilampra pluriramosa*, orophile. Le groupement, malgré son individualité, n'est donc pas à l'abri des facteurs climatiques, ce qu'atteste aussi l'appauvrissement de la faune.

Ce dernier caractère, et l'existence probable d'autres Insectes orophiles, permettent de distinguer dès maintenant une sous-association de l'*Hexagonieto-Mallopelletum linearis*, propre à l'horizon inférieur de l'étage montagnard, l'*Hexagonieto-Mallopelletum* ss-assoc. *submontanum*. Ce groupement, par la suite, devra peut-être être élevé au rang d'association.

Il n'est pas possible actuellement d'en préciser la répartition. Les lisières à *Setaria* s'observent jusque vers 1300 et même 1400 m, mais les espèces caractéristiques du groupement s'y rencontrent-elles encore ? Plus haut, en tout cas, dans les lisières à *Panicum*, le groupement est remplacé par le *Diatypeto-Apolabetum*.

En ce qui concerne son écologie, il semble, d'après les quelques mesures comparatives qui ont été faites, que les formations à hautes herbes aient un écoclimat plus amorti que celui de la prairie, ce qui est d'ailleurs normal étant donné la hauteur (1m-1,50m) et la densité de la couverture végétale. C'est aussi un milieu plus humide où les bases des touffes, qui prennent parfois l'allure de touradons assez volumineux, jouent le rôle de réservoirs d'humidité.

CHAPITRE X

Le *Diatypeto-Apolabetum cristatae*

Entre forêt et prairie s'intercale presque toujours une « zone de lisière », bande de végétation herbacée plus ou moins large (de quelques mètres à plusieurs dizaines) bien distincte par sa composition floristique et sa physionomie des formations qui l'encadrent. A l'étage montagnard, surtout dans sa partie supérieure, ces zones de lisière sont constituées essentiellement par un *Panicum* qu'accompagnent diverses herbacées de grande taille (v. p. 51) ; elles abritent une entomocénose tout à fait remarquable par sa composition et son écologie, le *Diatypeto-Apolabetum cristatae*.

I. — DESCRIPTION DU GROUPEMENT

1 - TABLEAU (v. p. 122).

2 - ESPÈCES PRATICOLLES ET SILVICOLLES.

Malgré le nombre restreint des relevés et leur faible surface (3 relevés de 4 m²), le tableau VIII suffit à mettre en évidence le caractère principal de l'association, qui réside dans la coexistence d'espèces praticoles et silvicoles. Par rapport aux autres groupements montagnards, c'est un phénomène entièrement nouveau car, au Nimba, il n'y a d'ordinaire aucun mélange entre la faune de forêt et la faune de prairie (v. p. 51).

Nous ne nous attarderons pas sur les espèces praticoles. Certaines sont indifférentes à l'altitude, par exemple *Arachnocephalus nigrifrons*, Ac. 3, *Pachybrachius* sp., Elat. 1, *Polytoxus villosus*, *Margattea nana*, *Hebardina truncata*, etc. D'autres au contraire sont strictement liées à l'étage montagnard, tels *Diatypus leonensis*, *Anisolabis nimbaensis*, *Onotokiba guineensis*, *Homorocoryphus brevipennis*, *Epilampra pluriramosa*, *Pteronemobius albolineatus*. Cette faune est, somme toute, semblable à celle du *Scotinopharetum* ou de l'*Anisolabetum* des prairies voisines. Plusieurs espèces communes dans ces groupements manquent ici, mais il ne serait guère prudent, en raison de l'insuffisance des relevés, d'invoquer des incompatibilités d'ordre écologique.

Les espèces silvicoles sont peu nombreuses, mais souvent abondamment représentées ; ce fait est significatif, car il montre que leur présence en lisière n'est pas due simplement à des incursions accidentelles. Les Insectes faisant partie de ce contingent se recrutent surtout chez les Forficules, les Carabiques et les Blattes.

| | 262 | 254 | 263 |
|--|-----|-----|-----|
| <i>Margattea nana</i> Sauss. | + | + | + |
| <i>Epitampra pluriramosa</i> Karny | + | + | + |
| <i>Apolabis cristata</i> Hincks | + | + | + |
| <i>Thalperus micheli</i> Burr. | + | + | + |
| <i>Diatypus leonensis</i> Basil. | + | + | + |
| <i>Metagonum subaeneum</i> Kolbe | + | + | + |
| <i>Anisolabis nimbaensis</i> Hincks | | + | + |
| Staphyl. 2 | | + | + |
| Staphyl. 7 (<i>Paederus</i>) | | + | + |
| Staphyl. 8 | | + | + |
| Chrysom. 2 | | + | + |
| Hétéropt. 1 | + | + | |
| <i>Polytoxus villosus</i> Vill. | | + | + |
| Hétéropt. 2 | | + | + |
| Blatte 2 | + | | |
| Blatte 3 | + | | |
| <i>Hebardina truncata</i> Princis | + | | |
| <i>Homorocoryphus brevipennis</i> Chop. | + | | |
| Gryllide sp. | + | | |
| <i>Pteronemobius albolineatus</i> Chop. | + | | |
| <i>Arachnocephalus nigrifrons</i> Chop. | | + | |
| <i>Pseudomittraria lunda</i> Rehm. | | | + |
| Ac. 3 (Tétrigide) | | + | |
| <i>Odontomelus</i> af. <i>subtusminiatus</i> Ramme | + | | |
| <i>Colpodichius platyderoides</i> Straneo | + | | |
| <i>Onotokiba guineensis</i> Basil. | + | | |
| <i>Siopelus crassicornis</i> Burg. | + | | |
| Elat. 1 | + | | |
| <i>Sastrapada livida</i> Vill. | | + | |
| <i>Maraenopsis dubia</i> Vill. | + | | |
| <i>Pachybrachius</i> sp. | + | | |
| <i>Didymocephalus curculio villiersi</i> Jean. | + | | |
| Hétéropt. 5 | | + | |
| Autres espèces | 2 | 8 | 5 |

TABLEAU VIII. — *Diatypeto-Apolabetum cristatae*.

Parmi les premiers, *Apolabis cristata* est un Carcinophorine aisément reconnaissable à la forte crête longitudinale qui orne le pénultième sternite du mâle. Cet Insecte, strictement orophile et forestier, apparaît vers 900-1000 m pour devenir abondant à partir de 1200 m, où il prend le relais d'un autre Carcinophorine, *Paralabis owenii* Burr, planitiaire celui-ci. On le rencontre sous les pierres, les feuilles mortes, très souvent dans les troncs décomposés. Nous avons pu observer plusieurs fois la femelle en train de couvrir ses œufs, abritée dans une logette creusée dans le sol ou une branche pourrie. Hormis le cas particulier de la Crête de Nion (v. p. 100), nous n'avons jamais trouvé cet *Apolabis* en prairie, où il laisse la place à *Anisolabis nimbaensis* ou *Apolabis quadricollis*.

C'est avec quelque doute que nous rangeons dans ce groupe un autre Forficule, *Thalperus micheli*. Pour notre part, en effet, nous ne l'avons trouvé qu'en forêt et en lisière, mais ROY (27) et LAMOTTE et ROY (19) l'indiquent en prairie. Il nous semble pourtant étonnant qu'aucun *Thalperus micheli* n'ait été capturé sur les 600 m² de prairie montagnarde que nous avons prospectés du mois de Décembre au mois de Mai. On peut se demander si l'on a bien affaire à la même espèce ou, plutôt, si des formations herbacées différentes n'ont pas été réunies sous le même terme de « prairie d'altitude ». Quoi qu'il en soit, cette espèce est commune dans les forêts montagnardes et plus encore dans les lisières à *Panicum*.

Le Carabique *Metagonum subaeneum* est, lui, incontestablement forestier. BASILEWSKY (5) le considère comme orophile ; en réalité, il est indifférent à l'altitude et vit aussi bien dans la sylvie ombrophile de la vallée du Yâ que dans les forêts tropophiles des environs de Ziéla, mais il est surtout abondant à l'étage du Parinari. En plaine, il pénètre aussi dans les lisières à *Setaria*.

Colpodichius platyderoides (Col. Carab.) a à peu près la même écologie, mais il se raréfie dans les régions les plus élevées. C'est ce qui explique son absence des relevés 254 et 263, effectués à 1600 m au Camp I, alors qu'il est fréquent vers 1000-1200 m à la Crête de Nion et au Camp des Cyatheas.

Quant à *Siopelus crassicornis*, il n'est pas assez répandu pour qu'on puisse définir son statut avec certitude ; il est possible que ce soit en fait une espèce indifférente.

Il faut encore mentionner des Blattes forestières appartenant probablement au genre *Blattella*, Blatte sp. 2 et Blatte sp. 3, souvent capturées en forêt, ainsi qu'un Gryllide lui aussi indéterminé, et le *Didymocephalus curculio villiersi*, qui paraît être un vicariant silvicole de *Didymocephalus curculio curculio*. Ces espèces n'ont été trouvées, tout au moins en lisière, qu'à la Crête de Nion.

Aux Insectes, on doit ajouter divers autres Arthropodes forestiers. Un des plus remarquables est le *Dacnophilus armatus* Roewer, gros Opilion noir taché de blanc qui pénètre cependant parfois en prairie, mais le plus commun est un Polydesmoïde rose vif qui pullule dans les forêts du haut Zié et dans le Bosquet relique, ainsi qu'en lisière ; il n'a jamais été trouvé en prairie.

3 - PAUVRETÉ FAUNISTIQUE. ABONDANCE DES INDIVIDUS.

Même si l'on tient compte de la faible étendue des surfaces prospectées, le *Diatypeto-Apolabetum* peut être considéré comme une association pauvre ; il est fort probable qu'un accroissement du nombre ou de la surface des relevés n'entraînerait qu'une faible augmentation du nombre des espèces. Ce caractère du groupement est, comme nous le verrons, en rapport avec les particularités écologiques de la formation végétale qui l'abrite.

En revanche, plusieurs espèces sont représentées par un grand nombre d'individus et certaines atteignent, dans le *Diatypeto-Apolabetum*, une densité bien plus élevée que dans tout autre groupement.

Sans accorder trop de valeur aux chiffres, il est quand même significatif de noter, à titre d'exemple, que 76 Forficules ont été capturés dans le relevé 254, soit en moyenne 6 fois plus que

dans l'*Anisolabetum* sur la même surface ! De semblables augmentations d'effectifs se manifestent aussi bien chez des Insectes praticoques (*Anisolabis nimbaensis*, *Diatypus leonensis*) que silvicoles (*Metagonum subaeneum*, *Apolabis cristata*, *Thalperus micheli*), ainsi que chez divers autres Arthropodes.

Là encore, il faut faire intervenir les caractères du milieu ; cette prolifération d'individus est en effet rendue possible grâce à l'existence d'un stock alimentaire inépuisable, constitué par l'épaisse couche de débris végétaux en décomposition qui recouvre le sol (v. Synécologie du groupement).

4 - ESPÈCES CARACTÉRISTIQUES. ENSEMBLE CARACTÉRISTIQUE.

Un *Paederus* (Staphyl. 7) abondant dans la zone de lisière des formations silvatiques situées aux environs du Camp I, et un petit Héteroptère, Hétero. 1, qui se nourrit peut-être aux dépens des *Panicum*, ne paraissent pas avoir été rencontrés dans d'autres biotopes et pourraient peut-être être considérés comme des espèces caractéristiques. Notre connaissance de l'association n'est cependant pas suffisante pour pouvoir être totalement affirmatif.

En tout cas, on peut citer un ensemble caractéristique bien défini, composé à la fois d'Insectes silvicoles et praticoques ayant leur plus grande abondance dans le *Diatypeto-Apolabetum* ; ce sont : *Metagonum subaeneum*, *Diatypus leonensis*, *Anisolabis nimbaensis*, *Epilampra pluriramosa*, *Thalperus micheli* et *Apolabis cristata*.

Notons en passant que l'on a ici une excellente illustration de la relativité de la notion d'espèce caractéristique : chacune des espèces précitées, prise isolément, a une signification écologique assez vague et symbolise plus un type de formation végétale qu'une entomocénose déterminée ; simultanément, elles constituent au contraire une combinaison étroitement liée à certaines conditions de milieu, au sein de laquelle elles acquièrent du même coup une signification nouvelle.

II. - SYNECOLOGIE, REPARTITION ET VARIABILITE DU *DIATYPETO-APOLABETUM CRISTATAE*

A - Synécologie.

La structure particulièrement originale de l'association apparaît déterminée par les conditions éoclimatiques propres au tapis de *Panicum*.

Si on isole un pied de *Panicum* de ses voisins, on constate que les feuilles, alternes et très densément velues, se détachent de longs rameaux grêles et flexueux ; ceux-ci sont trop faibles pour se dresser d'eux-mêmes au-dessus du sol, mais comme la plante pousse en grandes masses, ils s'accrochent les uns aux autres et se soutiennent mutuellement. L'ensemble constitue un tapis continu qui augmente peu à peu d'épaisseur, au fur et à mesure de la croissance des individus, jusqu'à atteindre 60 à 80 cm et même 1 m de hauteur. Les feuilles vivantes se trouvent concentrées en surface ; elles recouvrent un lacis serré de débris végétaux en décomposition. Ce matelas de détritus peut mesurer 30 à 40 cm d'épaisseur.

On ne possède pratiquement pas de renseignements thermométriques et hygrométriques sur ce biotope. Néanmoins, par l'observation directe et par comparaison avec d'autres milieux végétaux mieux connus, on peut se faire une idée des conditions écologiques qu'il présente.

Il est évident que l'humidité doit y être beaucoup plus constante, donc en moyenne plus élevée, qu'en prairie. Les feuilles vivantes, grâce à leur abondante pilosité, retiennent une grande quantité d'eau, qu'il s'agisse de pluie ou de rosée, et ne l'abandonnent que très lentement au cours de la journée.

Cette première « strate d'humidité » en surmonte une autre, beaucoup plus épaisse, formée par la masse des débris végétaux. En raison de son épaisseur et de sa structure, un peu comparable à celle d'une éponge, et grâce aussi à la couche protectrice des feuilles vivantes, elle oppose une grande inertie à l'évaporation. C'est seulement au plus fort de la saison sèche que les horizons les plus inférieurs sont atteints par la dessiccation : à ce moment, plusieurs espèces s'enfoncent dans le sol, mais il n'y a pas de suspension d'activité aussi marquée que dans l'*Anisolabetum*.

Le reste du temps, la faune se trouve plongée dans une atmosphère constamment humide. C'est, pour les espèces forestières, qui paraissent surtout sensibles à l'alternance de sécheresse et d'humidité, une condition tout à fait favorable, et nous y verrions volontiers la cause déterminante de leur existence en lisière.

En ce qui concerne les températures, les extrêmes sont à coup sûr moindres qu'en prairie, mais il semble toutefois que les amplitudes ne sont pas aussi atténuées qu'en forêt ; d'ailleurs, quand le soleil se montre, les couches profondes s'échauffent de façon perceptible, nettement plus que sous le couvert forestier au même niveau.

L'écoclimat des lisières se rapprocherait ainsi, par son régime thermique, de celui des autres formations herbacées, alors que par ses caractères hygrométriques il a d'incontestables affinités avec le milieu forestier.

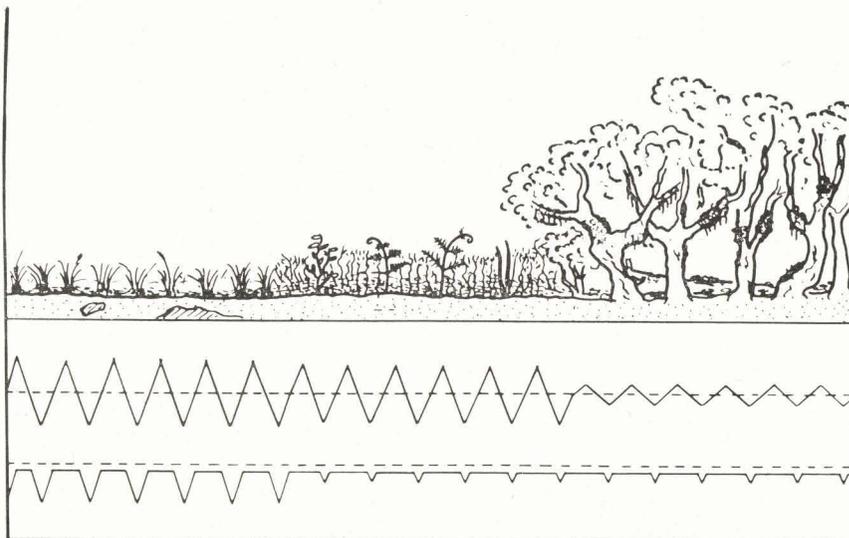


FIG. 8. — Illustration schématique des différences écoclimatiques entre forêt, zone de lisière à *Panicum* sp. et prairie d'altitude. Le profil est tracé à travers la lisière N du Bosquet relique, le S étant à droite de la figure. En dessous du profil, représentation très simplifiée des variations de température de part et d'autre de la moyenne et, plus bas, de l'hygrométrie par rapport à l'humidité maxima.

La dualité d'origine du peuplement animal, où se mêlent espèces silvicoles et práticoles, semble traduire cette particularité. Mais d'un autre côté, si les conditions de milieu participent à la fois de celles de la forêt et de celles de la prairie, elles ne sont pas non plus identiques ni aux unes ni aux

autres : on conçoit qu'une sélection des espèces puisse en résulter, d'où ne subsistent en définitive que les plus plastiques. C'est ce qui explique que toutes les espèces praticoles et silvicoles ne soient pas représentées dans l'association et, par voie de conséquence, que celle-ci soit une association faunistiquement pauvre, ce qui peut être considéré comme un caractère de spécialisation.

B - Répartition et variabilité.

La répartition du *Diatypeto-Apolabetum* suit évidemment celle des lisières, non sans que le groupement subisse quelques modifications en fonction de l'altitude. C'est ainsi que le relevé n° 62, provenant de la Crête de Nion, à 1160 m, diffère des deux autres, effectués à 1600 m, par la présence de plusieurs Insectes rares ou absents dans les régions les plus élevées : *Colpodichius platyderoides*, *Pseudomittraria lunda*, Gryllide sp., Blatte sp. 2, Blatte sp. 3, *Maraenopsis dubia*, *Didymocephalus curculio villiersi*, *Siopeus crassicornis*.

Des recherches plus poussées conduiront probablement à distinguer deux associations ou sous-associations, l'une propre à l'horizon inférieur de l'étage montagnard, plus riche en espèces planitiaires, et à laquelle se ramènerait le relevé n° 262, et une autre occupant les régions supérieures (n° 254 et n° 263). Il est remarquable que, tout en étant soumises à un écoclimat aussi spécialisé et aussi « fermé » que celui des zones de lisière, les espèces du *Diatypeto-Apolabetum* ne cessent pourtant pas de dépendre des conditions climatiques générales.

III. - STRATIFICATION A L'INTERIEUR DU *DIATYPETO-APOLABETUM*

La nature du régime détermine une stratification beaucoup plus nette dans le *Diatypeto-Apolabetum* que dans les autres associations des milieux herbacés.

Les 30 ou 40 cm de débris végétaux qui recouvrent le sol sont animés d'un grouillement de vie incroyable, auquel contribuent surtout les espèces phytosaprophages, c'est-à-dire, par ordre d'importance numérique, les Cloportes, les Blattes, les Diplopodes et les Forficules.

Aux dépens de ces proies abondantes prospèrent quelques espèces d'Araignées et deux Caraïbiques, *Metagonum subaeneum* et *Diatypus leonensis*, représentés à eux deux en moyenne par une douzaine d'individus sur 4 m².

Ce sont essentiellement ces espèces phytosaprophages et carnivores qui confèrent son originalité au groupement, tant par leurs populations pléthoriques que par la double origine, praticole et silvicole, des espèces.

Au contraire, la faune phytophage, qui fréquente surtout la surface du tapis de *Panicum*, où elle se nourrit de feuilles vivantes, ne diffère guère de celle de la prairie : en effet, dans un cas comme dans l'autre, les espèces de la strate supérieure sont soumises à peu près aux mêmes conditions de milieu. Eu égard au petit nombre des espèces et des individus (qui parfois même semblent erratiques), on pourrait y voir un faciès appauvri de la strate supérieure des associations praticoles voisines.

CHAPITRE XI

Conclusion sur les groupements

I. - CARACTERES DISTINCTIFS ET AFFINITES DES ENTOMOCENOSES DE L'ETAGE MONTAGNARD

Parmi les trois grands groupements qui se partagent les prairies montagnardes, le *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis* se distingue aisément du *Scotinopharetum lamottei* et de l'*Anisolabetum nimbaensis* par sa plus grande richesse faunistique, l'abondance des espèces planitiales, et le petit nombre des espèces orophiles. Toutefois, l'existence même de ces dernières, et la présence d'un contingent d'espèces préférantes indiquant un appauvrissement de la faune par rapport aux associations planitiales, permettent de rattacher sans hésitation le *Pyrgomanteto-Apolabetum* aux autres groupements montagnards.

Entre le *Scotinopharetum* et l'*Anisolabetum*, il y a des affinités plus étroites : dans les deux groupements, le contingent orophile prend une place importante, et les espèces sont nettement moins nombreuses que dans le *Pyrgomanteto-Apolabetum*.

Cependant, dans le *Scotinopharetum*, il existe encore des espèces planitiales, et un ensemble d'espèces préférantes qui manquent dans l'*Anisolabetum*.

L'*Anisolabetum* au contraire est constitué uniquement d'espèces orophiles et d'espèces indifférentes à l'altitude, dont certaines tiennent lieu d'espèces préférantes.

Les différences de composition entre les trois groupements en question ressortent du tableau IX.

Malgré les caractères qui les séparent, le *Pyrgomanteto-Apolabetum*, le *Scotinopharetum* et l'*Anisolabetum* peuvent cependant être rangés dans une même unité biocénotique supérieure : tous trois ne comprennent en effet que des espèces praticoles, et ceci permet de les opposer d'une part aux groupements silvicoles, d'autre part aux groupements de lisière. Leur ensemble constituera l'*alliance des groupements praticoles montagnards*.

Malgré l'abondance du matériel récolté en forêt au cours de notre mission, nous croyons prématuré de décrire des groupements silvicoles comme nous l'avons fait pour les milieux herbacés. La forêt a en effet une faune très diversifiée, et il aurait fallu pour cela nous y consacrer entièrement durant notre séjour.

| | <i>Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis</i> | <i>Scotinopharetum lamottei</i> | <i>Anisolabetum nimbaensis</i> |
|-------------------------------------|--|--|--|
| Stock commun aux trois groupements. | Espèces praticoles indifférentes telles que : | | |
| | <i>Hebardina truncata</i> <i>Cyptocoris lündi</i> <i>Ptychtus signatus</i> <i>Phytocoris</i> sp. Elat. 1 <i>Symploce lamotteana</i> <i>Gratidia gracilipes</i> <i>Arachnocephalus nigrifrons</i> | <i>Neocalauria phrixus</i> <i>Aeptus singularis</i> <i>Sastrapada livida</i> <i>Neosiopelus fletifer</i> <i>Margattea nana</i> <i>Miomantis misana</i> <i>Dieuches</i> sp. <i>Pachybrachius</i> sp. | <i>Negus asper</i> <i>Polytoxus villosus</i> <i>Nabis capsiformis</i> <i>Neosiopelus nimbanus</i> <i>Pleroticus buqueti</i> Ac. 3 <i>Gellia angulicollis</i> Lyg. 17 etc.. |
| Espèces planitiaires. | Nombreuses : <i>Abacetus gagates</i> <i>Gonocephalus</i> sp. <i>Gardena lamottei</i> <i>Tinna nimbana</i> <i>Schidium</i> sp. <i>Harpagochares spinuliceps</i> <i>Oncocephalus nimbaensis</i> <i>Orthunga guineensis</i> <i>Scotinophara lamottei</i> <i>Edoelina fallax</i> <i>Dymantis plana</i> <i>Paratettix</i> sp. <i>Cycloptiloides lamottei</i> <i>Danuria bucholzi</i> <i>Compsesthespis occidentalis</i> <i>Oxyphilus annulatus</i> <i>Wilwerthia acuminata</i> + les espèces préférantes. | Peu nombreuses : <i>Heterotarsus longipennis</i> <i>Oncocephalus nimbaensis</i> <i>Didymocephalus c. curculio</i> <i>Gardena lamottei</i> <i>Apolabis quadricollis</i> + les espèces préférantes. | Uniquement accidentelles |
| Espèces orophiles. | Rares : <i>Spathosternum brevipenne</i> <i>Homorocoryphus brevipennis</i> <i>Stenocallida alticola</i> | Nombreuses : <i>Epilampra pluriramosa</i> <i>Anisolabis nimbaensis</i> <i>Diatypus leonensis</i> <i>Onotokiba guineensis</i> <i>Hystrichopus nimbanus</i> <i>Pteronemobius albolineatus</i> <i>Cophogryllus royi</i> <i>Homorocoryphus brevipennis</i> | Nombreuses : Les mêmes que dans le <i>Scotinopharetum</i> , plus : <i>Spathosternum brevipenne</i> <i>Platyphymus nimbaensis</i> <i>Stenocallida alticola</i> <i>Parga lamottei</i> |
| Espèces préférantes. | Espèces absentes ou de fréquence moindre dans le <i>Scotinopharetum</i> et l' <i>Anisolabetum</i> : <i>Pyrgomantis pallida</i> <i>Apolabis quadricollis</i> <i>Pseudobaebius occidentalis</i> <i>Polididus spinosissimus</i> <i>Heterotarsus longipennis</i> | Espèces absentes ou de fréquence moindre dans le <i>P-Apolabetum</i> et l' <i>Anisolabetum</i> : <i>Scotinophara lamottei</i> <i>Marænopsis dubia</i> Hétéro. 2 <i>Pseudomittraria lunda</i> Staphyl. 1 | Espèces communes dans divers groupements, mais plus fréquentes dans l' <i>Anisolabetum</i> : <i>Sastrapada livida</i> <i>Hebardina truncata</i> <i>Aeptus singularis</i> <i>Cyptocoris lündi</i> |

TABLEAU IX. — Caractères différentiels des trois groupements praticoles de l'étage montagnard du Nimba.

En tout cas, en ce qui concerne la faune terricole, il est certain qu'il existe un groupement correspondant à l'étage montagnard inférieur, et un autre, beaucoup plus pauvre en espèces, correspondant à l'horizon supérieur. Les différences paraissent assez tranchées pour qu'on puisse en faire deux associations distinctes. En revanche, dans l'étage montagnard inférieur, le peuplement forestier ne semble pas changer d'un bout à l'autre de la chaîne.

Ces associations forestières, quels que soient leur nombre et leur importance, partagent toutes le caractère de n'être constituées que d'espèces silvicoles, et pourront, de ce fait, être rapprochées dans une catégorie plus compréhensive, *l'alliance des groupements forestiers montagnards*.

Par leur structure tout à fait originale, caractérisée par la coexistence d'espèces normalement forestières et d'espèces praticoles, les groupements de lisière méritent d'être mis sur un pied d'égalité avec les deux grands ensembles qui viennent d'être définis.

Actuellement, la seule association connue est le *Diatypeto-Apolabetum*, qui devra probablement être scindé en deux sous-associations ou associations différentes, l'une dans l'étage montagnard supérieur, l'autre dans le montagnard inférieur.

Il est possible d'autre part que les lisières à hautes herbes, fréquentes dans le N de la chaîne à l'étage montagnard inférieur, abritent un groupement particulier, caractérisé par la présence simultanée d'espèces praticoles, silvicoles et orophiles, mais aussi d'espèces de l'*Hexagonieto-Mallopelmetum*.

Les rapports des diverses entomocénoses montagnardes ainsi que leurs caractères principaux peuvent être résumés de la façon suivante (nous avons laissé de côté l'*Hexagonieto-Mallopelmetum submontanum*, dont les rapports avec les autres groupements ne sont pas assez connus) :

A - Groupements à faune essentiellement forestière, avec des espèces orophiles.

- 1 - Espèces planitiaires nombreuses, les orophiles présentes mais relativement peu abondantes. Faune assez riche Groupement forestier de l'étage montagnard inférieur.
- 2 - Uniquement des espèces indifférentes et orophiles. Faune pauvre mais certaines sp. abondantes Groupement forestier de l'étage montagnard supérieur.

B - Groupements sans espèces forestières, avec des espèces orophiles.

- 1 - Peu d'espèces orophiles, mais beaucoup d'esp. planitiales manquant ailleurs. Plus d'esp. que dans les deux groupements suivants, mais moins que dans les associations planitiales. Esp. préférantes : voir tableau IX *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*.

- 2 - Esp. orophiles nombreuses ; groupements pauvres en espèces.
- a - En plus des orophiles et des indifférentes, quelques esp. planitiaires. Esp. préférantes : voir tableau IX *Scotinopharetum lamottei*
- b - Uniquement des indifférentes et des orophiles. Les esp. préférantes sont des indifférentes qui ont ici un indice de présence plus élevé : v. tableau IX *Anisolabetum nimbaensis*.
- C - Groupement réunissant des espèces forestières et des praticoles, avec des orophiles.
- 1 - Uniquement des esp. orophiles et des indifférentes *Diatypeto-Apolabetum cristatae*
- 2 - Groupement semblable au précédent, mais plus riche en esp. planitiaires (peut-être association distincte) *Diatypeto-Apolabetum cristatae* de l'étage montagnard inférieur.

Bien entendu, il ne s'agit là que d'une esquisse provisoire, qui devra être complétée et précisée par la suite.

Il ne faut d'ailleurs pas se dissimuler le caractère très théorique d'un tel « système », dû au fait que l'on se trouve obligé de tracer des limites précises entre les groupements, alors que dans la réalité il peut y avoir passage progressif de l'un à l'autre.

II. - RAPPORTS ENTRE LES FACTEURS DU MILIEU ET LA NATURE DES GROUPEMENTS

Nous avons, dans les pages précédentes, étudié séparément la synécologie de chaque groupement. Il nous reste à faire la synthèse de ces observations, afin de mettre en évidence les facteurs dont ils dépendent, et tout spécialement ceux qui déterminent les différences de constitution existant entre chacun d'eux.

Au Nimba, l'influence du *sous-sol* et du *sol* sur le peuplement animal doit être considérée comme négligeable. Les différences de chimisme et de pH en divers points de la chaîne restent minimes ; en particulier, il n'y a aucun affleurement de roches basiques. Les phytocénoses, sûrement beaucoup plus sensibles aux variations de la nature chimique du sol que les groupements animaux, ne paraissent d'ailleurs pas dépendre de ce facteur, si l'on en juge par les travaux de SCHNELL.

L'épaisseur du sol est plus importante pour le tapis végétal, et permet la différenciation de plusieurs associations silvatiques. On pourrait donc, à la rigueur, envisager une influence indirecte du sol sur la faune forestière par l'intermédiaire du tapis végétal ; en fait, l'observation nous a montré que, en forêt montagnarde, les espèces terrioles étaient indifférentes au type de phytocénose qui les héberge.

Quant à l'existence simultanée de forêts et de formations herbacées, qui est, on l'a vu, un phénomène très important, elle dépend peut-être en partie de causes édaphiques, mais surtout de causes historiques (voir plus loin, chapitre XIII).

On remarquera de plus que, tout en croissant sur des substrats identiques, les prairies montagnardes n'en abritent pas moins trois entomocénoses distinctes.

La *lumière* pourrait intervenir dans la différenciation des groupements silvicoles et praticoles, mais on imagine mal quelle peut être son action sur les espèces lucifuges, nombreuses dans toutes les entomocénoses étudiées. Ce facteur ne peut d'ailleurs pas non plus nous expliquer pourquoi des groupements différents se rencontrent dans un même type de végétation.

L'influence de la *flore* n'est pas contestable mais elle reste limitée. Certes, les espèces monophytophages ne se trouveront que là où vit la plante nourricière, mais toutes les espèces, dans les groupements qui nous occupent, sont loin d'être phytophages. Même lorsqu'elles le sont, beaucoup ont un régime qui n'est pas assez spécialisé pour introduire une limitation dans leur répartition.

En revanche, l'importance des *formations végétales* est considérable. Les trois grandes catégories d'entomocénoses (alliances) définies plus haut se superposent en effet à autant de types de végétation : formations silvatiques, formations herbacées prairiales et formations périlsilvatiques. A plusieurs reprises, nous avons eu l'occasion d'insister sur les différences d'écoclimat qui séparent ces formations. Chacune possède un « style écoclimatique » propre, indépendant des caractères du climat : quelles que soient en effet les données climatiques brutes, elles sont modifiées de la même façon au niveau d'un même type de couverture végétale ; en prairie montagnarde et en prairie planitiaire, par exemple, les amplitudes thermiques restent plus importantes que dans les formations forestières correspondantes.

D'une manière très schématique, on peut définir ainsi les styles écoclimatiques des divers milieux végétaux de l'étage montagnard :

— formations silvatiques : humidité très constante, plus élevée qu'en prairie ; températures soumises à des variations faibles ;

— formations périlsilvatiques : humidité élevée, plus constante qu'en prairie, mais températures plus variables qu'en forêt ;

— formations prairiales : régime thermique contrasté, avec des amplitudes importantes ; humidité montrant une baisse diurne pendant une bonne partie de l'année.

Les caractères du peuplement animal dépendent enfin du *climat*. On constate en effet que, à l'intérieur de l'étage montagnard, un même type de végétation peut, suivant les endroits, abriter des entomocénoses différentes. La répartition de ces groupements est déterminée en fait par les climats locaux, c'est-à-dire surtout :

— le climat montagnard inférieur du Nimba septentrional, à températures relativement élevées, mais à saison sèche rigoureuse ;

— le climat montagnard inférieur du Nimba SW, qui diffère du précédent par sa saison sèche atténuée et sa plus grande humidité générale ;

— le climat montagnard supérieur, à saison sèche rigoureuse, mais surtout plus froid.

Dans les milieux herbacés, à chacun de ces trois climats locaux correspond un groupement : *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis* pour le premier, *Scotinopharetum lamottei* pour le second, *Anisolabetum nimbaensis* pour le dernier.

Dans les formations périlsilvatiques et silvatiques, il semble que seuls existent des groupements propres aux horizons inférieur ou supérieur de l'étage montagnard ; ceci se conçoit d'ailleurs fort

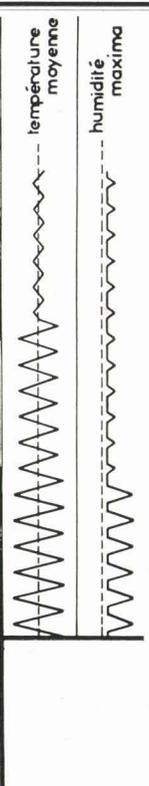
| | | STYLE CLIMATIQUE | | | température moyenne | humidité maxima |
|--|----------------------|---|----------------------------------|--|--|--------------------|
| | | ETAGE MONT. INFÉRIEUR | | ETAGE MONTAGNARD SUPERIEUR | | |
| | | NIMBA N-E | NIMBA S-W | | | |
| STYLE ECOCLIMATIQUE | FORET | Groupement forestier de l'étage mont. inférieur | | Groupement forestier de l'ét. mont. supérieur |  | |
| | LISIÈRE A PANICUM | DIATYPETO - APOLABETUM de l'étage mont. inférieur | | DIATYPETO- APOLABETUM CRISTATAE | | |
| | PRAIRIE | PYRGOMAN- TETO-APO- LABETUM | SCOTINO- PHARETUM LAMOTTEI | ANISO- LABETUM NIMBAENSIS | | |
| temp. moyennes annuelles | | ----- | | ----- | | |
| humidité-pluvio- sité moy. ann ^{les} | | ----- | | ----- | | |

TABLEAU X. — Les entomocénoses de l'étage montagnard du Nimba.
Leurs rapports avec les conditions macro- et écoclimatiques
(très simplifié).

bien étant donné que ce sont les différences d'humidité durant la saison sèche qui sont à l'origine de la séparation du *Pyrgomanteto-Apolabetum* et du *Scotinopharetum* et que ces différences sont considérablement atténuées dans les formations en question.

On voit que, en définitive, le climat et la végétation sont aussi importants l'un que l'autre.

Nous considérerons les entomocénoses étudiées ici comme des résultantes de deux systèmes de facteurs variables, qui sont d'une part le style écoclimatique de la station (dépendant de la végétation) et d'autre part le macroclimat (dépendant de l'altitude et de la situation géographique). Aux diverses combinaisons possibles correspondent autant de groupements, ce que traduit, de façon schématique, le tableau X.

Les groupements seront d'autant mieux limités dans l'espace et dans leur composition que les facteurs déterminants varieront de façon discontinue (par exemple, « seuil climatique » créé par un niveau de condensation, ou passage brusque de la forêt à la prairie) ; sinon, il y a passage graduel d'un groupement à un autre, nécessitant une délimitation plus ou moins arbitraire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE LA DEUXIEME PARTIE

- 1 - ALLEE W.C., PARK O., EMERSON A.E., PARK T., SCHMIDT K.P., 1950. — Principles of Animal Ecology. Saunders Co, Philadelphia and London. 837 p.
- 2 - AMIET J.-L., 1959. — Les Carabiques des prairies pseudoalpines du Montrond (Ain). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 28, 4, pp. 103-108.
- 3 - AMIET J.-L., 1961. — Observations préliminaires sur quelques entomocénoses de la région du Lautaret (H.-A.). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 30, 5, pp. 126-129 et 6, pp. 161-167.
- 4 - BALOGH J., 1958. — Lebensgemeinschaften der Landtiere. Ihre Erforschung unter besonderer Berücksichtigung der zoözoologischen Arbeitsmethoden. Berlin, Akad. Verlag. 560 p.
- 5 - BASILEWSKY P., 1952. — Carabiques, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. I, pp. 71-143. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 6 - BODENHEIMER F.S., 1955. — Précis d'Ecologie animale. Payot, Paris, 315 p.
- 7 - GIACOMINI V. et SACCHI C.F., 1952. — Sui rapporti fra raggruppamenti vegetali e animali nella biocenosi. *Arch. bot. Ital.*, 28, 3, pp. 129-154.
- 8 - GISIN H., 1949. — L'Ecologie. *Acta biotheoretica*, 9, 1-2, p. 89-100.
- 9 - GISIN H., 1950. — La Biocénétique. Coll. internat. C.N.R.S., in *Année biol.*, 27, 2, pp. 81-88.
- 10 - GRASSÉ P.-P., 1929. — Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? *C. R. Soc. Biogéog.*, 6, pp. 57-61.
- 11 - GRASSÉ P.-P., 1951. — Biocénétique et phénomène social. Coll. internat. C.N.R.S., in *Année biol.*, 27, 2, pp. 153-160.
- 12 - GUINOCHE M., 1955. — Logique et Dynamique du Peuplement végétal. Masson, Paris, 143 p.
- 13 - KÜNHILT W., 1951. — Sur la structure des associations biotiques terrestres. Coll. internat. C.N.R.S. 1950, in *Année biol.*, 27, 2, pp. 117-127.
- 14 - LAMOTTE M., 1943. — Premier aperçu sur la faune du Nimba. D.E.S. Jouve et C^{ie}, Paris.
- 15 - LAMOTTE M., 1946. — Un essai de Bionomie quantitative. *Ann. Sc. nat., Zool.*, XI, t. 8, pp. 195-211.
- 16 - LAMOTTE M., 1947. — Recherches sur le cycle saisonnier d'une savane guinéenne. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 72, pp. 88-90.
- 17 - LAMOTTE M., 1947. — Comparaison bionomique de quelques milieux herbacés guinéens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 72, pp. 91-94.
- 18 - LAMOTTE M., 1959. — Le cycle écologique de la savane d'altitude du Mont Nimba. Symposium franco-belge sur des Problèmes écologiques et éthologiques, Bruxelles, Mai 1958, in *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, 89, 1, pp. 119-148.
- 19 - LAMOTTE M. et ROY R., 1954. — Dermaptères, appendice. In Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. II, pp. 120-121. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 20 - LECLERC J.-C., RICHARD-MOLARD J., LAMOTTE M., ROUGERIE G. et PORTÈRES R., 1955. — La chaîne du Nimba. Essai géographique. *Mém. I.F.A.N.*, n° 43, 270 p. Dakar.

- 21 - PAULIAN R., 1947. — Observations écologiques en forêt de basse Côte d'Ivoire. Lechevalier, Paris, 147 p.
- 22 - PIERRE F., 1958. — Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord-occidental. Public. C.N.R.S., série Biologie, n° 1, 332 p.
- 23 - PRENANT M., 1937. — Adaptation, écologie et biocoenotique. *Actual. scientif. industr.*, 103, Hermann, Paris, 60 p.
- 24 - QUEZEL P. et VERDIER P., 1953. — Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations ripicoles de Carabiques dans le midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, 4, 3, pp. 165-181.
- 25 - RAYNAUD-BEAUVERIE M.-A., 1936. — Le Milieu et la Vie en commun des Plantes. Paris, Lechevalier, 237 p.
- 26 - RENKONEN O., 1949. — Discussion on the ways of insect synecology. *Oikos*, 1, 1, pp. 122-126.
- 27 - ROY R., 1952. — Le peuplement en Orthoptéroïdes de la prairie d'altitude du Nimba. D.E.S., Paris (non publié).
- 28 - SACCHI C.F., 1952. — Les groupements de Mollusques terrestres sur le littoral italien. *Vie et Milieu*, 3, 4, pp. 431-435.
- 29 - SCHNELL R., 1952. — Végétation et Flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. I.F.A.N.*, n° 22, 598 p., Dakar.
- 30 - THÉODORIDÈS J., 1950. — Quelques concepts récents en écologie animale et en biocénotique. *Rev. gén. Sc. pures et app.*, 57, 1-2, pp. 23-27.
- 31 - VAN DER KLAUW C.J., 1951. — Qu'est-ce que l'Ecologie ? Coll. internat. C.N.R.S., 1950, in *Année biol.*, 27, 2, pp. 103-115.
- 32 - VAN DER PLAETSEN P., 1958. — Observations sur le peuplement animal, en saison sèche, de la prairie d'altitude du Nimba. D.E.S., Lille (non publié).
- 33 - VAN HEERDT P.F. et KRAMER K.U., 1952. — Observations biocénotiques dans la garrigue près de Banyuls-sur-Mer et dans la région des dunes de l'étang du Canet près de St-Cyprien (P.O.). *Vie et Milieu*, 3, 4, pp. 349-369.
- 34 - VAN HEERDT P.F. et MORZER BRUYNS M.F., 1960. — A biocenological investigation in the yellow dune region of Terschelling. *Tijdschrift voor Entomologie*, deel 103, 3-4, pp. 225-275.
- 35 - VERDIER P. et QUEZEL P., 1951. — Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, 2, 1, pp. 69-94.
- 36 - VERDIER P. et QUEZEL P., 1952. — A propos des groupements de Carabiques dans les massifs du Ghat et de l'Ayachi (Grand Atlas oriental). *Vie et Milieu*, 3, 2, pp. 190-209.
- 37 - WAUTIER J., 1949. — Biocénotique. *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 18, 4, pp. 76-80, et 5, pp. 90-95.

TROISIEME PARTIE

Evolution passée
de la faune montagnarde

CHAPITRE XII

Remarques préliminaires

Cette troisième partie sera consacrée à l'histoire de la faune de l'étage montagnard. La composition et la structure de tout peuplement végétal ou animal résultent en effet, en dehors de causes purement biotiques, de causes actuelles, qui sont les conditions écologiques, et de causes historiques, qui correspondent aux modifications passées de ces dernières.

Dans le chapitre suivant (chap. XIII), nous nous attacherons à l'histoire récente de la faune montagnarde. Cette histoire a été dictée essentiellement par l'évolution de la couverture végétale. La mise en évidence des extensions et des régressions de la forêt et des formations herbacées va nous obliger à pratiquer une « biogéographie de détail », au sujet de laquelle quelques précisions sont nécessaires.

Une place importante a été accordée aux espèces liées strictement soit au milieu forestier, soit au milieu prairial, et que nous qualifierons de « sténoéciques ». Une prospection poussée de ces deux grands types de végétation, ainsi qu'une étude attentive de l'écologie de nombreuses espèces (dont certaines furent parfois recueillies par centaines d'individus), nous ont en effet montré qu'une quantité d'Insectes forestiers ne se rencontraient jamais en prairie, et inversement pour les espèces praticoles (v. p. 51).

Du point de vue qui nous occupe, cette constatation a la conséquence suivante : quand on trouvera des espèces strictement praticoles dans une clairière, ou des espèces strictement silvicoles dans un lambeau forestier isolé, on pourra déduire que ces formations sont primitives et ont fait partie jadis d'un ensemble forestier ou prairial plus étendu.

Bien entendu, cette conclusion ne sera possible que si les espèces considérées sont à la fois :

— aptères et dénuées de tout moyen de propagation par voie aérienne ou aquatique, ou par les animaux ;

— bien connues systématiquement et écologiquement ;

— assez nombreuses dans leur cas pour que soit exclue l'éventualité d'une venue accidentelle qui, à priori, reste toujours possible.

L'origine du peuplement montagnard, et tout spécialement des espèces orophiles, fera l'objet du chapitre XIV. Nous devrons alors remonter dans un passé assez ancien pour faire appel aux changements de climats contemporains de nos glaciations, mais il nous sera possible d'appliquer des méthodes biogéographiques plus classiques (interprétation des aires disjointes).

Là encore, la connaissance des exigences écologiques des espèces va se révéler fondamentale, que ce soit en matière de climat, en raison des modifications qu'ont dû subir les limites des étages, ou que ce soit en matière de formation végétale, car il existe à la fois des orobiontes forestiers et des orobiontes praticoles.

En revanche, les distances séparant les fragments de certaines aires de répartition sont souvent si considérables que l'aptérisme ne sera plus regardé comme un caractère indispensable.

D'autre part, on pourra s'étonner de la place qui a été accordée à la végétation au chapitre XIII et à la flore au chapitre XIV. Ici aussi quelques précisions seront utiles.

1° *Intérêt présenté par la végétation.*

Comme on l'a dit plus haut, pas plus qu'elle ne peut être séparée des variations climatiques anciennes, l'histoire du peuplement animal ne peut être, au Nimba, dissociée de celle des formations végétales. On ne peut donc, pour cette raison, négliger le facteur végétation.

D'un autre côté, nous avons montré dans un travail sur la faune du haut Jura (2) que des arguments zoologiques pouvaient permettre de résoudre certains problèmes posés par l'histoire de la végétation, problèmes auxquels la Botanique seule n'est pas toujours à même de donner une solution.

Comme ce cas se présentait au Nimba, nous avons été conduit à mettre surtout l'accent sur les vicissitudes passées du tapis végétal, et à en reconstituer les grands traits en nous appuyant sur quelques faits zoologiques significatifs. L'histoire de l'ensemble de la faune montagnarde s'en déduit aisément.

2° *Intérêt présenté par la flore.*

En principe, ce sont surtout les Insectes qui fourniront les données biogéographiques utilisées au chapitre XIV. Lorsqu'on a affaire à des espèces terrioles, à possibilités de dispersion réduites, et peu susceptibles de transport passif, les Insectes représentent, à notre avis, un matériel de qualité biogéographique bien supérieure aux plantes : chez eux, une répartition disjointe implique nécessairement une aire continue dans le passé, tandis que les plantes ont pu être transportées à l'état de graine sur de grandes distances.

Malheureusement, la distribution des Insectes les plus intéressants pour nous, les Insectes orophiles, est encore peu connue, car la faune des sommets ouest-africains, et même d'Afrique en général, est loin d'avoir été l'objet de recherches aussi approfondies que celle du Nimba.

En revanche, la prospection botanique est partout plus avancée, si bien que de nombreux arguments floristiques s'offrent au biogéographe. Les données d'ordre botanique et zoologique se complètent donc parfaitement, les premières ayant l'avantage de la quantité, les secondes celui de la qualité ; c'est pour cette raison que nous avons tenu à faire état des unes et des autres.

CHAPITRE XIII

L'évolution du peuplement animal en rapport avec les modifications du tapis végétal

A l'heure actuelle, la forêt à Parinari, confinée au fond des ravins ou dans les encoissements, n'occupe qu'une assez faible superficie du domaine montagnard ; la prairie, au contraire, étend son tapis monotone sur toute la moitié Nord de la chaîne. SCHNELL a montré que cette suprématie des formations herbacées n'était, en fait, qu'usurpée à la forêt. Pour cet auteur, en effet, la prairie « primitivement localisée à des clairières édaphiques », n'a pu s'étendre qu'à la suite d'une dégradation de la forêt climacique, cette dégradation étant essentiellement imputable aux feux allumés par l'Homme (17).

La cause attribuée au recul de la forêt peut être discutée, mais le fait en lui-même ne laisse pas de doute, comme le montrent, en plus de ceux tirés de l'étude de la végétation, de nombreux arguments d'ordre zoologique.

D'un autre côté, et ceci, jusqu'ici, ne semble pas avoir été noté, on assiste actuellement à une extension de la forêt aux dépens des formations herbacées. Là aussi, on possède des preuves zoologiques et botaniques.

Il y a donc eu, dans un passé relativement récent, des oscillations de la limite forestière, et ce chapitre leur sera consacré. Nous y examinerons, en nous appuyant sur l'observation de la végétation et de la faune, d'abord la situation actuelle, puis les preuves du recul forestier, et enfin les causes possibles de ces fluctuations.

I. - PROGRESSION CONTEMPORAINE DES FORMATIONS PERISILVATIQUES ET SILVATIQUES

La tendance à l'enforestation est un phénomène général, qui se manifeste en plaine comme en montagne, et surtout aux endroits où la cuirasse ferrugineuse est absente ou recouverte d'une certaine épaisseur de matériaux meubles.

1 - ETAGE PLANITIAIRE.

Dans les basses régions, l'aspect le plus frappant de cette évolution de la végétation est l'embroussaillage, en général au voisinage de la forêt, des savanes à hautes herbes. Celles-ci,

envahies peu à peu par des espèces ligneuses, se transforment en brousses arbustives souvent inextricables. De telles formations sont fréquentes en bordure des forêts-galeries et, quand ces dernières sont suffisamment rapprochées, aux abords des confluent par exemple, il arrive que d'assez vastes îlots de savane se trouvent entièrement résorbés (comme c'est le cas en plusieurs points près de Zouguépo).

La mise en place de l'élément arborescent peut se faire rapidement : la face Sud de la colline où est édifiée la case-laboratoire de l'I.F.A.N. est recouverte d'une savane piquetée de nombreux arbustes, et même, par endroits, d'arbres assez importants ; or, en 1946, quand fut entreprise la construction de la Base, il n'y avait là qu'une savane purement graminéenne (communication orale de M. J.-L. TOURNIER) !

Lorsque l'ombre portée par les buissons et les arbustes devient suffisante, les grandes herbes qu'ils dominent commencent à s'étioler ; au bout d'un certain temps, il ne reste plus que des bases de touffes pourries.

Il est certain que la mise en réserve est pour beaucoup dans cette évolution, grâce à la suppression des feux courants. Il n'est, pour s'en convaincre, qu'à observer les savanes situées de part et d'autre de la route Man-N'Zérékoré, dans la région de Kéoulenta : d'un côté, dans la zone soumise aux incendies périodiques, le regard ne rencontre qu'une morne étendue de hautes herbes, d'où s'élèvent quelques arbres solitaires ; de l'autre, dans la Réserve, c'est le contraste d'une végétation touffue et variée, où se côtoient plusieurs espèces de Graminées entremêlées de buissons et d'arbustes.

En certains points toutefois, la forêt paraît avoir commencé à s'étendre avant que la Réserve ne soit créée, comme le suggère l'observation suivante.

En traversant des galeries forestières, nous avons eu plusieurs fois l'occasion de remarquer des restes de termitières de *Bellicositermes*, réduites à l'état de tumulus informes et inhabités. Ces Termites ont coutume de bâtir leurs édifices en savane, ou tout au bord de la forêt, mais pas sous le couvert. Or les termitières « fossiles » se trouvent souvent à plusieurs dizaines de mètres en retrait de la lisière. Si l'on en juge par leur situation, l'avancée forestière doit être assez ancienne, d'autant plus que les conditions édaphiques ne sont pas toujours favorables (on en trouve sur carapace ferrugineuse dans la partie inférieure du Plateau de Zouguépo).

2 - ETAGE MONTAGNARD.

Si on quitte la plaine pour la montagne, on s'aperçoit que la situation y est un peu différente : alors que la forêt paraît tout à fait stable dans le Nord de la chaîne, dans le Sud elle est au contraire en voie d'extension.

Les faits les plus probants nous sont fournis dans cette région par la clairière de la Crête de Nion, déjà mentionnée au cours de l'étude des groupements. A cette occasion, nous avons montré que l'envahissement du tapis herbacé par une Graminée propre aux zones de lisière, *Panicum* sp., avait pour conséquence l'immixtion d'Arthropodes silvicoles dans le *Scotinopharetum lamottei*, et, par suite, le remplacement progressif de ce groupement par un autre, le *Diatypeto-Apolabetum cristatae*. Cette évolution de la végétation et du peuplement animal de la clairière est incontestable, mais on peut se demander si formation à *Panicum* et *Diatypeto-Apolabetum* n'en représentent pas le stade terminal, autrement dit, si la forêt, à l'inverse des groupements périlsilviques, n'est pas incapable d'accroître son domaine.

Cependant, on ne voit pas pourquoi, ici, le climax forestier ne serait pas atteint à plus ou moins brève échéance et, de toute façon, l'isolement actuel des Insectes praticoles dans la clairière permet d'écarter cette hypothèse. En effet, si on met à part les éléments forestiers intrusifs, le reste de la faune apparaît comme typiquement praticole et ne montre que de minimes différences

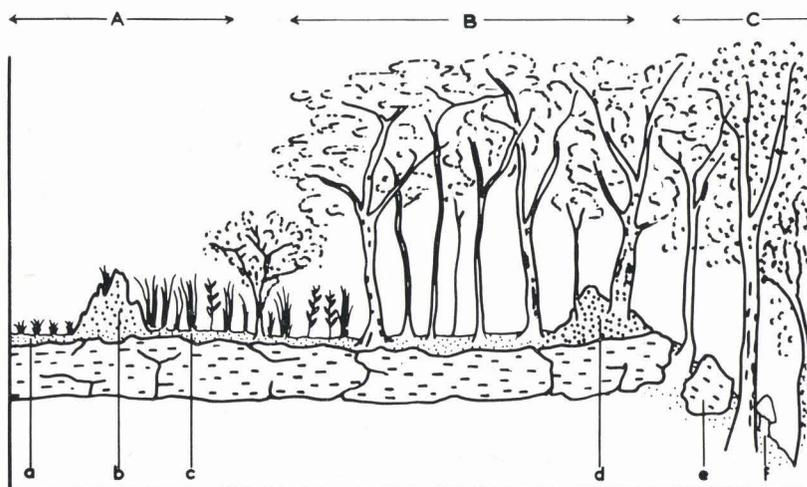


FIG. 9. — Evolution de la végétation à l'étage planitiaire. Profil établi sur le rebord W du Plateau de Zougouépo, vers 700 m. - A : formations herbacées (a : prairie sur carapace ; b : termitière de *Bellicositermes* ; c : lisière à *Setaria*). B : forêt en voie d'extension sur cuirasse ferrugineuse ; des arbres s'élèvent sur les restes d'une termitière abandonnée de *Bellicositermes* (d). C : forêt dans la vallée du Zougoué (e : bloc de carapace glissant sur la pente ; f : termitière-champignon de *Cubitermes*).

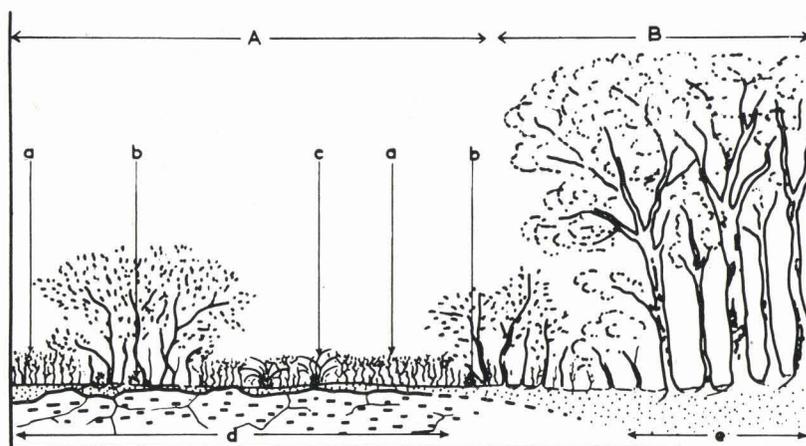


FIG. 10. — Evolution de la végétation sur la Crête de Nion. Profil N-S (S à droite de la fig.) correspondant à la fig. 1 de la planche IV. - A : clairière de la Crête de Nion, sur cuirasse ferrugineuse plus ou moins affleurante (d) ; végétation surtout constituée par *Panicum* sp. (a) et quelques touffes d'*Andropogon* (c) ; nombreux buissons et arbustes, de développement récent, surmontant des touffes d'*Andropogon* dépérissantes (b). B : forêt haute de *Parinari excelsa* sur sol meuble épais (e).

avec le peuplement des prairies du Camp des Cyatheas (v. tableau IV). Or il est très significatif que cette identité faunistique s'étende aux espèces incapables de voler, qui sont pourtant nombreuses sur la Crête de Nion : *Miomantis misana*, *Gratidia gracilipes*, *Diatypus leonensis*, *Onotokiba guineensis*, *Hystriehopus nimbanus*, *Odontomelus* af. *subtusminiatus*, *Pteronemobius albolineatus*, *Arachnocephalus nigrifrons*, *Homorocoryphus brevipennis*, etc... Si l'on se souvient que ces Insectes sont strictement praticoles et ne s'aventurent jamais en forêt, on doit admettre que la crête qui s'étend entre la clairière et le domaine de la prairie proprement dite n'a pas toujours été boisée comme elle l'est actuellement, mais qu'elle a été recouverte soit par un *Eriosemeto-Loudetietum kagerensis*, soit par des formations à *Panicum*. Les espèces aptères ont pu alors gagner le Sud de la chaîne.

Par la suite, la forêt, en s'établissant dans les régions sommitales, a morcelé en deux parties très inégales cette aire primitivement continue et les populations les plus méridionales se sont ainsi trouvées isolées. En somme, il s'est produit un phénomène analogue à la submersion d'un isthme, entraînant la ségrégation d'une faune insulaire à partir de la faune continentale.

Il faut d'ailleurs noter qu'en plusieurs endroits de la crête on observe des brousses denses à hautes herbes, avec des taches de *Panicum* en divers points, alternant avec des taillis plus ou moins âgés. C'est seulement aux abords de la clairière que la forêt se fait plus compacte et constitue une barrière pour les Arthropodes de prairie. Ces îlots herbacés représentent probablement des restes de la végétation antérieurement établie sur les crêtes.

Il n'est d'ailleurs pas nécessaire d'imaginer qu'une prairie typique s'est étendue à cet endroit, car toutes les espèces qui viennent d'être citées peuvent vivre dans les lisières à *Panicum* : elles ont très bien pu se propager à travers une zone de forêt très dégradée, envahie par cette Graminée, et constituant comme un couloir de végétation non forestière sur l'arête culminale.

Quant à la persistance de la clairière jusqu'à nos jours, elle peut être due à la présence d'une dalle de carapace, visible par endroits, et ralentissant l'implantation de la forêt, ou encore à des facteurs humains, car elle se situe sur un vaste col où passait jadis la piste Nion-Yalé.

Plus au Nord, dans la région du Camp des Cyatheas, on observe surtout un élargissement des zones de lisière.

Aux environs de 1000 m, celles-ci sont formées de hautes herbes (*Setaria chevalieri*) qui envahissent les prairies voisines : au cours d'un relevé dans une formation de ce type, nous avons trouvé quelques pieds d'une Graminée de prairie en voie de dépérissement, preuve indéniable d'une récente avancée des lisières.

Un peu plus haut, au même endroit, s'étendent des prairies à *Andropogon* af. *schirensis*, presque monospécifiques, tout à fait remarquables par les énormes dimensions qu'y atteignent les touffes de cette Graminée ; mais en avant de la forêt, de nombreux buissons forment des taillis qui étouffent la végétation herbacée.

Enfin, malgré une observation attentive, nous n'avons pu déceler de traces d'une extension des forêts ou des lisières dans le Nord du massif, et tout spécialement dans la région du Camp I. C'est là une constatation importante, dont nous essaierons d'élucider les causes dans la troisième partie de ce chapitre.

Ainsi, la répartition de diverses espèces animales, tout comme l'état d'évolution du tapis végétal, montre que la forêt connaît actuellement une phase d'expansion. En certains points, et en particulier dans le Nord de la chaîne, cette conquête forestière n'a pas encore débuté, mais elle paraît déjà assez ancienne sur la crête méridionale, où elle se poursuit sous nos yeux. En fait, d'ailleurs, il vaudrait mieux parler de reconquête. Comme nous allons le voir en effet, diverses constatations permettent de penser que, primitivement, un manteau forestier subcontinu recouvrait tout le massif, mais que, peu à peu, des formations herbacées se sont en partie substituées à lui, en donnant le paysage végétal que nous connaissons actuellement.

II. - EXTENSION ET REGRESSION DE LA FORET MONTAGNARDE

1 - CARACTÈRE CLIMACIQUE DE LA FORÊT A L'ÉTAGE MONTAGNARD.

Que la forêt ait pu, dans un passé relativement récent, être plus étendue qu'elle ne l'est à présent, c'est une hypothèse à laquelle on est conduit tout naturellement quand on constate qu'il n'y a pas, à l'étage montagnard, de facteur physique qui s'oppose à son existence.

L'altitude est beaucoup trop faible pour que soient réunies les conditions d'un climat de type « alpin ». Dans les montagnes d'Afrique centrale et orientale, c'est seulement à partir de 4000 m environ que les moyennes thermiques très basses empêchent les arbres de vivre et les prairies peuvent être tenues alors pour de véritables climax.

Il faut insister sur le fait que, au Nimba, la limite de la forêt n'a rien d'une limite altitudinale. Si, dans la partie septentrionale du massif, la forêt s'interrompt aux environs de 800 m sur les pentes, elle peut atteindre 1600 m dans les hauts ravins du Zié, du Gâ, du Cavally, du Yâ, etc., sans pour autant être réduite à une simple galerie ; au contraire, dans les régions supérieures, elle s'épanouit le plus souvent en larges éventails correspondant aux bassins de réception des rivières.

Les vents peuvent être assez violents, mais ils soufflent de manière trop sporadique pour avoir une action directe sur la végétation. Les arbres, même les plus isolés, n'en portent d'ailleurs jamais la marque.

Toutefois, l'harmattan semble être un facteur néfaste à la forêt. L'opposition entre les ravins du versant Est, où elle n'occupe que de faibles surfaces, et ceux du versant Ouest, plus largement boisés, est sûrement due à son action desséchante. Sans être un facteur limitant, il peut contribuer soit à ralentir l'extension de la forêt, soit à en accélérer la disparition.

Plus que les conditions climatiques, les conditions édaphiques pourraient paraître susceptibles de compromettre l'existence de la forêt.

On remarque en effet que celle-ci se cantonne le plus souvent dans les ravins, les vallées, les zones de suintement. Il semble qu'elle bénéficie alors d'une humidité plus constante et d'un sol plus épais que sur les crêtes et les pentes supérieures, où la cuirasse ferrugineuse ne porte qu'une mince couverture de terre végétale qui se déshydrate fortement durant la saison sèche.

Mais il y a bien des exceptions. C'est ainsi que, normalement, dans les ravins, la forêt s'arrête au pied de corniches formées par le rebord de la cuirasse ; il arrive pourtant qu'elle l'escalade et s'établisse sur le replat supérieur, en général sous forme d'un *Parinarieto-Ochnetum Eugenietosum leonensis* Schnell.

Dans le Sud de la chaîne la forêt s'étend jusque sur les crêtes les plus étroites ; elle croît alors sur un sol noir extrêmement mince et acquiert une physionomie curieuse, avec ses arbres à feuilles dures, courts et tordus.

Rappelons enfin que « des forêts montagnardes basses ont subsisté sur les crêtes du Ziama, et jusqu'au sommet même du massif de Fon, à 1650 m, milieu entièrement dépourvu de sources, ou de suintements d'eau importants » (SCHNELL, 17).

Il est donc difficile de tenir la prairie d'altitude pour une formation climacique, même édaphique, puisqu'elle coexiste avec des formations de type forestier, donc plus évoluées, dans des conditions identiques de climat et de substrat.

2 - LES PREUVES DE L'EXTENSION FORESTIÈRE.

Tout en reconnaissant la « vocation forestière » de l'étage montagnard, on peut se demander si la forêt y a effectivement connu dans le passé une extension plus grande que de nos jours. C'est là une question importante à laquelle est subordonnée l'histoire de l'ensemble du peuplement animal du Nimba. Plusieurs faits permettent d'y répondre par l'affirmative.

a) *Le Scotinopharetum du Camp des Cyatheas.*

L'étude du *Scotinopharetum* nous avait amené à la conclusion que la mise en place de la prairie sous sa forme actuelle était postérieure à celle de la forêt (v. p. 95). Le petit nombre d'espèces planitiales, et spécialement de formes aptères, montre en effet que les prairies abritant l'association dans la région du Camp des Cyatheas ne sont pas des reliques de formations herbacées plus étendues et jadis en continuité avec les savanes de plaine, car elles auraient joué le rôle de piège retenant aussi bien les animaux aptères que les Insectes bons voiliers. On a donc là un premier indice d'un recul de la forêt au profit des formations herbacées.

b) *La faune du « Bosquet relique ».*

D'autre part, SCHNELL a attiré l'attention sur l'existence de lambeaux forestiers de surface très réduite, disséminés çà et là sur les crêtes : en plus de l'intérêt écologique qu'ils présentent, ils sont susceptibles de nous renseigner sur l'évolution passée de la végétation. Le seul d'entre eux qui ait fait l'objet de recherches à la fois zoologiques et botaniques est situé à 1600 m sur un plateau proche du Camp I ; nous en étudierons le cas avec quelque détail, en reprenant les observations de SCHNELL et en y joignant les nôtres.

Ce bosquet, constitué surtout d'arbres et d'arbustes sclérophylles, occupe le fond d'une légère dépression de la surface tabulaire d'où divergent les crêtes du Sempéré et du Pierré-Richaud, ainsi que la crête principale. En fait, c'est plutôt un fourré dense, dont les cimes ne dépassent pas une dizaine de mètres. SCHNELL, qui en a étudié la composition floristique, relève la présence de *Syzygium montanum* Aubr., *Eugenia leonensis* Engl. et v. Br., *Trichilia heudeloti* Planch., *Schefflera barteri* Harms, *Craterispermum laurinum* Benth., *Hymenodictyon floribundum* Rob., etc...

Le sous-bois, humide et obscur, est encombré d'un inextricable fouillis de branches, de lianes, de troncs tordus vivants et morts. Une épaisse litière de feuilles tapisse le sol.

Une ceinture de *Panicum* sp., large de 2 à 3 m en général, mais pouvant en atteindre une vingtaine, entoure le bosquet d'une façon continue ; parmi d'autres plantes propres à ce genre de formation, on peut noter aussi dans cette zone : *Dissotis jacquesi* Chev., *Setaria chevalieri* Stapf et surtout *Pteridium aquilinum* L. var. *lanuginosum* Henriq.

L'important diamètre de plusieurs arbres (30-40 cm), ainsi que l'épaisse toison de Mousses et d'Usnées qui les recouvre, montrent qu'il s'agit d'une formation âgée. On peut même voir en sous-bois de gros troncs morts presque entièrement décomposés.

La vaste zone de lisière située au NW du bosquet semble indiquer d'autre part que la végétation a été dégradée ; un arbre isolé s'y dresse, témoin probable d'une époque où le peuplement arboré était plus étendu.

Le fait le plus remarquable est néanmoins l'isolement du bosquet au milieu d'une prairie purement graminéenne, à 300 m des arbres les plus proches (dans le ravin du Zié). On serait tenté de qualifier cette situation d'insulaire, tant le contraste est tranché entre les deux formations.

En tenant compte des observations qui précèdent, quelle origine peut-on attribuer à cet îlot forestier ?

SCHNELL pense que, dans le passé, le domaine de la forêt montagnarde a été beaucoup plus étendu que de nos jours : les crêtes, en particulier, auraient été couvertes d'une formation silvatique basse, comme c'est le cas actuellement dans le Sud de la chaîne. Détruite par les feux venus des régions inférieures, elle aurait été remplacée par la prairie. Les fragments de végétation arbustive ou arborescente isolés sur les crêtes doivent donc être considérés comme des reliques, témoignant de l'ancienne extension forestière. A l'appui de son raisonnement, SCHNELL souligne l'aspect sénile de ces formations, ainsi que les traces de dégradation qu'elles montrent encore.

Mais une autre interprétation, toute différente, peut être proposée.

On pourrait avoir affaire non pas à des « bosquets reliques » mais à des « bosquets pionniers âgés ». Ceux-ci se localisent en effet dans les dépressions humides, ou au bord des ruisseaux : on peut penser qu'ils se sont développés là à partir de graines apportées par le vent ou les animaux, sans pouvoir s'étendre en dehors des points où ils trouvaient une humidité édaphique suffisante. Dans ce cas, la prairie serait une formation primitive, représentant soit un climax édaphique, soit un climax climatique ancien, auquel le climax forestier ne se serait pas encore substitué.

Entre ces deux explications, en apparence aussi satisfaisantes l'une que l'autre mais entièrement contradictoires, il est difficile de faire un choix si l'on ne considère que des arguments botaniques. Il va donc falloir s'en rapporter au peuplement animal.

Les recherches effectuées dans le bosquet situé près du Camp I nous ont montré l'existence d'une faune très abondante, quoique pauvre en espèces. Parmi celles-ci, à côté d'insectes capables de voler, et donc sans grand intérêt, nous avons trouvé quelques espèces silvicoles aptères : *Apolabis cristata*, *Thalperus micheli*, *Metagonum subaeneum*, ainsi qu'un Polydesmoïde rose vif absent en prairie. Ces espèces sont évidemment peu nombreuses mais, malgré cela, comme la prairie leur oppose actuellement une barrière infranchissable, on est bien obligé d'admettre qu'il y a eu, dans le passé, une continuité entre le bosquet et d'autres formations forestières, donc, en fait, une plus grande extension de la forêt.

Cependant, les espèces dont il vient d'être question sont toutes capables de vivre en lisière, et l'on pourrait penser que leur venue s'est effectuée à l'occasion d'un agrandissement des formations à *Panicum*. Ceci impliquerait déjà une importante modification du milieu mais, de toute façon, on doit se souvenir que, lorsqu'elles ont une grande étendue, comme cela aurait dû être le cas, les brousses de lisière représentent manifestement un faciès de dégradation de la forêt, ce qui revient à reconnaître son existence passée.

c) Le peuplement des vallées forestières.

Une autre confirmation de l'extension forestière nous est fournie par la répartition et le peuplement des formations silvatiques et prairiales dans le Nimba septentrional.

Dans cette région, forêts et prairies forment, grossièrement, des bandes alternantes de disposition transversale par rapport aux étages. Il arrive ainsi qu'une vallée forestière soit flanquée de part et d'autre de prairies descendant jusque dans l'étage planitiaire. Dans un tel cas, les forêts montagnardes peuvent se trouver entourées de tous côtés par des milieux écologiquement différents : prairies planitiales et montagnardes sur les côtés et vers le haut, forêts planitiales vers le bas. Or, on peut constater que, malgré cette disposition, un Insecte orophile aptère comme *Apolabis cristata* existe dans toutes les forêts de montagne. Etant donné ce qu'on sait de l'écologie de ce forficule (et d'autres Insectes doivent être dans le même cas), il faut penser qu'il y a eu une continuité entre ces forêts, écologiquement isolées à l'heure actuelle.

3 - LE PROBLÈME POSÉ PAR LES OROBIONTES PRATICOLAS. LES CENTRES DE SURVIVANCE.

Le peuplement animal et le tapis végétal fournissent ainsi plusieurs arguments en faveur du caractère secondaire de l'actuelle prairie altimontane.

Toutefois, ANGEL et LAMOTTE (4) réfutent cette conception en faisant remarquer que l'existence du Batracien *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel n'est explicable que si l'on admet la pérennité de la prairie d'altitude ; il y a là, effectivement, une objection de poids, d'autant plus que l'on connaît actuellement de nombreux orobiontes praticoles.

En réalité, il est bien certain que, aussi étendue qu'elle ait pu être, la forêt n'a jamais eu la possibilité de recouvrir toute la chaîne d'un manteau continu. SCHNELL a précisément insisté sur le rôle qu'ont dû avoir certaines stations, les clairières édaphiques, où, en l'absence d'un substrat propice, la forêt ne pouvait s'installer.

Les grands escarpements rocheux, comme on en observe près du Camp des Cyatheas et sur le flanc Nord du Mont Leclere, ne peuvent évidemment pas porter de forêt, mais simplement, dans les fissures ou sur les replats, des espèces herbacées.

De même, il ne semble pas que la forêt ait pu prendre pied sur les flancs les plus abrupts de la montagne, surtout là où la pente et le pendage ont même direction.

Les corniches formant le rebord des cuirasses ferrugineuses, certaines arêtes très étroites ont pu aussi constituer des clairières édaphiques.

Les espèces non silvicoles ont trouvé là des stations de refuge, où elles se sont maintenues jusqu'à la régression de la forêt, et il est significatif que plusieurs orophytes soient des plantes rupicoles qui, maintenant encore, ne se rencontrent guère que sur les emplacements présumés de ces anciens « centres de survivance ».

D'autre part, il n'est pas nécessaire d'imaginer que les refuges de la flore et de la faune praticoles aient été entièrement dépourvus d'arbres. Nous avons déjà dit que le principal caractère écologique du milieu prairial était la faible atténuation des variations thermiques et hygrométriques par la couverture végétale. Cette condition peut très bien être réalisée dans des formations arborées : sur le Plateau de Zougouépo, par exemple, il arrive que la densité des *Syzygium guineense* soit suffisante pour que leurs cimes se touchent, mais le feuillage léger de ces arbres n'entraîne pas de modification des conditions au niveau du sol, qui reste recouvert d'une strate graminéenne,

SCHNELL a décrit la flore de bosquets xérophiles montagnards se rapportant au *Memecyleto-Eugenietum leonensis* et dont la localisation permet de penser qu'ils représentent un type de végétation primitive : il arrive que ces bosquets, peu fournis, aient un tapis herbacé où, probablement, les espèces praticoles ont pu trouver un refuge dans le passé.

Des formations à *Panicum*, semblables aux actuelles « brousses de lisière », ont pu jouer aussi, pensons-nous, un rôle semblable. SCHNELL note que l'existence d'orophytes propres aux zones de lisière témoigne de l'ancienneté de ces dernières, sinon sur leurs emplacements, du moins en tant qu'unités phytoécologiques. De telles formations ont pu être répandues dans des endroits pas trop exposés à la sécheresse, par exemple sur les arêtes étroites qui s'avancent dans les bassins forestiers, comme c'est encore le cas de nos jours dans le cirque du haut Zié. Les espèces praticoles plutôt hygrophiles ont dû trouver là un milieu particulièrement favorable en raison de son humidité élevée.

On s'aperçoit d'ailleurs que les animaux orophiles peuplant actuellement la prairie d'altitude peuvent être répartis en deux groupes écologiques qui ont dû, chacun, trouver asile dans deux types de biotopes différents.

Les abrupts rocheux plus ou moins couverts de Graminées et de Cypéracées, les pentes non forestées, la strate herbacée des bosquets xérophiles, ont dû accueillir surtout des Orthoptères orophiles tels que *Platyphymus nimbaensis*, *Parga lamottei*, *Spathosternum brevipenne*, *Homorocoryphus brevipennis*. Ceux-ci en effet, peut-être en raison de leur mode de déplacement, et aussi parce qu'ils sont moins hygrophiles que les autres espèces montagnardes, évitent en général les tapis de *Panicum* et recherchent des formations plus « ouvertes ».

Il faut leur adjoindre le Batracien *Nectophrynoïdes occidentalis*, qui ne pénètre presque jamais dans les lisières, mais qui est très abondant dans les rochers herbeux, où il se déplace avec aisance et dans les fentes desquels il hiverne. Cette espèce semble d'ailleurs plus rupicole que praticole.

Les autres animaux orophiles se rencontrent tous, et souvent en abondance, dans les lisières à *Panicum* (*Pteronemobius albolineatus*, *Cophogryllus royi*, *Epilampra pluriramosa*, *Anisolabis nimbaensis*, etc.). On peut penser qu'ils se sont réfugiés dans des formations semblables, probablement constituées d'arbustes et de buissons alternant avec des plaques de *Panicum* et d'autres herbacées.

En définitive, on voit que l'hypothèse d'une ancienne extension de la forêt n'est nullement incompatible avec l'existence d'un contingent d'espèces orophiles praticoles ; celles-ci ont pu en effet trouver des stations de refuge, à partir desquelles elles se sont répandues dans la prairie au fur et à mesure de la régression forestière.

Les espèces praticoles montagnardes ont connu somme toute un sort semblable à celui des espèces alpines des pelouses culminales du Jura. Ces dernières, après avoir dû, depuis la fin des glaciations, se cantonner dans des clairières naturelles ou dans certaines formations forestières lâches (en particulier la forêt clairsemée de Pin des montagnes, munie d'un tapis herbacé), se sont répandues sur les crêtes lorsque, sous l'action de l'Homme et de ses troupeaux, la forêt climacique préexistante a dû reculer devant les prairies.

III. - CAUSES DE LA REGRESSION FORESTIERE. ORIGINE DE LA PRAIRIE ALTIMONTANE

Les considérations qui précèdent nous conduisent à admettre que la forêt s'est jadis étendue sur tout le massif du Nimba (sauf exceptions locales), mais qu'elle a ensuite régressé en laissant la place à la prairie. Il nous reste à examiner quelle a pu être la cause de ce recul et, ici encore, nous nous référerons au travail de SCHNELL, qui s'est livré à une analyse très pertinente de la question.

a) *Origine des savanes de plaine.*

Il convient d'abord de rappeler l'origine des vastes « clairières » de savane qui s'étendent au pied du Nimba, au N et à l'W de la chaîne.

Ces savanes, établies en général au-dessus d'un niveau durci plus ou moins affleurant, résultent d'une destruction des forêts mésophiles préexistantes sous l'action des défrichements cultureux et des feux courants allumés par les indigènes. Le sol, déjà appauvri par les cultures, puis fréquemment dépouillé de la couverture végétale qui le protégeait, s'est peu à peu amenuisé, parfois jusqu'à laisser apparaître la cuirasse sous-jacente. Dans ces conditions, la régénération de la forêt devient impossible, et les savanes constituent un climax artificiel.

L'histoire de ces formations est donc tout à fait identique à celle de beaucoup d'autres milieux herbacés d'Afrique noire auxquels les botanistes accordent une origine humaine.

b) *Les incendies allumés par l'Homme, cause de la destruction de la forêt basse des crêtes.*

La substitution de la prairie altimontane à la forêt paraît bien être la transposition à l'étage montagnard d'un processus semblable.

Ici, les forêts aux dépens desquelles se sont constituées les formations herbacées ne sont plus des forêts mésophiles, mais des forêts montagnardes basses. En raison de leur situation (crêtes,

pentescarpées), elles n'ont évidemment pas été soumises à des pratiques culturales, mais ces dernières n'étaient pas nécessaires à la mise en route de la « série régressive ». Les forêts montagnardes basses, susceptibles d'une certaine dessiccation en saison sèche, sont en effet apparemment combustibles : elles ont pu ainsi être attaquées directement par les feux (9). Plusieurs types d'incendies peuvent être mis en cause :

- incendies remontant des régions cultivées, et surtout, probablement, des plateaux, plus aisément défrichables ;
- incendies allumés par des chasseurs ;
- incendies consécutifs à la foudre.

Pour SCHNELL, seules les deux premières éventualités doivent être retenues, la foudre n'étant pas capable d'incendier la forêt comme le montre « l'existence de forêts intactes sur les crêtes du Nimba SW et du Zياما ». On peut se demander toutefois si cette cause de destruction naturelle n'a pas pu intervenir malgré tout, les feux se propageant à partir des clairières édaphiques dont il a été question plus haut. Mais on comprend mal alors que le Zياما, qui lui aussi possède des clairières édaphiques, de même que le Tonkoui, n'aient pas subi le même sort que le Nimba.

L'hypothèse d'une régression de la forêt sous l'action d'un dessèchement du climat se heurte d'ailleurs à la même objection. Il est cependant possible que la destruction de la forêt par des feux d'origine humaine se soit trouvée grandement facilitée par un phénomène climatique de ce genre, d'autant plus que l'on a, en Afrique occidentale, des preuves d'un dessèchement récent, dont le Sahara est le meilleur exemple.

e) Rôle des incendies allumés par la foudre.

Si l'Homme, par ses feux, apparaît comme le responsable essentiel du recul de la forêt au Nimba, il n'en est pas moins vrai que, depuis la mise en réserve, des feux naturels continuent de ravager la prairie : rien que durant notre séjour, nous avons eu l'occasion d'assister à deux incendies allumés par la foudre qui détruisirent plusieurs hectares de prairie, le premier dans la région du Mont Richard-Molard, le second, en fin Mars, sur la crête du Pierré-Richaud. Ce dernier, après avoir débuté en milieu d'après-midi sur un contrefort occidental de la crête, se poursuivit toute la nuit, remontant vers l'arête culminale, puis redescendant sur les flancs de N'Zo et Gbié, pour s'éteindre au bout de 24 h environ. On doit noter que, dans les deux cas, les incendies se sont produits en dehors de la saison sèche, pendant la période des tornades, et se sont attaqués à un tapis herbacé déjà humecté par les pluies.

Il se peut que ces feux allumés par la foudre soient d'ordinaire plus rares. Mais il suffit qu'il s'en produise quelques-uns seulement par décade pour que soient anéanties les tentatives de reconquête de la forêt, par la destruction des jeunes plants qui auraient pu se développer en avant des lisières.

Le rôle des feux naturels est donc avant tout un « rôle d'entretien », qui permet le maintien de la prairie.

Il est d'ailleurs remarquable que les formations herbacées du Nimba méridional ne montrent pas de traces d'incendies récents, ce qui s'accorde avec l'envahissement de la clairière de la crête Sud par les *Panicum* (v. p. 98), ainsi qu'avec l'aspect très âgé des prairies du Camp des Cyatheas,

(9) Les forêts hautes qui croissent dans les vallées sont au contraire incombustibles, et ont pu de ce fait subsister sur leurs emplacements. Il nous semble d'ailleurs que l'opposition, en général très tranchée, qui existe entre la végétation en amont et en aval des corniches rocheuses ne manifeste pas tant le rôle protecteur de ces dernières qu'une différence de combustibilité entre les forêts hautes (en aval, et subsistant encore) et basses (en amont primitivement, sur sol mince, et remplacées en général par la prairie).

souvent constituées, on l'a vu, de touffes énormes. Au contraire, les prairies du Nimba septentrional, qui sont parcourues par des feux relativement fréquents, n'accusent aucun signe d'évolution.

Bien que les incendies soient capables de s'attaquer à un tapis herbacé non desséché, il semble quand même que la différence qui existe entre les moitiés N et S du massif soit due à leur inégale pluviosité. Dans le Sud en effet, plus humide, arrosé de pluies fréquentes, les risques d'incendies, et leur efficacité quand ils surviennent, sont sûrement plus réduits que dans le Nord. D'autre part, il faut tenir compte de l'action du vent, auquel le Nord de la chaîne se trouve particulièrement exposé en saison sèche.

Il est d'ailleurs probable que l'harmattan, au moins sur la face orientale de la montagne, ajoute son rôle à celui des incendies en s'opposant, par son action desséchante, à l'extension de la forêt.

IV. - CONCLUSION

Diverses observations relatives au peuplement animal de l'étage montagnard nous ont conduit à retracer l'histoire de la végétation dans ce domaine. Les arguments d'ordre zoologique confirment entièrement l'opinion de SCHNELL : la prairie d'altitude est, en majeure partie, une formation secondaire qui a succédé à la forêt montagnarde. L'évolution du tapis végétal, et les modifications du peuplement animal qui en ont résulté, peuvent être résumées de la façon suivante :

1° D'abord, stade d'extension maximale de la forêt : forêt haute sur sol épais (vallées), forêt basse sur sol mince (crêtes, pentes très inclinées). La végétation herbacée est reléguée dans quelques centres de refuge.

Durant cette période, les animaux silvicoles ont pu avoir une distribution continue, celle des praticoles étant au contraire discontinue.

2° Intervention des feux, c'est-à-dire, en fait, de l'Homme, peut être favorisée par un dessèchement momentané du climat. Les forêts basses régressent, spécialement dans le Nord du Nimba, plus sec ; la prairie occupe l'espace libéré. Les forêts subsistent seulement dans les vallées, où elles existent sous une forme incombustible. Extension des brousses de lisière, conséquence de la dégradation de la forêt.

Les animaux montagnards silvicoles voient leur aire se fragmenter et sont, au moins dans le Nimba septentrional, isolés dans les forêts des hautes vallées ; en contrepartie, le domaine des espèces praticoles devient à peu près d'un seul tenant.

3° Période actuelle : dans les endroits où elle ne subit pas l'influence des feux, la végétation évolue dans un sens forestier. Cette évolution est rendue possible en plaine par la mise en réserve ; en revanche, en montagne, où sévissent les incendies naturels, elle ne se produit que dans les régions les plus humides : la reconstitution de la forêt y est plus facile et, de plus, la végétation y a été moins dégradée. Dans le Nimba septentrional, les incendies sont plus efficaces et s'opposent à la reconquête forestière.

CHAPITRE XIV

Les variations climatiques quaternaires : leur rôle dans la genèse de la faune montagnarde

Il nous reste à examiner comment s'est constituée la faune de l'étage montagnard. Ici, il faut établir une nette distinction entre l'élément planitiaire et l'élément montagnard.

L'origine de l'élément planitiaire ne pose guère de problème.

Les espèces capables de voler, qu'elles soient silvicoles ou praticoles, ont toujours eu la possibilité, pour autant que leur permettait leur tolérance écologique, de coloniser les régions supérieures.

Quant aux espèces aptères praticoles, leur venue dans l'étage montagnard est peut-être récente : il leur a fallu attendre que le recul de la forêt soit assez accentué pour qu'il puisse y avoir une jonction entre les formations herbacées montagnardes et planitiales. Actuellement, ces espèces, du moins dans le Nimba septentrional, ne rencontrent pas d'obstacle important dans leur progression vers le haut. Des « couloirs » de végétation herbacée réunissent en effet en plusieurs points les savanes de la plaine aux prairies altimontanes. C'est le cas par exemple de la retombée occidentale du Mont Leclerc, de la crête entre le Zougoué et le Gba, et encore, bien que cela n'apparaisse pas sur la carte du Nimba au 40 000^e, « entre le Guégué et le Nienya, sur le versant oriental du mont Tô » (13).

Pour les espèces silvicoles aptères, les facilités sont encore plus grandes, étant donnée la continuité des forêts le long des vallées.

Les espèces orophiles sont au contraire confinées dans leur étage, où elles sont isolées comme sur une île. On constate pourtant que plusieurs d'entre elles se retrouvent sur d'autres montagnes, parfois très éloignées. Leur cas est donc plus compliqué que celui des espèces planitiales, et nous y consacrerons tout ce chapitre.

I. - LES FAITS BIOGEOGRAPHIQUES ET GEOGRAPHIQUES

Toutes les espèces orophiles du Nimba font partie de genres représentés en plaine, ou de genres orophiles connus d'autres montagnes africaines. Il n'y a d'endémisme qu'à l'échelon spécifique, et encore cet endémisme doit-il être plus apparent que réel. Il est fort probable en effet que le nombre des espèces qui, actuellement, paraissent propres au Nimba, diminuera au fur et à mesure que progressera notre connaissance de la faune montagnarde en Afrique.

Pour l'instant, en tout cas, on connaît des exemples incontestables d'aires spécifiques ou génériques disjointes, et cela aussi bien chez les animaux que chez les plantes. Nous allons les passer en revue, en séparant les espèces praticoles des silvicoles, distinction qui aura son importance par la suite.

1 - DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES ESPÈCES OROPHILES.

a) *Espèces praticoles.*

Epilampra pluriramosa Karny.

Cette Blatte, considérée d'abord comme nouvelle par PRINCIS, avait en fait été déjà décrite par KARNY. Elle existe au Fouta-Djallon (12). C'est le seul Insecte orophile du Nimba qui ait jusqu'ici été capturé dans ce massif.

Cophogryllus royi Chopard.

L'espèce n'est connue que du Nimba, mais plusieurs autres *Cophogryllus* (Orthopt. Gryll.) habitent les montagnes africaines : *kivuensis* Chop. au Kivu, *jeanneli* Chop. en Afrique orientale, *camerunensis* Chop. au Cameroun. D'après CHOPARD (8), ces espèces se ressemblent beaucoup, mais ont des organes copulateurs très différents.

Hystrihopus nimbanus Basilewsky.

Ce Carabique, de la familles des Lébiidés, appartient à un genre qui réunit de nombreuses espèces en Afrique australe ; plusieurs « remontent jusqu'en Arabie par les hautes montagnes du Kilimandjaro, du Kénya, de l'Elgon et de l'Abyssinie » (BASILEWSKY, 5). Aussi dans l'Angola et l'Est du Congo belge. Dans la Dorsale guinéenne, *H. nimbanus* n'a été trouvé jusqu'ici qu'au Nimba.

Diatypus leonensis Basilewsky.

Le genre *Diatypus* (Carab. *Harpalidae*) est représenté sur plusieurs sommets africains. *D. leonensis* a été récolté sur le Pic Bintumane, en Sierra Leone, par P. JAEGER, et il est commun au Nimba ; il se rapproche spécialement de *D. kivuensis* (Kivu, Ruanda, NE du Congo belge, Uganda, Kénya) ; au Cameroun se rencontre *D. bambutensis* (5).

Onotokiba guineensis Basilewsky.

Encore un Carabique, mais un Anéménide cette fois, qui existe en même temps dans la Dorsale guinéenne (Bintumane, d'après PAULIAN, et Nimba) et au Cameroun où il est signalé par BURGEON vers 1800 m d'altitude. Dans ces diverses localités, l'espèce serait représentée par une forme unique (5).

Camponotus traegaardhi Santschi.

Cette Fourmi orophile montre une répartition disjointe remarquable : elle existe en effet au Natal, ainsi qu'en Rhodésie du Sud. « Aucune station entre le Nimba et ces régions australes n'est signalée jusqu'à présent » (BERNARD, 6).

Nectophrynoidea occidentalis Angel.

En plus de cette espèce, connue uniquement du Nimba, le genre comprend aussi *N. vivipara* et *N. tornieri*, des monts Usambara et Uluguru (Tanganyika), mais il faut souligner que ces derniers ne sont pas orophiles puisqu'ils peuvent se trouver jusqu'à 600 m d'altitude (4).

La végétation des montagnes africaines, beaucoup mieux connue dans l'ensemble que la faune, montre de nombreux cas d'aires disjointes, analysés par SCHNELL dans son travail sur la végétation et la flore du Nimba (17) ; nous n'en retiendrons que quelques-uns parmi les plus remarquables.

Euphorbia depauperata Hochst.

Nimba, Bintumane, montagnes d'Abyssinie, d'Erythrée, du Kénya, du Nyassaland, de Rhodésie (2300 m), du Cameroun (2000 m).

Helichrysum globosum Sch. Bip.

Monts Loma, Cameroun (3000 m), Fernando-Po, Abyssinie, Afrique orientale, Zambèze, Angola.

Thesium tenuissimum Hook.

Nimba, Monts Loma, Cameroun, Fernando-Po.

Blaeria nimbana Chev.

Cette Bruyère est connue uniquement du Nimba, mais affine de *B. mannii* Engl. du Cameroun et de Fernando-Po.

Disa subaequalis Summer.

Nimba, Fon, Ouganda, Kénya.

Satyrium occultum Rolfe.

Pas au Nimba, mais sur le massif de Fon ; de plus, au Nyassaland, en Rhodésie et en Angola.

Panicum pusillum Hook.

Cameroun (2000 m), Abyssinie (3000 m), Nimba (1600 m).

b) *Espèces silvicoles.*

Jusqu'ici, on ne connaît qu'une seule espèce animale silvicole à aire disjointe, le Carabique *Metagonum longeantennatum* Burg., décrit du Mont Cameroun (1800-2000 m) par BURGEON, puis repris par LAMOTTE au Nimba en 1942 et par nous-même en 1957. Les autres Insectes forestiers montagnards, *Apolabis cristata*, ainsi peut-être que deux *Liagonidium* nouveaux, doivent être considérés comme endémiques jusqu'à plus ample informé.

Rappelons que, au Nimba, la faune forestière est beaucoup moins connue que celle des milieux herbacés, et qu'elle ne l'est pas du tout, au moins du point de vue écologique, sur les autres massifs de la Dorsale. Il est fort probable que des recherches ultérieures montreront des phénomènes analogues à ceux qu'on observe chez les espèces praticoles.

Cette hypothèse reçoit d'ailleurs un début de confirmation par la distribution de divers orophytes forestiers tels que :

Syzygium montanum Aubr.

Nimba, Tonkoui, Ziama, Fouta-Djallon, mais aussi Cameroun. Cette répartition fait penser à celle de *Metagonum longeantennatum*.

Asplenium dregeanum Kze.

Caractéristique des forêts montagnardes, où il est extrêmement abondant ; remonte jusqu'au Fouta-Djallon. Afrique tropicale, australe et Comores.

Begonia rubro-marginata Gilg.

Epiphyte. De la Sierra Leone au Cameroun.

Elaphoglossum cinnamomeum Diels.

Nimba, Ziama, Tonkoui, Monts Loma, Fernando-Po.

Garcinia polyantha Oliv.

De la Guinée au Cameroun.

Ochna membranacea Oliv.

De la Sierra Leone à l'Oubangui-Chari

2 - COUP D'ŒIL SUR LE RELIEF OUEST-AFRICAÏN.

L'étage montagnard du Nimba possède donc des affinités faunistiques et floristiques non seulement avec les sommets de la Dorsale guinéenne, mais encore avec ceux du Cameroun et même de l'Afrique centrale, orientale et australe. Toutes ces montagnes sont pourtant séparées par des centaines de km de plaines.

C'est ainsi que, dans la Dorsale guinéenne, les seuls massifs présentant un étage montagnard, c'est-à-dire les Monts Loma (avec le Pic Bintumane), le massif du Ziama, la chaîne du Simandou (Pic de Fon et Pic de Tio), le Mont Nimba et le massif de Man (Tonkoui et sommets des Dans), sont distants de 50 km au minimum (massif de Man - Nimba, ou Pic de Fon - Ziama) et de 250 km au maximum (Pic de Fon - Monts Loma) ; entre le Nimba et le Pic Bintumane, qui, dans l'état actuel des connaissances, se partagent le plus grand nombre d'orobiontes, il y a plus de 300 km à vol d'oiseau.

D'autre part, ces montagnes s'élèvent brusquement au-dessus d'un piedmont tabulaire, dont l'altitude se maintient aux alentours de 400-500 m, de telle sorte que le passage d'un massif à l'autre s'effectue obligatoirement à ces altitudes (voir à ce sujet la carte hypsométrique de la Dorsale donnée par J.-C. LECLERC dans l'Essai géographique, **13**, pp. 256-257). Le cas est très net pour le Nimba et le complexe Tonkoui-Dans, bien séparés par des zones plates qui ne dépassent guère 450 m. En revanche, entre les massifs du Simandou, du Ziama et des Monts Loma, l'accès est possible aux environs de 600-700 m.

De la Dorsale guinéenne aux montagnes camerounaises, il y a à peu près 1800 km. Des reliefs constituent des relais dans le Nord de la Côte d'Ivoire, le Sud de la Haute-Volta, le Dahomey septentrional (Atakora) mais ceux-ci s'interrompent au niveau de la Nigéria occidentale, peu accidentée et d'altitude moyenne faible ; plus à l'Est, de nouveaux reliefs conduisent aux hauts massifs de l'Adamaoua et du Cameroun.

Ces quelques indications suffisent à montrer l'isolement des sommets ouest-africains, et, partant, des espèces orophiles qu'ils hébergent. Les communications entre les massifs situés au Sud et à l'Est de la cuvette congolaise sont plus faciles : ceux-ci sont en effet reliés par des zones d'altitude nettement supérieure, en raison de l'élévation générale du relief dans ces régions.

II. - ESSAI D'INTERPRETATION DES DONNEES BIOGEOGRAPHIQUES EN FONCTION DE L'ECOLOGIE DES ESPECES OROPHILES

Les espèces à aire disjointe ne représentent certes qu'un faible pourcentage de la faune orophile (tout au moins dans l'état actuel des connaissances), mais leur existence même, ce que nous savons de leur écologie, et l'allure du relief dans les régions considérées, nous obligent à admettre que, à une certaine époque, *la limite inférieure de l'étage montagnard, située de nos jours vers 1000 m, s'est abaissée jusqu'à 400 ou même 300 m.* C'est cette extension du climat montagnard aux régions planitiales qui a permis aux orobiontes de circuler d'un massif à l'autre, parfois sur de très grandes distances puisque certains existent à la fois au Cameroun et sur la Dorsale guinéenne.

1 - LE PROBLÈME POSÉ PAR LA COEXISTENCE DES ESPÈCES OROPHILES PRATICOLLES ET SILVICOLLES.

Ceci étant admis, nous nous trouvons en face d'une première difficulté due à la coexistence, dans le contingent orophile, d'espèces praticolles et d'espèces silvicoles : leur dispersion n'a pu se faire en effet que sous des conditions écoclimatiques bien différentes. Nous considérerons donc d'abord ces deux cas, laissant de côté, pour l'instant, l'aspect paléoclimatique de la question.

a) *Espèces silvicoles.*

Ce sont les moins nombreuses mais ce sont aussi celles dont on peut le mieux s'expliquer la distribution. Si on admet qu'un climat semblable à l'actuel climat montagnard s'est étendu sur les régions de plaine, on peut penser que, du même coup, ces dernières se sont trouvées recouvertes de forêts, puisque le climax montagnard est forestier ; comme, d'autre part, ces variations climatiques nous reportent au Paléolithique (v. plus loin), il est peu probable que l'Homme ait déjà eu le moyen de détruire la forêt et de la remplacer par des savanes. Il y a donc de fortes chances pour que se soient trouvées réalisées les conditions qu'implique la répartition des espèces orophiles forestières.

b) *Espèces praticolles.*

Leur cas est beaucoup plus compliqué.

SCHNELL paraît avoir été retenu surtout par le caractère xérophile de la flore orophile praticolle, ce qui le conduit à admettre que « la venue d'une fraction importante de cette flore s'est faite sous un régime relativement sec, non forestier » (17). Il faut peut-être formuler quelques réserves sur cette manière de voir.

Il y a incontestablement, à l'étage montagnard, plusieurs orophytes xérophiles, mais nous pensons qu'il ne faut pas pour autant assimiler la prairie montagnarde, et les plantes orophiles ou non qui y participent, à une formation xérophytique, par simple opposition aux forêts à Parinari qui, elles, représenteraient un type de végétation montagnarde hygrophile. En fait, forêts et prairies sont soumises aux mêmes conditions climatiques générales, la différence résidant dans la nature du substrat, qui détermine la xéricité édaphique du milieu prairial, facteur qui intervient d'ailleurs surtout en saison sèche.

C'est à la nécessité de résister aux conditions rigoureuses de cette période de l'année que paraissent répondre les adaptations xérophiles présentées par certaines plantes. Ces dispositions (touffes denses où s'abritent les jeunes feuilles, souches écaillées, racines bulbeuses ou rhizomateuses) leur confèrent une indéniable capacité de résistance à la sécheresse, mais n'impliquent pas forcément la xérophilie véritable.

La faune orophile praticole est, pour sa part, nettement hygrophile.

C'est ainsi que presque toutes les espèces se rencontrent dans les lisières à *Panicum* où, on l'a vu, l'humidité est toujours plus élevée qu'en prairie ; beaucoup, à en juger par la densité des individus, y trouvent même des conditions optimales.

D'autre part, l'intense activité qui se manifeste dès les premières tornades et succède à la torpeur de la saison sèche, montre que le cycle annuel de la plupart des espèces, même non spécialement orophiles, est étroitement lié au facteur eau. On ne peut donc pas parler ici de xérophilie.

On doit se souvenir enfin qu'un lot considérable de plantes et d'animaux planitiaires, dont la dépendance à l'égard de l'eau est très variable suivant les espèces, ne s'élève guère au-dessus de 800-1200 m, alors que les orobiontes, qu'ils soient « hygrophiles » ou « xérophiles », ne s'aventurent pas en dessous des mêmes altitudes : il y a là une véritable barrière dont la nature est, avant tout, thermique (10).

En réalité, il nous semble que le problème qui se pose est plutôt d'ordre botanique.

On connaît assez bien l'écologie des orobiontes praticoles pour pouvoir affirmer qu'ils sont incapables de pénétrer et de prospérer dans le milieu forestier. Un abaissement considérable de la température étant admis, leur propagation d'un massif à l'autre n'a pu se faire qu'à travers des territoires recouverts d'une végétation non forestière : prairie, savane, ou formation herbacée dominée par un peuplement arboré très clair. En effet, si, à la rigueur, on peut envisager des transports de graines par les oiseaux ou les vents, on ne peut imaginer que des animaux praticoles aptères aient pu se répandre dans des régions forestées.

D'ailleurs, même si l'on s'en tient à la seule Dorsale guinéenne, les nombreuses et étroites ressemblances floristiques qui existent entre les divers sommets nous paraissent sans commune mesure avec les possibilités d'extension offertes aux orophytes par des facteurs aussi aléatoires que le vent, les oiseaux, les clairières naturelles ou non. Ces similitudes ne peuvent s'expliquer que par une communauté d'origine des flores montagnardes prairiales.

En définitive, on doit admettre que les conditions suivantes ont été réalisées simultanément :

- climat froid et humide ;
- végétation non forestière.

2 - INTERPRETATION.

Les diverses considérations écologiques qui précèdent nous amènent, comme on le voit, à des conclusions paléobiogéographiques contradictoires. Dans un cas en effet nous reconnaissons la nécessité d'une période forestière, tandis que dans l'autre nous concluons à son impossibilité ; dans cette dernière éventualité, le problème est d'ailleurs compliqué par le fait que l'existence des formations herbacées est normalement incompatible avec un climat montagnard, sauf exception locale (v. chap. précédent).

(10) Bien entendu, ceci ne veut pas dire que le facteur eau doive être considéré comme négligeable, mais il ne joue pas, au Nimba, le rôle de « facteur limitant ».

Il nous semble que la seule solution possible soit la suivante :

Au départ, il faut admettre qu'une phase climatique chaude et sèche, que nous tenterons de situer dans le temps par la suite, a entraîné le recul des formations silvatiques et l'établissement d'une vaste zone de végétation herbacée.

Durant cette période xérothermique, et malgré l'existence d'une végétation propice, les espèces orophiles n'ont pas pu se déplacer en plaine, en raison de l'hostilité du climat.

Ensuite se serait produite une importante détérioration climatique, plus ou moins lente, marquée par un abaissement des températures qui, en plaine, seraient descendues bien en dessous des moyennes actuelles, et par un accroissement de l'humidité générale et des précipitations.

Cette évolution du climat a dû mettre en route tout un processus de remplacement des formations herbacées xérophiles par des formations herbacées à tendance hygrophile, puis enfin par la forêt.

C'est à ce moment, après l'instauration du climat montagnard, mais avant l'achèvement de la conquête forestière, que les possibilités d'expansion en plaine des espèces praticoles ont été les plus grandes.

Celles-ci se sont réduites au fur et à mesure que la forêt s'étendait, mais, simultanément, le passage s'ouvrait pour les espèces forestières.

Enfin, le réchauffement du climat s'est marqué par un morcellement des aires : les espèces orophiles se sont trouvées emprisonnées sur les sommets, les silvicoles occupant les forêts montagnardes, plus étendues qu'actuellement, tandis que les praticoles se localisaient dans les clairières naturelles avant que ne s'agrandisse le domaine de la prairie (v. chap. précédent).

Ce schéma paraît satisfaisant du point de vue écologique. Encore faut-il qu'il puisse coïncider avec les faits historiques, et ceci nous amène à la question des variations paléoclimatiques en Afrique tropicale et équatoriale.

III. - VARIATIONS DU CLIMAT EN AFRIQUE AU COURS DU QUATERNAIRE

1 - PÉRIODES PLUVIALES ET INTERPLUVIALES.

Grâce aux travaux de divers chercheurs, spécialement en préhistoire, paléontologie et géomorphologie, il est maintenant établi de manière incontestable que l'ensemble de l'Afrique a connu, depuis le début du Pléistocène jusqu'à l'orée de l'époque actuelle, d'importantes variations climatiques.

Ces variations ont consisté essentiellement en une succession de périodes dites « pluviales » et « interpluviales ».

Peu de travaux font état de manifestations « non biologiques » de ces modifications climatiques dans le territoire qui nous intéresse, c'est-à-dire l'ensemble de l'Afrique occidentale au Sud du Sahara. En revanche, il y a un bon nombre de publications concernant directement ou indirectement la paléoclimatologie des régions circumvoisines : zone saharo-sahélienne, cuvette congolaise, Afrique orientale... Des mises au point ont été fournies, entre autres, par SCHNELL, 1952 (17), BUTZER, 1961 (7) et surtout H. ALIMEN qui, dans son ouvrage « Préhistoire de l'Afrique », paru en 1955 (1), a résumé, pour chaque région d'Afrique, les connaissances relatives aux paléoclimats quaternaires. Les indications suivantes, empruntées à cet auteur, permettront d'illustrer brièvement les modalités de ces variations climatiques dans divers territoires.

— Sahara occidental.

H. ALIMEN, s'appuyant surtout sur l'étude des terrasses de la Saoura, dans le Sahara nord-occidental, et JOLEAUD, analysant les successions de faunes dans le Sahara sud-occidental, aboutissent à des conclusions paléoclimatiques à peu près identiques.

A un premier pluvial à 2 maxima (Chelléo-Acheuléen) a succédé une phase aride (au moins autant qu'actuellement). Celle-ci est suivie d'un second pluvial important (Acheuléen), puis d'une nouvelle phase aride. Par la suite, il s'est produit une succession de phases « humides », la dernière au Néolithique, alternant avec des périodes arides. L'augmentation d'humidité, pendant ces phases humides, a été moins importante que pendant les deux premiers pluviaux, mais le climat était nettement moins sec qu'à l'heure actuelle.

— Bassin du Congo.

MORTELMANS (14) y a reconnu 3 pluviaux, séparés par des interpluviaux arides, le premier se situant au Kaguérien, le second, à deux maxima, au Kamasien, le troisième au Gamblien. L'aride post-Gamblien a été suivi, au Néolithique, de phases humides, peu importantes comparativement aux pluviaux.

— Ouganda, Kénya.

La succession est tout à fait semblable à celle de la région congolaise, avec trois grands pluviaux au Kaguérien, au Kamasien et au Gamblien, et des phases humides au Makalien et au Nakurien.

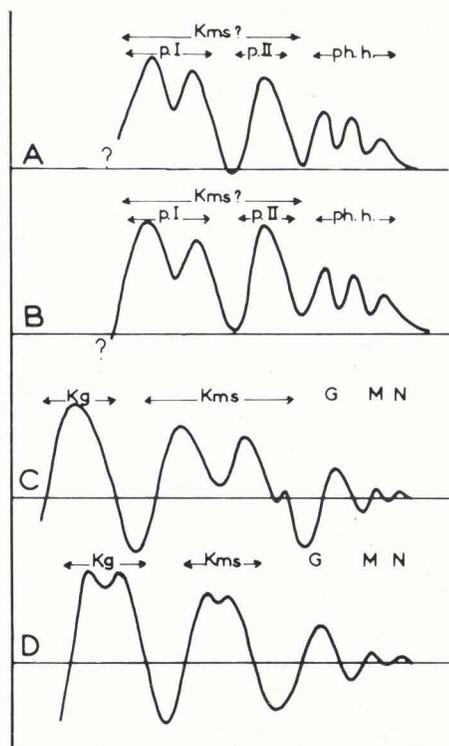


FIG. 11. — Variations paléoclimatiques en Afrique, d'après des courbes empruntées à ALIMEN, Atlas de Préhistoire de l'Afrique. A : Sahara nord-occidental ; B : Sahara sud-occidental (d'après JOLEAUD) ; C : bassin du Congo (d'après MORTELMANS) ; D : Ouganda (d'après O'BRIEN et LEAKY). Kg : Kaguérien ; Kms : Kamasien ; G : Gamblien ; M : Makalien ; N : Nakurien.

Les différences avec le Congo paraissent assez secondaires et peuvent d'ailleurs n'exprimer que des variations climatiques purement locales.

Dans toutes les autres régions d'Afrique, il a été possible de mettre en évidence une alternance de périodes pluviales et interpluviales. Si les avis peuvent être partagés au sujet de leur synchronisme et de l'importance respective à leur attribuer, nous pouvons néanmoins, en ce qui nous concerne, noter un point essentiel : il s'agit d'un phénomène très général auquel, de toute évidence, la région du Nimba n'a pu échapper. La présence de niveaux durcis (carapaces ferrugineuses), leur répartition, la structure des vallées, témoignent d'ailleurs, comme l'a montré SCHNELL (17), d'une succession de pluviaux et d'interpluviaux dans notre dition.

Une des conditions impliquées par l'étude de la faune entomologique du Nimba supérieur, l'existence de modifications passées du climat, se trouve donc pleinement confirmée.

Il nous faut maintenant essayer de définir de façon plus précise quelles ont été les conditions climatiques au cours des périodes pluviales et interpluviales.

2 - NATURE ET AMPLITUDE DES VARIATIONS CLIMATIQUES PENDANT LES PÉRIODES PLUVIALES ET INTERPLUVIALES.

Remarquons d'abord que si l'on s'en rapporte aux schémas proposés par H. ALIMEN pour rendre compte des variations climatiques en divers points d'Afrique, on constate que seuls les pluviaux du Kaguérien, du Kamasien et du Gamblien, et les interpluviaux correspondants, ont été assez marqués pour avoir eu des répercussions biologiques importantes. Les phases climatiques suivantes (Makalien, Nakurien) ont été peu caractérisées par rapport au climat actuel : avec SCHNELL, on peut admettre qu'il s'agit là d'oscillations qui n'ont pas dû avoir beaucoup d'influence sur le peuplement végétal et animal, sinon de manière locale.

Pendant les pluviaux, les précipitations et l'humidité ont été plus élevées qu'à présent, ce dont témoignent les augmentations de niveau des lacs et aussi, au moins en partie, l'extension des glaciers sur les hautes montagnes africaines. D'autre part, il apparaît que les températures ont été, en moyenne, plus basses que de nos jours ; les preuves de cet abaissement des températures sont surtout biologiques. Les interpluviaux au contraire ont été marqués par une plus grande aridité du climat et, très probablement, par un changement du régime des températures.

a) *Les températures pendant les pluviaux.*

Etudiant la faune arachnologique des sommets d'Afrique orientale, FAGE (9) a été conduit, en 1935, à admettre que les similitudes de faune entre ceux-ci, « séparés par des régions steppiques équatoriales, où les conditions de vie sont absolument défavorables » aux espèces qui les peuplent actuellement, étaient dues à l'existence de périodes plus froides et humides que de nos jours.

Le peuplement du Nimba nous amène, on l'a vu, à une conclusion semblable. Bien plus, nous pouvons évaluer, au moins approximativement, l'abaissement de température qui a marqué les périodes pluviales, en nous appuyant d'une part sur l'écologie des espèces de l'étage montagnard, et d'autre part sur la topographie des régions où elles sont distribuées.

On sait que, dans des conditions d'humidité propices, les espèces montagnardes sont capables de descendre jusqu'à environ 1000 m.

Si l'on admet que la température moyenne à 500 m d'altitude dans la région du Nimba est de 25° C (v. p. 35), et que celle-ci s'abaisse, comme partout ailleurs, de 0°5-0°6 C par 100 mètres d'élévation, on peut estimer que l'isotherme annuelle à 1000 m est à peu près de 22°5 C.

Dans la Dorsale guinéenne, les espèces orophiles ont dû descendre jusqu'à 450 m environ pour pouvoir passer d'un massif à l'autre ; il est donc logique de penser que, à cette altitude, la température était alors au moins égale à 22°5 C, donc inférieure de 3° C à la température moyenne actuelle au même niveau.

Si l'on étend le raisonnement à tout l'Ouest africain, ce qui est nécessaire en raison des similitudes de flore et de faune avec le Cameroun, il faut évaluer cet abaissement à 4 ou 5° C, étant donné la faible altitude de certaines zones de passage. Il ne s'agit là, soulignons-le, que d'une estimation par défaut.

Telle quelle, elle représente cependant une application particulièrement intéressante de la notion d'étage à la reconstitution des paléoclimats.

Il est remarquable que SCAETTA, s'appuyant sur l'étude des sols montagnards d'Afrique orientale (15, *in* SCHNELL, 17), conclut lui aussi à une diminution des températures moyennes de l'ordre de 5-6° C. Il estime (16) que, dans cette région, les formations à Sénéçons géants et Lobélias, localisées actuellement au-dessus de 3500 m, « descendaient vraisemblablement jusqu'à 2400-2200 m » soit un abaissement de 1000 m à peu près, un peu plus que ce qui a été nécessaire pour l'étage montagnard du Nimba.

Cette similitude des résultats montre que les refroidissements ont été non seulement bien marqués, mais qu'ils ont aussi affecté la majeure partie de l'Afrique intertropicale. L'existence de cet abaissement général des températures pendant les pluviaux nous paraît au moins aussi importante, du point de vue biologique, que l'augmentation des précipitations.

b) *Les précipitations pendant les pluviaux.*

Les caractères de la faune orophile du Nimba ne donnent guère d'indications sur l'humidité et la pluviosité durant le Kaguérien, le Kamasien ou le Gamblien : on peut seulement en déduire que celles-ci ont été au moins aussi élevées que de nos jours. Dans ce domaine, il vaut mieux s'en rapporter aux données de la géomorphologie, et en particulier à l'analyse des stades de retrait et d'extension des lacs de bassins fermés, qui « ont fonctionné comme de vastes pluviomètres, enregistrant les moindres fluctuations entre l'aridité et l'humidité » (MORTELMANS, 14, *in* SCHNELL, 17). Cette méthode toutefois ne nous donne pas d'indications quantitatives bien précises. Quoi qu'il en soit, on peut affirmer que les précipitations et l'humidité ont été nettement supérieures à ce qu'elles sont actuellement, du moins pour les régions qui connaissent de nos jours un climat relativement sec. Cette condition n'a pu être que favorable aux Insectes orophiles qui, pour la plupart, manifestent une nette hygrophilie.

c) *Les interpluviaux.*

On est moins bien renseigné sur les conditions climatiques des interpluviaux que sur celles des pluviaux.

Il ne semble pas, en particulier, y avoir d'estimation des paléotempératures. Le climat, en tout cas, a été beaucoup plus sec que de nos jours et les auteurs s'accordent à penser que les actuelles zones désertiques ont été plus étendues durant les interpluviaux. Une grande extension des formations herbacées a dû se produire alors : nous avons vu là une condition nécessaire au passage des orobiontes praticoles. D'après ce qu'on peut constater actuellement, une végétation de ce type ne s'établit, sans intervention humaine, que dans des régions sèches durant une grande partie de l'année.

3 - POSSIBILITÉ D'UN PEUPEMENT DE L'ÉTAGE MONTAGNARD PAR DES VAGUES SUCCESSIVES D'OROBIONTES.

La succession période humide - période sèche ayant eu lieu plusieurs fois, il se peut que le peuplement des montagnes guinéennes, tout au moins en ce qui concerne les orobiontes à aire disjointe, soit le résultat de deux ou trois vagues d'immigration successives correspondant aux « cycles climatiques » principaux.

Malheureusement, les données dont on dispose actuellement n'apportent guère de lumière sur ce point : la connaissance des espèces orophiles est encore trop rudimentaire pour que l'on puisse tirer profit de leur degré d'endémisme.

Il est pourtant certain que des espèces telles que *Hystrichopus nimbanus* et *Nectophrynoïdes occidentalis* sont plus éloignées de leurs congénères que *Onotokiba guineensis* ou *Epilampra pluriramosa*, représentés sous des formes identiques le premier au Cameroun, au Nimba et au Bintumane, le second au Fouta-Djallon et au Nimba : ces différences dans l'isolement spécifique sont peut-être en rapport avec la venue plus ou moins récente des espèces, mais il n'est pas permis de l'affirmer.

D'un autre côté, si l'on admet qu'il y a eu plusieurs vagues d'immigrants correspondant aux divers pluviaux, on peut se demander quel a été le sort des premiers arrivés au cours des périodes arides. Il se peut que sur les massifs peu élevés comme le Nimba, les précipitations orographiques n'aient pas été suffisantes pour leur éviter d'être décimés par la sécheresse rigoureuse qui a dû sévir alors. Dans cette hypothèse, le peuplement présent pourrait résulter en grande partie d'une mise en place effectuée au Gamblien, car l'aride post-Gamblien paraît n'avoir pas été beaucoup plus sec que la période actuelle.

En fait, il s'agit là d'autant de questions auxquelles il n'est pas possible de répondre pour le moment, mais qu'il nous a cependant paru intéressant de poser dès maintenant.

IV. - ESPECES ENDEMIQUES DE LA DORSALE GUINEENNE

Seules nous ont retenu jusqu'ici les espèces dont l'aire spécifique ou générique, actuellement morcelée, englobait les hautes montagnes d'Afrique centrale et orientale, qui en sont probablement le berceau. Il est possible qu'il existe aussi des animaux orophiles à répartition plus restreinte, propres à la Dorsale guinéenne, car le cas se présente chez plusieurs orophytes.

Il s'agit, chez ces derniers, d'espèces qui « se sont manifestement différenciées à partir de la flore planitiaire » (SCHNELL, 17). Elles se rapprochent de certaines espèces de plaine par leur morphologie, mais s'en éloignent par leur écologie ; il en est d'ailleurs quelques-unes qui ne sont pas encore strictement localisées à l'étage montagnard et « peuvent exister dans certains milieux écologiques aux altitudes inférieures » (ibid.). Avec SCHNELL, on peut admettre que l'aire relativement réduite de ces espèces « constitue un argument pour leur origine récente ».

Des faits semblables se retrouveront probablement dans la faune montagnarde car, comme pour les plantes, les variations climatiques ont dû entraîner des conditions propices à la différenciation d'espèces orophiles. Ces conditions ont pu être fort diverses suivant les phases climatiques.

— Phases arides.

Durant les périodes arides, le Nimba supérieur, et d'autres sommets de la Dorsale, ont dû connaître un climat différent de celui de la plaine, en raison de leur altitude et de leur isolement favorisant une certaine nébulosité orographique.

Des espèces montagnardes à tendance xérophile (Acridiens ?) ont alors pu se former à partir des espèces planitiaires s'avancant dans l'étage supérieur.

— Phases pluviales.

Sous un climat plus froid que le climat actuel, il a très probablement existé au Nimba un étage supplémentaire, dominant l'étage montagnard (alors planitiaire). Dans cet étage, qui a dû constituer un domaine « insulaire », des endémiques vraies ont pu se différencier, mais il se peut fort bien que les phases de réchauffement les aient condamnées à disparaître.

V. - CONCLUSION

Il nous a fallu, au cours de ce chapitre, tolérer certaines imprécisions: les unes sont relatives à la description des faits paléoclimatiques et se conçoivent aisément ; d'autres sont dues au fait que l'on a considéré simultanément des régions éloignées, situées dans des territoires climatiques assez différents; mais la principale provient de ce qu'on parle simplement de conditions climatiques pluviales ou interpluviales, alors qu'il y a eu plusieurs périodes pluviales et interpluviales dont nous ne pouvons guère démêler les caractères climatologiques propres.

Cependant, en tenant compte en même temps de l'écologie et de la distribution des espèces orophiles, nous avons pu mettre en évidence les faits suivants, qui concernent l'histoire du peuplement animal de l'étage montagnard du Nimba :

— Le morcellement de certaines aires spécifiques ou génériques a une origine paléoclimatique : ces aires étaient continues sous un climat plus froid que le climat actuel.

Les espèces praticoles se sont répandues après une période xérothermique, et sous un climat froid et humide. Les silvicoles se sont propagées sous le même climat, mais après la mise en place de la forêt. Il y a donc eu une succession de phases climatiques.

— L'Afrique occidentale, sous des latitudes voisines de celle du Nimba, a connu une baisse de température de 5° C au moins au moment d'un ou plusieurs pluviaux.

Ces conclusions ont été établies à partir d'arguments purement biologiques. Elles sont corroborées par ce que l'on sait de la paléoclimatologie africaine.

D'autre part, quelques problèmes qui ne peuvent recevoir de solution pour l'instant ont été posés ; ils sont relatifs à :

— la possibilité d'un peuplement de l'étage montagnard par des migrations successives d'orobiontes ;

— l'existence probable d'espèces endémiques des sommets de la Dorsale guinéenne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES DE LA TROISIEME PARTIE

- 1 - ALIMEN H., 1955. — Préhistoire de l'Afrique. Paris, Boubée et Cie, 578 p.
- 2 - AMIET J.-L., 1959. — Les Carabiques des prairies pseudoalpines du Montrond (Ain). *Bull. Soc. Lin. Lyon*, 28, 4, pp. 103-108.
- 3 - ANGEL F. et LAMOTTE M., 1944. — Un crapaud vivipare d'Afrique occidentale, *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. *Ann. Sc. nat., Zool.*, VI, pp. 63-89.
- 4 - ANGEL F. et LAMOTTE M., 1948. — Nouvelles observations sur *Nectophrynoïdes occidentalis* Angel. Remarques sur le genre *Nectophrynoïdes*. *Ann. Sc. nat., Zool.*, XI, pp. 115-147.
- 5 - BASTILEWSKY P., 1952. — Carabiques, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. I, pp. 71-143. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 6 - BERNARD F., 1952. — Hyménoptères Formicidés, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. I, pp. 165-270. *Mém. I.F.A.N.*, Dakar.
- 7 - BUTZER K.W., 1961. — Climatic changes in arid regions since the Pliocene, in A history of land use in arid regions, edited by L. Dudley Stamp, pp. 31-56. Unesco, Arid zone research, XVII.
- 8 - CHOPARD L., 1954. — Orthoptères Ensifères, in Réserve naturelle intégrale du Mont Nimba, fasc. II, pp. 24-97. *Mém. I.F.A.N.* Dakar.
- 9 - FAGE L., 1935. — Le peuplement en Arachnides des hauts massifs montagneux de l'Afrique orientale. *Sixième Cong. internat. Entomol.*, Madrid 1935, pp. 487-491 (paru 1940).
- 10 - FURON R., 1958. — Causes de la répartition des Etres vivants. Paris, Masson et Cie, 165 p.
- 11 - GAUSSEN H. et BARRUEL P., 1955. — Montagnes. Coll. Nature vivante, Horizons de France, 207 p.
- 12 - LAMOTTE M. et ROY R., 1961. — L'endémisme dans la faune orophile du Mont Nimba (Guinée). *C. R. Ac. Sc.*, 252, 26, pp. 4209-4210.
- 13 - LECLERC J.-C., RICHARD-MOLARD J., LAMOTTE M., ROUGERIE G. et PORTÈRES R., 1955. — La chaîne du Nimba. Essai géographique. *Mém. I.F.A.N.*, n° 43, 270 p., Dakar.
- 14 - MORTELMANS G., 1946. — Préhistoire et Quaternaire du Sud du Bassin du Congo. *Sess. extraord. Soc. belges de Géologie*, 1946 (paru 1947). Bruxelles. (in SCHNELL, 17).
- 15 - SCAETTA H., 1937. — La genèse climatique des sols montagnards de l'Afrique centrale. Les formations végétales qui en caractérisent les stades de dégradation. *Institut royal colon. belge*, Bruxelles, t. V, 351 p. in SCHNELL, 17).
- 16 - SCAETTA H., 1937. — Variations du climat pléistocène en Afrique centrale. *Annales de Géographie*, 1937, XLVI, pp. 164-171.
- 17 - SCHNELL R., 1952. — Végétation et Flore de la région montagneuse du Nimba. *Mém. I.F.A.N.*, n° 22, 598 p., Dakar.

Conclusion générale

CONCLUSION GENERALE

Il semble que, dans l'état actuel des connaissances écologiques et biogéographiques, la monographie — consacrée au peuplement d'un milieu ou d'un territoire définis — représente un des moyens d'information scientifique les plus profitables, et c'est dans cet esprit que nous avons conçu le présent travail. Toutefois, une monographie n'a de réel intérêt que dans la mesure où elle peut être comparée à d'autres travaux du même genre : en fait, déjà rares dans nos régions tempérées, de telles études sont, dans les régions chaudes, manifestement trop peu nombreuses pour permettre d'utiles confrontations. Tant que les divers massifs de la Dorsale guinéenne n'auront pas fait l'objet de recherches semblables à celles qui ont été poursuivies au Nimba, l'intérêt de notre travail, au point de vue descriptif, restera donc forcément limité.

Nous croyons pouvoir attacher un plus grand prix au fait que le peuplement entomologique du Nimba nous ait montré, malgré son éloignement et sa situation dans une région climatiquement et biogéographiquement très différente, des « phénomènes écologiques » en tous points analogues à ceux que nous pouvons observer en France.

C'est ainsi que nous avons déjà eu l'occasion, dans des notes consacrées à la faune carabologique de diverses régions montagneuses de France, de montrer que la distribution verticale des Coléoptères terricoles obéissait à un phénomène d'*étagement* identique à celui de la végétation et dépendant des modifications du climat consécutives à l'augmentation d'altitude.

Le peuplement entomologique du Nimba permet de faire la même constatation. Deux étages faunistiques se partagent le massif, chacun abritant des entomocénoses et possédant des caractères faunistiques qui lui sont propres. Ces étages se superposent aux étages de végétation décrits par SCHNELL : étage guinéo-équatorial planitiaire en dessous de 900 m environ, étage montagnard guinéo-équatorial au-dessus. L'étage montagnard est, notamment, caractérisé par un *appauvrissement général de la faune*, sensible dans tous les milieux écologiques, et l'existence d'un contingent d'*espèces orophiles*, qui ne dépassent pas sa limite inférieure. La situation géographique et le relief du Nimba se révèlent particulièrement propices à la mise en évidence du déterminisme de l'étagement des faunes : comme dans nos régions, celui-ci dépend des *conditions climatiques*, et surtout de la température.

L'étage, en permettant de synthétiser dans un cadre climatique des données relatives au peuplement végétal et animal, représente une *unité bioclimatique fondamentale*, dont la valeur est à la fois descriptive et explicative.

La partie la plus importante de notre travail a été consacrée à la description des entomocénoses des milieux herbacés montagnards. A notre connaissance, c'est la première tentative de ce genre effectuée en pays tropical. D'autre part, dans nos pays tempérés, les quelques descriptions de zoocénoses dont on dispose sont établies sur des bases systématiques plus étroites que celles que nous avons utilisées. Il faut noter enfin que la plupart des chercheurs qui ont donné des études biocénotiques ou synécologiques se sont rarement préoccupés de la morphologie des groupements, soit qu'ils aient eu affaire à un seul type de milieu, soit qu'ils n'aient pas eu à leur disposition de technique adéquate, soit encore qu'ils n'aient pas cru à la possibilité d'une définition qualitative précise des groupements. Que retenir de l'expérience faite au Nimba ?

D'abord, que les groupements d'Insectes existent et correspondent à une réalité objective. Si certains chercheurs ont pu mettre leur existence en doute c'est, pensons-nous, faute d'avoir utilisé des techniques appropriées. Les tableaux que nous donnons dans la seconde partie suffisent à montrer

la réalité des groupements d'Insectes, au moins pour la faune vivant au niveau du sol. La qualité de la méthode de récolte employée au Nimba, il faut le souligner, interdit d'attribuer au seul hasard les ressemblances ou les dissemblances, souvent très marquées, qui existent entre les relevés d'un même groupement ou de groupements différents.

Malgré la mobilité de leurs constituants, les entomocénoses apparaissent comme des ensembles d'espèces de *composition qualitativement définie* et *stables*, ces termes devant, bien entendu, être compris de façon relative et non absolue. Les groupements dépendent en effet d'un déterminisme à la fois trop complexe et trop lâche pour que les individus d'une même association se ressemblent entre eux autant que ceux d'une même espèce. En fait, la composition d'un groupement se trouve surtout définie au niveau d'une combinaison d'espèces qui, sans forcément lui être liées de manière exclusive, ne coexistent que là : c'est ce que nous avons appelé l'*ensemble caractéristique*. La stabilité de l'association se manifeste par l'existence d'un lot plus ou moins important d'espèces de *haute présence* qui, par leur constance, constituent un facteur permanent de similitude entre les divers individus d'une même association. La stabilité d'un groupement dépend bien entendu de celle des conditions écologiques.

Les modifications saisonnières du climat déterminent une succession de *faciès saisonniers*. Dans le cas des entomocénoses étudiées au Nimba, ceux-ci ne peuvent être considérés comme des groupements : ce ne sont que des aspects successifs d'une même association, comme le sont les formes larvaires, nymphale et imaginale d'une espèce d'Insecte.

Les recherches que nous poursuivons actuellement en France, avec des techniques pourtant très différentes, corroborent parfaitement les observations faites au Nimba et les conclusions que nous en tirons. On remarque cependant qu'il y a proportionnellement plus de ressemblance, c'est-à-dire d'espèces communes, entre les relevés d'un même groupement en France qu'au Nimba ; l'ensemble caractéristique et les espèces de haute présence occupent d'autre part une place généralement plus importante : ces particularités doivent être mises sur le compte de la moins grande richesse faunistique de nos régions.

Rappelons enfin que l'on retrouve au Nimba la ségrégation entre faunes silvicoles et praticoles que nous avons déjà signalée en étudiant le peuplement carabologique des forêts jurassiennes. Divers arguments prouvent que le phénomène ne peut être attribué à la nature même des espèces végétales. Il paraît s'expliquer par les différences entre les *écoclimats* des formations silvatiques et asilvatiques. D'une manière générale, les formations végétales (mais non les associations) semblent avoir une influence considérable dans la distribution des espèces terricoles, due au fait que les divers types de couverture modifient, d'une façon qui leur est propre, les « données macroclimatiques brutes ». Au Nimba, où le substrat et l'exposition n'ont pas de rôle écologique appréciable, nous avons d'ailleurs pu montrer que la différenciation des entomocénoses était liée essentiellement *aux conditions climatiques (macroclimat) et à la nature des formations végétales* (« *style écoclimatique* »).

L'existence d'étages faunistiques et d'entomocénoses au Nimba et en Europe tempérée, donc dans des territoires où les « cadres » physiques et biologiques sont extrêmement différents, conduit à penser qu'il s'agit là de phénomènes tout à fait généraux. Cette constatation, par les perspectives qu'elle ouvre, serait déjà intéressante en soi si l'on ne savait d'autre part que les espèces végétales constituent aussi des groupements et se répartissent en étages. Les notions d'étage et de groupement revêtent ainsi une signification écologique et biocénotique fondamentale, sur laquelle plusieurs auteurs, au moins en ce qui concerne les groupements, ont déjà insisté.

Montrer les différents aspects que peuvent affecter à la surface du Globe les étages faunistiques et les entomocénoses, ou mieux, les zoocénoses, représente une tâche encore immense. Ce travail, néanmoins, nous paraît indispensable et sans lui il ne saurait y avoir de prise de connaissance réelle et complète de la Biosphère.

**Index des relevés
et des localités**

INDICATIONS CONCERNANT LES RELEVÉS ANALYSÉS

Les relevés seront rangés suivant l'ordre où ils ont été mentionnés dans les tableaux, et non suivant leur numérotation.

Les relevés dont le numéro commence par le chiffre 1 sont dus à M. LAMOTTE, ceux qui commencent par le chiffre 2 à AMIET et VAN DER PLAETSEN.

Les abréviations suivantes ont été utilisées :

S : surface du relevé ;

D : date d'exécution ;

Loc. : localité où le relevé a été effectué (voir, pour plus de précision, l'index des localités citées) ;

Alt. : altitude ;

Stat. : indications diverses relatives à la station d'où provient le relevé (pente, végétation, substrat, etc.).

Tableau II, p. 82.

N° 130.

S : 5 × 5 m.

D : 28-X-56.

Loc. : montée du Pierré-Richaud.

Alt. : 1200 m (?).

Stat. : prairie d'altitude.

N° 218.

S : 5 × 5 m.

D : 21-I-57.

Loc. : Plateau de Zouguépo.

Alt. : 1100 m.

Stat. : relevé situé à la partie supérieure du Plateau de Zouguépo, au point de raccordement avec la Crête de Zouguépo. Pente de 15° environ, en exposition N-NW. Prairie de moyenne altitude, homogène, à recouvrement de 100 %, à laquelle se superpose une strate arbustive très lâche (*Syzygium guineense*, *Protea angolensis*). Sol avec des gravillons et des gros blocs anfractueux, scoriacés, humide en surface (rosée) au moment du relevé.

N° 202.

S : 5 × 5 m.

D : 12-XII-56.

Loc. : Crête entre le Zougoué et le Gba.

Alt. : 1100 m.

Stat. : prairie à végétation uniquement herbacée, mais pouvant être rattachée aux prairies à *Syzygium* proches. Sol rougeâtre peu épais, recouvrant un substrat rocheux affleurant par endroits ; nombreux blocs de carapace ferrugineuse. Pente nulle, le relevé étant situé juste sur la crête.

N° 250.

S : 5 × 5 m.

D : 15-III-57.

Loc. : Plateau de Zougouépo.

Alt. : 1040 m.

Stat. : enclave de prairie entièrement graminéenne dans la zone des prairies à *Syzygium* ; physionomie de la végétation rappelant, par son uniformité, celle des prairies supérieures. Sol sub-horizontal, en pente très faible vers la vallée du Gouan, de teinte noirâtre, fin, avec de rares blocs libres ; en surface, des gravillons arrondis et peu de débris végétaux. La carapace n'a pas été atteinte et doit être profonde : il s'agit probablement d'une ancienne zone tourbeuse évoluée.

N° 223.

S : 5 × 5 m.

D : 29-I-57.

Loc. : Plateau de Zougouépo.

Alt. : 940 m.

Stat. : dépression à fond horizontal sur la rive droite du Zougoué. Substrat constitué par un niveau de carapace ferrugineuse à surface irrégulière, retenant dans ses dépressions un sol noir et fin mélangé de cailloutis. Surface du sol avec des blocs plus ou moins volumineux et surtout des épiphytes de carapace, les détritiques végétaux assez peu abondants. Végétation constituée par une Graminée (probablement *Anadclphia*) formant un tapis homogène haut de 40-60 cm ; aussi quelques Cypéacées ; recouvrement : 100 %. Sol et végétation étaient fort secs lors du relevé, mais la station doit être plutôt humide en saison des pluies.

N° 251.

S : 5 × 5 m.

D : 16-III-57.

Loc. : Plateau de Zougouépo.

Alt. : 900 m.

Stat. : au-dessus du Camp du Zougoué, dans une zone à peu près horizontale où ont été effectués aussi les relevés 219 et 201. Végétation : strate graminéenne formée de touffes peu volumineuses, rarement interrompue par des affleurements de carapace. Quelques pieds disséminés de *Setaria*, débordant du ravin du Gouan ; *Syzygium* nombreux et de grande taille. Sol : épais d'une trentaine de cm, jaunâtre, fin, les blocs de cuirasse rares. Peu de cailloux et de débris végétaux en surface.

Par les caractères du sol et de la végétation, cette station diffère un peu du reste du Plateau, où le sol est en général plus mince, les affleurements de carapace plus étendus et la végétation moins dense.

N° 219.

S : 5 × 5 m.

D : 26-I-57.

Loc. : Plateau de Zouguépo.

Alt. : 900 m.

Stat. : près du relevé précédent, v. n° 251

N° 201.

S : 5 × 5 m.

D : 11-XII-56.

Loc. : Plateau de Zouguépo.

Alt. : 900 m.

Stat. : près du relevé précédent, v. n° 251.

Tableau IV, p. 94.

N° 203.

S : 5 × 5 m.

D : 18-XII-56.

Loc. : Crête de Nion.

Alt. : 1160 m.

Stat. : dans une prairie subhorizontale constituée essentiellement d'*Andropogon* sp. (*schirensis* ?) et *Panicum* sp., avec de nombreux pieds de *Dissotis* div. sp. Le tapis végétal atteint une hauteur de 1 m à peu près, avec un recouvrement de 100 %. Strate muscinale très développée, sur les cailloux surtout, mais peu épaisse. Sol foncé, noirâtre, les blocs et épiphytes de carapace nombreux ; par endroits, des « plages » de gravillons, même en profondeur. Débris abondants, atteignant les feuilles vivantes.

N° 225.

S : 5 × 5 m.

D : 10-II-57.

Loc. : Crête de Nion.

Alt. : 1160 m.

Stat. : relevé effectué à quelques dizaines de m du précédent, dans un milieu tout à fait identique, v. n° 203.

N° 226.

S : 5 × 5 m.

D : 11-II-57.

Loc. : Crête de Nion.

Alt. : 1160 m.

Stat. : formation quasi monospécifique constituée par une Graminée (*Monocymbium* sp.) ressemblant beaucoup par son aspect général et son mode de végétation à *Panicum* sp. Elle forme un tapis dense et épais (1 m et plus) occupant une zone de suintement en faible pente. Débris végétaux extraordinairement abondants, le lacs de tiges et de feuilles mortes remplissant tout l'espace entre le sol et les parties supérieures des herbes. Pas de Mousses. Sol noir, fin, pulvérulent, avec de gros blocs complètement ennoyés dans l'élément meuble. La carapace sous-jacente n'est pas visible à l'endroit du relevé, même à une trentaine de cm de profondeur. On doit avoir affaire à une zone tourbeuse qui s'est progressivement asséchée par accumulation de débris végétaux ; actuellement, le milieu a beaucoup d'affinités avec les formations à *Panicum*. On note enfin qu'il n'y a pas de traces d'incendie.

N° 230.

S : 3 relevés de 2 × 2 m.

D : 13-II-57.

Loc. : Crête de Nion.

Alt. : 1160 m.

Stat. : le relevé n° 230 correspond en fait à 3 relevés de 4 m² (230, 231, 232) effectués dans 3 faciès végétaux assez différents ; la similitude de leur peuplement nous a cependant incité à les réunir. Caractères écologiques communs : sol horizontal, foncé, avec des blocs de carapace, celle-ci assez superficielle ; débris abondants, mais moins qu'en 226. Recouvrement : 100 %. Une strate muscinale discontinue.

N° 236.

S : 5 × 5 m.

D : 27-II-57.

Loc. : Camp des Cyatheas.

Alt. : 1280 m.

Stat. : dans les prairies couvrant le flanc W du Mont Richard-Molard et s'étendant depuis la crête jusqu'à 1000 m environ. Pente : 15-20°. Végétation : prairie semblable par son aspect à la prairie d'altitude typique, composée de Graminées et Cypéacées en touffes peu volumineuses, d'une cinquantaine de cm de hauteur ; quelques Dicotylédones ; des Mousses sur le sol. A quelques dizaines de m, un petit torrent temporaire, bordé de broussailles et inclus dans une vaste formation à *Panicum*. Détritus végétaux sur une assez faible épaisseur (moins de 10 cm). Sol noir très caillouteux, avec beaucoup de petits blocs scoriacés et des plaquettes de quartzite.

N° 258.

S : 5 × 5 m.

D : 29-IV-57.

Loc. : Camp des Cyatheas.

Alt. : 1280 m.

Stat. : relevé effectué à quelques m du précédent, v. n° 236.

N° 259.

S : 5 × 5 m.

D : 30-IV-57.

Loc. : Camp des Cyatheas.

Alt. : 1100 m.

Stat. : même ensemble de prairies que pour les relevés 236 et 258, mais à plus basse altitude. La végétation ressemble beaucoup à celle du Plateau de Zouguépo : tapis herbacé continu mais relativement peu dense, formé de 2 ou 3 espèces de Graminées dominantes et de quelques Dicotylédones (l'orophyte *Euphorbia depauperata* étant la plus remarquable). Comme au Plateau de Zouguépo, *Syzygium guineense* forme une strate arborescente très discontinue. Sol : noir, avec un squelette abondant (blocs de carapace et graviers scoriacés) représentant à peu près 80 % du volume.

Le relevé a été fait assez rapidement et doit être considéré comme partiel.

Tableau VI, p. 105.

N° 113.

S : 5 × 5 m.

D : 7-IX-56.

Loc. : près du Camp I.

Alt. : env. 1600 m.

Stat. : prairie d'altitude.

N° 116.

S : 5 × 5 m.

D : 11-IX-56.

Loc. : piste du Pierré-Richaud.

Alt. : 1450 m (?).

Stat. : prairie d'altitude.

N° 117.

S : 5 × 5 m.

D : 12-IX-56.

Loc. : près du Camp I.

Alt. : env. 1600 m.

Stat. : prairie d'altitude sur une crête étroite.

N° 119.

S : 5 × 5 m.

D : IX-56.

Loc. : près du Camp I.

Alt. : env. 1600 m.

Stat. : prairie d'altitude vers le Pierré-Richaud.

N° 124.

S : 5 × 5 m.

D : 26-IX-56.

Loc. : Mont Richard-Molard.

Alt. : 1750 m.

Stat. : prairie d'altitude.

N° 129.

S : 5 × 5 m.

D : 24-X-56.

Loc. : auprès du Camp I.

Alt. : env. 1600 m.

Stat. : prairie d'altitude.

A

S : 5 × 5 m.

D : 15-XI-56.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : prairie d'altitude. Relevé effectué sous la surveillance d'un garde indigène et peut-être incomplet.

B

S : 5 × 5 m.

D : 1-XII-56.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : comme A. Voir ci-dessus.

N° 204.

S : 5 × 5 m.

D : 31-XII-56.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : relevé effectué sur une pente de 15-20°, plongeant vers le Bosquet relique. Sol rougeâtre, encombré de blocs de structure bréchique, certains profondément enfoncés. Une couche assez mince de débris végétaux (moins de 5 cm d'épaisseur). Végétation purement herbacée et surtout graminéenne (une demi-douzaine d'espèces dominantes) ; des Mousses sur les cailloux.

N° 206.

S : 5 × 5 m.

D : 1-I-57.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : en face du n° 204, sur l'autre bord de la cuvette occupée par la Mare d'hivernage et le Bosquet. Pente faible. Sol et végétation comme pour le relevé précédent, mais le tapis herbacé complètement desséché. Pas de Mousses.

N° 208.

S : 5 × 5 m.

D : 3-I-57.

Alt. : 1600 m.

Stat. : sur la crête au-dessus du ravin du Guégué, au point le plus bas. Le sol, rougeâtre, est assez abondant, mais par endroits il est remplacé par des cailloutis et des graviers résultant de la désagrégation de la roche sous-jacente. Quelques affleurements rocheux portent de gros touradons, très compacts, de *Catagyna pilosa*. Pour le reste, la végétation est identique à celle de l'ensemble de la prairie. Le sol semble plus humide que dans les relevés 204 et 206 (il y a eu une forte rosée le matin) ; il faut noter d'autre part que la nuit a été très fraîche (9° C à 7 h 30 au niveau du sol).

N° 211.

S : 5 × 5 m.

D : 10-I-57.

Loc. : Mont Sempéré.

Alt. : 1650 m.

Stat. : sous le sommet du Mont Sempéré. Sol rouge-brun, très graveleux en raison de l'abondance des plaquettes de quartzite ; des blocs rocheux d'assez petite taille, formant parfois des dalles de quelques cm d'épaisseur. Végétation : prairie d'altitude typique, très desséchée par l'harmattan qui souffle depuis plusieurs jours avec force jusqu'à midi.

N° 212.

S : 5 × 5 m.

D : 11-I-57.

Loc. : Camp I.

Stat. : sur la crête dominant le ravin du Guégué, en direction du Mont Richard-Molard. Sol légèrement en pente, avec un peu de gravillons ; quelques Mousses en surface ; végétation purement graminéenne, presque monospécifique.

N° 214.

S : 5 × 5 m.

D : 12-I-57.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : sur un petit sommet situé entre le rebord du ravin du Guégué et la piste du Pierré-Richaud. Pente nulle. Sol brun-noirâtre, très graveleux, avec de gros rochers affleurants ; 2 ou 3 Graminées forment le fond de la végétation ; pas de Mousses.

N° 252.

S : 5 × 5 m.

D : 7-IV-57.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : relevé partiel effectué près du Camp I, dans une zone en pente très faible vers la Mare d'hivernage. Sol noirâtre avec beaucoup de radicelles. Pas de gros cailloux ni d'apophyses de carapace en surface, mais seulement des gravillons peu abondants. Végétation : les Graminées dominent, mais il y a plus de Dicotylédones qu'en saison sèche (recouvrement d'environ 15 %).

N° 264.

S : 2 relevés de 2 × 2 m.

D : 22-V-57.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : les deux relevés ont été faits côte à côte dans des conditions de milieu tout à fait identiques : prairie d'altitude typique près du Camp I, sur sol presque horizontal, moyennement caillouteux, avec peu de débris en surface. Temps très humide (crachin et brouillard).

Tableau VII, p. 110.

N° 118.

S : 5 × 5 m.

D : 13-IX-56.

Loc. : piste de Zouguépo.

Alt. : 1450 m.

Stat. : prairie d'altitude.

N° 215.

S : 5 × 5 m.

D : 18-I-57.

Loc. : piste de Zouguépo.

Alt. : 1450 m.

Stat. : sur un replat en pente très faible, probablement au même endroit que le n° 118. Sol compact non traversé d'affleurements rocheux, mais recouvert de gravillons en plaquettes. Végétation graminéenne, desséchée, les débris peu abondants ; Dicotylédones assez nombreuses, avec, à proximité, les derniers pieds de *Protea*.

N° 216.

S : 5 × 5 m.

D : 19-I-57.

Loc. : piste de Zouguépo.

Alt. : 1400 m.

Stat. : comme pour le n° 215, mais un peu plus bas. La strate muscinale, entre les cailloux, est plus abondante. *Protea* assez nombreux, 1 dans le relevé. Rosée abondante dans la matinée.

N° 217.

S : 5 × 5 m.

D : 20-I-57.

Loc. : piste de Zouguépo.

Alt. : env. 1280 m.

Stat. : sur le col entre la Crête de Zouguépo et le sommet rocheux qui domine le Plateau. Replat en pente faible vers le Nord. Sol et végétation présentant les mêmes caractères que pour les relevés 215 et 216. Il faut noter toutefois qu'une averse est tombée la veille (première pluie de l'année) ; quoique peu importante, elle a eu des répercussions très nettes sur le peuplement animal et végétal : les Mousses ont reverdi, les Forficules sont remontés en surface, il y a de nombreuses petites Cicadelles dans les débris, certaines venant juste d'effectuer leur mue imaginale, immatures.

Tableau VIII, p. 122.

N° 262.

S : 2 × 2 m.

D : 12-V-57.

Loc. : Crête de Nion.

Alt. : 1160 m.

Stat. : tapis de *Panicum* sp. en lisière de taillis. Carapace subaffleurante, le sol mince, riche en matières organiques, recouvert d'une couche de fragments de *Panicum*.

N° 254.

S : 2 × 2 m.

D : 9-IV-57.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : lisière W-SW du Bosquet relique. Sol horizontal recouvert d'une seule Graminée, *Panicum* sp., formant un tapis d'une soixantaine de cm d'épaisseur, très humide ; les débris végétaux sur une trentaine de cm d'épaisseur. Sol châtain, sans aucun caillou, avec des racines de *Panicum* sp. courant à sa surface.

N° 263.

S : 2 × 2 m.

D : 23-V-57.

Loc. : Camp I.

Alt. : 1600 m.

Stat. : en lisière du Bosquet relique, dans la partie la plus large de la zone à *Panicum*. Végétation plus variée que dans le n° 254, avec *Pteridium aquilinum*, *Setaria chevalieri*, etc... Sol châtain sans gros éléments.

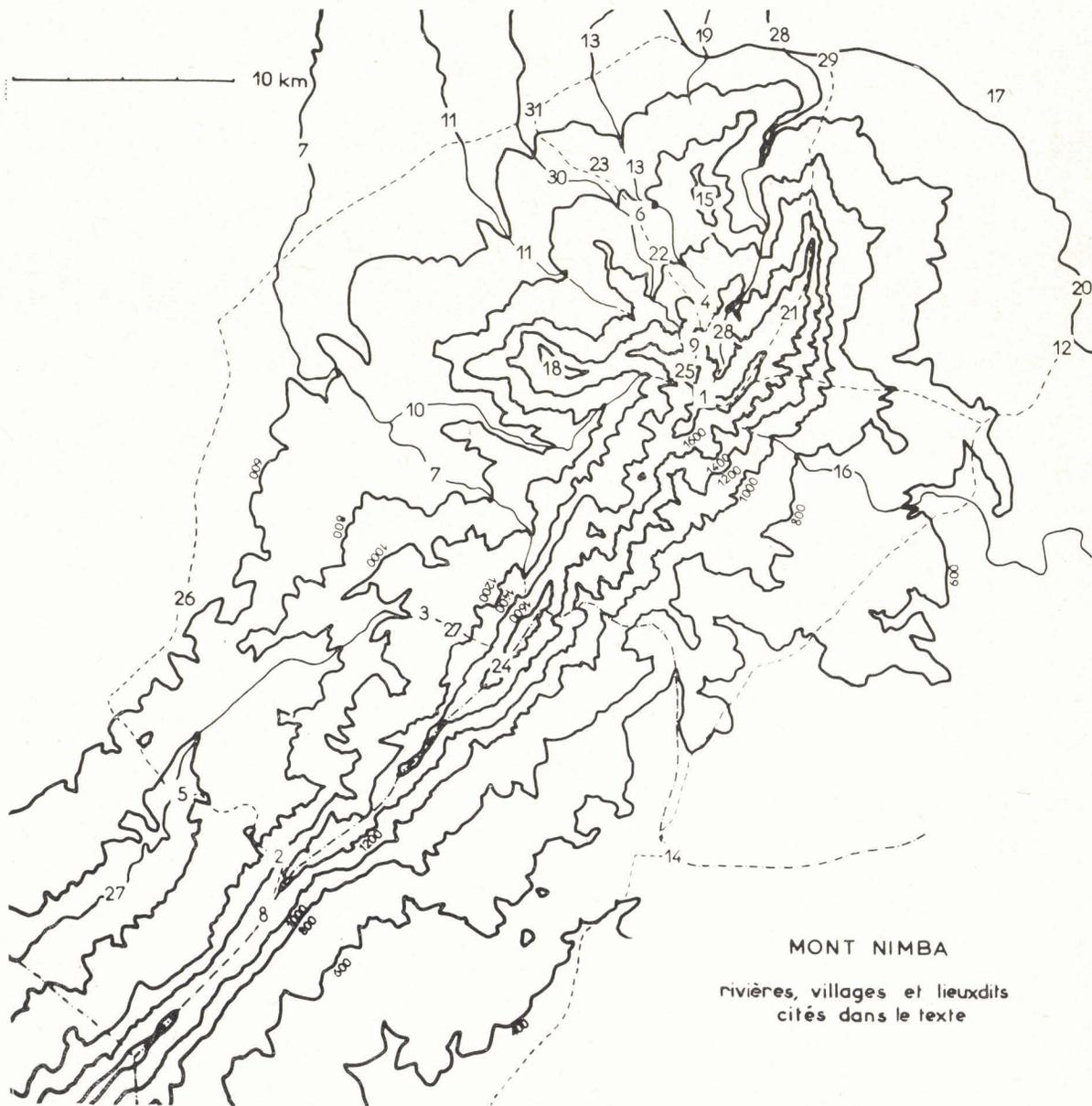


FIG. 12. — Emplacement des localités citées ;
les numéros renvoient à l'index des localités.

INDEX DES LOCALITES CITEES

Les chiffres entre parenthèses renvoient à la carte de la fig. 12.

A

Arête du Pierré-Richaud : v. Pierré-Richaud.

B

Bintumane (Mont, Pic...) : le sommet le plus élevé des Monts Loma (Sierra-Leone) et de tous les massifs ouest-africains, culminant à un peu moins de 2000 m. Sa flore et sa végétation ont été étudiées par JAEGER (Cong. internat. Africanistes Ouest, Dakar 1945 ; Cong. Assoc. fr. Avance. Sc., Nice 1946). Dans l'état actuel de nos connaissances, c'est, parmi tous les sommets de la Dorsale guinéenne, celui qui présente le plus d'affinités faunistiques avec le Nimba, bien qu'il en soit distant de plus de 300 km.

Bosquet relique : lambeau forestier de quelques centaines de m² situé sur le plateau du Camp I, près de la Mare d'hivernage, en pleine prairie d'altitude, vers 1600 m. Sa composition est sommairement étudiée p. 144. Il s'agit très probablement d'un reste de la forêt basse montagnarde des crêtes, d'où son nom.

C

Camp I : camp situé à 1600 m d'altitude à la limite supérieure d'un des ravins du Zié et au contact d'une zone sub-tabulaire (plateau du Camp I) d'où rayonnent la crête principale, la crête de Zougouépo et la crête du Pierré-Richaud. C'est une des régions les mieux prospectées du Nimba supérieur, particulièrement propice à l'étude de la faune de la prairie d'altitude. Sur le bord occidental du plateau se trouvent la Mare d'hivernage et le Bosquet relique (1).

Camp IV : sur le versant W de la Crête de Nion, vers 1000 m d'altitude, en pleine forêt montagnarde haute (2).

Camp des Cyatheas : le camp lui-même se trouve en forêt, au bord du Yâ supérieur, à l'altitude d'à peu près 1020 m. L'indication « Camp des Cyatheas » désigne par extension les forêts environnantes, ainsi que les lambeaux de prairie qui descendent sur le flanc W de la chaîne entre 1750 et 1000 m d'altitude. On trouvera une description de ces prairies, fort semblables à celles de l'ensemble Plateau-Crête de Zougouépo, à la p. 98. L'existence d'une galerie de Fougères arborescentes magnifiques (*Cyathea* sp.) au bord du Yâ a valu son nom au Camp. Cette région n'avait fait l'objet d'aucune prospection avant notre mission en 1956-57 (3).

Camp du Gouan : dans la forêt-galerie du Gouan (Nimba septentrional) à l'étage du Parinari, vers 1200 m d'altitude. A proximité s'observent des formations herbacées sur carapace, rejoignant les prairies du Plateau de Zouguépo supérieur. Derrière le camp, à l'W, s'élèvent les pentes de la Crête de Zouguépo, séparant les vallées du Gouan et du Zougué (4).

Camp du Yâ : situé comme le Camp des Cyatheas, sur le cours du Yâ, mais en aval, à 550 m d'altitude, donc dans l'étage planitiaire. Les récoltes provenant de ce Camp, entouré de tous côtés par la forêt ombrophile, permettent d'intéressantes comparaisons avec celles du Camp IV, situé juste au-dessus, mais en forêt montagnarde (5).

Camp du Zougué : à 800 m d'altitude, dans l'isthme de savane réunissant les plateaux supérieur et inférieur de Zouguépo, entre les vallées du Gouan et du Zougué (6).

Cavally : important fleuve côtier de Côte d'Ivoire, prenant sa source sur le flanc NW du Nimba. Toutes les rivières du Nimba septentrional s'y jettent. Encore appelé, dans la région, Diougou (7).

Cirque du haut Zié : v. Zié.

Crête de Nion : il ne s'agit pas de l'alignement de collines boisées, culminant vers 800 m, auquel est adossé le village de Nion, mais de la partie méridionale de la chaîne principale, entre la frontière libérienne et les dernières prairies du Mont Richard-Molard. L'altitude de la Crête de Nion est comprise entre 1100 et 1400 m. En fait, l'indication « Crête de Nion » désigne plus précisément l'ensellement, situé vers 1100-1150 m, portant une clairière de prairie où passait la piste Nion-Yalé (Côte d'Ivoire) : c'est une localité extrêmement intéressante pour l'étude des faunes silvicole et praticole, sur laquelle on trouvera diverses précisions aux pp. 98 et 100 (8).

Crête de Zouguépo : étroite crête herbeuse avec quelques petits replats, reliant à la région du Camp I au Plateau de Zouguépo supérieur et séparant les vallées du Zié et du Gouan à l'E de celle du Zougué à l'W. Elle débute au Mont Sempéré (1652 m) et s'achève par un petit sommet rocheux (1280 m) qui domine le Plateau de Zouguépo (v. pl. I) (9).

D

Dans (massif des...) : fait partie du « massif de Man » de J.-C. LECLERC, constituant lui-même l'avancée la plus orientale de la Dorsale guinéenne. Situé en Côte d'Ivoire, il atteint 1300 m. C'est l'ensemble montagneux le plus proche du Nimba (une cinquantaine de km).

Diougou : v. Cavally.

F

Fon (massif, ou pic de...) : c'est la partie S de la chaîne du Simandou, dont il est le point culminant (1656 m). A environ 150 km du Nimba.

G

Gâ : affluent du Cavally, v. carte (10).

Gba : affluent du Cavally, v. carte (11).

Gbié : village du piedmont oriental, à l'E du Pierré-Richaud (v. aussi : piste de Gbié) (12).

Gouan : affluent du Cavally, v. carte (13).

Gouéla : campement du piedmont oriental, entre N'Zo et Yalé (14).

Génies (Mont des...) : un des chaînons du Nimba septentrional, directement à l'W de l'arête du Pierré-Richaud, dont il est séparé par la vallée du Zié ; atteint à peine 1150 m (15).

Guégué, ravin du Guégué : torrent du flanc E de la chaîne. Il prend sa source dans un vaste bassin de réception déboisé, proche du Camp I, le « ravin du Guégué » (16).

K

Kéoulenta : village proche de N'Zo, v. carte (17).

L

Leclere (Mont...) : point culminant (1568 m) du diverticule le plus occidental du Nimba septentrional. Son versant N est formé par une immense falaise rocheuse dominant le bassin du Gba, tandis que son flanc S descend en forte pente en direction du bassin du Cavally (18).

Loma (Monts...) : ils correspondent à la partie la plus élevée du « Massif de Sierra-Leone » de J.-C. LECLERC, à l'extrême W de la Dorsale guinéenne. Entièrement compris dans le territoire de Sierra-Leone, ils culminent au Pic Bintumane, vers 2000 m. A 30 km à vol d'oiseau du Nimba.

M

Mare d'hivernage : petite étendue d'eau occupant le fond d'une dépression du plateau du Camp I, tout près de son rebord W. C'est une mare temporaire, en eau pendant la saison des pluies (d'où son nom) s'écoulant par un déversoir dans le bassin du Cavally. Elle est séparée du Bosquet relique, situé plus à l'E, par une zone de prairie tourbeuse horizontale.

Massif : v. le nom propre correspondant.

Mont : v. le nom propre correspondant.

N

Nimba méridional : toute la partie de la chaîne principale au S du Mont Richard-Molard, ainsi que le chaînon parallèle qui la flanque à l'W. Le Yâ, qui les sépare, est la seule rivière importante de cette portion du massif.

Nimba septentrional : nous désignons ainsi la partie du massif située au N du Mont Richard-Molard, autrement dit la moitié N de la chaîne principale et tous les chaînons qui en divergent (Mont Leclere, Crête de Zouguépo, Mont des Génies, Mont Pierré-Richaud) ; les principales rivières coulant entre ces chaînons sont, d'W en E, le Gà, le Gba, le Zougué, le Gouan et le Zié.

Niomouya : petit affluent du Cavally, v. carte (19).

N'Zo ou Nzo : gros village sur la route Man-Nzérékoré, au pied de la retombée N de la chaîne.

P

Pierré-Richaud (Mont, arête du...) : sommet d'un chaînon du Nimba septentrional situé à peu près dans le prolongement de la chaîne principale : il correspond au point le plus haut (1611 m) d'une longue arête herbeuse (arête, ou crête du Pierré-Richaud) empruntée par la piste allant de Gbié, ou de la Base I.F.A.N., au Camp I (21).

Piste de Gbié : piste reliant le village à l'arête du Pierré-Richaud. En forêt jusqu'à environ 600 m, puis en prairie arborée et en prairie d'altitude.

Piste de Zouguépo : piste partant du Camp I et se terminant au petit hameau de Zouguépo en passant par la Crête et le Plateau du même nom. En pratique, le terme désigne la section de la piste empruntant la Crête de Zouguépo, entre 1600 et 1200 m environ.

Plateau de Zouguépo : vaste plan incliné descendant depuis la Crête de Zouguépo, à laquelle il se rattache vers 1200 m, jusqu'à proximité de Zouguépo, où il s'interrompt brusquement vers 700 m d'altitude. Le Plateau constitue en fait le fond d'une auge plate, orientée SE-NW, bordée à l'E et à l'W par des crêtes peu élevées (1200 m au plus) ; le fond même de cette auge est entaillé par les thalwegs, en général boisés, du Zougué, qui coule sur son bord W, et du Gouan, coulant sur son bord E. Un rétrécissement du plateau, vers 840 m, dû au rapprochement des deux thalwegs, permet de délimiter un Plateau de Zouguépo supérieur, entre 1200 et 840 m (22) et un Plateau de Zouguépo inférieur, entre 840 et 700 m (23). Hormis les vallées du Gouan et du Zougué, occupées, surtout la première, par de belles galeries forestières, le Plateau ne comporte qu'une végétation herbacée, d'aspect assez variable suivant la nature du substrat, mais formée en général par une prairie relativement basse (une quarantaine de cm à peu près) ; la continuité de cette prairie à travers les étages planitiaire et montagnard lui confère un grand intérêt écologique.

R

Ravin du Guégué : v. Guégué.

Richard-Molard (Mont...) : point culminant de la chaîne du Nimba, bombement de la crête principale atteignant 1752 m (24).

S

Sempéré (Mont...) : sommet culminant à 1652 m au NNW du Camp I. C'est le point de bifurcation de deux importants chaînons du Nimba septentrional, le Mont Leclerc et la Crête de Zouguépo (25).

Serengbara : village du piedmont occidental, v. varte (26).

Simandou : on désigne sous ce nom un grand ensemble de chaînes montagneuses alignées suivant une direction N-S sur plus de 150 km de longueur et formant l'axe du massif de haute Guinée. Les principaux éléments en sont, du S au N, le massif de Fon (1656 m), à 150 km NW du Nimba, le massif de Tio et le massif du G'Bing, formant la terminaison N du Simandou.

T

Tio (Pic de, ou massif de...) : correspond à peu près à la partie centrale du Simandou ; 1500 m d'altitude.

Tô (Mont...) : nom s'appliquant à la région du Camp I, mais sans désigner un sommet particulier ; le terme signifie seulement « c'est haut » ou « ça monte » en langue locale et, en raison de son imprécision, il a été abandonné dans les travaux récents.

Tonkoui (Mont...) : un des principaux sommets du massif de Man (1217 m) dominant la ville du même nom, en Côte d'Ivoire.

Y

Yâ : importante rivière du Nimba méridional dont le bassin, entièrement boisé (forêt primaire en grande partie), est encadré par la chaîne principale à l'E et à l'W par une ligne de collines qui le sépare du piedmont occidental. Plusieurs camps y sont installés (Camp du Yâ, Camp IV, Camp des Cyatheas) (27).

Z

Ziama (Mont, massif du...) : massif montagneux à 150 km WNW du Nimba, présentant à peu près la même disposition linéaire et la même orientation SSW-NNE ; l'altitude moyenne en est toutefois nettement plus faible (point culminant à 1390 m).

Zié, cirque du haut Zié : affluent du Cavally dont le thalweg, d'orientation N-S, est limité à l'E par l'arête du Pierré-Richaud, à l'W par le Mont des Génies et une partie de la Crête de Zouguépo. La partie supérieure du bassin de réception, formé par un éventail de torrents, constitue un vaste hémicycle entièrement forestier, le cirque du haut Zié (28).

Ziéla : « campement » indigène, à côté duquel est bâtie la Base I.F.A.N. ; c'est le point de départ de la piste du Pierré-Richaud, en direction du Camp I (29).

Zougué : affluent du Cavally, v. carte (30).

Zouguépo : minuscule hameau situé en forêt au pied de la retombée du Plateau du même nom, et à côté de la rivière Zougué, point de départ de la piste de Zouguépo (31).

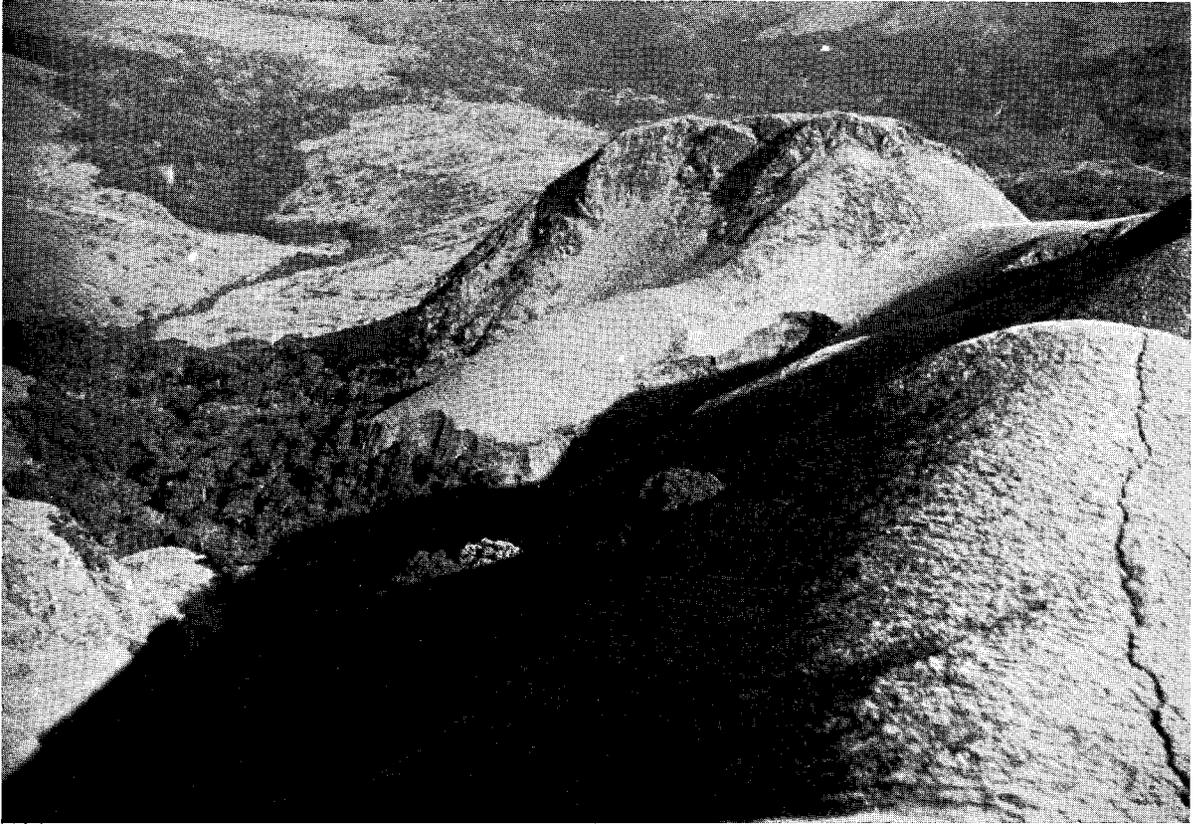
TABLEAUX ET ILLUSTRATIONS DANS LE TEXTE

| | |
|--|-------|
| TAB. I. — Phytocénoses forestières et peuplements de Carabiques silvicoles dans le Jura central | 27 |
| FIG. 1. — Températures maxima et minima à N'Zo et au Camp I de Février à Août 1942 | 38 |
| FIG. 2. — Moyennes mensuelles de température à N'Zo et au Camp I | 39 |
| FIG. 3. — Amplitudes moyennes mensuelles à N'Zo et au Camp I | 39 |
| FIG. 4. — Minima et maxima moyens à N'Zo et au Camp I | 40 |
| FIG. 5. — Maxima et minima hygrométriques à N'Zo et au Camp I de Février à Août 1942 | 42 |
| FIG. 6. — Carte des principales formations végétales | 46 |
| TAB. II. — <i>Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis</i> | 82-83 |
| TAB. III. — Caractères distinctifs des deux strates du <i>Pyrgomanteto-Apolabetum</i> | 91 |
| TAB. IV. — <i>Scotinopharetum lamottei</i> | 94 |
| TAB. V. — Espèces silvicoles du <i>Scotinopharetum</i> de la Crête de Nion | 100 |
| TAB. VI. — <i>Anisolabetum nimbaensis</i> | 105 |
| TAB. VII. — <i>Anisolabetum nimbaensis</i> ss-ass. <i>Pargetosum lamottei</i> | 110 |
| FIG. 7. — Profil dans la prairie d'altitude | 112 |
| TAB. VIII. — <i>Diatypeto-Apolabetum cristatae</i> | 122 |
| FIG. 8. — Différences d'écoclimat entre forêt, zone de lisière et prairie d'altitude | 125 |
| TAB. IX. — Caractères différentiels des trois groupements praticoles montagnards | 128 |
| TAB. X. — Rapports des entomocénoses de l'étage montagnard avec les conditions macro- et écoclimatiques. | 132 |
| FIG. 9. — Evolution de la végétation à l'étage planitiaire | 141 |
| FIG. 10. — Evolution de la végétation sur la Crête de Nion | 141 |
| FIG. 11. — Variations paléoclimatiques en Afrique | 158 |
| FIG. 12. — Carte des localités citées dans le texte | 180 |



Planches Hors-Texte

PLANCHE I



La Crête et le Plateau de Zougépo. Vue prise depuis le Sud vers le Nord. La Crête de Zougépo, parcourue par la piste du même nom, est au premier plan, dominant la vallée du Zougé à gauche ; elle se termine au niveau du sommet rocheux visible au second plan. En arrière s'étend le Plateau de Zougépo, bordé à droite par la large vallée forestière du Gouan, et à gauche par celle du Zougé ; l'étroite zone de contact entre les forêts des deux thalwegs marque la séparation entre les plateaux supérieur et inférieur, occupant le coin gauche de la photo. Les principales formations végétales du Nimba sont réunies sur cette vue : prairie d'altitude au premier plan, prairies montagnardes inférieures à *Syzygium* derrière le rocher, prairies et savanes planitiaires sur le plateau inférieur, forêts montagnardes à *Parinari* dans la haute vallée du Zougé, forêts mésophiles à l'arrière-plan.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



PLANCHE II

Versant W de la chaîne du Nimba vu depuis le piedmont occidental ; le S est à droite de la photo. Au premier plan, prairie sur carapace, puis termitières recouvertes d'une végétation de *Setaria* au bord d'une forêt-galerie. Toute la partie supérieure de la chaîne est masquée par un niveau nuageux localisé sur l'étagé montagnard. A peu près au centre de la photo, bassin du haut Cavally et, plus à gauche, base du Mont Leclerc.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



PLANCHE III

Le cirque du haut Zié, vue panoramique prise depuis le Mont Sempéré ; le S est à droite de la photo. Au premier plan, l'éventail de vallées constituant le bassin de réception du Zié, occupé par une forêt haute de *Parinari excelsa*. On remarquera, dans le tiers droit de la photo, les arêtes étroites s'avancant entre les ravins, recouvertes d'une végétation herbacée primitive (« centres de survivance »). Au second plan, crête du Pierré-Richaud (1611 m), et prairie d'altitude. Au fond à gauche, piedmont horizontal avec des taches de savane.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

PLANCHE IV

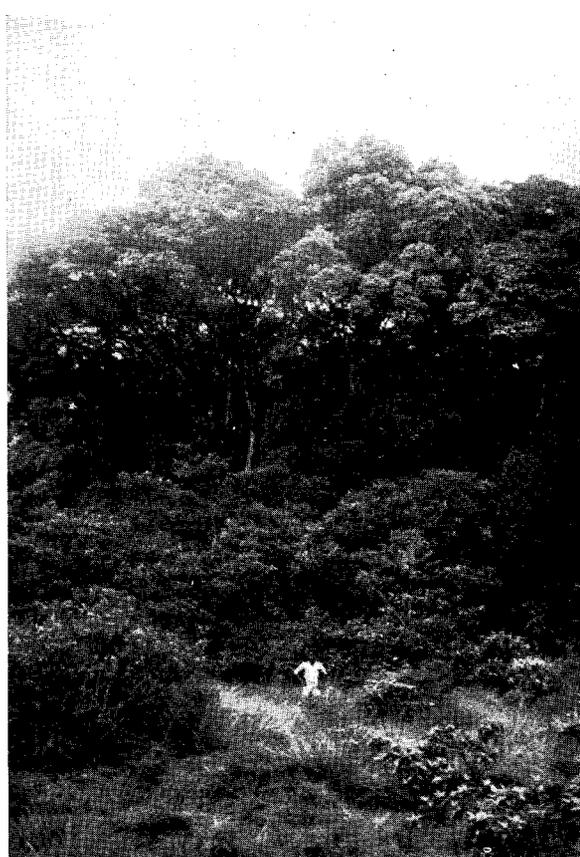


FIG. 1. — Lisière de la forêt haute de *Parinari excelsa* sur la Crête de Nion ; la forme arrondie des cimes du *Parinari* est caractéristique. Au premier plan, peuplements d'*Andropogon* af. *schirensis* et *Panicum* sp. envahis par des espèces ligneuses buissonnantes.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



FIG. 2. — Forêt basse des crêtes (*Parinarieto-Ochnetum Eugeniotosum leonensis*) : vue partielle du « Bosquet relique », à 1690 m d'altitude, près du Camp I. On notera l'aspect de taillis âgé de cette formation. A l'arrière-plan, au N du Bosquet, le Mont Sempéré et la prairie d'altitude.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



PLANCHE V

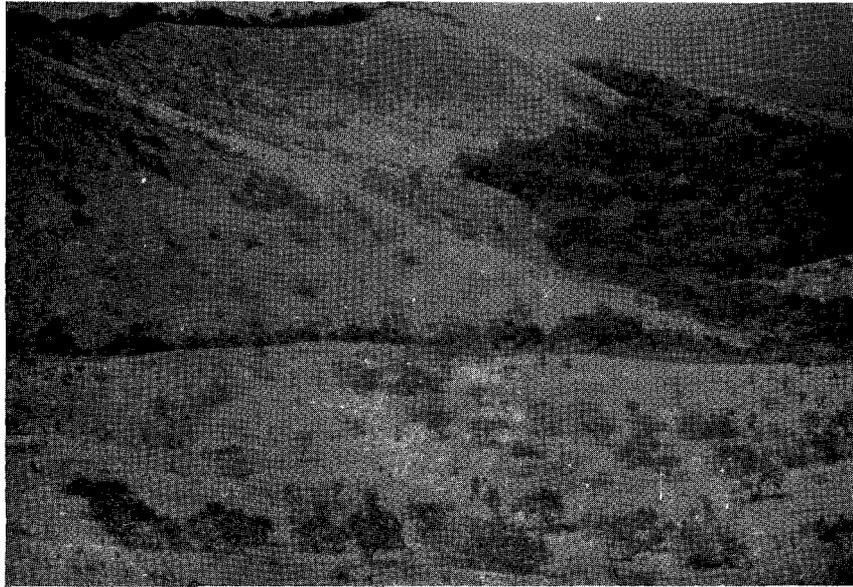


FIG. 1. — Prairies à *Syzygium guineense* dans l'étage montagnard inférieur, sur le flanc gauche de l'auge de Zouguépo, entaillé par le thalweg du Zougué. Ces prairies sont le domaine de *Pyrgomanteto-Apolabetum quadricollis*.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



FIG. 2. — Détail de la prairie à *Syzygium* sur le Plateau de Zouguépo, vers 900 m. Noter la différence de physionomie avec les prairies de l'étage montagnard supérieur.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

PLANCHE VI



FIG. 1. — Prairie d'altitude au Camp I. Au milieu, vers la droite, terminaison supérieure d'un ravin forestier du Zié. Au fond, le Mont Sempéré.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

FIG. 2.

Un relevé de 5×5 m en prairie d'altitude. On remarquera l'extrême homogénéité du tapis végétal, caractéristique de cette formation.

(Photo
P. VAN DER PLAETSEN).



PLANCHE VII



FIG. 1. — Formation à hautes herbes (*Setaria*) avec quelques arbustes sur une termitière du Plateau de Zougépo inférieur. Cette végétation abrite l'*Hexagonieto-Mallopelmetum linearis*. Au premier plan, prairie rase sur carapace ferrugineuse, dont on voit une large surface affleurante, entièrement dénudée.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



FIG. 2. — Lisière à *Setaria chevalieri* le long d'une forêt-galerie, en plaine. On rencontre ici un groupement différent de l'*Hexagonieto-Mallopelmetum* typique par la présence de plusieurs espèces forestières.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

PLANCHE VIII

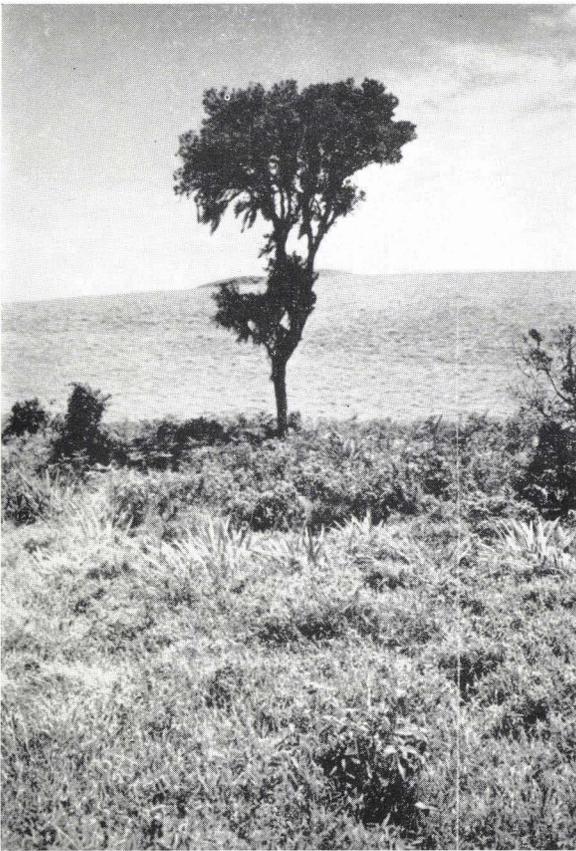


FIG. 1. — Zone de lisière du Bosquet relique. Le Bosquet est à droite, non visible ici. La moitié inférieure de la photo montre le tapis dense de *Panicum* sp., avec un *Dissotis* au premier plan, puis quelques touffes de *Setaria chevalieri*; un arbre isolé, couvert d'Usnées, témoigne d'une dégradation récente. Remarquer le contraste physiologique avec la prairie d'altitude à l'arrière-plan.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

FIG. 2. — Détail du tapis de *Panicum*; au fond, *Pteridium aquilinum*, notre Fougère-aigle, représentée ici sous sa forme *lanuginosum*.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



PLANCHE IX

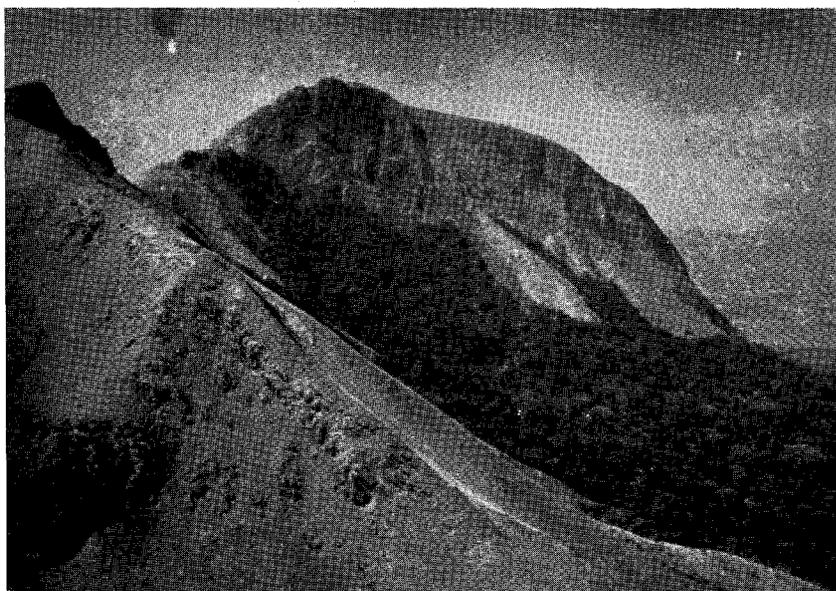


FIG. 1. — Face Nord du Mont Leclerc, vue depuis la Crête de Zouguépo. Cette paroi rocheuse, entrecoupée de gradins et de surplombs, peut être considérée comme le type même du « centre de survivance » où les espèces orophiles praticoles ont pu se réfugier pendant le maximum d'extension forestière.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).



FIG. 2. — Le Mont Richard-Molard, point culminant du massif, et la partie supérieure de son versant Ouest, dominant le bassin du Yâ, à droite. Il est peu probable que la forêt ait jamais pu s'établir sur des pentes aussi abruptes : la végétation herbacée qui les recouvre représente un groupement « spécialisé », qui n'a pas pu évoluer vers le climax forestier en raison des conditions édaphiques ; là encore, on a un exemple de centre de survivance pour les orobiontes praticoles.

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

PLANCHE X

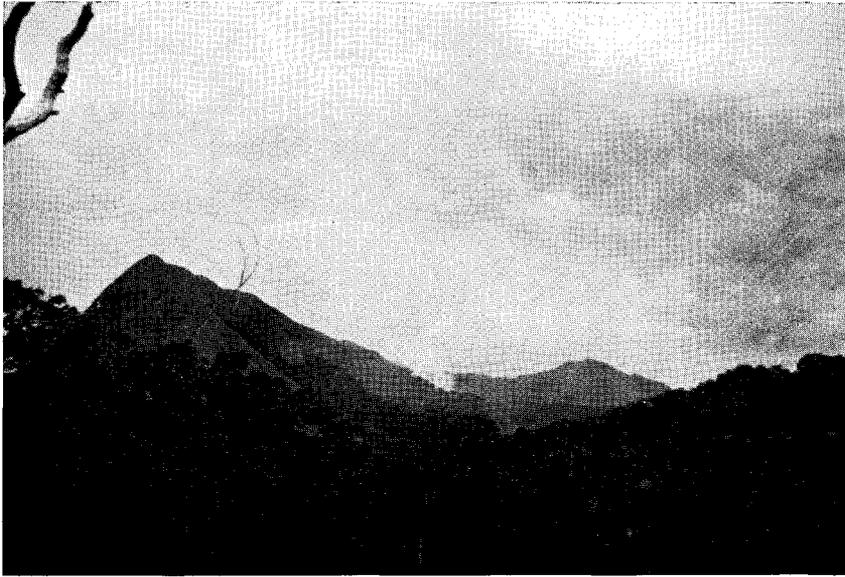


FIG. 1

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

FIG. 1 et 2. — Action des incendies naturels sur la prairie d'altitude, illustrée par 2 photos prises depuis la Base I.F.A.N. à 24 heures d'intervalle. A la fig. 1, la foudre vient de tomber sur un contrefort occidental de la crête du Mont Pierré-Richaud, en milieu d'après-midi. L'incendie s'est ensuite étendu vers la crête sommitale puis est redescendu sur le versant de N'Zo, où il s'est spontanément arrêté le lendemain ; au cours de cet incendie, la quasi totalité de la prairie recouvrant la retombée Nord du Pierré-Richaud a été consumée (fig. 2). On notera, au premier plan, la forêt planitiaire mésophile, au fond à droite, le Mont Sempéré ; le Camp I se trouve au point le plus bas de la large échancrure entre le Sempéré et le Pierré-Richaud.



FIG. 2

(Photo P. VAN DER PLAETSEN).

