

CHAPITRE XII

RELATIONS SYNGÉNÉTIQUES DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX

Au cours de notre exposé, consacré essentiellement à la description des groupements végétaux, nous avons à peine effleuré la question des relations syngénétiques qui unissent entre elles les principales associations reconnues. Nous nous proposons, en effet, de grouper dans un chapitre final les considérations relatives à l'évolution et aux relations dynamiques de nos groupements.

Nous nous efforcerons ainsi d'esquisser une synthèse de la succession végétale dans le territoire étudié.

Les groupements reconnus et décrits précédemment, cela va sans dire, ne sont évidemment pas les seuls qui existent dans notre région. Il est probable que plusieurs associations ont échappé à nos investigations. De nombreux relevés se sont d'ailleurs révélés, à l'étude, provisoirement inutilisables. Il reste de multiples problèmes phytosociologiques à résoudre. L'essentiel cependant était de reconnaître les principales associations végétales et nous espérons avoir atteint ce but.

Il n'est pas toujours aisé de résoudre le problème des relations syngénétiques unissant les groupements végétaux, encore qu'il s'agisse d'un des objectifs primordiaux de toute étude phytosociologique.

La brièveté de notre séjour ne nous a pas permis d'apporter à l'observation directe des successions, la continuité qu'elle eût requise. Cette méthode, d'ailleurs, échappe, pour beaucoup de groupements, à l'échelle habituelle des investigations. Néanmoins, nous n'avons pas manqué d'établir, en divers endroits, des carrés permanents que nous pourrions visiter dans l'avenir.

L'étude des successions peut encore être abordée par l'analyse des types de végétation complexes indiquant, grâce à une juxtaposition d'espèces appartenant à des cortèges normalement différents, le sens probable de l'évolution du tapis végétal. Cette manière de procéder est d'autant moins sûre que la connaissance des groupements et de l'écologie des espèces est moins avancée.

Enfin, la méthode à la fois la plus commode, la plus certaine et, en fait, la plus employée, réside dans l'analyse *in situ* des « zonations », c'est-à-dire des modifications du tapis végétal dans l'espace, en fonction d'un facteur écologique considéré comme significatif — entraînant la transformation parallèle des autres éléments de la synécologie — et présumé devoir agir également dans le temps ; ces modifications sont l'assèchement du terrain à partir d'un point d'eau, l'approfondissement du sol meuble à partir de la roche dénudée, etc.

Les résultats correspondent de la complexité

C'est cette espèce les plus sont ses résultats

Les enchaînements en bien aléatoires; certaines.

Ici encore ; les résoudre.

Le problème de la succession des climats

En ce qui paraît résolu et (*Euphorbietum* successions végétales)

La forêt à ment végétal se le mieux individuellement forêt se révèle et édaphiques ment forestier des diverses successions

Sa localisation ne doit pas nous simplement, un

On pourra arbres de grande réalité le climat recherche un faveur de conditions, à l'échelle temporaire.

L'organisation inférieure à l'individualité s'intègre étroitement (*Pterygotetum* néenne dans la

La taille pour s'en con

Les résultats obtenus par cette voie sont d'autant plus significatifs qu'ils correspondent à une progression manifeste de l'organisation sociologique ou de la complexité des groupements.

C'est cette méthode, appuyée par l'observation du comportement des espèces les plus manifestement significatives, que nous avons suivie et ce sont ses résultats que nous exposerons dans le présent chapitre.

Les enchaînements proposés demeurent encore, cela va de soi, hypothétiques en bien des points; à côté de relations évidentes, d'autres sont encore aléatoires; certaines successions, enfin, sont incomplètes et par là même douteuses.

Ici encore nous serons amené à soulever certains problèmes sans pouvoir les résoudre.

1. Le climax.

Le problème fondamental de toute étude syngénétique est la détermination des climax.

En ce qui concerne la plaine des Rwindi-Rutshuru, le problème nous paraît résolu et nous n'hésitons pas à désigner la forêt à *Euphorbia Nyikae* (*Euphorbietum Nyikae*) comme le terme stable et définitif de toutes les successions végétales dans notre dition.

La forêt à *Euphorbia Nyikae* nous apparaît, en effet, comme le groupement végétal sociologiquement le plus élevé de notre région; il est également le mieux individualisé aux points de vue floristique et géographique. Cette forêt se révèle d'ailleurs admirablement adaptée aux conditions climatiques et édaphiques prévalant dans la plaine des Rwindi-Rutshuru. Ce groupement forestier constitue, d'une façon manifeste, le terme d'aboutissement des diverses successions reconnues dans la région.

Sa localisation actuelle à proximité ou au contact des galeries forestières ne doit pas nous faire illusion, ainsi que nous l'avons déjà exposé. C'est là, simplement, un mode particulier de progression du climax.

On pourrait nous objecter que la forêt à *Pterygota macrocarpa*, avec ses arbres de grande taille et son aspect de futaie majestueuse, représente en réalité le climax. Il s'agit cependant d'un groupement édaphique qui recherche un substrat particulier et très localisé. Cette forêt, établie à la faveur de conditions toutes particulières, — irrigation active du sol, — apparaît, à l'échelle des successions végétales, comme une association purement temporaire.

L'organisation sociologique du *Pterygotetum macrocarpae* est, certes, inférieure à la forêt à *Euphorbia*; il en va de même, d'ailleurs, de son individualité floristique et géographique. Autant l'*Euphorbietum Nyikae* s'intègre étroitement dans l'élément-base soudano-zambésien, autant le *Pterygotetum macrocarpae* revêt les caractères d'une véritable enclave guinéenne dans la Région soudano-zambésienne.

La taille élevée du dôme ne doit nous faire aucune illusion; il suffit, pour s'en convaincre, de se rapporter à la Région méditerranéenne, où la

forêt riveraine et purement édaphique à *Populus alba* (*Populetum albae*) présente souvent une physionomie plus majestueuse que la forêt-climax (*Quercetum ilicis*).

Nous allons passer succinctement en revue les principales relations syngénétiques qui unissent les groupements reconnus dans notre dition.

2. Relations syngénétiques des groupements aquatiques et palustres.

On peut distinguer quatre séries différentes qui se rattachent finalement au même groupement du *Sesbanieto-Phoenicetum reclinatae*.

a) SÉRIE LACUSTRE. — Celle-ci débute par la nymphnaie (*Nymphaeetum afro-orientale*), laquelle conduit directement, par atterrissement et envasement des fonds, à un groupement du *Papyrion*, la phragmitaie lacustre (*Phragmitetum afro-lacustre*).

Cette phragmitaie, à son tour, passe vraisemblablement à la forêt-galerie à *Phoenix reclinata*, par un stade où *Aeschynomene Elaphrozyllon* est particulièrement abondant. Ajoutons cependant cette restriction que nous n'avons pas observé d'une manière irréfutable les derniers termes de cette série. Le marécage boisé à *Phoenix reclinata* paraît encore manquer, en effet, le long du lac Édouard et à l'embouchure des rivières.

On passerait ainsi d'un groupement d'hydrophytes à une communauté de géophytes, puis de phanérophytes.

b) SÉRIE FLUVIATILE. — Le début de cette série nous manque; en effet, nous n'avons pas observé d'association aquatique des eaux courantes. Le débit très rapide des rivières empêche vraisemblablement ou limite le développement d'une végétation de ce genre.

Le *Paniceto-Cyperetum flabelliformis*, ou phragmitaie fluviale, conduit, par un stade à *Sesbania Sesban*, à la forêt-galerie à *Sesbania* et *Phoenix reclinata*.

On passe, ici également, d'un groupement à géophytes exclusifs à un groupement de phanérophytes.

c) SÉRIE HALOPHILE. — Nous manquons d'information touchant l'association aquatique initiale de cette série. On pourrait, sans doute, considérer comme telle les communautés d'algues, surtout de Cyanophycées, qui se succèdent en fonction de la température de l'eau, dans les ruisselets s'écoulant des sources hydrothermales.

Dans les mares, c'est la typhaie à *Typha australis*, représentant fragmentaire du *Papyrion*, qui colonise la station en premier lieu. A cette typhaie succède le *Cypereto-Pluheetum*, association du *Magnocyperion africanum* qui apparaît parfois immédiatement après les groupements de Cyanophycées le long des ruisselets alimentés par les eaux fortement minéralisées des sources chaudes. Par un stade à *Panicum maximum* et *Setaria sphacelata*, indiquant l'assèchement du substrat, d'abord, puis, par un stade

à *Sesbania*
tière à *Ph*

Lorsqu
est la sui
typhaie) —
tum) → P

On ren
à *Cyperus*
ment les e
phyte au ty

d) SÉRI
phytes : le
de ce group
articulatus
nant à l'alli
diaire d'un
malement er

La succ
phytes → G
et hémicrypt
nieto-Phoeni

3. R

Nous dist
exondées et
légers.

a) SÉRIE
fonds des ma
vaseuse comp
s'envase au p
ou s'il est env
dégénère et di
végétation pi
et arides : le
tions, au même
nitrophiles rés

Le *Portula*
nant de l'érosi
pelouse plus f
metum nano-lo
Bothriochloa ir

à *Sesbania Sesban*, le *Cypereto-Pluchetum* aboutit enfin à la galerie forestière à *Phoenix reclinata*.

Lorsque la série est complète, la succession des formes biologiques est la suivante : Hydrophytes → Géophytes exclusifs (hélrophytes de la typhaie) → Géophytes (hélrophytes) et hémicryptophytes (*Cypereto-Pluchetum*) → Phanérophytes.

On remarquera que les arbuscules du type chaméphyte de l'association à *Cyperus laevigatus* et *Pluchea Bequaerti* — et nous visons tout spécialement les espèces du genre *Pluchea* — passent eux-mêmes du type chaméphyte au type phanérophyte au cours de cette succession.

d) SÉRIE PALUDICOLE. — Celle-ci débute par un groupement d'hydrophytes : le *Lemneto-Pistietum*. Sous l'effet de l'envasement très actif au sein de ce groupement, cette association est remplacée par le marais à *Cyperus articulatus* et *Asteracantha longifolia* (*Cypereto-Asteracanthetum*) appartenant à l'alliance du *Magnocyperion*. Cette succession s'opère par l'intermédiaire d'un stade à hélrophytes élevés. Le *Cypereto-Asteracanthetum* est normalement envahi, à son tour, par le marais boisé à *Phoenix reclinata*.

La succession des types biologiques est ici la suivante : Hydrophytes → Géophytes exclusifs (stade à hautes Cypéracées) → Géophytes et hémicryptophytes (*Cypereto-Asteracanthetum*) → Phanérophytes (*Sesbanieto-Phoenixetum reclinatae*).

3. Relations syngénétiques des associations des grèves exondées et des sols temporairement mouilleux.

Nous distinguerons une série correspondant à la végétation des grèves exondées et des sols compacts et une série propre aux sols sablonneux légers.

a) SÉRIE DES GRÈVES EXONDÉES ET DES SOLS COMPACTS. — Les grèves et fonds des mares alternativement exondés et submergés, formés d'une terre vaseuse compacte, sont le domaine de l'*Eriochloetum nubicae*. Si le substrat s'envase au point qu'il n'est plus recouvert par les eaux en période humide ou s'il est envahi seulement par un plan d'eau superficiel, ce groupement dégénère et disparaît, tandis qu'il est remplacé, au même endroit, par une végétation pionnière des vases ou sols argileux alternativement mouilleux et arides : le *Portulacetum kermesinae*. La succession de ces deux associations, au même endroit, est probablement séparée par un stade à thérophytes nitrophiles réalisant une association éphémère de l'*Ecliption albae*.

Le *Portulacetum kermesinae* s'installe aussi sur les sols vierges provenant de l'érosion des couches argileuses des Kaiseo-beds. Il y précède une pelouse plus fermée, réalisant plus ou moins parfaitement le *Craterostigmatum nano-lanceolati*, auquel succède, à son tour, la savane herbeuse à *Bothriochloa insculpta*.

La série régressive inverse, due au décapage de la couche superficielle du sol de l'association à *Bothriochloa insculpta* s'observe fréquemment.

L'évolution des formes biologiques, en passant du *Portulacetum hermesinae* à la savane herbeuse, correspond au passage d'un groupement de chaméphytes et thérophytes à un ensemble phytosociologique où dominent les hémicryptophytes.

b) SÉRIE DES SOLS SABLEUX. — L'association initiale est ici un groupement des *Sporoboletalia festivi* : le *Sporoboletum spicati*. On retrouve parfois cette association à la place du marais à *Cyperus laevigatus* et *Pluchea Bequaerti*, lorsque ce dernier régresse sous l'action d'un ensablement prononcé.

Ce *Sporoboletum spicati* se comporte comme une association souvent fugace et douée de fort peu de stabilité, fréquemment en butte à des ensablements répétés.

Lorsque le colmatage vient à prendre fin, le *Sporoboletum spicati* est remplacé par une pelouse plus fermée : le *Craterostigmatum nano-lanceolati*, représentant l'alliance du *Cyperion Teneriffae*.

On observe également une succession régressive due au broutage et au piétinement des herbivores sauvages, surtout des hippopotames; ou bien encore un nouvel ensablement désorganise la pelouse à *Craterostigma* et crée des conditions nouvelles favorables à l'installation du *Sporoboletum spicati*.

Normalement, enfin, la pelouse à *Craterostigma* évolue vers la savane à *Themeda* et *Heteropogon*. On peut également se demander — et la question demeure irrésolue — si cette succession n'aboutit pas, dans certains cas au moins, à la savane herbeuse à *Bothriochloa insculpta*.

L'évolution des formes biologiques, au cours de la succession normale, est la suivante : Chaméphytes et thérophytes (*Sporoboletum spicati*) → Thérophytes et chaméphytes, — quelques hémicryptophytes (*Craterostigmatum nano-lanceolati*) → Hémicryptophytes et chaméphytes (*Themeda-Heteropogon*).

4. Relations syngénétiques des groupements pionniers des éboulis et des substrats arides.

Ce type de végétation comprend deux associations dont l'aboutissement normal semble identique : le bosquet à *Maerua Mildbraedii* et *Carissa edulis*, variante à *Euphorbia media*.

a) Le *Cyanotheto-Rhynchelythretum repentis* colonise les éboulis rocheux. Un stade initial de cette association est caractérisé par la prédominance d'une Commelinacée charnue : *Cyanothis lanata*. Cette association, comme la suivante d'ailleurs, jouit d'une stabilité bien plus grande que celle des groupements des *Sporoboletalia festivi*.

Par un stade buissonnant où apparaît déjà *Euphorbia media* et où persistent longuement les sansevières, cette végétation évolue directement vers le *Maeructo-Carissetum edulis*, variante à *Euphorbia media*.

L'évolution des types biologiques est la suivante : Chaméphytes et hémicryptophytes → Phanérophytes.

On remarquera que, de part et d'autre, les espèces succulentes jouent un rôle très important.

b) La seconde association, le *Xerocarallumetum rwindiense*, colonise les substrats vacants arides. C'est un groupement de chaméphytes et d'hémicryptophytes où dominent des plantes charnues ou d'autres xérophytes typiques, qui, par un stade à *Euphorbia media*, aboutit également au *Maeructo-Carissetum edulis*, variante à *Euphorbia*.

Cette évolution normale n'est pas la seule que nous ayons observée; elle est souvent remplacée, en effet, par une succession aboutissant à la savane herbeuse à *Bothriochloa insculpta*.

La cause exacte de cette succession régressive nous échappe. On pourrait peut-être invoquer l'action des feux de brousse, surtout lorsqu'il s'agit d'incendies répétés. Cette hypothèse demande évidemment à être vérifiée.

5. Relations syngénétiques des savanes herbeuses.

a) La savane herbeuse à *Eragrostis paniciformis* (*Eragrostidetum paniciformis*), propre aux sols mouilleux, occupe soit les cuvettes dans la savane, soit la bordure externe des marais à *Cyperus articulatus* et *Asteracantha longifolia* (*Cypereto-Asteracanthetum*). Cette dernière situation résulte vraisemblablement d'une succession régressive, car l'aboutissement normal du marais à *Cyperus articulatus* est le *Sesbanieto-Phoenicetum reclinatae*.

Cette régression trouve sans doute son origine dans une action anthropozoiqne limitative à l'égard du développement normal de la végétation arbustive, action au sujet de laquelle nous ne sommes pas en mesure de nous prononcer actuellement.

L'évolution des formes biologiques au cours de cette succession est la suivante :

Géophytes + hémicryptophytes (*Cypereto-Asteracanthetum*) → Hémicryptophytes (quelques géophytes encore) (*Eragrostidetum paniciformis*) → Hémicryptophytes (*Themedetum-Heteropogonetum*).

b) La savane à *Themeda triandra* et *Heteropogon contortus* succède normalement à la pelouse à *Craterostigma* et c'est dans cette évolution qu'il faut voir l'origine de la majeure partie de la savane herbeuse dans notre dition.

Le *Themedetum-Heteropogonetum*, à son tour, est remplacé soit par la savane boisée à *Acacia hebecladoides*, soit par le bosquet xérophile à *Maerua Mildbraedii* et *Carissa edulis*. Cette dernière succession paraît d'ailleurs la plus fréquente.

La savane à *Themeda* et *Heteropogon* semble également succéder à la savane herbeuse à *Bothriochloa insculpta*, mais nous manquons d'observations précises à ce sujet et cette évolution est loin d'être démontrée.

Par assèchement du substrat, la savane à *Themeda* succède encore à la savane sur sol mouilleux à *Eragrostis paniciformis* (*Eragrostidetum paniciformis*).

L'évolution des formes biologiques, dans la série normale, est la suivante :

Thérophytes + chaméphytes (*Craterostigmatum nano-lanceolati*) →
Hémicryptophytes (+ chaméphytes) (*Themedetum-Heteropogonetum*) →
Phanérophytes + chaméphytes (*Acacietum hebecladoidis*). Les phanérophytes sont ici, en majorité, des espèces caducifoliées.

c) Le *Bothriochloetum insculptae* succède, à la fois, aux groupements xériques du *Sarcophorbion* (succession probablement régressive, ainsi que nous l'avons vu) et aux groupements initiaux des *Sporobolalia festivi*.

Ce type de savane herbeuse est remplacé, à son tour, d'après ce qui nous a semblé, par la savane à *Themeda* et *Heteropogon*, dont l'organisation sociologique est sensiblement plus élevée; il n'est pas tout à fait exclu qu'il faille envisager le *Bothriochloetum insculptae* comme un stade de dégradation du *Themedetum-Heteropogonetum*.

Enfin, l'*Afronardetum*, à peine représenté dans la plaine des Rwindi-Rutshuru par une variante appauvrie et peu caractéristique, n'appartient vraisemblablement pas au même climax-complexe que les autres associations végétales étudiées dans notre région.

6. Relations syngénétiques des savanes boisées et des bosquets xérophiles.

a) La savane boisée à *Acacia hebecladoides* (*Acacietum hebecladoidis*) succède normalement à la savane herbeuse à *Themeda* et *Heteropogon*, voire également à la savane à *Bothriochloa insculpta*, en passant souvent, dans ce dernier cas, par un stade à *Euphorbia calycina*.

Il n'est pas certain que le passage par la savane à *Acacia* ne revête, dans l'évolution normale de la savane herbeuse vers le climax, le caractère d'une évolution dérivée due à l'action des feux courants. Cette remarque n'a d'ailleurs que la valeur d'une simple supposition et ne repose sur aucun argument précis.

L'évolution de la savane boisée à *Acacia* se traduit par un enrichissement progressif en espèces sylvatiques; cet enrichissement va de pair avec la formation d'un couvert arborescent ou arbustif fermé et même directement du bosquet xérophile à *Maerua Mildbraedii* et *Carissa edulis*.

Celui-ci, à son tour, s'enrichit en espèces forestières et constitue un habitat très favorable à la germination et au développement des végétaux appartenant au cortège normal de l'association-climax, l'*Euphorbietum Nyikae*.

L'évolution
suivante :

Hémicr.
Phanérophy
tum hebeci
setum edul

Les ph
phytes dan
dans le bos
lents pren

b) Les
(*Acacietum*

Malgré
postcultura
culturelle.

Dans l
notre impu

Son év
au moins,
Pterygota
cette succ
d'étonnant
nues pour

Dans
s'établirai

Phané
phytes (*P*

Les p
caducifoli

Les de
Rutshuru
d'éléphan
l'évolution
et qu'en
profit de
parfois a

L'évolution des formes biologiques, au cours de cette succession, est la suivante :

Hémicryptophytes (+ chaméphytes) (*Themeda-Heteropogonetum*) → Phanérophytes + chaméphytes (quelques hémicryptophytes encore) (*Acacietum hebecladoidis*) → Phanérophytes + chaméphytes (*Maeruetum-Carissetum edulis*) → Phanérophytes (*Euphorbietum Nyikae*).

Les phanérophytes, comme on le remarquera, sont surtout des trophophytes dans la savane à *Acacia*; ce sont principalement des sclérophytes dans le bosquet xérophile à *Maerua* et *Carissa*. Les phanérophytes succulents prennent, à leur tour, une grande importance dans la forêt-climax.

b) Les relations syngénétiques de la savane boisée à *Acacia nefasia* (*Acacietum nefasiae*) sont beaucoup plus obscures.

Malgré la présence d'un cortège assez dense d'espèces nitrophiles ou postculturales, nous hésitons à intégrer ce groupement dans une série post-culturale.

Dans l'état actuel de notre information nous ne pouvons que confesser notre impuissance à déceler l'origine certaine de cette association.

Son évolution est elle-même assez obscure. Dans certaines conditions, au moins, cette savane boisée évolue directement vers la forêt riveraine à *Pterygota macrocarpa*. Nous avons remarqué des exemples assez nets de cette succession dans la vallée de la Rwindi. Cet enchaînement n'a rien d'étonnant si l'on songe à la communauté des conditions édaphiques reconnues pour ces deux groupements végétaux.

Dans l'hypothèse de cette succession, l'évolution des types biologiques s'établirait comme suit :

Phanérophytes + hémicryptophytes (*Acacietum nefasiae*) → Phanérophytes (*Pterygotetum macrocarpae*).

Les phanérophytes sont en majorité, de part et d'autre, des essences caducifoliées.

Les deux types de savanes boisées représentés dans la plaine des Rwindi-Rutshuru sont actuellement en butte à un parcours très actif des hardes d'éléphants, en augmentation constante dans notre région. Il en résulte que l'évolution normale de ces groupements paraît assez sérieusement entravée et qu'en quelques points on assiste à une régression de ces associations au profit de la savane herbeuse, tant l'action destructrice de ces animaux est parfois accentuée.

7. Relations syngénétiques des groupements forestiers édaphiques.

a) La galerie forestière à *Phoenix reclinata* représente, ainsi que nous l'avons vu, l'aboutissement normal de l'évolution des groupements des *Papyretalia*. Cette galerie, le long de la Rutshuru, gagne du terrain de deux côtés à la fois, vers l'intérieur, aux dépens du *Paniceto-Cyperetum flabelliformis* (hydrosérie fluviatile), et vers l'extérieur, aux dépens du *Cypereto-Pluchetum* (hydrosérie halophile).

Le *Sesbanieto-Phoenicetum reclinatae* évolue normalement vers la galerie forestière à *Croton macrostachys* et *Kigelia lanceolata*. Cette succession est visible, sur le terrain, au Sud de la plaine de la Rutshuru.

Cette galerie forestière, à son tour, évolue, semble-t-il, vers la forêt-climax à *Euphorbia Nyikae*.

La synécologie propre au *Sesbanieto-Phoenicetum* ne permet guère le développement d'une strate herbacée; celle-ci est déjà mieux représentée dans la galerie forestière à *Croton* et *Kigelia* et elle est relativement bien développée dans la forêt-climax à *Euphorbia Nyikae*.

b) La forêt à *Pterygota macrocarpa* (*Pterygotetum macrocarpae*) conduit également, selon toute probabilité, à la forêt à *Euphorbia Nyikae*. Cette succession, dont nous n'avons pas observé d'exemples précis, demande néanmoins à être vérifiée.

*

**

Le schéma reproduit à la figure 108 résume les principales successions végétales observées ou pressenties dans notre région. Il expose ainsi, en bref, les relations syngénétiques unissant les principaux groupements du climax-complexe de l'*Euphorbietum Nyikae*.

Les groupements permanents sont entourés d'un cadre double; les traits pointillés indiquent une succession possible ou probable, mais non observée positivement; les traits pleins renforcés par une ligne interrompue soulignent les successions régressives ou secondaires.

L'exposé qui précède ne tient pas compte des groupements rudéraux ou postculturaux, au sujet desquels notre information est insuffisante.

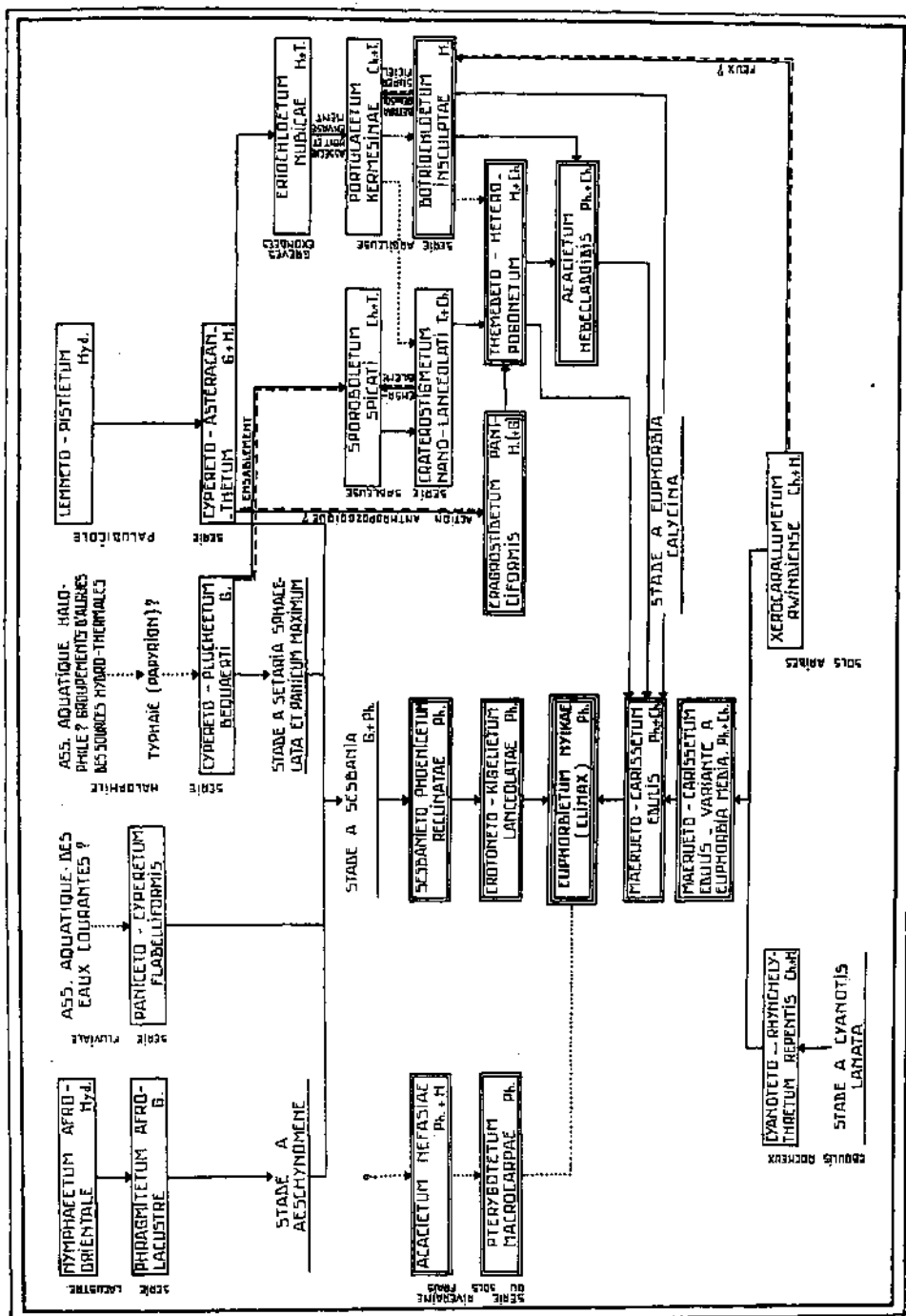


Fig. 108. — Relations syngénétiques des principaux groupements végétaux de la plaine des Rwini-Rutshuru.