

TROISIÈME PARTIE

La végétation.

CHAPITRE PREMIER.

LA VÉGÉTATION DES CENDRÉES DU NAHIMBI (1904).

§ 1. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE MILIEU.

1. Entre Sake et la passe de Nzuru, à l'Est de la baie de Buguruwe, s'étendent des champs de cendrées attribués à l'éruption du petit volcan Nahimbi (1904).

La grand-route de Goma à Sake traverse cette zone de lapilli, peu après avoir recoupé les épanchements de lave plus récents du Rumoka.

Les dépôts du Nahimbi ont été recouverts, en partie, par les coulées du Nyamuragira de 1938.

Cette zone de cendrées volcaniques contraste vivement avec les champs de lave chaotique que l'on traverse depuis Goma. La teinte grisâtre des scories colonisées par des lichens est interrompue par des touffes fauves de mousses reviviscentes, des plaques rosâtres dues à la dominance d'espèces pionnières au feuillage souvent purpurin (*Cyanotis lanata*, par exemple) ou par des plages plus étendues où le vert des herbes de la pelouse se mêle au pourpre des inflorescences des *Rynchelytrum* ou des *Melinis*, graminées souvent dominantes dans ces conditions. Les arbustes sont épars; quelques bosquets seulement interrompent la monotonie du maigre couvert végétal qui paraît beaucoup plus lent à s'installer et à se développer que sur des coulées de lave nettement plus récentes.

Ces champs de cendrées forment un plan légèrement mais régulièrement incliné du Nord vers le Sud jusqu'au bord du lac Kivu (Pl. I, fig. 1).

Ces pentes sont abondamment sillonnées de ravines creusées par le ruissellement des eaux; les parois de cendrées bordant ces rigoles érosives, parfois très profondes, sont à leur tour affouillées par les pluies battantes autant que par le vent. Il se forme ainsi un réseau de véritables monticules ou dunes, découpé par des dépressions.

La pluie et le vent provoquent aussi un véritable triage mécanique du substrat sans cohésion dont les éléments les plus fins tendent à s'accumuler dans les zones déprimées.

2. Nous avons publié antérieurement déjà (1942) une analyse mécanique de ces cendrées; il ne paraît pas superflu de la reproduire ici ⁽¹⁾.

TABLEAU L.
Analyse pédologique des cendrées du Nahimbi.

1. Composition mécanique des cendrées.						
	> 3 mm	3 à 2 mm	2 à 1 mm	1 à 0,5 mm	0,5 à 0,25 mm	< 0,25 mm
Échantillon prélevé en surface	54,76 %	20,45 %	8,32 %	3,07 %	3,01 %	10,37 %
Échantillon prélevé à 15 cm de profondeur	59,64 %	27,12 %	9,88 %	1,44 %	0,50 %	1,40 %
2. Composition mécanique de la fraction inférieure à 0,25 mm.						
	Sable fin	Fraction limoneuse	Fraction argileuse			
Échantillon prélevé en surface	93,20 %	5,50 %	1,30 %			
Échantillon prélevé à 15 cm de profondeur	92,80 %	5,70 %	1,50 %			
3. Économie d'eau et porosité des cendrées.						
	Capacité de rétention d'eau (%)	Densité réelle	Densité apparente	Porosité (%)		
Échantillon prélevé en surface	10,45	2,76	1,23	55,4		
Échantillon prélevé à 15 cm de profondeur	12,54	2,69	1,20	55,5		

Les échantillons ont été prélevés sur les flancs d'une dune pratiquement dénudée.

(1) Ces analyses ont été effectuées par notre collègue, M. J. LIVENS, à l'époque chargé de la Division d'Agrologie de l'I.N.E.A.C. à Yangambi.

On voit qu'il s'agit essentiellement d'un substrat graveleux ou caillouteux au sens pédologique, de nature purement squelettique, où la fraction proprement « terreuse » est fort réduite. Il est probable d'ailleurs que la proportion d'éléments fins se relève dans les dépressions entre les monticules de cendrées, où s'accumulent normalement les produits détritiques.

Il semble que la couche soit assez uniforme; on notera cependant une richesse relative plus élevée en éléments fins à la surface qui reçoit des dépôts éoliens nouveaux.

La densité apparente très basse de ce substrat est en relation avec sa porosité élevée et son faible contenu en eau. La capacité de rétention d'eau est minime, inférieure à celle d'un sable grossier pur; elle s'améliore quelque peu en profondeur.

Bien qu'apparemment fort perméable, un substrat de ce genre ne doit pas être particulièrement favorable à une percolation rapide des eaux pluviales; en effet, la porosité élevée implique la présence d'une couche d'air sous-jacente à la zone facilement imprégnée d'eau au début de la pluie et qui fait obstacle à la pénétration en profondeur. Cette remarque justifie l'importance du ruissellement sur un socle apparemment aussi poreux, écoulement qui se traduit sur le terrain par un ravinement fort actif et une érosion continue.

Le bilan thermique d'un substrat aussi particulier doit, à priori, présenter des caractéristiques extrêmes. Il s'agit, en effet, d'un matériel fort sec, non tamponné par une teneur appréciable en eau, à porosité très élevée et, par conséquent, à chaleur spécifique très faible. Sa capacité d'absorption thermique, d'autre part, est singulièrement accrue par sa couleur sombre. Il en résulte qu'il s'agit d'un substrat qui doit s'échauffer considérablement et assez vite mais rayonner activement en l'absence d'insolation. D'où, des écarts thermiques considérables. Nous ne disposons que d'observations très fragmentaires à cet égard, que nous rapportons ci-dessous.

Une couple de thermomètres, placés du 6 au 7 août 1937 sur une couche de cendrées nues, dans une petite dépression entre deux dunes, a indiqué une température minimum de 7,3 °C et un maximum de 53 °C, soit une amplitude considérable de 45 °C. Or, pendant ce laps de temps, la journée ne fut pas particulièrement ensoleillée; le temps fut couvert avec des éclaircies intermittentes.

Le 8 août 1937, à 8 h du matin, par temps clair, nous avons relevé les données thermiques ci-après :

Température-fronde	22,0 °C
Température à la surface des cendrées nues	17,7 °C
Température à la surface des cendrées sous les <i>Stereocaulon</i>	22,8 °C
Température dans les cendrées, à 10 cm de profondeur	22,0 °C
Température au sol, dans une touffe de lichens	25,8 °C
Température au sol, dans une touffe de mousses	23,1 °C
Température au sol, dans une touffe de <i>Rumex</i>	21,8 °C

On voit donc qu'à 8 h du matin, sous un soleil déjà intense, la température de surface des cendrées est encore nettement inférieure à celle de l'air, les pertes thermiques par rayonnement n'étant pas encore compensées. L'effet protecteur de la végétation apparaît fort nettement. On notera encore la différence très marquée entre l'absorption thermique d'une touffe de *Stereocaulon* (coloration claire) et de *Campylopus* (coloration foncée); cette différence est, au moment de l'observation, de 2,3 °C.

4. En résumé, les caractéristiques essentielles des cendrées du Nahimbi, considérées comme substrat d'une végétation initiale, peuvent s'énoncer comme suit :

Sol squelettique, sans cohésion, très poreux, perméable mais paradoxalement peu favorable à une percolation rapide, extrêmement sec de nature, à très faible capacité de rétention d'eau imposant d'ailleurs aux végétaux pionniers des facultés toutes particulières d'adaptation à une économie hydrique aussi aléatoire, s'échauffant et se refroidissant rapidement et manifestant une amplitude de variation thermique considérable; par contre, le substrat est, potentiellement au moins, fort riche au point de vue minéral; l'alimentation azotée, toutefois, postule un cycle propre.

Ce tableau doit être corrigé, en atténuant ces éléments extrêmes, à mesure que la composition de ce substrat se modifie : en fonction de la topographie, dans les dépressions notamment, sous l'effet d'un enrichissement en éléments meubles d'apport extérieur (vent et ruissellement) qui provoque une meilleure cohésion et une stabilisation progressive, par désagrégation sous l'effet de la végétation elle-même, par l'apport de déchets organiques et notamment de déjections animales.

§ 2. LE GROUPEMENT PIONNIER À STEREOCAULON CONFLUENS ET CAMPYLOPUS INTROFLEXUS.

C'est à ce groupement pionnier ⁽¹⁾ qu'est due la teinte générale gris clair des dépôts de cendrées. Mais, à voir les choses de près, on constate que le recouvrement — et par là l'intensité de cette teinte — est loin d'être uniforme. Des tumuli entiers paraissent formés récemment; des pans de falaise sont fraîchement affouillés; des dépressions sont couvertes d'un manteau de lapilli où l'on ne distingue encore que des pelotes bien distantes de mousses ou lichens. Le jeu continu des facteurs érosifs explique à suffisance cette diversité d'aspect.

(1) Il est probable que le groupement initial à *Stereocaulon* et *Campylopus* soit précédé par une micro-végétation bactérienne ou fongique et par des algues. Nous n'avons à ce sujet aucune information précise.

Il reste, néanmoins, que notre groupement est le premier stade de la végétation réellement fixatrice du substrat.

TABLEAU LI.
Groupement pionnier des cendrées à *Stereocaulon confluens* et *Campylopus introflexus*.

Numéro des relevés					16	17	1	10	11	9	8	50	15	18	14	3	13	12	7	2	6	5	4	51	
Pente (%)					—	10	12	30	25	15	—	—	—	—	—	—	10	12	—	Très faible	40	40	25	10-15	
Exposition					E	E	E	N	N	N	—	—	—	—	—	—	E	E	—	Très faible	S	S	S	S	
Nature du biotope					Gradin vers le sommet	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	Faite d'une dune	Endroit dégagé plat	Base d'une dune	Pied d'une dune	Pied d'une dune	Col entre 2 dunes	Col entre 2 dunes	Col entre 2 dunes	Dépression	Dépression	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	Flanc d'une dune	
Recouvrement (%)					20	80-90	75	10	80	90	90	80	90	70	80	80	65	70	80-90	40	40	20	15	35	80-95
Surface (m ²)					4	4	8	4	4	4	4	4	4	4	4	8	4	8	8	16	16	4	4	8 (40)	
					(a)	(b)					(c)		(d)						(e)						
					Endroits découverts exposés à l'Est	Endroits découverts exposés au Nord					Endroits plats découverts		Endroits abrités						Endroits découverts exposés au Sud						
Paléo	Hél	Xéro	Ch couss	Anemp-Hydrom	<i>Stereocaulon confluens</i> (+ <i>Cladonia</i> div. sp.) ...	1.2	5.5	4.3	1.1	4.4	4.4	5.5	5.5	1.1	+1 ^o	4.4	3.3	4.4	2.2	3.4	3.3	+2	+2	1.2	5.5
Cosm	Hél	Més-xéro	Ch couss	Anemp-Hydrom	<i>Campylopus introflexus</i>	2.2	1.1	3.4	1.2	3.3	3.2	1.2	1.2	5.4	4.4	1.2	4.4	2.2	2.3	4.5	1.2	1.2	1.2	3.3	1.2
Sz	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Bulbostylis lanifera</i>	+1	1.1	+1	+1	+1	+1	2.1	+1	+1	1.1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	2.2
O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Zep	<i>Rumex usambarensis</i>	+Pl	+Pl	+Pl	+Pl	+Pl	+Pl	+1	.	1.2	+1	+1	+1	+1	+1	+Pl	+Pl	+1	+Pl	+2
Ss-O-Z	Hél	Xéro	Ch succ	Hydrom	<i>Cyanotis lanata</i>	+1	.	+1	+1	+1	+1	.	.	2.2	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+2
Sect	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Coleus platostomoides</i>	+1	+1	.	.	+Pl	+1	1.1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	1.1
O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Senecio chlorocephalus</i>	+Pl	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	1.1
Aa	Hél	Més-xéro	Ch sl	Z ?	<i>Anthospermum lanceolatum</i>	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	.	.
Pant	Hél	Més-xéro	Ch gr	Zep (Anemp)	<i>Melinis minutiflora</i>	+2	3.4	+1	.	+1	+1	+1	.	.
O	Hél	Més-xéro	Th	Anemp	<i>Emilia Humbertii</i> v. <i>angustifolia</i>	1.1	.	.	3.3	.	.	+1	.	+1	1.2
Pluri	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	+1	(+1)
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Hyptis pectinata</i>	(+1)
Pluri	Hél	Més-xéro	Ch gr (Th)	Anemp	<i>Rhynchelytrum repens</i>	+1
Pluri	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum fruticosum</i>	+2
Paléo	Hél	Més-xéro	G (?)	Ach	<i>Dolichos axillaris</i> v. <i>glaber</i>	+1
Paléo	Hél	Scléro	Ph	Zen	<i>Olea chrysophylla</i>	+1
Paléo	H-hél	Més-xéro	Ch r	Zen	<i>Rubia cordifolia</i>	+Pl
Sz	Hél	Scléro	Ph	Anemp	<i>Hymenodyction floribundum</i>	+1
Sz	H-hél	Scléro	Ch sl	Zen	<i>Cissampelos mucronata</i>	+Pl
O-Z	Hél	Scléro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum longiramum</i>	+1
Sz	Hél	Més-xéro	Ph	Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i>	+1
Eth-O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Asclepias Phillipsiae</i>	+Pl
Sz	Hél	Més-xéro	Th	Hydrom	<i>Sporobolus festivus</i>
Sz	H-hél	Més-xéro	Ph	Anemp	<i>Clematis hirsuta</i>	+1
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Bidens pilosa</i>	(+Pl)
Sz-G	Hél	Més-xéro	Th	Zep	<i>Digitaria minutiflora</i>	(+1 ^o)
Paléo	Hél	Nitro	Th	Z	<i>Cassia mimosoides</i>	(+1)
					(+1)

LÉGENDE DU TABLEAU LI.

Tous les relevés ont été dressés au lieu-dit Kahodju, à 10 km environ à l'Est de Sake, dans la zone des épanchements de cendrées du Nahimbi (1904).

Les relevés 1 à 18 ont été pris les 6 et 7 août 1937; les relevés 50 et 51, le 17 novembre 1937, soit 33 ans après l'éruption du Nahimbi.

Des dunes bien couvertes déjà d'une végétation avancée, comprenant même des frutex ou des arbustes, sont creusées de rigoles où s'écoulent les eaux pluviales, formant ainsi des marmites où s'exerce à son tour l'arrachement du vent. Les parois s'éboulent, le nivellement du terrain se poursuit, la colonisation végétale repart..., de telle sorte que tous les stades s'observent facilement.

Il est aisé encore de mettre en évidence une influence très nette de la physiographie et spécialement de l'exposition.

1. Le Tableau LI réunit vingt relevés attribuables à ce groupement pionnier, choisis à des stades de maturité divers et selon des conditions topographiques variées.

Nous avons classé ces relevés en cinq groupes [notés (a) à (e) au tableau], d'où il apparaît, nonobstant le degré variable de recouvrement, des différences floristiques assez notables.

(1) Les relevés correspondant à une exposition au secteur Est sont les plus pauvres, quel que soit d'ailleurs le taux de recouvrement (voir relevé 17 avec un recouvrement de 80 à 90 %). Très peu d'espèces paraissent être en mesure de s'installer en ces conditions et le groupement demeure relativement très pur et limité aux espèces les plus spécialisées. L'évolution et la maturation de cette végétation pionnière semblent être fort lentes. Il est clair que les conditions édaphiques sévères sont encore accrues, au versant est, par l'influence des vents secs soufflant de ce secteur et qui rabattent souvent jusqu'au lac les fumées nocives du Nyiragongo.

(2) L'exposition au secteur nord semble un peu plus favorable; elle reçoit les masses d'air sensiblement plus humides balayant la dorsale, mais parfois chargées des émanations du Nyamuragira.

(3) Par « endroits découverts plats » nous entendons les sommets des dunes ou les zones suffisamment étendues et sans orientation particulièrement marquée. Le groupement, dans ces conditions, se caractérise presque toujours par un recouvrement élevé, mais le cortège floristique n'est guère plus nombreux qu'à l'exposition nord.

(4) Les situations « abritées » au pied des dunes, dans des dépressions, dans les « cols » entre deux monticules, ou encore à l'abri d'un arbuste, permettent un meilleur développement du tapis végétal colonisateur. Le recouvrement, dans ces conditions, est généralement élevé et le nombre d'espèces présentes s'accroît.

(5) Enfin, c'est à l'exposition sud que notre groupement à *Stereocaulon* et *Campylopus*, quel que soit d'ailleurs le recouvrement, est nettement le mieux développé et le plus riche. Il semble que, dans ces conditions, l'évolution soit rapide et que de nombreuses espèces s'installent précocement. L'influence de la brise humide du lac Kivu est ici évidente; elle tempère singulièrement l'aridité édaphique; elle implique aussi un abri à peu près total par rapport à l'effet des gaz nocifs en provenance des grands appareils volcaniques.

(6) Résumons ces variations topographiques qui se répercutent sur la richesse spécifique du groupement en donnant ci-après le nombre moyen d'espèces par relevé dans les diverses circonstances reconnues :

- a) Exposition est : nombre moyen d'espèces : 4.
- b) Exposition nord : nombre moyen d'espèces : 5,7.
- c) Situations planes et découvertes : nombre moyen d'espèces : 6,5.
- d) Situations abritées : nombre moyen d'espèces : 7,6.
- e) Exposition sud : nombre moyen d'espèces : 13,5.

*

**

2. Quelques différences d'ordre floristique, qui ne portent pas seulement sur la richesse absolue du groupement, méritent aussi d'être mises en évidence.

On notera d'abord l'apparition plus ou moins précoce, dans les relevés des groupes *d*) et *c*), d'espèces destructrices de la communauté qui tendent à établir une pelouse plus ou moins fermée : *Melinis minutiflora*, *Emilia Humbertii*, *v. angustifolia*, *Rhynchelytrum repens*...

La première de ces espèces apparaît assez souvent avec des coefficients d'abondance-dominance élevés dans les relevés correspondant à des situations abritées; sa présence massive indique le sens de la succession que nous aurons l'occasion de préciser plus loin.

Les relevés pris au secteur sud comprennent quelques espèces nettement plus mésophiles : une fougère humicole : *Arthropteris orientalis*; quelques herbes grimpantes : *Dolichos axillaris*, *v. glaber*, *Rubia cordifolia*; des plantules d'arbustes : *Olea chrysophylla*, *Rhus incana*, *v. cuneifoliolata*, *Hymenodyction floribundum*..., pionnières précoces de la future fruticée sclérophylle.

*

**

3. Le noyau essentiel du groupement, les espèces fondamentales dont l'action colonisatrice est la plus efficace, sont nettement le lichen *Stereocaulon* et la mousse *Campylopus introflexus*.

(1) *Stereocaulon confluens* est accompagné de divers *Cladonia* ou *Parmelia* pour lesquels nous n'avons pas d'identification précise. DUVIGNEAUD (1956) mentionne, en association avec *Stereocaulon* :

Parmelia conspersa, *Cladonia diplotypa*, *Cl. impexoides*, *Cl. pyxidata*, *Cl. nigrocincta*, *Cl. chlorophaeoides*, *Cl. squamosa*, *v. multibrachiata*.

Les *Parmelia* jouent parfois un rôle important dans la colonisation des blocs de lave; nous aurons l'occasion d'y revenir. Sur les cendrées, les *Cladonia* sont fréquents mais ne contribuent que pour une part très faible au recouvrement des « pelouses » minuscules (1-3 cm) et « pungentes » à *Stereocaulon*.

(2) Bien qu'élément essentiel, l'un et l'autre, *Stereocaulon* et *Campylopus* exercent des actions différentes et, à certains égards, complémentaires.

Le lichen est nettement plus héliophile que la mousse, encore qu'il soit capable de développer des « formes d'ombre ». *Stereocaulon* régresse rapidement dès qu'il est sevré de la pleine lumière; tel est le cas lorsque le groupement tend à se recouvrir de hautes herbes de pelouse. Un exemple figure aux relevés 15 et 12. Il en va de même lorsque un arbuste ou une plante suffrutescente se développe et ombrage le sol. Ainsi s'explique la régression de notre lichen dans le relevé 18 où le plateau est ombragé par une forte touffe de *Rumex*.

(3) *Campylopus introflexus*, par contre, se maintient encore parfaitement sous une lumière quelque peu tamisée et profite, dans ces circonstances, de l'effacement relatif du lichen.

D'un autre côté, *Campylopus*, qui est une mousse reviviscente typique, que l'on rencontre le plus souvent à l'état desséché sous une teinte brun-roux avec des reflets dorés, et qui ne garde une coloration vert-brun et une turgescence normale que peu de temps après avoir été arrosée par les pluies, n'est qu'un xérophyte passif pourrait-on dire et s'accommode le mieux de circonstances un peu moins sévères au point de vue de l'économie en eau. Aussi, dans les situations particulièrement arides, aux expositions est et nord, et dans les endroits dégagés et exposés, est-il exceptionnel qu'elle domine. C'est souvent le cas inverse dans les stations abritées.

(4) Il en résulte que le rapport entre les recouvrements spécifiques de *Stereocaulon* et de *Campylopus* vaut 3 dans les relevés des groupes a), b) et c); ce rapport ne vaut que 0,9 dans les deux autres groupes d) et e).

(5) Au point de vue de la fixation du substrat apparaît aussi une nette différence entre nos deux pionniers qui semblent, à cet égard, se partager les rôles.

Les touffes de *Campylopus*, en effet, forment un chevelu de puissants rhizoïdes qui s'insèrent assez profondément entre les gravillons de cendrées et fixent très solidement le coussinet formé de tiges étroitement pressées, défeuillées et décolorées à la base, les feuilles actives étant concentrées vers l'extérieur. L'ensemble forme une pelote, très fermement ancrée et donnant peu de prise au vent (fig. 9). C'est le mode de croissance et le comportement typique de beaucoup de *Dicranum*. Des coussinets de ce genre sont capables de se fixer dans des substrats meubles et de se maintenir sur les fortes pentes (voir Pl. I, fig. 2). Ils arrêtent aussi les fins éboulis et les produits du ruissellement et deviennent dès lors le point de départ et de fixation d'une série de petites terrasses ou de gradins sur les pentes des dunes de cendrées. La photo (Pl. II, fig. 1) montre une disposition de ce genre où les amas de mousses forment des traînées perpendiculaires au sens de la pente et constituent ainsi une suite de gradins superposés. Cette même photo montre aussi une plus forte densité des *Campylopus* sous l'abri d'un buisson de *Rumex*.

(6) Le *Stereocaulon*, par contre, s'il se dissémine très facilement, s'ancre beaucoup moins solidement dans le substrat meuble; il résiste mal à l'érosion et ne s'y oppose guère. Aussi est-ce sur les surfaces planes ou faiblement inclinées qu'il manifeste surtout un recouvrement important.

(7) Ainsi, pour l'ensemble des relevés du Tableau LII, le rapport des recouvrements du *Stereocaulon* et du *Campylopus* est de 1,1 sur les pentes fortes (15 % et plus); il est de 4 sur les pentes faibles et monte jusqu'à 18 en terrain plat, là où d'autres causes ne favorisent pas le développement

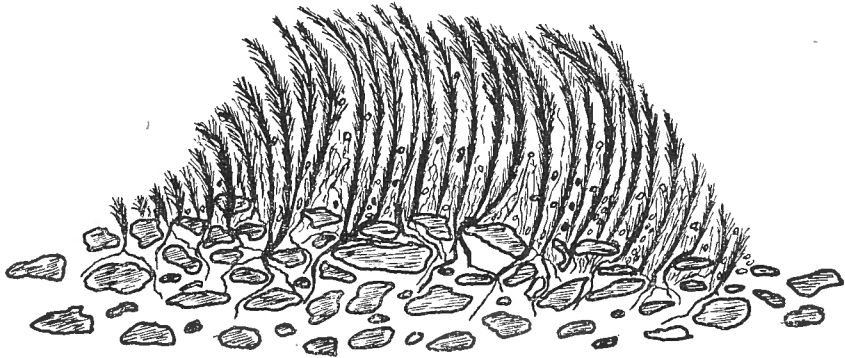


FIG. 9. — Schéma montrant l'implantation d'une pelote de *Campylopus* sur le substrat de cendrées.

de la mousse. Le rôle fixateur primordial du *Campylopus* sur les substrats mouvants de cendrées apparaît ainsi très clairement. Touchant cet aspect édaphique, ajoutons encore que notre *Campylopus* pourvoyeur de matière organique, formateur d'une sorte de tourbe sèche, joue encore un rôle fort actif.

*
**

4. La photo (Pl. II, fig. 2) montre la physionomie et la structure de notre groupement à *Stereocaulon* et *Campylopus* à son stade optimal et le plus typique. Le recouvrement est de l'ordre de 90-95 %; la couche de cendrée est pratiquement recouverte par une végétation fort basse, de quelques centimètres seulement, où dominant des colonies peu serrées de lichens susceptibles de retenir les poussières et les apports éoliens les plus fins, et de pelotes de mousses. Çà et là apparaissent des brindilles de *Bulbostylis*, plus ou moins desséchées au moment où la photographie a été prise, et des plantules de *Coleus* qui débutent leur cycle végétatif.

A la période la plus favorable, en novembre-décembre et en avril-mai, à la fin des deux saisons pluvieuses, le groupement comporte donc deux strates : une strate lichéno-muscinale humifuse et une strate de plantes herbacées de 5-15 cm de hauteur, assez éparse le plus souvent.

*
**

5. Le spectre géographique du groupement se présente comme suit :

Espèces à large distribution : 12, soit 45 % de l'ensemble :

Cosmopolite	1
Pantropicales	3
Paléotropicales	5
Plurirégionales africaines	3

Espèces soudano-zambéziennes : 13, soit 48,7 % de l'ensemble :

Omni-soudano-zambéziennes	6
Tridomaniale	1
Bidomaniales	2
Orientales	4

dont une espèce présumée endémique dans le Secteur.

Espèces de liaison et étrangère : 2, soit 6,3 % de l'ensemble :

Soudano-zambézienne-guinéenne	1
Subafro-australe	1

Le groupement comprend un lot important d'espèces à large distribution, comme il est normal pour un type de végétation initiale de ce genre. Néanmoins le taux des espèces proprement soudano-zambéziennes est très appréciable.

Si l'on ne considère que l'ensemble spécifique normal, le groupe des huit espèces pratiquement communes à toutes les variantes, formant le squelette de la communauté, on obtient :

Espèces à large distribution	25 %
Espèces soudano-zambéziennes	62,5 %
Espèces de liaison ou étrangère	12,5 %

Au total, malgré sa simplicité, notre groupement est frappé d'un net cachet chorologique.

*
**

6. Le spectre biologique global et brut du groupement à *Stereocaulon* et *Campylopus* se présente comme suit :

Chaméphytes : 13 espèces, soit 48 % de l'ensemble :

Ch. en coussinet	2
Ch. sous-ligneux	7
Ch. succulent	1
Ch. graminéens	2
Ch. rampant	1

Thérophytes : 8 espèces, soit 30 % de l'ensemble.

Phanérophytes : 4 espèces, soit 15 % de l'ensemble.

Géophytes : 2 espèces, soit 7 % de l'ensemble.

Les deux chaméphytes en coussinet, considérés ici, sont le lichen *Stereocaulon* et la mousse *Campylopus*.

Nous avons également calculé le spectre biologique pondéré ⁽¹⁾, tant pour le groupement envisagé dans son ensemble, que pour ses diverses variantes : les groupes *a*), *b*) et *c*), d'une part, et *e*) et *d*), d'autre part.

Les résultats se présentent comme suit (Tabl. LII) :

TABLEAU LII.

Spectres biologiques pondérés du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*.
(En pour-cent de l'ensemble floristique.)

Formes biologiques	Global	Groupes <i>a</i> , <i>b</i> et <i>c</i>	Groupes <i>d</i> et <i>e</i>
Chaméphytes	93,7	95,1	92,6
Ch. en coussinet	(82,2)	(93,0)	(74,5)
Thérophytes	5,7	4,9	6,4
Géophytes	0,3	—	0,5
Phanérophytes	0,3	—	0,5

Notre groupement apparaît donc essentiellement comme un ensemble de chaméphytes et surtout de chaméphytes en coussinet, associés à un petit lot de thérophytes. Le noyau essentiel est réduit presque exclusivement à ces deux types biologiques (Ch. couss. + Th.) [groupes *a*), *b*) et *c*)].

La diminution du rôle physionomique des chaméphytes en coussinet, l'intervention croissante des autres chaméphytes et des thérophytes, l'apparition des géophytes et des phanérophytes sont des caractères propres aux variantes les plus évoluées *d*), *c*) et indiquent une maturation plus ou moins avancée du groupement et, par là, du tapis végétal colonisateur des cendrées.

*
**

7. Poursuivant l'étude écologique du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*, nous nous bornerons à constater qu'il est formé essentiellement d'héliophytes ou, au plus, d'hémihéliophytes, ceux-ci apparaissant surtout dans les formes les plus évoluées.

(1) Les taux moyens de recouvrement utilisés, au départ des coefficients d'abondance-dominance, ont été les suivants :

+	= 1 %;	2	= 20 %;	4	= 70 %;
1	= 5 %;	3	= 40 %;	5	= 90 %.

Groupes *a, b, c* :
90 % d'héliophytes et 10 % d'hémihéliophytes.

Groupes *d, e* :
82 % d'héliophytes et 18 % d'hémihéliophytes.

8. Touchant les groupes écologiques, on établira le spectre suivant :

Xérophytes au sens large : 22 espèces, soit 81 % de l'ensemble :

Xérophytes s.s.	7
Mésoxérophytes	11
Sclérophytes	4

Mésophytes : 2 espèces, soit 7,5 % de l'ensemble.

Nitrophytes : 3 espèces, soit 11,5 % de l'ensemble.

Nous avons donc affaire à un groupement formé essentiellement de xérophytes, ce que justifient amplement les conditions du milieu décrites précédemment. Pendant les périodes sèches, les thérophytes disparaissent et le spectre écologique global, calculé sur les seules espèces en état de vie végétative latente, se présente comme suit :

Xérophytes s.l.	84,5 %
Mésophytes	15,5 %

Les mésophytes caractérisent uniquement les stades de maturité du groupement ou ses variantes abritées et relativement moins sèches (exposition sud). Les nitrophytes n'apparaissent que dans les faciès où la « pelouse » est plus ou moins fermée.

*

**

9. Nous terminerons cette esquisse synécologique en envisageant le problème essentiel de la dissémination des diaspores et donc des modes d'enrichissement de la végétation des dépôts de cendrées vierges par les divers éléments du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*.

Remarquons d'abord que les deux espèces édificatrices fondamentales, le lichen et la mousse, sont avant tout des anémochores. A moyenne et longue distance, c'est donc le vent qui assure l'arrivée des pionniers sur le terrain. Une fois installés, leur dissémination active se poursuit surtout, à faible distance, par éparpillement de propagules et, à cet égard, le ruissellement des eaux pluviales devient prépondérant. Il suffit d'examiner, pour en être convaincu, les laisses dues à l'écoulement de la pluie au bas des pentes, aux endroits où les filets d'eau ruisselants se sont taris. Nos deux cryptogames sont donc aussi, et fort nettement, d'authentiques ombrohydrochores si l'on envisage leur dissémination à faible distance. En même temps, ces deux espèces sont aussi disséminées sur place par le vent qui entraîne des touffes de lichen ou des pelotes de mousse, selon les modalités reconnues aux anémochores rouleurs.

Dans nos données statistiques, nous avons donc considéré nos deux plantes, à la fois comme anémochores et comme ombrohydrochores.

TABLEAU LIII.

Spectres de dissémination du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*.
(En pour-cent de l'ensemble spécifique.)

Types de dissémination	Groupes a, b, c	Groupes d, e
Anémochores	27,3	38,0
Ombrohydrochores	45,5	21,0
Zoochores	27,3	38,0
Autochores	—	3,0

Si, fondamentalement, l'anémochorie est le procédé de dissémination qui justifie l'envahissement de l'espace vacant, l'ombrohydrochorie revêt une signification toute particulière quant à l'occupation définitive du terrain. L'enrichissement ultérieur est surtout le fait du vent et des animaux.

§ 3. LA PELOUSE À ANDROPOGON EUCOMUS ET ASCLEPIAS PHILLIPSIAE (1).

1. Par places, dans la zone des dépôts de cendrées du Nahimbi, se développe une pelouse plus ou moins fermée, où dominent des graminées : *Rhynchelytrum repens* ou *Melinis minutiflora* principalement. Ces formations herbeuses n'occupent que des espaces fort limités.

Le Tableau LIV réunit trois relevés correspondant aux meilleurs placeaux que nous ayons reconnus à l'occasion de nos visites.

Ce groupement, que nous désignerons par les noms de deux espèces qui seront vraisemblablement retenues comme caractéristiques d'une association, n'est pas inédit. Nous l'avons sommairement décrit déjà, sous le nom de « pelouse à *Melinis minutiflora* et *Asclepias Phillipsiae* », sur les pentes inférieures du volcan Nyiragongo (LEBRUN, 1942). Il caractérise les dépôts de cendrées meubles en voie de décomposition et déjà quelque peu enrichis en matières organiques.

Cette communauté végétale n'est cependant pas à l'abri de nouvelles vicissitudes, car le sol peut être facilement encore décapé par les eaux pluviales et le substrat grossier mis à nu est voué à des stades plus précoces et moins évolués de la colonisation végétale.

(1) Nous en tenant aux bases taxonomiques que nous avons utilisées, notamment et surtout la Flore du Parc National Albert, nous avons employé le binôme *A. Phillipsiae*, alors que d'après BULLOCK (1952) le genre *Asclepias* serait purement néotropical. *A. Phillipsiae* serait à inclure dans la synonymie de *Gomphocarpus fruticosus* (L.) AIT., espèce envisagée dans un sens très large aux points de vue taxonomique, écologique et géographique. Cette espèce plurirégionale africaine couvrirait les Régions afro-aus-trale, soudano-zambézienne et méditerranéenne (y compris la Macaronésie).

La pelouse à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipsiae* montre d'ailleurs des faciès ou variantes écologiques diverses. C'est l'une de celles-ci, marquée déjà par l'altitude plus élevée, que nous avons décrite dans notre Mémoire de 1942.

Au stade optimal que nous avons étudié dans les champs de cendrées récentes, le groupement montre déjà une structure assez complexe. Nous reconnaissons, en effet, les strates suivantes : lichéno-muscinale, herbacée inférieure, herbacée supérieure et la mieux fournie où dominant des graminées, frutescente et arbustive. Les deux premières sont composées essentiellement d'espèces de la « pelouse » mûre à *Stereocaulon* et *Campylopus*; elles revêtent donc une signification relictuelle. Par contre, les deux strates supérieures, dont le recouvrement est d'ailleurs très faible, — et qui manquent à peu près totalement en certains placeaux — ont une valeur pionnière vis-à-vis des stades évolutifs ultérieurs.

2. Le groupement manifeste des différences floristiques et structurales assez sensibles en fonction des conditions physiographiques.

Ainsi, dans le Tableau LIV, les relevés 52 et 53 correspondent à un faciès à *Rhynchelytrum repens*; le relevé 53 B, au contraire, montre une dominance de *Melinis minutiflora*. Les deux premières placettes se situent sur des mamelons arasés et découverts, à faible pente généralement orientée vers le Sud; le troisième placeau est une dépression abritée entre des monticules de cendrées. Le recouvrement du tapis herbeux supérieur est nettement plus élevé dans ce dernier cas et coïncide avec un effacement très sensible des strates inférieures relictuelles : *Stereocaulon*, sevré de la lumière qui lui est nécessaire, a disparu ainsi que la majorité des espèces qui l'accompagnent dans le groupement à *Stereocaulon-Campylopus*. *Cyanotis lanata*, qui persiste, était déjà plus abondant, en moyenne, dans les stations abritées où nous avons relevé la communauté initiale (voir groupe *d*) du Tableau LI).

Il est clair que la variante à *Melinis* de notre pelouse correspond à la succession normale du groupement à *Stereocaulon* et *Campylopus* dans des stations abritées, où, très précocement d'ailleurs, *Melinis* s'installe. La variante à *Rhynchelytrum*, par contre, succède au tapis lichéno-muscinal pionnier dans les autres situations et, le plus normalement, sur les versants sud où nous avons constaté une progression assez avancée.

La photo (Pl. III, fig. 1) montre un stade initial de la variante à *Melinis* de notre pelouse; on remarquera, devant le tapis de graminées, l'abondance du *Cyanotis lanata*.

La Planche 14 *b* de notre Mémoire de 1942 représente une forme orophile du même groupement, caractérisée par l'abondance relative des géophytes.

Nous ne disposons pas d'analyses précises qui justifieraient l'évolution édaphique; il est clair, toutefois, que le trait le plus saillant est l'enrichissement du substrat en matières organiques qui se traduit par une certaine acidification des couches superficielles. Des échantillons pris dans une variante montagnarde, à 1.800 m d'altitude, sur des cendrées probablement plus anciennes il est vrai, nous ont donné un pH de 6,3.

TABLEAU LIV.

Groupement à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipsiae*.

Numéro des relevés						53	52	53 B
Surface (m ²)						±100	±100	20
Strate herbacée supérieure : 60-150 cm — Recouvrement (%)						60	60	95
Pluri	Hél	Xéro	H cesp	Anemp	<i>Andropogon eucomus</i>	2.3	2.3	1.2
Eth-O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Asclepias Phillipsiae</i>	2.1	2.1	1.1
Pluri	Hél	Més-xéro	Ch gr (Th)	Anemp	<i>Rhynchelytrum repens</i>	3.4	3.4	+ 2
O	Hél	Més-xéro	Th	Anemp	<i>Emilia Humbertii</i> v. <i>angustifolia</i>	2.1	1.1	2.2
O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Senecio chlorocephalus</i>	1.1	1.1	1.1
Pant	Hél	Més-xéro	Ch gr	Zep (Anemp)	<i>Melinis minutiflora</i>	1-2.2	2.3	4-5.5
O-Z	Hél	Scléro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum longiramum</i>	1.1	+ 1	.
Paléo	Hél	Xéro	Ch sl	Z ?	<i>Micromeria biflora</i>	+ 1	+ 1	.
Paléo	Hél	Més-xéro	G ?	Ach	<i>Dolichos axillaris</i> v. <i>glaber</i>	+ 1	1.1
O	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia karaguensis</i>	+ 1	.	1.1
Paléo	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Rubia cordifolia</i>	+ 1	.	1.2
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Ageratum conyzoides</i>	+ 1	+ 1
Pluri	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum fruticosum</i>	1.2	.	.
O	Hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Laggera appendiculata</i>	+ 1	.	.
G	Hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia Biafrae</i>	+ 1	.	.
Sz-Aa	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum setosum</i>	+ 1	.	.
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Hyptis pectinata</i>	+ 1	.
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Bidens pilosa</i>	+ 1	.
O	Hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Conyza Theodori</i>	+ 1	.
Pluri	Hél	Méso	Th	Z	<i>Alectra senegalensis</i>	+ 1	.
Pant	Hél	Més-xéro	Th	Anemp	<i>Crotalaria incana</i>	+ 1	.

Strate lichéno-muscinale (relicte du groupement initial) — Recouvrement (%)						20-40	20-40	>5
Cosm	Hél	Més-xéro	Ch couss	Hydrom-Anemp	<i>Campylopus introflexus</i>	3.4	3.3	1.2
Paléo	Hél	Xéro	Ch couss	Hydrom-Anemp	<i>Stereocaulon confluens</i> (+ <i>Cladonia</i> spp.)	2.3	2.2	.
Strate herbacée inférieure : 3-20 cm (relicte du groupement initial) — Recouvrement (%)						10-20	10-20	5-10
Ss-O-Z	Hél	Xéro	Ch succ	Hydrom	<i>Cyanotis lanata</i>	1.2	+ .2	2.3
Sz	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Bulbostylis lanifera</i>	2.2	2.1	.
Sect	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Coleus platostomoides</i>	1.1	2.1	.
Sz	Hél	Més-Xéro	Th	Hydrom	<i>Sporobolus festivus</i>	+ .1	R	.
Sz-G	Hél	Més-xéro	Th	Zep	<i>Digitaria minutiflora</i>	+ .1	+ .1	.
Paléo	Hél	Nitro	Th	Z	<i>Cassia mimosoides</i>	+ .1	R	.
Strate frutescente : 150-200 cm (espèces édifcatrices des groupements ultérieurs) — Recouvrement (%)						5	5	10
O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Zep	<i>Rumex usambarensis</i>	1-2.2	2.2	2.3
Aa	Hél	Més-xéro	Ch sl	Z ?	<i>Anthospermum lanceolatum</i>	+ .1	+ .1	1.1
Eth-O	H-hél	Méso	Ph f	Zen	<i>Solanum adoense</i>	+ .1	.
Sz	H-hél	Més-xéro	Ph	Anemp	<i>Clematis hirsuta</i>	+ .1
Strate arbustive : 2-6 m (espèces édifcatrices des groupements ultérieurs) — Recouvrement (%)						>5	>5	>5
Sz-G	Hél	Méso	Ph	Anemp	<i>Vernonia amygdalina</i>	+ .1	.	1.1
Sz	Hél	Més-xéro	Ph	Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i>	+ .1	1.1	.
Sz-G	Hél	Scéro	Ph	Zen	<i>Myrica salicifolia</i>	+ .1	1.1	+ .1
Sz	Hél	Scéro	Ph	Anemp	<i>Hymenodyction floribundum</i>	+ .1	+ .1	.
Sect	Hél	Més-xéro	Ph	Zen	<i>Rubus subspicatus</i>	+ .1	+ .1
Eth-O-Z	H-hél	Scéro	Ph	Zen	<i>Smilax Goetzeana</i>	+ .1	+ .1
Paléo	Hél	Scéro	Ph	Zen	<i>Olea chrysophylla</i>	+ .1	.

LÉGENDE DU TABLEAU LIV.

Relevés 53 et 53 B: Kahodju, à 10 km de Sake; cendrées du Nahimbi vers 1.500 m d'altitude; 6-7 août 1937.

Relevé 52: Même localité; entre les dunes affouillées par le vent; dépression abritée; pelouse plus ou moins continue; 17 novembre 1937.

*
**

3. Le spectre géographique du groupement à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipsiae* se présente comme suit :

Espèces à large distribution : 16, soit 40 % de l'ensemble floristique :

Cosmopolite	1
Pantropicales	5
Paléotropicales	6
Plurirégionales	4

Espèces soudano-zambéziennes : 18, soit 45 % de l'ensemble floristique :

Omni-soudano-zambéziennes	5
Tridomaniales	2
Bidomaniales	3
Orientales	8

dont deux présumées endémiques dans le Secteur.

Espèces de liaison : 4, soit 10 % de l'ensemble floristique :

Soudano-zambéziennes et guinéennes	3
Soudano-zambéziennes et afro-australes	1

Espèces étrangères : 2, soit 5 % de l'ensemble floristique :

Subguinéenne	1
Subafro-australe	1

Bien que notre type de végétation comporte un lot fort appréciable d'espèces à large distribution, son cachet soudano-zambézien est fort net.

*
**

4. (1) Le spectre biologique brut du groupement s'établit à son tour de la manière suivante (Tabl. LV) :

La variante à *Melinis* se distingue par une moindre représentation des thérophytes, compensée par une présence plus élevée de phanérophytes; elle apparaît génétiquement comme une forme en quelque sorte plus évoluée de notre communauté.

(2) Le spectre biologique pondéré se présente, à son tour, comme suit (Tabl. LVI) :

Le groupement apparaît, par ce spectre, comme formé d'abord de chaméphytes, notamment sous-ligneux et graminéens, ces derniers nettement prépondérants dans la variante à *Melinis*. Celle-ci, comme il ressortait déjà de

TABLEAU LV.

Spectre biologique brut du groupement à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipstae*.
(En pour-cent de l'ensemble floristique.)

Formes biologiques	Variante à <i>Rhynchelytrum</i>	Variante à <i>Melinis</i>
Chaméphytes	46,2	52,6
dont Ch. sous-ligneux	(31,0)	(26,3)
Hémicryptophytes	2,5	5,3
Géophytes	2,5	5,3
Thérophytes	28,2	10,6
Phanérophytes	20,5	26,3

TABLEAU LVI.

**Spectre biologique pondéré du groupement à *Andropogon eucomus*
et *Asclepias Phillipstae*.**
(En pour-cent de l'ensemble floristique.)

Formes biologiques	Variante à <i>Rhynchelytrum</i>	Variante à <i>Melinis</i>
Chaméphytes	67,4	78,6
dont Ch. sous-ligneux	(20,1)	(21,0)
Ch. graminéens	(22,0)	(41,0)
Hémicryptophytes	8,1	2,6
Géophytes	0,2	2,6
Thérophytes	20,5	10,9
Phanérophytes	3,8	5,3

la confrontation des spectres bruts, se reconnaît par un taux moindre des thérophytes, compensé par un accroissement relatif des chaméphytes eux-mêmes et des phanérophytes.

(3) Le spectre brut global, établi sur l'ensemble floristique propre, c'est-à-dire dégagé des espèces relictuelles du tapis végétal pionnier à *Stereocaulon-Campylopus* et des arbustes destructeurs, mais en conservant les éléments de la strate frutescente qui en fait normalement partie, est de

nature à mettre en évidence la représentation fondamentale des formes biologiques. Ce spectre se présente comme suit :

Chaméphytes	75,4
Dont :	
Ch. graminéens	43,5
Ch. sous-ligneux	30,6
Hémicryptophytes cespiteux	10,0
Géophytes	2,8
Thérophytes	11,3
Phanérophytes	0,5

On voit très nettement que notre pelouse à *Andropogon* et *Asclepias* est formée essentiellement de chaméphytes graminéens et sous-ligneux; on notera néanmoins l'avènement d'hémicryptophytes cespiteux (espèces typiquement savanicoles) et la représentation — temporaire au moins — mais non négligeable, des thérophytes.

*
**

4. Bien que notre communauté soit déjà une formation nettement pluristrate, l'ensemble des éléments constituants demeure nettement héliophile. En fait, les strates inférieures sont surtout constituées d'espèces relictuelles des groupements pionniers qui régressent dès que les strates supérieures tendent à se fermer. Globalement, notre pelouse comporte 87,5 % d'héliophytes et 12,5 % d'hémihéliophytes.

Si l'on ne considère que la variante la plus évoluée à *Melinis*, on obtient 79 % seulement d'héliophytes et déjà 21 % d'hémihéliophytes.

Le sens de cette évolution synécologique est donc fort clair.

*
**

5. Le spectre écologique du groupement se présente comme suit :

TABLEAU LVII.

Spectre écologique du groupement à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipsiae*.

Groupes écologiques	Groupement dans son ensemble	Variante à <i>Melinis</i>
Xérophytes s.s. ...	9 espèces, soit 22,5 %	4 espèces, soit 21,0 %
Mésoxérophytes ...	15 espèces, soit 37,5 %	10 espèces, soit 52,6 %
Sclérophytes	5 espèces, soit 12,5 %	2 espèces, soit 10,5 %
Mésophytes	7 espèces, soit 17,5 %	2 espèces, soit 10,5 %
Nitrophytes	4 espèces, soit 10,0 %	1 espèce, soit 5,2 %
	} 72,5 %	} 84,5 %

Notre pelouse demeure donc essentiellement une communauté de xérophytes.

La variante à *Melinis* montre un accroissement relatif important des mésoxérophytes.

Il n'est pas sans intérêt de comparer les spectres écologiques des deux groupements à *Stereocaulon-Campylopus*, d'une part, et à *Andropogon-Asclepias*, d'autre part. Cette comparaison est susceptible de mettre en évidence une certaine « bonification » synécologique du milieu.

Tel est l'objet de la figure 10 qui montre que la pelouse à *Andropogon-Asclepias* comporte une proportion un peu moindre de xérophytes au sens large et un taux nettement plus élevé de mésophytes. Ainsi apparaît clairement une évolution relativement favorable du milieu et l'acquisition progressive d'un microclimat et d'un pédoclimat moins sévères.

*
**

6. Le « spectre de dissémination » de notre communauté se présente, à son tour, de la manière suivante (Tabl. LVIII) :

TABLEAU LVIII.

**Spectre de dissémination du groupement à *Andropogon eucomus*
et *Asclepias Phillipsiae*.**

Types de dissémination	Groupement dans son ensemble	Variante à <i>Melinis</i>
Anémochores	18 espèces, soit 42,9 %	10 espèces, soit 50,0 %
Zoochores	17 espèces, soit 40,5 %	8 espèces, soit 40,0 %
Autochores	1 espèce, soit 2,3 %	—
Ombrohydrochores	1 espèce, soit 14,3 %	2 espèces, soit 10,0 %

Anémochorie et zoochorie semblent les modalités apparentes qui concourent le plus activement à la dissémination des diaspores des espèces constitutives de la pelouse à *Andropogon-Asclepias*, avec une légère prépondérance en faveur du premier mode de dispersion.

Parmi les anémochores, les types « planeurs légers » dominent très manifestement.

Épizoochores et endozoochores sont en nombre sensiblement égal.

Si l'on considère la variante à *Melinis*, que nous admettons comme le stade le plus évolué, on constate une tendance à l'augmentation des anémochores et une diminution des ombrohydrochores qui sont surtout des représentants des synusies pionnières dont nous avons souligné déjà l'effacement progressif.

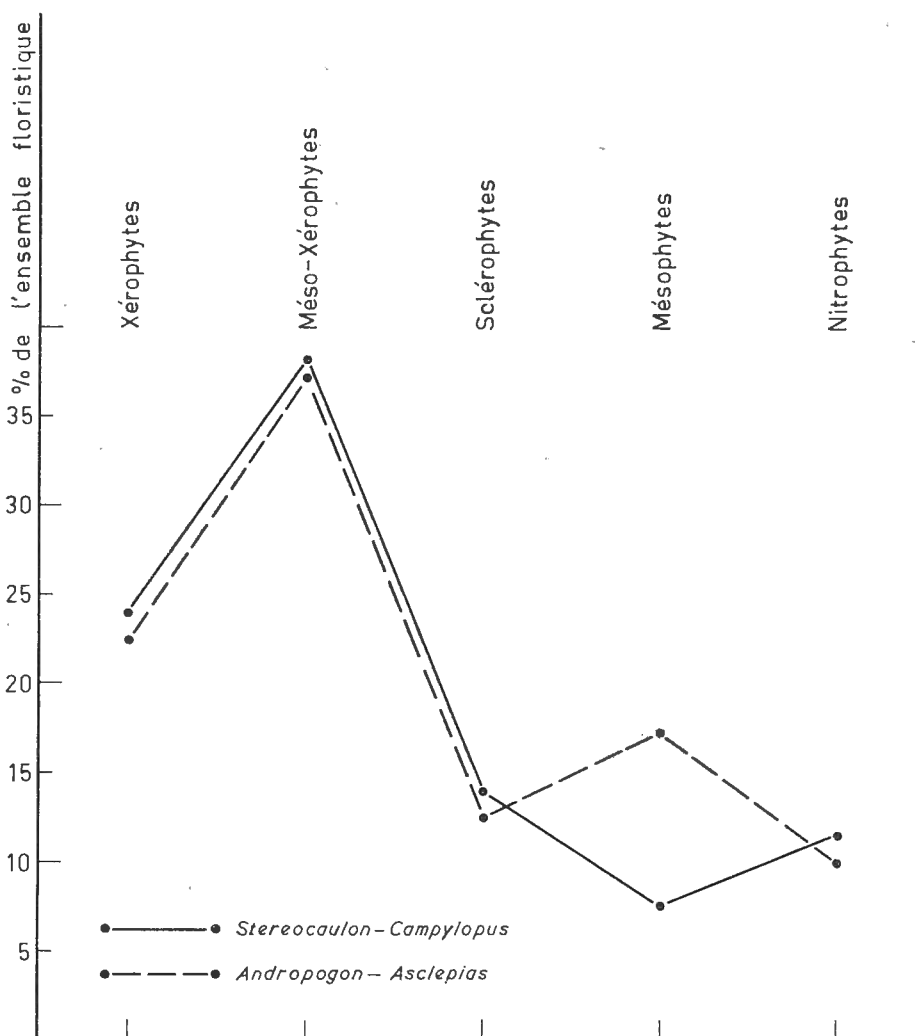


FIG. 10. — Spectres écologiques des groupements à *Stereocaulon-Campylopus* et à *Andropogon-Asclepias*.

La figure 11 reproduit les spectres de dissémination des formes initiales (1) et terminales (2) du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*, du groupement à *Andropogon-Asclepias*, dans son ensemble (3) et de sa variante à *Melinis* (4).

Cette comparaison met particulièrement en évidence la régression régulière de la dissémination par ombrohydrochorie (surtout importante dans les espaces découverts) et l'augmentation progressive des types anémochores. La zoochorie augmente aussi, mais à un rythme moins accentué.

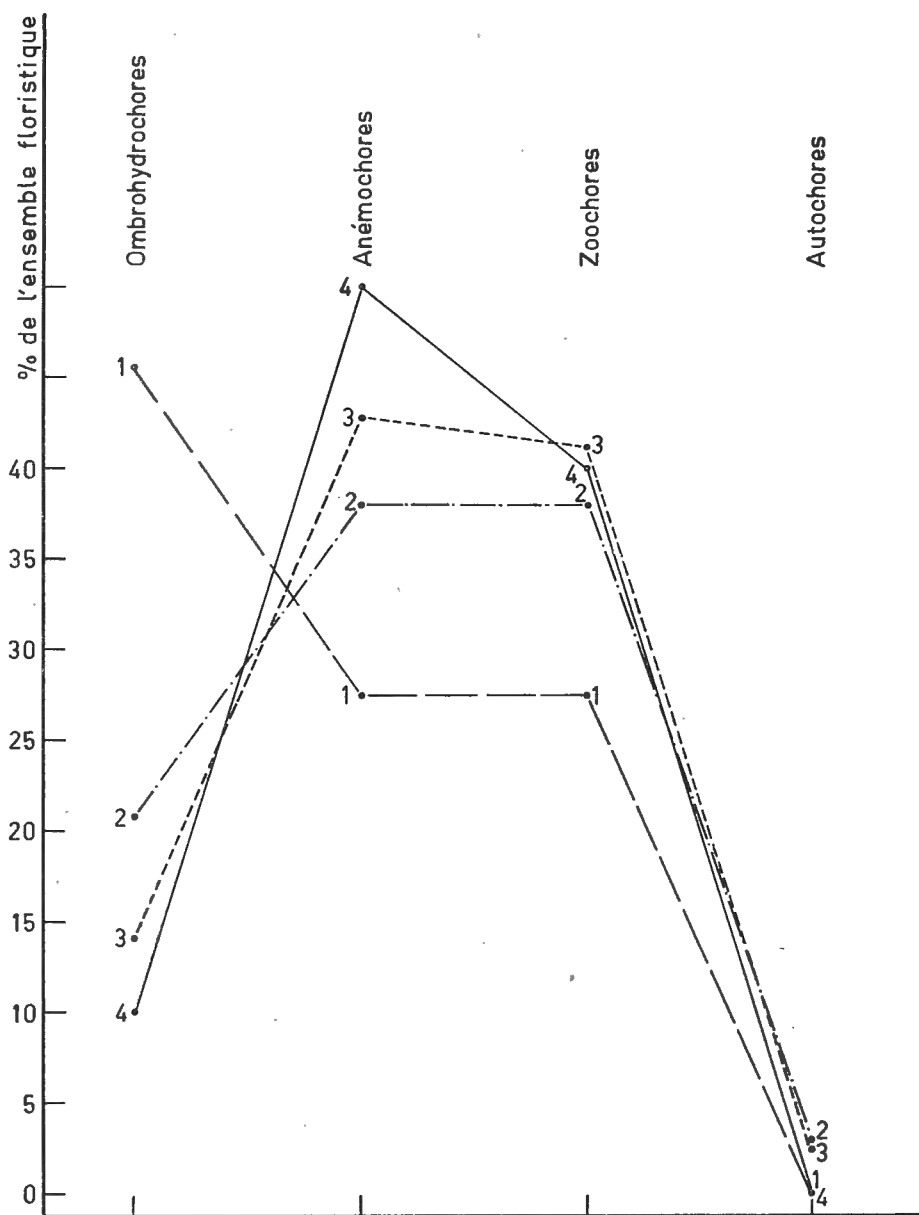


FIG. 11. — Spectres de dissémination :

1. du groupement à *Stereocaulon-Campylopus* (initial);
2. du groupement à *Stereocaulon-Campylopus* (final);
3. du groupement à *Andropogon-Asclepias* (global);
4. du groupement à *Andropogon-Asclepias* (variante à *Melinis*).

§ 4. LES BROUSSAILLES À *RUMEX USAMBARENSIS* [*R. MADERENSIS* Auct.] ⁽¹⁾.

1. Nous n'avons guère insisté jusqu'ici sur le rôle joué dans la colonisation végétale des cendrées par *Rumex usambarensis*. Cette espèce exerce cependant une action dynamogénétique particulièrement active.

Elle apparaît dès le début de la colonisation et parvient à s'implanter sur les dépôts de cendrées vierges, même sur les tumuli, très peu de temps après les mousses et lichens pionniers. Notre oseille sauvage se range parmi les premiers Spermatophytes colonisateurs; elle précède souvent toutes les autres plantes vivaces de cette catégorie qui parviennent à prendre pied sur ce substrat ingrat.

Rumex usambarensis se comporte surtout comme une plante rupicole, chasmophile généralement. Elle est nettement plus fréquente dans les zones volcaniques, sur des substrats de lave ou de cendrées.

Aux îles Canaries, le véritable *R. maderensis*, espèce vraisemblablement fort voisine, est, d'après CEBALLOS Y F. ORTUÑO (1951), fréquente et nettement localisée sur les rochers et les coteaux abrupts, dans les zones montagneuses, entre 600 et 1.600 m d'altitude. Elle fait partie des groupements de fruticées montagnardes, liés aux bosquets à « Faya » (*Myrica faya*) avec *Erica arborea*, *Micromeria thymoides*, etc. Ce noyau floristique fait présumer d'intéressants rapports physiologiques avec les formations de fruticées sclérophylles où cette espèce est particulièrement abondante dans notre domaine d'étude.

Notre *Rumex usambarensis* est très polymorphe; il se comporte généralement comme un phanérophyste fruticuleux, parfois dans les conditions les plus sévères, comme un chaméphyte sous-ligneux. Son mode de vie le fait désigner comme un xérophyte un peu atténué (mésoxérophyte) quoique assez plastique. Son feuillage est d'autant plus réduit et glaucescent que son habitat est plus aride.

Dans les cendrées, sa forme biologique normale est celle d'un chaméphyte sous-ligneux, mais avec un comportement malgré tout assez variable; les pousses de l'année se flétrissent généralement, en grande partie au moins. Lors des périodes particulièrement défavorables, mêmes les rameaux aoûtés se dessèchent, parfois jusqu'à la base. Notre *Rumex* appartient donc nettement à cette catégorie si typique de xérophytes capables de s'adapter aux fluctuations de l'économie d'eau du milieu en variant, dans des limites considérables, l'importance de leur appareil végétatif. Il est d'ailleurs très exceptionnel qu'en pleine saison sèche, notre oseille ne montre quelque portion, au besoin voisine du collet, qui ne porte quelques feuilles en parfait état de turgescence et de fonctionnement.

(1) D'après R. A. GRAHAM (1958), dans un des derniers fascicules de la « Flora of East Tropical Africa », le véritable *R. maderensis* serait endémique en Macaronésie; notre espèce, surtout orientale, serait distincte et il s'agirait du *R. usambarensis* DAMMER.

Dans nos conditions, *Rumex usambarensis* développe une souche partiellement hypogée assez volumineuse et probablement bourrée de réserves. Dans les dépôts de cendrées son enracinement reste surtout superficiel (15-20 cm de profondeur) mais avec un système de grosses racines traçantes très fournies. Celles-ci forment une couronne autour de la base de la souche et, pour un buisson de 50 cm de hauteur, décrivent un cercle qui peut atteindre un diamètre de 2 m. La cépée elle-même se prolonge par quelques grosses racines ancreuses qui pénètrent jusqu'à 100 à 150 cm de profondeur.

2. Le rôle dynamogénétique si important de ce buisson résulte essentiellement des caractéristiques suivantes :

(1) Fixation du substrat et forte opposition à l'érosion, grâce à un système radiculaire à la fois traçant et pivotant, largement étalé et pénétrant profondément dans le substrat.

Il n'est pas rare d'observer une touffe de *Rumex* entièrement déracinée par le ruissellement et le ravinement pluviaux. Même dans ces conditions, il arrive que le plant déchaussé et déplacé, demeure ancré au substrat par l'une des grosses racines traçantes ou pivotantes partiellement mise à nu et qu'une part au moins de la plante demeure en vie.

(2) Constitution d'un abri et fondation d'un microclimat sont rapidement mis à profit par d'autres espèces végétales qui s'installent dans les touffes. Cette action est favorisée par le port broussailleux de notre *Rumex*, par la formation de longues branches décombantes qui finissent par retomber sur le sol en formant une sorte de tonnelle, par la persistance des axes même desséchés. Une souche partiellement ou totalement fanée de notre oseille constitue encore un abri du vent, donc de l'érosion, et un « parasol » dont peuvent profiter d'autres espèces.

(3) Évolution rapide et favorable du substrat, grâce à la protection générale d'abord, et ensuite par la formation active d'une « litière » due à la chute des feuilles et des débris dont profitent beaucoup de végétaux qui accélèrent dès lors ce processus d'enrichissement en matière organique et de formation d'un véritable sol organo-minéral.

A certains égards, notre Polygonacée se comporte donc comme un véritable « collecteur d'humus ».

(4) Le microclimat constitué par le dôme de broussailles et de bois desséchés de *Rumex* attire beaucoup de végétaux épiphytes : lichens et Bryophytes dont les débris contribuent à enrichir le substrat.

(5) Abri et support, enfin, favorisent l'installation de toute une série de plantes grimpantes qui contribuent à fermer les touffes et à accentuer la mésophilie de l'ambiance tout en produisant une litière organique.

On comprend, dès lors, que l'implantation des touffes de *Rumex usambarensis*, constitue le point de départ d'une succession précoce et accélérée qui peut s'inaugurer dès le stade de colonisation généralisée des dépôts de cendres volcaniques par mousses et lichens. Ces broussailles constituent, en réalité, des communautés élémentaires très particulières.

Notre photo (Pl. III, fig. 2) représente une touffe de ce genre, implantée sur une dune à pente faible, couverte par le groupement à *Stereocaulon-Campylopus*. On y voit fort bien les diverses caractéristiques, énoncées ci-avant, de notre oseille.

Des lichens épiphytes se distinguent sur les branches et brindilles; d'autres spermatophytes apparaissent, au sol, dans l'abri formé par le cœur de la touffe.

3. Voici d'ailleurs la composition de ces broussailles, d'après diverses observations réalisées dans les champs de cendrées de 1904.

Rumex usambarensis (20 à 150 cm de hauteur).

Épiphytes.

Usnea et *Peltigera* surtout (nos 6930, 6931, 6936 et 6942).

Plantes herbacées diverses.

Anihospermum lanceolatum.

Arthropteris orientalis.

Coleus platostomoides.

Melinis minutiflora.

Plantes grimpantes.

Adenia lobata.

Clematis hirsuta.

Dolichos axillaris v. *glaber*

Rubia cordifolia.

Strate lichéno-muscinale humifuse.

Tortella Therioti.

Lichens et bryophytes divers (nos 6932, 6933 et 6937).

Tortella Therioti, qui est déjà une mousse à tendance hémisciaphile et mésophile, forme de larges plaques sous l'abri des touffes et contribue à recouvrir la surface du substrat d'un tapis organique continu.

§ 5. LES BOQUETEAUX À *RHUS INCANA* ET *MYRICA SALICIFOLIA*.

(Tableau LIX.)

1. Les espèces arbustives pionnières qui apparaissent, çà et là, le plus précocement et souvent déjà dans le groupement initial à *Stereocaulon* et *Campylopus* sont : *Rhus incana*, v. *cuneifoliolata*, *Myrica salicifolia*, *Olea chrysophylla* et *Hymenodyction floribundum*.

Les deux premières essences sont les plus fréquentes; l'olivier sauvage arrive très tôt aussi, mais sa croissance est beaucoup plus lente et le nombre de pieds est généralement moindre.

Vernonia amygdalina semble venir un peu plus tardivement, mais avec un nombre de pieds élevés.

Les autres espèces arbustives ne s'installent qu'à l'abri des buissons ou des boqueteaux déjà constitués. Un certain degré d'évolution microclimatique et édaphique du milieu leur paraît nécessaire.

Ces arbustes isolés, par effet de protection du sol, d'abri au vent, deviennent quelquefois le point de départ de boqueteaux où, comme nous l'avons vu pour les buissons à *Rumex*, les plantes grimpantes jouent un rôle édificateur important.

En d'autres endroits, des arbustes colonisateurs, nés isolément mais à faible distance les uns des autres, rapprochent leur cime et forment ainsi un hallier plus ou moins fermé.

Dans la zone étudiée, ces boqueteaux sont en réalité peu nombreux, de médiocres dimensions et le plus souvent très discontinus. Les meilleurs fragments apparaissent dans les dépressions entre les dunes de cendrées et succèdent manifestement à la variante à *Melinis* du groupement à *Andropogon* et *Asclepias*.

2. Nous nous bornons à donner ci-après (Tabl. LIX) une liste annotée des espèces que l'on peut considérer comme normales dans ces bosquets.

Il est intéressant de se poser le problème du mode de dissémination et donc des modalités d'arrivée des diaspores, au moins des espèces arbustives ou qui font partie de la strate arbustive.

À cet égard, on constate que 50 % des espèces sont des endozoochores et 50 % des anémochores-planeurs.

Les végétaux qui arrivent le plus tôt et qui sont en même temps dominants se recrutent essentiellement parmi les endozoochores. Ce sont donc les animaux qui paraissent assurer la propagation la plus efficace des arbustes pionniers.

TABLEAU LIX.

Composition floristique des boqueteaux à *Rhus incana* et *Myrica salicifolia*.

Dissémination	Époque d'arrivée (présence dans les divers stades évolutifs) (*)	Dominance (**)	
Zen	Très préc.	Do.	Strate arbustive : 2-3 (-4) m :
Zen	Préc.	Do.	<i>Rhus incana</i> var. <i>cuneifoliolata</i>
Zen	Très préc.	Dist.	<i>Myrica salicifolia</i>
Anemp	Assez préc.	Fréq.	<i>Olea chrysophylla</i>
Anemp	Très préc.	Dist.	<i>Vernonia amygdalina</i>
Anemp	Tard.	Dist.	<i>Hymenodictyon floribundum</i>
			<i>Cussonia Hostii</i> (juvénile seulement)
			Lianes :
Anemp	—	—	<i>Crassocephalum multicorymbosum</i> (***)

Dissémination	Époque d'arrivée (présence dans les divers stades évolutifs) (*)	Dominance (**)	
Zen	—	—	<i>Cissampelos mucronata</i>
Anemp	—	—	<i>Clematis hirsuta</i>
—	—	—	Plantes grimpantes ou lianes vimineuses :
—	—	—	<i>Rubia cordifolia</i>
—	—	—	<i>Adenia lobata</i>
—	—	—	<i>Dolichos axillaris</i> var. <i>glaber</i>
—	—	Ab.	Frutex : 100-150 cm :
—	—	Dist.	<i>Rumex usambarensis</i>
—	—	—	<i>Pentas Schimperiana</i>
—	—	—	Plantes herbacées :
—	—	—	<i>Arthropteris orientalis</i>
—	—	—	<i>Melinis minutiflora</i> (****)

(*) Très préc.(oce) = Apparaissant dès les stades pionniers.
 préc.(oce) = Apparaissant dans les stades de maturité du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*.

Assez préc.(oce) = Apparaissant dans la pelouse à *Andropogon-Asclepias*.

Tard.(if) = N'apparaissant que dans les broussailles et les boqueteaux.

(**) Do. = Dominant. Ab. = Abondant. Fréq. = Fréquent. Dist. = Distant.

(***) Parfois arbustif à l'état isolé.

(****) En tapis déperissants.

Ces zones de cendrées sont surtout fréquentées par des singes, damans, ciseaux et chauves-souris. Ces divers animaux sont probablement les plus actifs en tant qu'agents disséminateurs des espèces édificatrices des boqueteaux à *Rhus* et *Myrica*.

§ 6. LA VÉGÉTATION DES CENDRÉES AU BORD DU LAC KIVU.

1. Les cendrées du Nahimbi se sont déposées jusqu'au bord-même du lac Kivu, et sur une portion à vrai dire assez étroite, forment la grève lacustre dans la baie de Buguruwe.

Cette étude de la végétation des épanchements volcaniques de 1904 serait donc incomplète si nous ne décrivions succinctement les formations végétales au bord du lac Kivu, sur dépôts de lapilli.

La végétation riveraine forme une étroite galerie forestière, qui n'est d'ailleurs pas tout à fait continue. Vers l'extérieur, c'est-à-dire vers le lac, ce rideau borde une grève étroite, relayée, au niveau de l'eau, par des formations à *Sesbania* et des roselières.

Vers l'intérieur, la galerie s'interrompt brusquement pour faire place aux formations xériques, colonisatrices des cendrées, que nous avons décrites dans les premiers paragraphes.

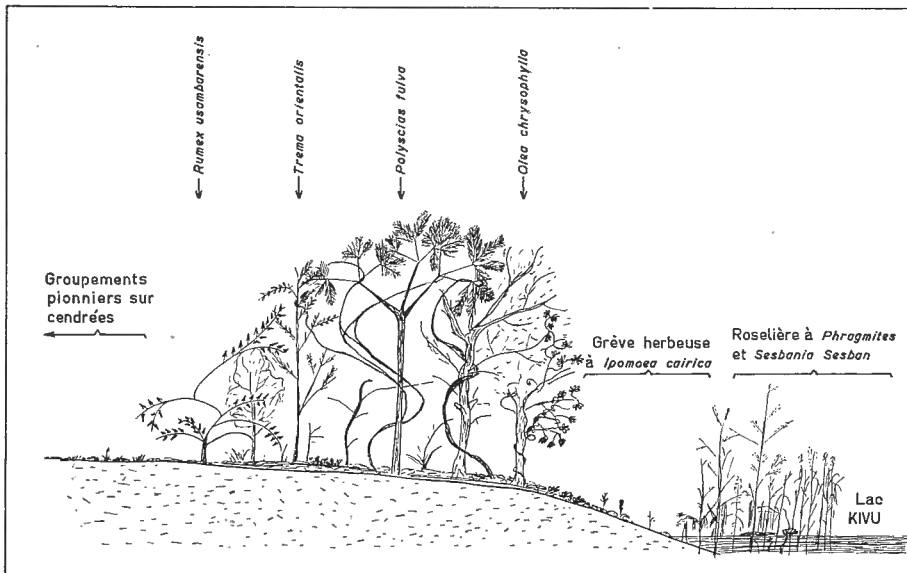


FIG. 12. — Croquis indiquant la zonation de la végétation sur les cendrées au bord du lac Kivu.

La bordure de végétation verdoyante, pour étroite qu'elle soit, contraste avec l'aspect général bien plus aride des dépôts de cendrées. L'influence de la rive lacustre, la permanence d'un plan d'eau, l'exposition aux brises humides sont les facteurs qui modifient complètement le milieu et permettent au substrat des potentialités bien différentes. Sous cet angle, il est donc fort intéressant que nous consacrons quelques lignes à cette végétation.

2. La figure 12 reproduit un schéma indiquant la zonation de la végétation au bord du lac Kivu.

(1) Les formations aquatiques et semi-aquatiques sont représentées par une nymphaaie, se développant par un plan d'eau peu profond, sur fond cendréux (*Nymphaea*, *Potamogeton pectinatus*) et des roselières à *Phragmites mauritanus-Scirpus subulatus* aboutissant à des fourrés à *Sesbania Sesban*.

(2) Une frange de quelques mètres, correspondant au battement et au déferlement des vagues, où apparaissent des dépôts calcaro-magnésiens, est

partiellement envahie par des cordons rampants d'*Ipomoea cairica*, généralement implanté en bordure de la frange boisée, et qui envoie d'ailleurs une partie de ses tiges volubiles dans les basses branches et jusque dans la cime des arbres.

Indigofera arrecta est fréquent sur ces grèves herbeuses où nous avons noté aussi *Tephrosia Vogelii* (espèce anthropochore, ichtyotoxique), *Orobanche minor*, *Hyptis pectinata*, *Centella asiatica*.

(3) La frange forestière proprement dite atteint de 3 à 6 m de hauteur, avec quelques arbres s'élevant jusqu'à 8 m.

La liste ci-après donne une idée de la composition de cette bordure boisée (relevé n° 61; 6-7 août 1937).

Strates arbustive et arborescente.

Hydro	<i>Sesbania Sesban</i> (bordure externe, vers le lac).
Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i> .
Zen	<i>Myrica salicifolia</i> .
Zen	<i>Polyscias fulva</i> .
Zen	<i>Maesa rufescens</i> .
Zen	<i>Trema orientalis</i> .

Lianes.

Zep	<i>Rumex usambarensis</i> (arbustes sarmenteux, à branches décombantes-arquées, atteignant jusqu'à 4 m de haut).
Zen	<i>Toddalia asiatica</i> .
Anemp	<i>Microglossa volubilis</i> .

Herbes grimpantes.

Z	<i>Ipomoea cairica</i> .
Zen	<i>Rubia cordifolia</i> .

Frutex.

Zep	<i>Rumex usambarensis</i> .
Zep	<i>Hyptis pectinata</i> .
Anemp	<i>Hibiscus diversifolius</i> .
Zen	<i>Rubus subspicatus</i> .
Zen	<i>Lantana Mearnsii</i> .
Anemp	<i>Pluchea ovalis</i> .
Anemp	<i>Vernonia Biafrae</i> .

Strate herbacée inférieure.

Zen	<i>Optismenus hirtellus</i> .
Ach	<i>Phayloopsis imbricata</i> .
Hydro (Z) ...	<i>Centella asiatica</i> .

Un trait physionomique assez curieux de cette étroite galerie forestière est qu'elle est protégée par un « manteau » externe, formé généralement de draperies d'*Ipomoea cairica*, parfois accrochées dans des *Sesbania*, qui pénètrent jusqu'en bordure du rideau forestier proprement dit, et par un « manteau » interne où *Rumex usambarensis* joue le premier rôle.

Ainsi, à travers une étroite zone de quelques mètres, passe-t-on d'un milieu mésohygrophile (frange de *Sesbania-Ipomoea*) à un milieu xérophile (frange de *Rumex*) selon un gradient abrupt.

3. Il est intéressant d'établir le « spectre de dissémination » de cet ensemble rivulaire en vue de dégager l'influence des facteurs de distribution sur la constitution de la galerie.

	%
Hydrochores	9,1
Zoochores	68,2
Dont :	
Endozoochores	41,0
Epizoochores	18,2
Anémochores	18,2
Autochores	4,5

Ce spectre met en évidence la prépondérance des espèces zoochores, et, tout particulièrement, des endozoochores. A l'exception de *Sesbania*, tous les arbres ou arbustes sont des endozoochores.

Les espèces hydrochores ne représentent qu'un lot assez faible de l'ensemble. Il est correct toutefois d'ajouter, pour une bonne interprétation des données, que beaucoup de fruits charnus peuvent être également disséminés par l'eau. Quelle que soit la portée de cette remarque, il est vraisemblable d'admettre que l'édification de cette frange forestière est avant tout l'œuvre des animaux qui fréquentent les rives du lac pour s'y abreuver.

§ 7. QUELQUES CARACTÉRISTIQUES DE LA FLORE ET DE LA COLONISATION VÉGÉTALE DES GENDRÉES VOLCANIQUES.

1. La flore des dépôts de cendres, 33 ans après l'éruption du Nahimbi. — Le nombre d'espèces végétales récoltées ou observées sur les dépôts de cendrées du Nahimbi, au cours de nos excursions, en août et en novembre 1937, s'établit comme suit :

Lichens ⁽¹⁾	7
Bryophytes	3
Ptérïdophytes	1
Spermatophytes	60
Monocotylées	9
Dicotylées	51

Le total des Spermatophytes et des Ptérïdophytes était donc, en 1937, de 61 espèces.

A titre de comparaison, nous pouvons nous référer à d'autres contrées tropicales où a été étudiée la recolonisation des cendrées volcaniques. Comme nous le soulignerons ultérieurement, l'occupation des lapilli ou des champs de lave se réalise selon des voies très différentes : ces deux types de substrats nouveaux réalisent des conditions édaphiques à peine comparables.

(¹) Un certain nombre de lichens ou Bryophytes, non déterminés, n'interviennent que partiellement dans les statistiques qui suivent.

A cet égard, l'éruption du Krakatau (1883) dans le détroit de la Sonde peut nous fournir un excellent point de comparaison, puisque la contrée fut entièrement recouverte par des couches de cendrées et qu'il ne se produisit aucune coulée de lave proprement dite. Trois Mémoires importants, parmi beaucoup d'autres ont été successivement consacrés à la flore et à la végétation de ce petit archipel volcanique (BACKER, 1929; ERNST, 1934; DOCTERS VAN LEEUWEN, 1936).

Nous ferons surtout appel aux données les plus récentes contenues dans le dernier Mémoire cité qui nous apporte aussi certaines informations biologiques complémentaires.

En 1908, 25 ans après l'éruption, la flore recensée du Krakatau (ensemble de l'archipel) comportait 115 espèces de Spermatophytes et Ptéridophytes. En 1920, soit 37 ans après le dépôt brutal des cendrées, ce nombre s'élevait à 184 espèces.

D'après la courbe dessinée en fonction des inventaires successifs de la flore du Krakatau, le nombre d'espèces, 33 ans après l'éruption, aurait été de l'ordre de 163, bien près du double, par conséquent, de la flore du Nahimbi au même âge.

Une autre comparaison nous est fournie par l'éruption du volcan Taal à Luçon, ayant formé un flot de cendrées dans un lac (1911); ici encore, aucune coulée de lave ne s'est produite. Trois ans après l'éruption, on recensait déjà 175 Ptéridophytes et Spermatophytes; six ans plus tard, 292 espèces étaient énumérées (voir : GATES, 1914; BROWN, MERILL et YATES, 1917).

Un nouvel exemple encore est celui de la Soufrière de Saint-Vincent, aux Antilles, où, 40 ans après l'éruption de 1902, sur les pentes inférieures de la montagne au moins, qui furent recouvertes de cendrées, la végétation forestière a déjà reconquis le terrain (BEARD, 1945).

On voit donc, par ces données, que même compte tenu des surfaces différentes, la recolonisation des cendrées du Nahimbi est nettement plus lente que dans les conditions édaphiques comparables en Indonésie, aux Philippines ou aux Antilles.

Il est clair que les conditions climatiques sont foncièrement différentes; à Krakatau règne un climat de mousson qui amène au sol une lame d'eau de l'ordre de 2.600 mm, avec 2 à 3 mois de saison relativement sèche, et entraîne une humidité atmosphérique très élevée. Aux Philippines, la pluviosité annuelle est de l'ordre de 2.450 mm, avec également 3 à 4 mois pluvieux. Aux Antilles la chute annuelle de pluie est supérieure à 2.000 mm sans réelle saison sèche.

Le taux des Ptéridophytes a varié comme suit à Krakatau :

	%
3 ans après l'éruption	34
14 ans après l'éruption	22
51 ans après l'éruption	19

Après 33 ans, ce taux des Ptéridophytes demeure insignifiant au Nahimbi : 1,6 %.

Les fougères ne jouent aucunement dans la recolonisation végétale le rôle important qui paraît avoir été le leur au Krakatau.

Aux îles Philippines, l'intervention des fougères paraît aussi avoir été beaucoup moins active : le taux n'était que de 5 % après 3 ans.

2. Origine « exogène » ou « endogène » de la nouvelle flore. — Nous touchons ici à ce que l'on a appelé le « problème du Krakatau » qui est au centre de nombreuses publications consacrées à ce sujet. Les thèses en présence sont les suivantes :

Pour les uns (TREUB, 1888 et d'autres), il ne fait aucun doute que la nouvelle flore soit entièrement nouvelle, en ce sens qu'elle n'a pu naître qu'au départ de diaspores venant de contrées éloignées, puisque toute la végétation a été entièrement détruite par des dépôts considérables de cendres brûlantes (origine exogène de la nouvelle flore).

A cette thèse, s'en oppose une autre (origine endogène) qui ne nie point un apport peut-être même considérable et majoritaire de germes venant de l'extérieur de l'île, mais qui admet, ou tout au moins ne rejette pas, la probabilité qu'un certain nombre de colonisateurs aient trouvé origine sur place : graines ou spores, organes de persistance, souches, etc. (BACKER, 1929). Ces éléments n'auraient pas été entièrement détruits par le dépôt des cendrées et certains, enfouis sous des couches plus ou moins épaisses, auraient été remis à jour par l'affouillement et l'érosion rapides du manteau meuble et peu résistant de lapilli.

Si nous résumons ici le « problème du Krakatau », ce n'est nullement que nous ayons l'intention de l'aborder. Notre propos ne va pas au-delà de souligner qu'il ne se pose pas en fait, au moins à la même échelle biologique, dans les champs de lave ou de cendrées volcaniques des Virunga.

L'intérêt de la question, à Krakatau, réside dans le fait qu'il s'agit d'un groupe d'îles très éloignées du continent (distance minimum : 20 km) et que, dans ces conditions, la recolonisation végétale peut être entièrement due à des transports de diaspores à longue distance. En réalité, c'est tout le problème de l'expansion des aires, du transport lointain des éléments de dissémination, de la colonisation des terres perdues dans les océans qui se pose, avec de nombreuses conclusions possibles en Phytogéographie génétique. L'intérêt de la controverse demeure évident, bien que depuis lors, de nombreuses investigations de diverses natures aient été réalisées et ont contribué à éclaircir le problème des transports éloignés d'éléments de dissémination ou de repeuplement. On consultera avec intérêt, à ce propos, le Mémoire de MILLOT, 1954.

Mais il est clair, qu'à ce point de vue, l'étude des divers et nombreux épanchements au Nord du lac Kivu ne peut nous apporter des enseignements de même nature. Coulées de lave de tous âges, épanchements ou accumulations de cendrées se mêlent et se recouvrent; un dépôt récent longe

un canton très anciennement colonisé. Les cendrées du Nahimbi, à leur débouché au lac Kivu, n'ont que 800 m de largeur. Les laves du Rumoka s'étalent sur 4,5 km seulement; encore sont-elles entrecoupées de zones plus anciennes, non recouvertes, portant toute leur végétation antérieure.

La recolonisation végétale n'y soulève, par conséquent, aucun problème de dissémination ou de transport, du même ordre, ni de portée aussi fondamentale qu'au Krakatau. Nous ne pouvons donc partager, à cet égard, les vues de ROBYNS (1932). DOCTERS VAN LEEUWEN (1936) a déjà relevé l'inopportunité de la comparaison, sous ce point de vue, de la colonisation végétale du Krakatau et des laves du Rumoka.

Il est cependant un aspect, à la vérité essentiel, à la base même du problème du Krakatau, qui pourrait faire l'objet d'observations précises et relativement aisées dans les champs de lave des Virunga. C'est la question de savoir dans quelle mesure, diaspores, organes de persistance divers, souches d'arbres, etc., peuvent survivre selon les formes variées d'épanchements et de dépôts volcaniques. Nous n'avons pas poursuivi d'observations précises à cet égard, et les circonstances n'étaient pas aussi favorables à l'époque qu'elles le sont maintenant, depuis que, au cours des deux dernières décennies, des éruptions nombreuses ont été enregistrées, bien suivies et dont les produits ont été délimités sur le terrain.

Nous avons eu néanmoins le sentiment, à de nombreuses reprises, que la survivance de beaucoup de plantes était parfaitement possible. Même dans des épanchements de lave, on observe parfois de vieilles souches calcinées qui rejettent. Il suffit du moindre monticule souvent pour diviser la coulée; certes, les plantes juchées sur cette éminence sont grillées, mais les souches persistent et reverdissent peu de temps après.

3. Analyse phytogéographique de la flore du Nahimbi. L'analyse phytogéographique de la florule des cendrées du Nahimbi fournit les résultats suivants (Tabl. LX) :

Le lot le plus important est constitué par des espèces assez ubiquistes au point de vue chorologique, largement distribuées. Les espèces soudano-zambéziennes représentent un tiers de l'ensemble seulement. Notre florule est donc assez faiblement individualisée. Encore convient-il de souligner que les espèces proprement orientales, c'est-à-dire limitées au Domaine, ne représentent que 15 % de l'ensemble. Le groupe le plus important des espèces de liaison et étrangères est constitué par les espèces soudano-zambéziennes et guinéennes (15,6 % de l'ensemble). Parmi celles-ci, on dénombre trois orophytes africains (*Digitaria minutiflora*, *Myrica salicifolia* et *Polyscias fulva*) qui ne se retrouvent que dans les zones montagnardes de la Région guinéenne. Quatre de ces espèces de liaison sont pionnières des recrûs forestiers en général (*Vernonia amygdalina*, *Maesa rufescens*, *Crassocephalum multicorymbosum* et *Lantana Mearnsii*), deux sont des nitrophytes souvent anthropochores (*Tephrosia Vogelii* et *Indigofera arrecta*);

TABLEAU LX.
Éléments et groupes phytogéographiques dans la florule du Nahimbi.

Groupes phytogéographiques	Nombre d'espèces	% de l'ensemble de la florule
Espèces à large distribution	28	43,7
Cosmopolites	(2)	—
Pantropicales	(10)	—
Paléotropicales	(9)	—
Plurirégionales africaines	(7)	—
Espèces soudano-zambéziennes	22	34,4
Omni-soudano-zambéziennes	(6)	—
Tridomaniales	(2)	—
Bidomaniales	(4)	—
Orientales et espèces limitées au Secteur	(10)	(15,6)
Espèces de liaison et étrangères	14	21,9
Espèces de liaison :		
Soudano-zambéziennes et guinéennes	(10)	(15,6)
Soudano-zambéziennes et afro-australe	(1)	—
Espèces étrangères :		
Subguinéennes	(2)	—
Subafro-australe	(1)	—

une espèce enfin appartient au cortège normal des plantes des sous-bois forestiers, souvent dans les forêts secondaires en Région guinéenne (*Phayloopsis imbricata*).

Dans l'ensemble, et en appliquant les critères que nous avons développés dans la première partie de ce Mémoire, nous concluons que notre florule est peu naturelle, assez hétérogène, mal individualisée et médiocrement originale. Ce sont évidemment là des caractères normaux pour une flore essentiellement pionnière d'espaces vacants largement ouverts à tous les immigrants. Les traits phytogéographiques sont ici largement effacés et estompés par les caractères écologiques nécessairement spécialisés de l'ensemble floristique.

4. Analyse écologique de la florule du Nahimbi.

(1) Les formes biologiques. — Le spectre biologique de notre florule se présente comme suit (% de la florule) :

Phanérophytes	31,0
Chaméphytes	45,1
Dont :						
Ch. sous-ligneux	31,0
Hémicryptophytes	1,4
Géophytes	4,2
Thérophytes	18,3

D'après DOCTERS VAN LEEUWEN (1936), le spectre biologique de la nouvelle flore du Krakatau a évolué de la manière suivante :

	Ph	Ch	H	G	Th
3 ans après l'éruption	59 %	7 %	20 %	7 %	7 %
14 ans après l'éruption	70 %	6 %	14 %	6 %	4 %
23 ans après l'éruption	78 %	6 %	8 %	3 %	5 %
51 ans après l'éruption	65 %	6 %	12 %	2 %	15 %

Nous dégageons sous ce rapport également des différences très nettes avec la végétation des cendrées du Nahimbi.

Le rôle des phanérophytes est d'emblée fort important au Krakatau; plus de 30 ans après l'éruption, il est encore beaucoup moins marqué au Nahimbi. Le rôle essentiel est tenu, dans notre dition; par les chaméphytes, et, parmi ceux-ci, ce sont les sous-ligneux qui arrivent, de loin, en première ligne.

Le taux des hémicryptophytes est insignifiant au Nahimbi, tandis qu'il est fort appréciable à Krakatau. Par contre, les thérophytes jouent un rôle très significatif dans la colonisation des cendrées des Virunga.

Ces divergences soulignent essentiellement la dissemblance foncière des conditions climatiques sous lesquelles s'effectue, de part et d'autre, la reconquête du terrain par la végétation. Tout s'explique, très classiquement, du fait que la recolonisation se réalise dans notre dition dans un milieu nettement aride, et sous un climat fort humide au Krakatau.

Nous saisissons donc l'intérêt de la comparaison entre Nahimbi et Krakatau, où l'on peut suivre l'évolution d'un même phénomène de colonisation végétale, mais dans des conditions climatiques radicalement opposées.

(2) Les groupes écologiques. — La répartition des groupes écologiques est la suivante :

Xérophytes, en général 37 espèces, soit 54 % de l'ensemble.

dont :

Xérophytes s.s.	10 espèces.
Mésoxérophytes	19 espèces.
Sclérophytes	8 espèces.
Mésophytes	17 espèces, soit 25,0 % de l'ensemble.
Mésohygrophytes et Hygrophytes.	3 espèces, soit 4,5 % de l'ensemble.
Pélo-hélophytes	3 espèces, soit 4,5 % de l'ensemble.
Nitrophytes	8 espèces, soit 12,0 % de l'ensemble.

Cette analyse met en évidence le caractère xérique fondamental qui affecte l'ensemble de notre flore et confirme les traits dégagés déjà par l'examen des formes biologiques.

Les mésophytes, hygrophytes et pélo-hélophytes caractérisent uniquement des situations particulières (zones abritées, dépressions, bord du lac) ou des stades d'évolution végétale assez avancés déjà.

L'importance relative des nitrophytes, dans notre florule, souligne, à la fois, l'influence climatique assez favorable à ce genre de plantes et l'intervention des animaux en tant qu'agents de dissémination, beaucoup de plantes zoochores s'accommodant parfaitement aussi de la croissance en des sites enrichis par les déjections où la minéralisation de ces déchets est intense.

(3) Appétence lumineuse. — Notre florule se partage, au point de vue des besoins lumineux de ses éléments constitutifs, de la manière suivante :

	%
Héliophytes	75
Hémihéliophytes	22
Hémisciaphytes	3

Cette répartition correspond à une flore colonisatrice d'espaces ouverts et ensoleillés où les espèces à besoin lumineux atténué ne trouvent guère encore à s'installer.

(4) Adaptation à la dissémination. — La répartition des types se présente comme suit :

	%
Hydrochores (y compris les ombrohydrochores) ...	12,1
Anémochores	37,9
Dont :	
Anémochores planeurs	33,3
Zoochores	42,4
Dont :	
Endozoochores	28,8
Autochores	7,6

Ce spectre indique donc la prépondérance de la dissémination probable par les animaux et par le vent.

DOCTERS VAN LEEUWEN, dans le Mémoire déjà cité, fournit également quelques données sur l'évolution du spectre de dissémination de la florule du Krakatau (voir ci-après).

4. Analyse écologique de la florule du Nahimbi.

(1) Les formes biologiques. — Le spectre biologique de notre florule se présente comme suit (% de la florule) :

Phanérophytes	31,0
Chaméphytes	45,1
Dont :						
Ch. sous-ligneux	31,0
Hémicryptophytes	1,4
Géophytes	4,2
Thérophytes	18,3

D'après DOCTERS VAN LEEUWEN (1936), le spectre biologique de la nouvelle flore du Krakatau a évolué de la manière suivante :

	Ph	Ch	H	G	Th
3 ans après l'éruption	59 %	7 %	20 %	7 %	7 %
14 ans après l'éruption	70 %	6 %	14 %	6 %	4 %
23 ans après l'éruption	78 %	6 %	8 %	3 %	5 %
51 ans après l'éruption	65 %	6 %	12 %	2 %	15 %

Nous dégageons sous ce rapport également des différences très nettes avec la végétation des cendrées du Nahimbi.

Le rôle des phanérophytes est d'emblée fort important au Krakatau; plus de 30 ans après l'éruption, il est encore beaucoup moins marqué au Nahimbi. Le rôle essentiel est tenu, dans notre dition; par les chaméphytes, et, parmi ceux-ci, ce sont les sous-ligneux qui arrivent, de loin, en première ligne.

Le taux des hémicryptophytes est insignifiant au Nahimbi, tandis qu'il est fort appréciable à Krakatau. Par contre, les thérophytes jouent un rôle très significatif dans la colonisation des cendrées des Virunga.

Ces divergences soulignent essentiellement la dissemblance foncière des conditions climatiques sous lesquelles s'effectue, de part et d'autre, la reconquête du terrain par la végétation. Tout s'explique, très classiquement, du fait que la recolonisation se réalise dans notre dition dans un milieu nettement aride, et sous un climat fort humide au Krakatau.

Nous saisissons donc l'intérêt de la comparaison entre Nahimbi et Krakatau, où l'on peut suivre l'évolution d'un même phénomène de colonisation végétale, mais dans des conditions climatiques radicalement opposées.

(2) Les groupes écologiques. — La répartition des groupes écologiques est la suivante :

Xérophytes, en général 37 espèces, soit 54 % de l'ensemble.

dont :

Xérophytes s.s.	10 espèces.
Mésoxérophytes	19 espèces.
Sclérophytes	8 espèces.
Mésophytes	17 espèces, soit 25,0 % de l'ensemble.
Mésohygrophytes et Hygrophytes.	3 espèces, soit 4,5 % de l'ensemble.
Pélo-hélophytes	3 espèces, soit 4,5 % de l'ensemble.
Nitrophytes	8 espèces, soit 12,0 % de l'ensemble.

Cette analyse met en évidence le caractère xérique fondamental qui affecte l'ensemble de notre flore et confirme les traits dégagés déjà par l'examen des formes biologiques.

Les mésophytes, hygrophytes et pélo-hélophytes caractérisent uniquement des situations particulières (zones abritées, dépressions, bord du lac) ou des stades d'évolution végétale assez avancés déjà.

L'importance relative des nitrophytes, dans notre florule, souligne, à la fois, l'influence climatique assez favorable à ce genre de plantes et l'intervention des animaux en tant qu'agents de dissémination, beaucoup de plantes zoochores s'accommodant parfaitement aussi de la croissance en des sites enrichis par les déjections où la minéralisation de ces déchets est intense.

(3) Appétence lumineuse. — Notre florule se partage, au point de vue des besoins lumineux de ses éléments constitutifs, de la manière suivante :

	%
Héliophytes	75
Hémihéliophytes	22
Hémisciaphytes	3

Cette répartition correspond à une flore colonisatrice d'espaces ouverts et ensoleillés où les espèces à besoin lumineux atténué ne trouvent guère encore à s'installer.

(4) Adaptation à la dissémination. — La répartition des types se présente comme suit :

	%
Hydrochores (y compris les ombrohydrochores) ...	12,1
Anémochores	37,9
Dont :	
Anémochores planeurs	33,3
Zoochores	42,4
Dont :	
Endozoochores	28,8
Autochores	7,6

Ce spectre indique donc la prépondérance de la dissémination probable par les animaux et par le vent.

DOCTERS VAN LEEUWEN, dans le Mémoire déjà cité, fournit également quelques données sur l'évolution du spectre de dissémination de la florule du Krakatau (voir ci-après).

	% de l'ensemble de la flore			
	Anémochores	Thalassochores	Zoochores	Anthropochores
3 ans après l'éruption ...	62	38	—	—
14 ans après l'éruption ...	44	47	9	—
25 ans après l'éruption ...	29	52	23	—
31 ans après l'éruption ...	35	37	19	9
51 ans après l'éruption ...	42	28	25	5

Ces spectres de dissémination montrent encore des différences très sensibles avec celui que nous avons établi ci-dessus pour la florule du Nahimbi.

Une première divergence, d'abord, et qui souligne l'irréductibilité des « problèmes du Krakatau et des Virunga ». Dans l'île de Krakatau, il faut attendre 14 ans pour que se manifeste nettement une action, médiocre encore, des animaux dans le phénomène de recolonisation végétale. Et cela se conçoit puisque la faune locale elle-même fut détruite ou chassée et que seuls des animaux venus de fort loin pouvaient exercer une influence sur la dispersion des diaspores.

Dans les champs de lave du Kivu, au contraire, la plupart des grands animaux et en tout cas ceux qui sont les plus actifs au point de vue qui nous intéresse, trouvent des lieux de refuge et peuvent très précocement parcourir à nouveau les espaces vacants. On comprend dès lors qu'au Nahimbi, dès le début de la colonisation végétale, apparaissent en grand nombre des plantes zoochores et que ce mode de dissémination intéresse, au total, une part importante de sa flore.

On saisit, en même temps, combien il est erroné de comparer le « problème » du Krakatau à la recolonisation végétale des épanchements volcaniques des Virunga.

Une seconde différence réside dans l'importance de l'Océan, comme mode de transport des éléments de recolonisation végétale à Krakatau, et cela se conçoit aisément.

La médiocrité de l'intervention des hydrochores dans la florule du Nahimbi, nonobstant la proximité du lac Kivu, est à souligner mais ne saurait étonner. Encore convient-il de rappeler que la plupart de nos hydrochores sont en fait transportés à courte distance seulement par les eaux pluviales et que, fondamentalement, leur arrivée sur place est le fait d'autres agents de dissémination.

5. La succession végétale. — L'enchaînement des groupements végétaux reconnus sur les dépôts de cendrées du Nahimbi est facile à suivre

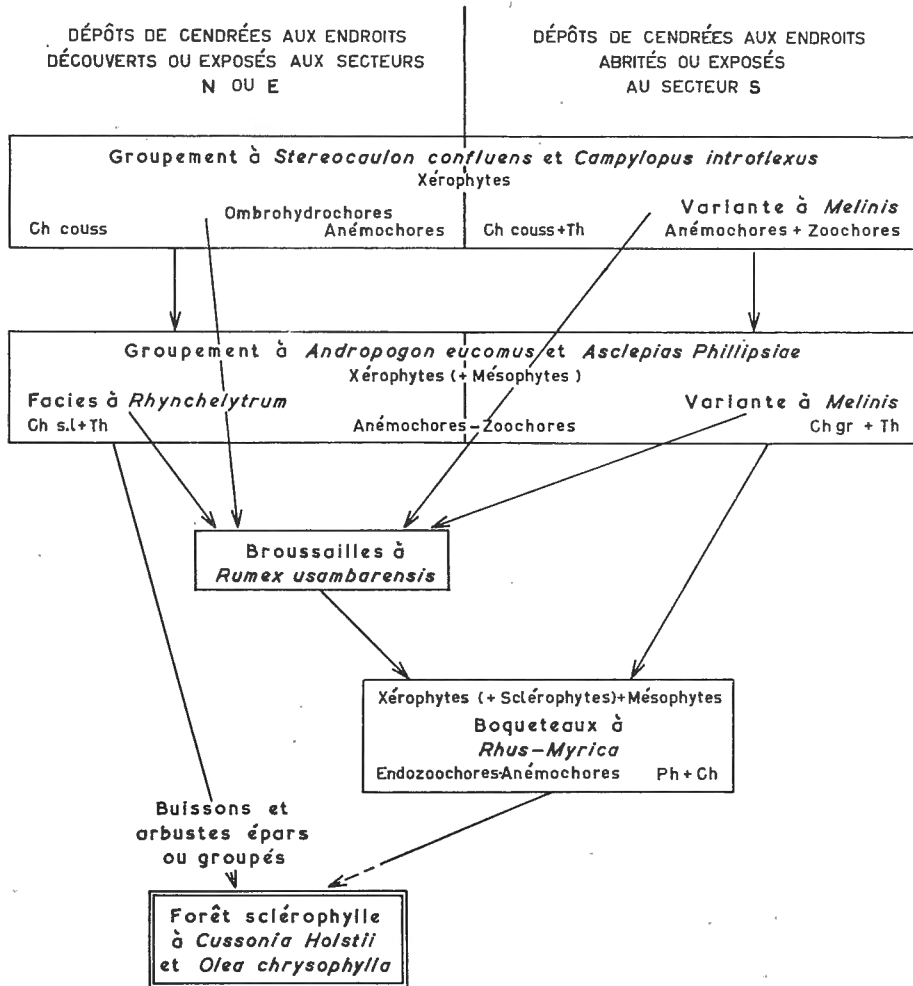


FIG. 13. — Succession végétale sur les dépôts de cendrées du Nahimbi.

et à établir. Nos données descriptives antérieures le font implicitement prévoir.

La figure 13 présente un schéma indiquant les principales lignes de cette succession végétale.

En gros, cette évolution suit deux voies parallèles, selon qu'elle se déclenche dans les endroits abrités, dépressions ou pieds de dunes ou encore sur les pentes faibles à l'exposition la plus humide du secteur sud, d'une part, ou selon qu'elle débute sur les versants les plus arides des amas de cendrées ou dans les endroits découverts. Il semble bien que les bosquets à *Rhus-Myrica* ne s'établissent que dans les sites relativement abrités; ailleurs, les buissons ou arbustes demeurent épars ou sont à peine groupés; il ne s'agit pas encore de boqueteaux.

Les « broussailles » à *Rumex* peuvent prendre naissance en toutes situations et déclencher une sorte de colonisation ou de succession latérale.

Nulle part encore, sur les cendrées du Nahimbi, la « forêt » sclérophylle à *Cussonia Holstii* et *Olea chrysophylla* n'est encore établie. Le sens de cette succession est cependant très clair et l'étude de ce groupement, que nous effectuerons ultérieurement, notamment sur des dépôts de cendrées plus âgés, le démontrera à suffisance. La « galerie forestière » au bord du lac Kivu se rapporte déjà, en quelque sorte, à ce type forestier.

L'évolution biologique et écologique de la végétation se résume comme suit :

Dans les endroits les plus exposés, la végétation initiale comporte surtout des chaméphytes en coussinet, elle est essentiellement xérophile et formée d'ombrohydrochores et d'anémochores. Les chaméphytes sous-ligneux s'introduisent ensuite de même que les thérophytes; aux xérophytes initiaux se joignent des mésophytes; les modes de dissémination prépondérants sont l'anémochorie et la zoochorie. Puis apparaissent les phanérophytes, surtout sclérophytes.

Dans les sites abrités dès le début, aux chaméphytes en coussinet s'ajoutent des thérophytes; la végétation est également très xérophile et les modes de dissémination prépondérants sont l'anémochorie et la zoochorie. Dans une étape ultérieure, ce sont les chaméphytes graminéens qui, avec les thérophytes, dominent la végétation toujours xérophile, mais avec un nombre appréciable de mésophytes déjà. L'anémochorie et la zoochorie deviennent prépondérantes. Un stade ultérieur voit s'accroître les phanérophytes et chaméphytes. Les premiers sont en grand nombre des sclérophytes; l'atténuation de la rigueur du milieu permet à de nombreux mésophytes de s'introduire. L'anémochorie reste prédominante mais la zoochorie est encore importante.

Il nous reste à porter un jugement final sur cette évolution du couvert végétal et sur la colonisation des cendrées 33 ans après leur dépôt.

Dans l'ensemble, la végétation est encore maigre et la flore pauvre; sous l'effet d'une érosion active, le dynamisme végétal connaît de nombreux aléas.

Il est clair que ces dépôts de lapilli sous le climat qui règne immédiatement au Nord du lac Kivu constituent un substrat très lent à se coloniser. Les conditions du milieu dressent un obstacle fort sévère à l'épanouissement du couvert végétal.

Nous reviendrons plus utilement sur cette conclusion, lorsque nous aurons exposé d'autres données encore sur l'évolution des dépôts volcaniques dans la région des Virunga.

CHAPITRE II.

**LA VÉGÉTATION DES ÉPANCHEMENTS VOLCANIQUES DU RUMOKA
(Kateruzi) (1912).****§ 1. LES ÉPANCHEMENTS VOLCANIQUES DU RUMOKA.**

Entre 1912 et 1938, les volcans actifs des Virunga ont connu une période d'accalmie relative. Pendant longtemps, les coulées du Rumoka de 1912 ont fait figure du « cas témoin », le plus intéressant à suivre au point de vue de la recolonisation végétale.

ROBYNS (1932) a consacré à ce sujet un Mémoire auquel nous nous référons à diverses reprises.

Le Rumoka forme un de ces nombreux appareils volcaniques accessoires qui parsèment la « Plaine de lave » dans le secteur occidental des Virunga. Il s'élève à 1.660 m d'altitude environ et domine donc de 200 m le niveau du lac Kivu dont il est distant, en ligne droite, d'environ 5,5 km.

La coulée du Rumoka suit une direction générale N-S et englobe, sans les recouvrir, plusieurs collines constituées d'un substrat volcanique relativement meuble et beaucoup plus ancien que l'on peut notamment reconnaître à Nzuru où il forme des falaises en bordure du lac. La coulée du Rumoka a très largement empiété sur les eaux du Kivu et a rétréci davantage encore la passe de Nzuru.

Les collines de Kitwaru et de Mihonga partagent en quelque sorte la coulée en deux parties qui, très approximativement, comprennent, au Sud, surtout des laves lisses, peu bouleversées, comportant de nombreuses dalles à peine fissurées (Pl. IV, fig. 1) et au Nord, des accumulations de blocs de lave fort chaotiques (Pl. IV, fig. 2).

Le Rumoka lui-même forme une butte très surbaissée, le cratère double dessinant une sorte de huit; il est formé de gros blocs de lave et surtout de scories et de cendrées (Pl. V, fig. 1).

Des dépôts de cendrées grossières apparaissent aussi, çà et là, en nappes très peu étendues, colmatant généralement des dépressions entre les blocs de lave, surtout dans la partie septentrionale de la zone des épandements.

De nouvelles éruptions se sont produites depuis notre étude de ces champs de lave, qui les ont partiellement recouverts de coulées plus fraîches.

**§ 2. LA VÉGÉTATION COLONISATRICE DES SCORIES ET CENDRÉES
DU RUMOKA.**

1. Le cône du Rumoka est formé d'une accumulation d'énormes blocs de laves recouverts en grande partie de puissantes couches de scories et cendrées grossières. Le ruissellement et l'érosion découpent la colline, formant des ravins qui se creusent sans cesse, provoquant des éboulements et remaniant le modelé du terrain (Pl. V, fig. 1).

Les pentes des ravins, sujettes à un affouillement actif et à un entraînement constant des particules les plus meubles, constituent un substrat fort peu favorable à la colonisation végétale. Paradoxalement, ce sont les crêtes et dos d'âne, entre les dépressions latérales des ravins, qui portent une végétation pionnière relativement évoluée.

Ce sont, en effet, les zones où les remaniements de la surface sont les moins fréquents, surtout que, en général, les dépôts meubles de scories se trouvent plus ou moins retenus par des blocs de lave solidement ancrés.

Au pied du volcan se rencontrent quelques plages de cendrées un peu déclives ou presque horizontales, formant généralement des « combes » entre les blocs solides.

Le matériau déposé sur les flancs du Rumoka et à proximité du cône d'épanchement est très mêlé : cendrées fines et poussières, scories et fragments de lave. Il s'agit d'un substrat beaucoup plus grossier, dans l'ensemble, que les dépôts du Nahimbi étudiés précédemment. Aussi, le vent agit-il médiocrement sur ces terrains, même sur les amas du piedmont, et il ne se forme aucun système « dunaire » comme pour les épanchements de 1904.

2. Le Tableau LXI réunit 8 relevés effectués au pied et sur les versants du Rumoka.

Depuis la forme de végétation la plus simple, à recouvrement très faible, observée sur les fortes pentes et les pelouses très ouvertes reconnues dans les zones planes de piedmont, la transition est continue.

Il est cependant aisé de reconnaître un groupement initial, fort rudimentaire auquel nous rattachons les 4 premiers relevés, et un groupement plus évolué, tendant vers une pelouse fermée, auquel nous rapportons les 4 derniers relevés. Le relevé 28 est nettement intermédiaire : le recouvrement est déjà important mais la composition floristique demeure élémentaire.

Nous étudierons successivement ces deux communautés végétales, si manifestement liées en une même succession que le bouleversement continu de la surface du terrain déclenche aisément à chaque nouvelle étape.

3. Le groupement pionnier des scories et cendrées grossières à *Stereocaulon confluens* et *Rhynchelytrum repens* (Tabl. LXI, relevés 25 à 28).

(1) L'aspect optimum du groupement, rarement réalisé vu les vicissitudes qu'il subit, est celui d'une minuscule et roide pelouse de lichens grisâtres, parsemée de touffes de gramens ou herbes plus élevées. *Campylopus introflexus* n'est pas toujours présent et ne joue jamais un rôle important, ce qui différencie bien physionomiquement notre groupement de la « pelouse » à *Stereocaulon-Campylopus* étudiée sur les dépôts du Nahimbi.

Cette différence physionomique très frappante est liée au trait écologique le plus significativement différentiel. Notre mousse, en effet, est essentiellement un stabilisateur des substrats fins. Son comportement implique

qu'elle puisse ancrer ses nombreux rhizoïdes, assez profondément entre des particules peu volumineuses, ce qui n'est pas souvent le cas sur les dépôts grossiers du Rumoka. Les *Stereocaulon* et lichens associés, au contraire, sont fixés fort superficiellement, sur les particules elles-mêmes ou à la surface rugueuse des éclats de lave.

Bien que nos relevés soient peu nombreux, on se rendra compte de l'influence de l'exposition, tout comme au Nahimbi. Les formes les plus évoluées de notre groupement se rencontrent, en effet, à l'exposition sud, la plus humide parce que directement soumise à l'influence de la brise du lac Kivu. C'est dans ces conditions que, sur les pentes au moins, la succession paraît être la plus rapide. On s'en convaincra en consultant aussi la deuxième partie du tableau relatif à la pelouse à *Andropogon* et *Rhynchelytrum*.

(2) Nous reviendrons plus loin sur les caractères synécologiques de notre groupement, en comparant les diverses formes de végétation initiales rencontrées sur les substrats de cendrées et scories. Nous nous bornerons, pour le moment, à envisager quelques particularités d'ordre général.

a) Le spectre géographique se présente comme suit :

Espèces à large distribution	...	5, soit 50 % de l'ensemble spécifique.
Espèces soudano-zambéziennes	.	5, soit 50 % de l'ensemble spécifique.

Ce spectre est fort semblable à celui que nous avons dégagé pour le groupement à *Stereocaulon-Campylopus* des cendrées du Nahimbi.

b) Le spectre biologique brut est le suivant :

Chaméphytes	7 espèces, soit 63,6 % de l'ensemble spécifique.
Thérophytes	2 espèces, soit 18,2 % de l'ensemble spécifique.
Hémicryptophytes	1 espèce, soit 9,1 % de l'ensemble spécifique.
Géophyte	1 espèce, soit 9,1 % de l'ensemble spécifique.

Quant au spectre biologique pondéré, il s'établit comme suit :

Chaméphytes	93,6 % de l'ensemble spécifique,
dont :		
Ch. en coussinet	(78,2 %).	
Thérophytes	4,6 % de l'ensemble spécifique.
Hémicryptophytes	0,9 % de l'ensemble spécifique.
Géophytes	0,9 % de l'ensemble spécifique.

Ici encore, nous retrouvons des caractères biologiques pratiquement identiques à ceux du groupement à *Stereocaulon-Campylopus*.

c) Au point de vue de l'appétence lumineuse des constituants du groupement à *Stereocaulon-Rhynchelytrum*, on obtient les valeurs suivantes :

		%
Héliophytes	80
Hémihéliophytes	20

TABLEAU
Végétation colonisatrice des scories

Numéro des relevés					
Pente (%)					
Exposition					
Recouvrement (%)					
Surface (m ²)					
Paléo	Hél	Xéro	Ch couss	Hydrom (Anemp)	<i>Stereocaulon confluens</i>
O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Zep	<i>Rumex usambarensis</i>
Pluri	Hél	Més-xéro	Ch gr (Th)	Anemp	<i>Rhynchelytrum repens</i>
O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Senecio chlorocephalus</i>
Eth-O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Asclepias Phillipsiae</i>
Ss-O-Z	Hél	Xéro	Ch succ	Hydrom	<i>Cyanotis lanata</i>
Cosm	Hél	Més-xéro	Ch couss	Hydrom (Anemp)	<i>Campylopus introflexus</i>
Paléo	H-hél	Méso	G	Anemp	<i>Pteris vittata</i> v. <i>lapidicola</i>
Sz	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Bulbostylis lanifera</i>
Pluri	Hél	Xéro	H cesp	Anemp	<i>Andropogon eucomus</i>
O	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia karaguensis</i>
Paléo	Hél	Méso	Ch r	Anemp	<i>Phymatodes Scolopendrium</i>
Paléo	Hél	Xéro	Ch sl	Z ?	<i>Micromeria biflora</i>
Pluri	H-hél	Méso	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>
O-Z	Hél	Scléro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum longiramum</i>
Sect	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Coleus platostomoides</i>
Sz-G	Hél	Scléro	Ph	Zen	<i>Myrica salicifolia</i>
Pluri	Hél	Méso	Ph	Zen	<i>Trema orientalis</i>
Sz-G	Hél	Més-xéro	Th	Zep	<i>Digitaria minutiflora</i>
Pluri	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum fruticosum</i>
O	Hél	Més-xéro	H r	Anemp	<i>Lactuca kenyaensis</i>
O	Hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Conyza Newii</i>
Sect	Hél	Més-xéro	Ph	Zen	<i>Rubus subspicatus</i>
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Triumfetta rhomboidea</i>
Paléo	Hél	Nitro	H cesp	Z ?	<i>Cyperus cyperoides</i>
Pant	Hél	Xéro	Th	Hydrom	<i>Fimbristylis exilis</i>
Sz-G	Hél	Nitro	Th	Anemp	<i>Crassocephalum bumbense</i>
Sz-G	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zen	<i>Lantana Mearnsii</i>
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Bidens pilosa</i>
—	—	—	—	—	<i>Clerodendrum</i> sp.

LXI.

et cendrées grossières du Rumoka.

26	27	25	28	29	73	24	71
30	40	5	45	30	5	—	—
N-W	W	N-W	S-W	S-W	S	—	—
5	5	5	60	20	40	30	60
4	4	4	4	4	20	4 (100)	40
1.1	1.1	1.1	4.4	2.1	2.3	2.1	2.2
+.PI	+.PI	+.PI	+.PI	+.PI	1.2	+.PI	1.2
+.2	+.2	+.2	+.PI	+.2	2.2	+.2	3.3
+.1	+.1	+.1	+.1	.	1.1	+.1	+.1
.	+.1	+.1	+.PI	.	1.1	+.1	1.1
.	+.1	+.1	.	1.1	.	+.1	2.2
.	.	+.2	.	1.1 ^o	2.3	.	.
.	+.1	1.2
+.1	2.1	2.2
.	.	.	+.2	(+.2)	1.2	+.2	1.2
.	+.1	(+.1)	+.1
.	+.2	(+.1)	+.2
.	+.1	+.1
.	+.2	+.1	.
.	(+.1)	+.1
.	(+.1)	1.1
.	(+.PI)	+.PI
.	.	.	.	+.PI	+.1	.	.
.	+.1
.	+.1
.	+.1
.	+.1	.	.
.	+.3
.	+.1
.	+.2
.	1.2
.	+.1	.	.
.	+.1	.	.
.	(+.1)	.
.	(+.1)	.

LÉGENDE DU TABLEAU LXI.

- Relevé 29 : Cratère adventif du Rumoka, sous le sommet; les pentes sont à peu près dépourvues de végétation mais des groupements colonisateurs apparaissent sur les crêtes, entre les ravines; 1.650 m d'altitude; 6-8 août 1937.
- Relevé 73 : Entre la route et le Rumoka; 1.550 m d'altitude; cendrées grossières entre des blocs de lave; 27 novembre 1937.
- Relevé 71 : Entre Kitwaru et le Rumoka, 1.550-1.600 m d'altitude; plages de cendrées grossières fixées par de gros blocs de lave; 7 août 1937.
- Relevés 25 et 26 : Flanc inférieur du Rumoka, 1.600 m d'altitude; scories grossières avec fragments de lave de 5-10 cm de diamètre; 6-8 août 1937.
- Relevés 27 et 28 : A mi-pente du Rumoka, arête en dos d'âne, 1.600-1.650 m d'altitude; cendrées grisâtres mêlées d'éléments grossiers de lave; 6-8 août 1937.
- Relevé 24 : Entre la route et le Rumoka, au pied du volcan, 1.550 m d'altitude; gravier de cendrées grisâtres avec des éléments fins, poussiéreux, reposant sur une couche d'au moins 60 cm de lave compacte; humidité à 60 cm de profondeur; 6-8 août 1937.

d) Le spectre écologique se présente comme suit :

Xérophytes au sens large ...	9 espèces, soit 90 % de l'ensemble.
Xérophytes s.s. : 6 espèces;	
Mésoxérophytes : 3 espèces.	
Mésophyte	1 espèce, soit 10 % de l'ensemble.

Les xérophytes dominent donc très largement; aucun nitrophyte proprement dit n'apparaît à ce stade d'évolution du tapis végétal.

e) Le spectre de dissémination, enfin, s'établit de la manière suivante :

Anémochores	58,3 % de l'ensemble.
Ombrohydrochores .	33,3 % de l'ensemble.
Zoochores	8,3 % de l'ensemble.

Un trait éthologique propre de notre groupement apparaît ici : l'importance plus grande qu'au Nahimbi de l'anémochorie corrélative à l'effacement de la zoochorie. L'ombrohydrochorie est appréciable et sensiblement du même ordre que dans la « pelouse » à *Stereocaulon-Campylopus*.

Isolé au milieu de champs de lave d'âges divers, formant un promontoire d'accès peu aisé et inhospitalier, parsemé de fumerolles et entouré d'émanations durant de nombreuses années après l'éruption, il est clair que le Rumoka n'a rien pour attirer les animaux. Les cendrées du Nahimbi, au contraire, enclavées dans des zones plus largement fréquentées et plus hospitalières, se trouvent en somme sur des itinéraires de passage des animaux ou de survol des oiseaux.

4. La pelouse à graminées sur les cendrées et scories du Rumoka (Tabl. LXI, relevés 24, 21, 71 et 73).

(1) La composition floristique de cette pelouse montre, à quelques nuances près, que nous avons affaire au même type de végétation que décrit déjà

sous le nom de groupement à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipsiae*. Ainsi, cette communauté végétale revêt-elle une portée assez générale en tant que colonisatrice des cendrées et épanchements volcaniques meubles. Notre groupement correspond même, de fort près, à la variante à *Rhynchelytrum repens* illustrée par les relevés 53 et 52 du Tableau LIV.

Les différences floristiques qui apparaissent sont les suivantes : présence de quelques espèces, notamment *Melinis minutiflora* sur les dépôts du Nahimbi, qui ne figurent pas dans nos relevés du Rumoka. Nous avons vu que cette graminée tend d'ailleurs à prédominer dans les fonds abrités où s'accumulent les éléments fins du substrat. D'un autre côté, nous observons, au Rumoka, diverses fougères qui manquent au Nahimbi; ce sont surtout des espèces saxicoles et chasmophiles qui se développent dans les interstices où s'accumule un peu de matière organique.

En somme, ces quelques différences floristiques soulignent, les unes et les autres, la diversité de la texture du substrat de part et d'autre et mettent en évidence la nature d'éboulis des dépôts du Rumoka.

Pour fixer les idées, nous dirons donc que la pelouse à graminées qui tend à recouvrir les flancs et la base du Rumoka correspond au groupement à *Andropogon eucomus* et *Asclepias Phillipsiae*, variante typique et la plus sèche à *Rhynchelytrum repens*, faciès des substrats les plus grossiers à *Phymatodes Scolopendrium*.

Dans l'ensemble, et à l'exception du relevé 71 qui correspond déjà à un stade de maturité relative, nos divers inventaires se rapportent à des formes encore initiales et assez fragmentaires de ce groupement.

(2) Nous mettrons succinctement en évidence quelques caractères de notre tapis végétal, déduits des relevés effectués sur le Rumoka, en les comparant aux données acquises pour la même variante à *Rhynchelytrum* sur les cendrées du Nahimbi.

a) Le spectre géographique s'établit comme suit :

Espèces à large distribution :

14, soit 48,3 % de l'ensemble.

Cosmopolite	1
Pantropicales	3
Paléotropicales	5
Plurirégionales	5

Espèces soudano-zambéziennes :

11, soit 37,9 % de l'ensemble.

Omni-soudano-zambézienne	1
Tridomaniale	1
Bidomaniales	2
Orientales	7

dont deux présumées endémiques dans le Secteur.

Espèces de liaison :

4, toutes soudano-zambéziennes et guinéennes, soit 13,8 % de l'ensemble.

Ce spectre géographique est assez semblable, dans l'ensemble, à celui que nous avons mis en évidence pour le même type de végétation sur les cendrées du Nahimbi. On remarquera toutefois, que l'élément-base soudano-zambézien est un peu moins bien représenté, et ceci, au profit des espèces à large distribution. La nature certainement plus ingrate du milieu, liée essentiellement aux caractères du substrat, s'oppose sans doute à l'arrivée de nombre d'espèces à distribution limitée au profit de chasmophytes et lithophytes assez nettement ubiquistes au point de vue chorologique.

b) Le spectre biologique brut, de son côté, apparaît comme suit :

	%
Chaméphytes	48,3
Dont :	
Ch. sous-ligneux	23,1
Hémicryptophytes	10,3
Géophytes	6,9
Thérophytes	24,2
Phanérophytes	10,3

Ce spectre biologique, fort analogue dans ses grands traits à celui que nous avons établi pour la variante à *Rhynchelytrum* du groupement des cendrées du Nahimbi, montre néanmoins un taux plus élevé d'hémicryptophytes (10,3 contre 2,5 %). Est-ce déjà un effet de l'altitude ?

Les phanérophytes sont moins nombreux, ce qui se comprend aisément vu l'âge moindre des dépôts et les conditions difficiles de la succession végétale, constamment entravée par de nouveaux éboulis.

Le spectre biologique pondéré fournit les valeurs suivantes :

	%
Chaméphytes	77,3
Ch. sous-ligneux	11,2
Ch. en coussinet	40,6
Ch. graminéens	17,4
Hémicryptophytes	3,9
Géophytes	2,0
Thérophytes	15,4
Phanérophytes	1,4

Ce spectre confirme les indications et tendances dégagées ci-avant; il montre, en même temps, une moindre maturité du groupement, puisque les chaméphytes en coussinet pionniers constituent encore le lot prépondérant de cette catégorie.

c) Notre pelouse comporte 89 % d'héliophytes et 11 % d'hémihéliophytes, c'est-à-dire la même proportion que définie précédemment sur les cendrées du Nahimbi.

d) Le spectre écologique se calcule comme suit :

Xérophytes au sens large	20 espèces, soit 69,0 % de l'ensemble.
Xérophytes s.s. : 10 espèces.	
Mésoxérophytes : 8 espèces.	
Sclérophytes : 2 espèces.	
Mésophytes	5 espèces, soit 17,1 % de l'ensemble.
Nitrophytes	4 espèces, soit 13,9 % de l'ensemble.

Il est très sensiblement semblable à celui que nous avons déjà établi antérieurement :

f) Enfin, le spectre de dissémination se présente de la manière suivante :

Anémochores	15 espèces, soit 48,4 % de l'ensemble.
Zoochore	10 espèces, soit 32,3 % de l'ensemble.
Ombrohydrochore	6 espèces, soit 19,3 % de l'ensemble.

Nous retrouvons ici un caractère déjà mis en évidence lors de l'étude du groupement initial des scories du Rumoka, à savoir une proportion moindre des zoochore. Celle-ci est de 40,5 % d'après les placettes homologues des dépôts de cendrées du Nahimbi. Par contre, les anémochore sont relativement plus nombreux.

5. La végétation pionnière aux alentours des fumerolles et sur les dépôts de sublimés. — Vers le sommet du Rumoka, à 1.600 m d'altitude et plus haut, apparaît, par plages, une végétation formant un tapis discontinu sur les dépôts de sublimés. Cette végétation est surtout resserrée dans des crevasses entre des blocs de lave formant le cône de déjection. Nulle part, le recouvrement n'est important.

Le fonds de la végétation est formé de bryophytes :

Br. n° 7025 se développant en plaques vert pâle, ou en tapis discontinu;

Br. n° 7026, en coussinets vert brunâtre. A ces bryophytes se joignent quelques nitrophytes manifestes, comme *Oldenlandia corymbosa* et *Solanum nigrum*, tout à fait localisés dans ces stations particulières dans la zone des champs de lave récents.

§ 3. LA VÉGÉTATION PIONNIÈRE DES REPLIS, INTERSTICES ET GREVASSES COMBLÉS DE CENDRÉES DANS LES CHAMPS DE LAVE DU RUMOKA.

1. Le groupement à *Cyanotis lanata* et *Sporobolus festivus* (Tabl. LXII).

(1) Des cendrées et éléments fins divers, emportés par le vent, s'accumulent dans les replis, interstices, crevasses des blocs ou dalles de laves.

Les coulées de roche dure, mais dont la surface forme des plis ou des rides, retiennent souvent de minces couches de lapilli.

Aux fragments de lave se mêlent des poussières et débris organiques divers amenés par le vent ou le ruissellement le long des parois des blocs ou à la surface des dalles, dans les sillons des coulées, etc.

Beaucoup de ces interstices finissent donc par être comblés et présentent une surface horizontale de cendrées. Ce sont donc des « micro-stations » où se réalise un substrat de lapilli mêlé d'éléments divers.

Une végétation pionnière très caractéristique s'installe dans ces conditions, lorsqu'il s'agit de crevasses ou d'interstices superficiels.

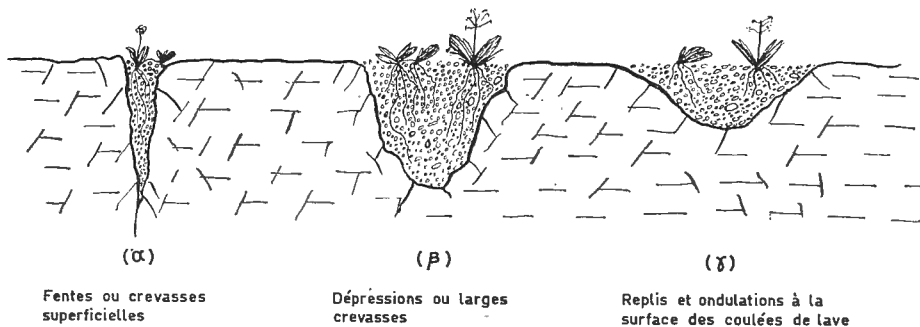


FIG. 14. — Biotopes divers des groupements colonisateurs des crevasses et replis des laves comblés de cendrées.

Les fissures et crevasses profondes reçoivent également des apports divers qui tendent progressivement à les combler, mais normalement, il ne se forme pas d'emblée une surface continue de cendrées et de débris à l'air libre. Ces fentes sont surtout le domaine des végétaux chasmophiles dont nous parlerons plus loin. Les caractéristiques essentielles du milieu dont nous allons examiner la colonisation végétale sont donc : minceur du substrat formé en majeure partie de cendrées le plus souvent mêlées à des débris organiques, nature superficielle aussi des crevasses et replis formés dans un socle imperméable ou peu perméable qui n'assure dès lors qu'un drainage insuffisant.

Lors des pluies, le « sol » est « noyé ». Par contre, lors des périodes sèches l'aridité est excessive. Nous avons donc affaire à un substrat soumis alternativement à des périodes d'humectation très accusée et de sécheresse très marquée. Pendant l'engorgement d'eau, l'aération du socle meuble devient déficiente. Ce sont là des conditions fort particulières et très sévères imposées aux végétaux qui parviennent à s'imposer dans ces conditions.

La figure 14 indique les diverses configurations superficielles de la lave dans lesquelles nous avons observé ce phénomène d'accumulation de couches très minces de cendrées.

Les végétaux qui parviennent à prendre pied dans ce substrat, finissent par réaliser de minuscules pelouses qui tranchent d'ailleurs vivement sur

TABLEAU LXII.
Végétation pionnière des cendrées dans les crevasses, interstices et rides
des blocs de lave (Rumoka).
(Groupement à *Cyanotis lanata* et *Sporobolus festivus*.)

Numéro des relevés	21	20	19	23	69	63
Recouvrement (%)	90	70	70	90	85	40-50
Surface des relevés (dm ²)	42	20	8	25	100	40
	0	0	+	+	+	+
Sz-O-Z	Hél	Ch succ	Hydrom	Hydrom	4.4	3.3	2.2	4.5	4.5	3.4
Cosm	Hél	Ch couss	Hydrom (Anemp)	Hydrom (Anemp)	1.2	2.2	+	+	1.2	+
Sz	Hél	Th	Hydrom	Hydrom	2.2	1.2	1.2	.	2.2	2.2
Paléo	Hél	Ch couss	Hydrom (Anemp)	Hydrom (Anemp)	.	+	+	1.1	1.1	+
Sect	Hél	Th	Hydrom	Hydrom	.	1.1	+	+	+	+
Sz	Hél	Th	Hydrom	Hydrom	.	.	+	+	1.1	+
Eth.-O-Z	Hél	H r	Z ?	Z ?	.	.	3 2	.	1.1	+
Paléo	Hél	Ch sl	Z ?	Z ?	1.1	+
O	H-hél	Ch sl	Zep	Zep	1.1	+
—	—	—	—	—
O	Hél	H r	Anemp	Anemp	+	+
Sz-G	Hél	Th	Zep	Zep	+	.
Paléo	H-hél	G	Anemp	Anemp	1.2	.
Pluri	H-hél	Ch succ	Anemp	Anemp	+	.
Pluri	Hél	Th	Zen	Zen	1.2	.
O	H-hél	Th	—	—	(+ .1)
Eth.-O	Hél	Ch sl	Anemp	Anemp	+
					+
					+

LÉGENDE DU TABLEAU LXII.

- Relevé 21 : Large ondulation dans une coulée de lave, recouverte d'un tapis superficiel de cendres, poussières et débris.
- Relevé 22 : Rides dans un épanchement de lave « cordée », lisse, de 2-3 cm de profondeur seulement et de 2-5 cm de largeur; substrat de cendres.
- Relevé 20 : Petite crevasse dominée par un bloc de lave exposé à l'Est et remplie de cendrées et déchets organiques.
- Relevé 19 : Petite crevasse dans la lave, partiellement comblée de scories et détritiques divers dont des déjections animales.
- Relevé 23 : Lave ondulée, larges replis de 20 cm et de 5 cm de profondeur, remplis de cendrées et débris organiques.
- Relevé 69 : Rides et crevasses remplis de scories et détritiques organiques.
- Relevé 63 : vers le lac Kivu près de Nzuru.
- Tous les relevés ont été pris entre le 6 et le 8 août 1937.
- Relevés 21, 22, 20, 19 et 23 : plaine de Kitwaru.
- Relevé 63 : vers le lac Kivu près de Nzuru.
- Relevé 69 : entre Kitwaru et le Rumoka.
- O = Rides et dépressions contenant une couche de dépôts très superficielle.
- + = Rides et crevasses relativement profondes et mieux fournies en matières organiques.

la coloration foncée de la lave par une couleur pourpre violacée due à la présence et généralement la dominance d'une petite Commélinacée à feuilles purpurines : *Cyanotis lanata*.

(2) La « pelouse » à *Cyanotis lanata* et *Sporobolus festivus* (Tabl. LXII) présente donc de très fortes affinités synécologiques avec l'ensemble des groupements des sols alternativement mouilleux et secs que nous avons groupés dans l'Ordre des *Sporoboletalia festivi* (LEBRUN, 1947). De fait, plusieurs éléments, comme *Cyanotis*, *Sporobolus*, *Coleus platostomoides*, *Digitaria minutiflora*, apparaissent également dans diverses associations déjà décrites de l'Ordre des *Sporoboletalia*.

Les sept relevés qui font l'objet de notre Tableau LXII ont été classés, autant qu'il était possible de le faire, selon la profondeur croissante du substrat. Ce classement fait apparaître, en même temps qu'un enrichissement progressif du groupement, une variante propre aux sols relativement les plus profonds, où *Coleus platostomoides* et *Bulbostylis lanifera*, signalent, par leur présence, un meilleur drainage. En même temps, la teneur en matières organiques augmente et se traduit par la présence d'espèces humicoles, comme *Polystachya fusiformis*, ou nitrophiles, comme *Celosia trigyna*. Sur les couches relativement les plus profondes, apparaissent des espèces edificatrices de groupements plus stables, comme *Asclepias Phillipsiae*.

(3) Nous procéderons d'abord à l'analyse des caractères synchorologiques et synécologiques de notre groupement à *Cyanotis lanata* et *Sporobolus festivus*.

a) Le spectre géographique s'établit comme suit :

Espèces à large distribution 6, soit 37,5 % de l'ensemble,

dont :

Cosmopolite 1

Paléotropicales 3

Plurirégionales 2

Espèces soudano-zambéziennes en général. 9, soit 56,2 % de l'ensemble,

dont :

Omni-soudano-zambéziennes ... 2

Tridomaniales 2

Bidomaniale 1

Oriëntales 4

Espèce de liaison soudano-zambézienne-guinéenne ... 1, soit 6,2 % de l'ensemble.

On soulignera là représentation relativement élevée des espèces soudano-zambéziennes.

b) Le spectre biologique brut fournit les données suivantes :

Chaméphytes 7 espèces, soit 43,8 % de l'ensemble;

dont :

Ch. succulents 2 espèces;

Ch. en coussinet 2 espèces;

Ch. sous-ligneux 3 espèces.

Thérophytes 6 espèces, soit 37,5 % de l'ensemble.

Hémicryptophytes 2 espèces, soit 12,5 % de l'ensemble.

Géophyte 1 espèce, soit 6,2 % de l'ensemble.

La proportion des thérophytes est particulièrement appréciable, ce qui est un caractère déjà reconnu aux communautés végétales de l'Ordre des *Sporobolalia festivi*. Aucun phanérophyste n'apparaît, ce qui souligne bien les conditions difficiles du milieu, mal préparé à recevoir, même à l'état d'évolution optimum, des végétaux de cette nature.

La pondération de ce spectre biologique aboutit aux valeurs ci-après :

Chaméphytes	73,6
Dont :						
Ch. succulents	63,8
Ch. en coussinet	9,1
Thérophytes	25,0
Hémicryptophytes	1,1
Géophytes	0,2

Ce spectre pondéré indique que notre « micro-pelouse » est essentiellement une communauté de chaméphytes formant le fonds permanent de la végétation, et de thérophytes temporaires. Ceux-ci sont d'ailleurs des éphémorophytes de très petite taille, quelques centimètres seulement, capables de parcourir tout un cycle végétatif en quelques semaines, en profitant des intervalles entre les grandes pluies et les périodes de sécheresse qui, les unes et les autres, arrêtent vraisemblablement toute activité végétative.

Les chaméphytes sont essentiellement du type succulent représentés surtout par *Cyanotis lanata* qui constitue le fondement de la communauté.

c) Comme on pouvait s'y attendre, les commensaux du groupement à *Cyanotis* et *Sporobolus* sont exclusivement des héliophytes : 75 % d'héliophytes stricts et 25 % d'hémihéliophytes.

d) Le spectre écologique, à son tour, s'établit comme suit :

Xérophytes au sens large 13 espèces, soit 76,5 % de l'ensemble,
dont :

	Xérophytes s.s.	7 espèces;
	Mésoxérophytes	6 espèces.
Mésophytes	2 espèces, soit 11,7 % de l'ensemble.
Nitrophytes	2 espèces, soit 11,7 % de l'ensemble.

e) Le spectre de dissémination fournit l'éventail ci-après :

Anémochores	6 espèces, soit 35,3 % de l'ensemble.
Ombrohydrochores	6 espèces, soit 35,3 % de l'ensemble.
Zoochores	5 espèces, soit 29,4 % de l'ensemble.

Ombrohydrochores et anémochores groupent une très large majorité des espèces.

2. Comparaison entre les divers types de végétation initiale sur cendrées ou scories (Tabl. LXIII).

(1) Le moment nous paraît opportun de procéder maintenant à une comparaison entre les divers types de végétation initiale sur cendrées ou scories, rencontrés jusqu'à présent.

Nous en tirerons ainsi quelques caractères synthétiques de nos groupements et des précisions sur l'écologie des principaux constituants.

Le Tableau LXIII résume les caractères essentiels de nos trois communautés pionnières.

En ce qui concerne leur composition floristique, nous nous en sommes tenu à l'ensemble qui nous paraît le plus représentatif. Des nuances floristiques assez significatives ressortent; des espèces différentielles se dégagent.

Il est clair que les deux premiers groupements sont beaucoup plus affins. Le caractère édaphique de l'absence de drainage entraînant une réelle submersion du substrat lors des pluies un peu prolongées, suivie souvent d'un assèchement qui peut être très accusé, constitue un facteur limite.

Stereocaulon confluens et les autres lichens qui lui sont associés ne s'accommodent qu'assez mal de cette immersion. Notre lichen ne prend donc jamais une grande importance dans la formation à *Cyanotis lanata* et *Sporobolus festivus* et manifeste même souvent, dans ces conditions, une vitalité assez médiocre.

Dans une certaine mesure, *Rumex usambarensis* y traduit un comportement assez analogue.

Campylopus introflexus caractérise nettement les substrats à éléments relativement fins; il est le plus abondant sur les « sols » les plus mobiles.

L'approfondissement des interstices comblés correspond à la présence et à l'expansion d'espèces comme *Bulbostylis lanifera* et *Coleus platostomoides*. *Senecio chlorocephalus* et *Rumex usambarensis* montrent un comportement assez semblable.

L'aridité occasionnelle et très marquée du substrat, alternant avec de brèves périodes végétatives et des interruptions dues au manque d'aération du sol, est décelée par l'abondance de *Cyanotis lanata* (que l'on retrouve fréquemment aussi dans les dépressions occasionnellement engorgées dans la zone des dunes du Nahimbi) et la présence temporaire de *Sporobolus festivus*.

Enfin, l'accumulation de matières organiques ou la formation de poches d'humus brut se traduit par l'installation de diverses fougères humicoles, exceptionnellement par la présence d'orchidées du type épiphyte (*Polystachya*).

(2) Au point de vue chorologique, c'est le groupement à *Cyanotis-Sporobolus* qui nous paraît le plus original; le lot des espèces soudano-zambéziennes y atteint 56 % de l'ensemble floristique. Le groupe des espèces à large distribution n'y représente qu'un peu plus du tiers de l'ensemble. Les deux autres communautés sont nettement plus ubiquistes.

Les formations à *Stereocaulon-Campylopus* et *Stereocaulon-Rhynchelytrum* voient leur végétation de « fonds » formée essentiellement de chaméphytes en coussinet (*Stereocaulon* et *Campylopus*). Par contre, la « pelouse » à *Cyanotis-Sporobolus* montre la dominance physionomique du type chaméphyte succulent avec une proportion importante de thérophytes (caractère de l'Ordre des *Sporoboletalia festivi*).

La représentation des xérophytes, au sens large, est la moindre dans la communauté à *Cyanotis-Sporobolus* nonobstant les conditions apparemment très difficiles où elle s'établit. Il apparaît là une apparente contradiction. En fait, il ne faut pas perdre de vue, qu'en dehors du « squelette » permanent et bien adapté, une bonne partie des éléments végétaux n'y montrent qu'un développement temporaire dans des conditions d'humectation favorable du substrat. C'est ce qui justifie le taux relativement élevé de mésophytes, de nitrophytes et d'humicoles.

Enfin, caractère déjà mis en évidence, la proportion d'espèces zoochores est très significativement la moindre pour le groupement à *Stereocaulon-Rhynchelytrum* qui occupe des sites où l'intervention des animaux est manifestement peu active. Corrélativement, le lot des espèces anémochores y est le plus élevé. Les ombrohydrochores sont abondants dans les trois ensembles floristiques et soulignent l'efficacité du ruissellement pour le transport et la propagation des diaspores à courte distance.

TABLEAU LXIII.

Caractéristiques des trois groupements pionniers des cendrées (Nahimbi et Rumoka).

Groupements	(1) <i>Stereocaulon confluens</i> et <i>Campylopus introflexus</i>	(2) <i>Stereocaulon confluens</i> et <i>Rhynchelytrum repens</i>	(3) <i>Cyanotis lanata</i> et <i>Sporobolus festivus</i>
Caractéristiques édaphiques	Drainage très actif Substrat profond Teneur en matières organiques médiocre Substrat très mobile Substrat relativement fin	Drainage actif Substrat généralement profond Teneur en matières organiques médiocre Substrat assez mobile Substrat très grossier	Drainage pratiquement nul Substrat superficiel Teneur en matières organiques relativement plus élevée Substrat relativement bien fixé Substrat relativement plus fin
Composition floristique (Ensemble spécifique normal — Coefficients de présence et d'abondance- dominance moyens) :			
<i>Stereocaulon confluens</i>	V ³	V ²	V ¹
<i>Rumex usambarensis</i>	V ⁺	V ⁺	I ⁺
<i>Asclepias Phillipsiae</i>	I ⁺	IV ⁺	I ⁺
<i>Cyanotis lanata</i>	IV ¹	III ⁺	V ⁴
<i>Campylopus introflexus</i>	V ³	II ⁺	V ¹
<i>Bulbostylis lanifera</i>	V ¹	II ⁺	III ¹
<i>Senecio chlorocephalus</i>	III ⁺	V ⁺	.
<i>Pteris vittata</i>	II ⁺	I ⁺
<i>Coleus platostomoides</i>	IV ⁺	.	IV ⁺
<i>Rhynchelytrum repens</i>	V ⁺	.
<i>Andropogon eucomus</i>	II ⁺	.
<i>Anthospermum lanceolatum</i>	II ⁺	.	.
<i>Hyptis pectinata</i>	I ⁺	.	.
<i>Helichrysum fruticosum</i>	I ⁺	.	.

Groupements	(1) <i>Stereocaulon confluens</i> et <i>Campylopus introflexus</i>	(2) <i>Stereocaulon confluens</i> et <i>Rhynchelytrum repens</i>	(3) <i>Cyanotis lanata</i> et <i>Sporobolus festivus</i>
<i>Sporobolus festivus</i>	V ²
<i>Digitaria scalarum</i>	II ⁺
<i>Micromeria biflora</i>	II ⁺
Spectre chorologique :			
Espèces Sz	45 %	50 %	56 %
Espèces de liaison	10 %	.	6 %
Espèces à large distribution . . .	45 %	50 %	38 %
Spectre biologique pondéré (groupes représentant plus de 25 % de l'ensemble)	Ch couss	Ch couss	Ch couss + Th
Groupes écologiques :			
Xérophytes s.l.	81 %	90 %	77 %
Mésophytes	7,5 %	10 %	12 %
Nitrophytes	11,5 %	.	11 %
Humicoles	3,6 %	4 %	12,5 %
Spectre de dissémination :			
Anémochores	32,6 %	58,3 %	35,3 %
Ombrohydrochores	33,2 %	33,3 %	35,3 %
Zoochores	32,6 %	8,3 %	29,4 %

§ 4. LA VÉGÉTATION DES GREVASSES, INTERSTICES, ÉBOULIS
ET EFFONDREMENTS DES CHAMPS DE LAVE DU RUMOKA.

Nous abordons ici l'étude de la végétation la plus « spectaculaire » des champs de lave récents, sur laquelle le regard s'arrête lorsque l'on désire juger de l'état d'avancement de la recolonisation végétale.

1. La végétation des fentes et fissures dans les dalles de lave ou dans les coulées de laves lisses. — Les épanchements de lave, dont le refroidissement s'est effectué le plus lentement et qui ont donné lieu à des dalles ou coulées du type « pahoehoe » dont la surface est ridée ou ondulée, sont les plus fréquents dans la zone méridionale des dépôts de l'éruption de 1912. Leur aspect est relativement moins chaotique qu'au Nord de la route. D'une manière générale d'ailleurs, le taux d'occupation de la végétation, apparemment au moins, est nettement moindre vers le Sud, en direction de la rive du lac Kivu.

Les dalles de lave ou les portions disloquées des coulées lisses sont parfois traversées de part en part par des fissures ou fentes étroites, fréquemment rectilignes.

Ces étroites crevasses sont souvent occupées par une végétation qui forme de minces traînées, frappantes par leur rectitude.

La composition de ce couvert chasmophytique par excellence, et relativement pauvre, apparaît comme suit :

Relevé n° 65; Nzuru, 7 août 1937.

<i>Phymatodes Scolopendrium</i>	Ab.
<i>Pellaea calomelanos</i>	Ab.
<i>Nephrolepis undulata</i>	Ab.
<i>Arthropteris orientalis</i>	Fréq.
<i>Pteris vittata</i> , v. <i>lapidicola</i>	Fréq.
<i>Pellaea leucomelas</i> .	
Ptéridophyte n° 6981.	
<i>Micromeria biflora</i> .	

Comme on le voit, cette liste est formée presque exclusivement de fougères. Leurs rhizomes pénètrent dans les fissures profondes qu'ils élargissent, tandis que les fentes se combinent de débris divers entraînés par ruissellement le long des dalles ou des blocs.

Aussi, nos plantes pionnières sont-elles essentiellement des géophytes; même *Phymatodes Scolopendrium*, dont les longs rhizomes rampants couvrent généralement le support, se comporte en partie comme tel. Les tiges des fougères, ou la souche de *Micromeria*, développent un puissant et profond système racinaire.

Comme on peut s'en rendre compte immédiatement, ces types végétaux sont pratiquement tous des anémochores à diaspores légères. C'est donc le vent qui apparaît comme l'agent essentiel de la dissémination des espèces initiales des fissures et fentes étroites dans les dalles et coulées de lave lisse.

2. Végétation des crevasses, interstices et éboulis dans les champs de lave chaotique (Tabl. LXIV).

(1) Le tableau LXIV réunit les deux listes que nous avons dressées, l'une au Sud, l'autre au Nord de Kitwaru.

Le nombre d'espèces inventoriées de part et d'autre est sensiblement le même; néanmoins, la densité de la végétation paraît plus forte, au Nord, entre Kitwaru et le Rumoka où l'aspect chaotique, bouleversé, des blocs de lave, correspondant à plusieurs coulées superposées, est très manifeste. On comparera, à cet égard, les deux photos (Pl. V, fig. 1 et 2) prises respectivement entre le lac et Kitwaru, et au Nord de cette colline.

Nous avons réparti les éléments de cette végétation entre divers groupes qui sont à la fois physiologiques et écologiques.

(2) La liste des espèces humicoles et collectrices d'humus comprend, outre une partie des chasmophytes déjà cités: *Asplenium aethiopicum*, *Nephrolepis biserrata*, *Arthropteris orientalis*.

Les rhizomes d'*Arthropteris* et de *Nephrolepis undulata* ne courent pas seulement, comme dans les fissures, plus ou moins profondément à l'intérieur de la crevasse, enchâssés de part et d'autre entre les parois, mais tapissent aussi les bords des fentes ou interstices suffisamment larges.

Les fougères en rosette retiennent une masse de débris organiques entre les broches de rachis foliaires desséchés. On y trouve non seulement des débris végétaux, mais encore des déjections animales et même des cendrées de dimensions variées amenées par le vent et incluses dans les déchets divers.

L'efficacité des végétaux de ce groupe, au point de vue de la colonisation, est particulièrement apparente et porte non seulement sur la collecte de matériaux détritiques et le comblement progressif des crevasses et interstices, mais encore sur l'approfondissement des fissures et l'éclatement ou la désagrégation des blocs de lave. Sur les parois explorées par des rhizomes, le doigt détache aisément une pellicule de la roche altérée. Le remplissage des interstices procède donc aussi par voie d'altération sur place de la lave sous l'effet surtout des végétaux et de leurs produits.

La majorité des plantes humicoles sont *sui generis* ou se comportent comme des géophytes. Ce sont des mésophytes ou des mésoxérophytes (contrairement aux « purs » chasmophytes, comme la plupart des *Pellaea* par exemple, qui sont essentiellement des xérophytes). La « micro-atmosphère » humide qui s'établit dans les crevasses permet aisément à des végétaux de ce genre de s'établir et de prospérer. Tous les constituants sont des anémochores.

(3) La synusie lichéno-muscinale est très mal représentée. Elle ne joue, en fait, aucun rôle actif ou important dans la colonisation des crevasses. Outre quelques lichens indéterminés, elle ne comporte que des pelotes distantes de *Campylopus introflexus* ou de *Tortella Therioti* qui s'installent à la surface, ou quasi à la surface des interstices prati-

TABLEAU LXIV.

Florule des crevasses, interstices et éboulis des champs de lave chaotique du Rumoka (Kateruzi).

Numéro des relevés						64	68
Espèces humicoles et collectrices d'humus :							
Pluri	H-hél	Méso	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	×	CC
Paléo	H-hél	Méso	G	Anemp	<i>Pteris vittata</i> (incl. v. <i>lapidicola</i>)	×	C
Pant	H-scia	Méso	H cesp	Anemp	<i>Asplenium aethiopicum</i>	×	×
Paléo	Hél	Méso	Ch r	Anemp	<i>Phymatodes Scolopendrium</i>	×	CC
Pant	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Nephrolepis undulata</i>	×	.
Pant	H-hél	Méso	H cesp	Anemp	<i>Nephrolepis biserrata</i>	×
Cosm	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Pteridium aquilinum</i> v. <i>lanuginosum</i>	×
Ss-O	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Pellaea Schweinfurthii</i>	×
Plantes herbacées basses ou de taille médiocre (5-60 cm) :							
O	Hél	Més-xéro	Hr	Anemp	<i>Lactuca kenyaensis</i>	×	×
O	Hél	Nitro	Hr	—	<i>Celsia brevipedicellata</i>	×	×
Pluri	Hél	Més-xéro	Ch gr	Anemp	<i>Rhynchelytrum repens</i>	×	×
Paléo	Hél	Xéro	G	Anemp	<i>Pellaea calomelanos</i>	×	×
Pluri	Hél	Xéro	H cesp	Anemp	<i>Andropogon eucomus</i>	×	×
Sz	Hél	Xéro	Th	Z ? (Hydrom)	<i>Bulbostylis lanifera</i>	×	×
Sect	Hél	Xéro	Th	Hydrom (Z ?)	<i>Coleus platostomoides</i>	×	.
Sz-G	Hél	Xéro	H cesp	Z ?	<i>Cyperus dubius</i> v. <i>coloratus</i>	×	.
Eth-O	H-hél	Méso	H cesp	Z ?	<i>Cyperus Richardi</i> v. <i>oliganthus</i>	×	.
O	H-hél	Xéro	Th	—	<i>Plectranthus auriculatus</i>	×	.
Paléo	Hél	Nitro	Hr	Zep	<i>Cynoglossum lanceolatum</i>	×	.

Pluri	Hél	Méso (Nitro)	Th	—	<i>Alectra senegalensis</i>	×	.
Cosm	Hél	Nitro	Th	Zen	<i>Solanum lycopersicum</i>	×	.
Sz-Malg	Hél	Xéro	G	Anemp	<i>Pellaea leucomelas</i>	×
Sz-Aa	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum setosum</i>	×
Ss-O-Z	Hél	Xéro	Ch succ	Hydrom	<i>Cyanotis lanata</i>	×
Sz	Hél	Més-xéro	Th	Z ? (Hydrom)	<i>Sporobolus festivus</i>	×	.
Frutex et hautes herbes (80-150 cm) :							
O	H-hél	Més-xéro	Ph f (Ch sl)	Zep	<i>Rumex usambarensis</i>	×	CC
Sz-G	Hél	Xéro	Ch succ	Anem	<i>Kalanchoe crenata</i>	×	×
Pant	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Hyptis pectinata</i>	×	×
O	Hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Laggera appendiculata</i>	×	×
Sz-G	Hél	Méso	Ch sl	Zen	<i>Ficus Vallis-Choudae</i>	×	×
Eth-O	H-hél	Méso	Ch sl (Ph f)	Anemp ?	<i>Pentas Schimperiana</i>	×	CC
Eth-O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Asclepias Phillipsiae</i>	×	×
Paléo	Hél	Xéro	Ch sl	Z ?	<i>Micromeria biflora</i>	×	×
Sect	H-hél	Xéro	Ch sl	Z ?	<i>Plectranthus janthinotryx</i>	×	.
Aral	Hél	Nitro	Ch sl (Ph f)	Zen-Anem	<i>Withania somnifera</i>	×	.
O	Hél	Méso	Ph f (Ch sl)	Zen	<i>Clerodendrum myricoides</i> v. <i>niansianum</i>	×	.
Eth-O	H-hél	Méso	Ph f	Zen	<i>Solanum adoense</i>	×	.
O	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia karaguensis</i>	×
Pluri	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum fruticosum</i>	×
O-Z	Hél	Scléro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum longiramum</i>	×
O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Senecio chlorocephalus</i>	×
Sect	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum helvolum</i>	×
Sz-G	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zen	<i>Lantana Mearnsii</i>	×
Herbes humifuses ou à tiges étalées sur le sol :							
Pant	H-hél	Nitro	Ch sl	Zep	<i>Achyranthes aspera</i> v. <i>argentea</i>	×	×
Sz	H-hél	Scléro	Ch sl	Zen	<i>Cissampelos mucronata</i>	×	.
G	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anem	<i>Adenia lobata</i>	×	.

Numéro des relevés					64	68	
Sz-G	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Zen	<i>Cissus petiolata</i>	×	.
Eth-O-Z	Hél	Nitro (Méso)	Hr	Z ?	<i>Digitaria scalarum</i>	×	.
Paléo	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Rubia cordifolia</i>	×	.
Sz-Malg	Hél	Xéro	Ch succ	Anemp	<i>Sarcostemma viminalis</i>	×	.
Paléo	Hél	Més-xéro	G ?	Ach	<i>Dolichos axillaris</i> v. <i>glaber</i>	×
Sz	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Clematis hirsuta</i>	×
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium adscendens</i> v. <i>robustum</i>	×
Arbustes (1-4 m) :							
Sz-Aa	Hél	Scéro	Ph l	Zen	<i>Ficus ingens</i>	×	×
Sz-G	Hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Ficus Vallis-Choudae</i>	×	×
Sz	Hél	Scéro	Ph l	Anemp	<i>Hymenodictyon floribundum</i>	×	×
Sz-G	Hél	Méso	Ph l	Anemp	<i>Vernonia amygdalina</i>	×	×
Sz-G	Hél	Scéro	Ph l	Zen	<i>Myrica salicifolia</i>	×	×
Sz-G	Hél	Hélo	Ph l	Zen	<i>Ficus cyathistipula</i>	×	.
Sz-G	H-hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Ficus ovata</i> v. <i>octomelifolia</i> (n° 7006) (*)	×
Paléo	H-hél	Scéro	Ph l	Zen	<i>Toddalia asiatica</i>	× Pl
O	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Cussonia Holstii</i>	×
Sz-G	H-hél	Més-hygro	Ph l	Anemp	<i>Crassocephalum multicorymbosum</i>	×
Sz	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i>	×
Eth-O	Hél	Xéro	Ph l	Zen	<i>(Gymnosporia Engleriana</i> v. <i>macrantha</i>) (**)	×	.
Strate lichéno-muscinale :							
O	H-hél	Més-xéro	ch couss	Anemp	<i>Tortella Therioti</i>	×	.
Cosm	Hél	Més-xéro	Ch couss	Anem (Hydrom)	<i>Campylopus introflexus</i>	×	.

LÉGENDE DU TABLEAU LXIV.

- Relevé 64 : Nzuru; crevasses, fissures et cavités dans les blocs de lave; la végétation est encore apparemment peu dense; les crevasses montrent une accumulation plus ou moins abondante de débris divers; 7 août 1937.
- Relevé 68 : Entre Kitwaru et le Rumoka; crevasses et excavations dans les champs de lave très chaotique; la couche de lave brisée repose sur des couches sous-jacentes, elles-mêmes fragmentées; la végétation, dans l'ensemble, est nettement plus dense qu'à Nzuru; 8 août 1937.
- (*) La détermination de cet échantillon n'a été faite que tardivement et cette espèce n'est pas reprise dans la liste générale. Elle a été récoltée également, sur les laves du Rumoka, par R. GERMAIN.
- (**) Nous n'avons observé cet arbuste fréquent dans les champs de lave plus anciens, qu'en bordure du lac Kivu, près de Nzuru, sur les épanchements de 1912. Il a déjà été signalé sur les laves récentes par SCAËTTA en 1928.

quement comblés, ou encore, au sommet des parois montantes où la roche, en partie désagrégée, est retenue par les souches, rhizomes ou racines des plantes supérieures.

(4) L'ensemble des espèces groupées sous l'intitulé : plantes herbacées basses ou de taille médiocre, comprend en réalité diverses catégories au point de vue écologique.

On reconnaîtra d'abord une série d'hémicryptophytes cespiteux ou surtout rosettés qui occupent les crevasses partiellement comblées. Ces derniers, comme *Lactuca*, *Celsia*, *Cynoglossum*, étalent une rosette de feuilles à la surface des interstices et contribuent ainsi à maintenir une humidité favorable dans les fissures en s'opposant à l'évaporation. Ces espèces possèdent, en même temps, un enracinement très touffu et puissant. Un *Lactuca kenyaensis* que nous avons dégagé, envoyait des racines à 1 m de profondeur à l'intérieur d'une crevasse. A ce même groupe, on peut rattacher aussi quelques thérophytes rosettés ou subrosettés comme *Alectra*, mais dont le développement saisonnier ne permet évidemment pas la formation d'un système radiculaire aussi puissant.

Les espèces de cette catégorie sont normalement des mésophytes ou nitrophytes qui indiquent la formation d'un substrat meuble relativement profond et assez riche en matières organiques. Ce sont des zoochores ou des anémochores.

On citera ensuite un ensemble colonisant la surface des crevasses comblées surtout par des fragments de lave et qui sont des transgressives des groupements pionniers des cendrées et scories : *Bulbostylis*, *Coleus*, *Sporobolus*, etc.

Sous le même intitulé, nous avons maintenu quelques végétaux de taille médiocre qui sont des chasmophytes relictuels mais ne sont relativement plus fréquents : *Pellaea calomelanos* et *P. leucomelas*.

(5) Le groupe des frutex et hautes-herbes comporte essentiellement des chaméphytes sous-ligneux et des phanérophytes fruticuleux.

La signification de ce groupe important au point de vue de la colonisation réside dans son action fort efficace sur la désagrégation biologique de la roche. Ce sont des végétaux à développement saisonnier très marqué, dont les tiges ou rameaux aériens se flétrissent pour une bonne part durant la saison sèche. Ils développent des souches puissantes, véritables organes de persistance ou même troncs hypogés, avec un chevelu radiculaire très ramifié et s'étendant souvent très loin de la souche-mère.

Ces plantes contribuent puissamment à approfondir les crevasses, à cliver les dalles ou blocs de lave et par là, à étendre sans cesse, au départ des fissures originelles, le terrain d'action et de colonisation souterraine de la végétation.

Cette synusie prend, en quelque sorte, le relais des groupes qui précèdent. Il suffit que ses constituants trouvent un état de maturité suffisante du substrat, un point d'ancrage et un minimum d'alimentation hydrique et minérale pour s'installer, puis, ils agissent indépendamment et « travaillent » plus en profondeur et plus latéralement. On comprend dès lors, que la majorité d'entre eux soient des xérophytes ou des mésoxérophytes.

Leur apport se fait par anémochorie ou zoochorie, en parts sensiblement égales.

(6) Si le groupe précédent assure une extension édaphique de la végétation, l'ensemble des herbes humifuses ou à tiges étalées sur le sol correspond à la conquête latérale de la surface du terrain.

Ces espèces sont en majorité des chaméphytes à tiges étalées sur le sol, s'allongeant loin parfois de la crevasse où la souche se trouve ancrée et qui tendent finalement à établir un tapis continu.

Ce sont d'abord et surtout des chaméphytes sous-ligneux dont les tiges saisonnières s'étalent sur le sol, conquérant les blocs avoisinants et concurrençant la végétation initiale et très simple de la surface de la lave. Le flétrissement sur place de ces rameaux contribue à enrichir en matières organiques les parois et dômes des pierriers et s'ajoute à l'effet de désagrégation déjà entamé par le tapis lichénique dont nous parlerons plus loin.

Les tiges prostrées de certaines espèces peuvent même s'enraciner dans les replis ou interstices non encore colonisés par des végétaux supérieurs.

A la faveur de cette première « expansion latérale », d'autres espèces naissent à l'abri des crevasses dans un substrat bien pourvu en eau et en matière organique et se comportent comme des chaméphytes herbacés rampants. Ce sous-groupe, qui idéalement suit le premier, est déjà représenté dans nos listes par *Desmodium adscendens*, par exemple. En fait, il ne s'établit qu'à la faveur d'une première occupation de l'espace aérien par des arbustes qui tamisent la lumière et créent une ambiance qui leur est favorable.

Ces espèces à tiges prostrées sont des mésoxérophytes (premier sous-groupe), voire même des mésophytes ou des mésohygrophytes (second sous-groupe).

Le plus grand nombre sont des zoochores.

(7) Enfin, le groupe des arbustes est l'expression de la conquête de l'espace aérien par la végétation colonisatrice. Ces arbustes ou petits arbres, en effet, vont tendre progressivement à rapprocher leur cime, à créer des boqueteaux, à établir des fruticées plus ou moins jointives d'abord, puis de petites forêts claires. Interception de la lumière, création d'une couche atmosphérique tamponnée au niveau du sol, établissement de gradients microclimatiques, sont les effets synécologiques les plus marquants de cette synusie.

Il est clair que nous n'assistons encore, dans le cas des laves du Kateruzi, qu'au début de cette installation.

Les phanérophytes qui constituent ce groupe écologique, participent aussi pour une part non négligeable à la conquête édaphique que nous avons attribuée essentiellement à la strate frutescente.

Approfondissement du sol exploité, enrichissement en matières organiques sont des actions nettement accusées qui résultent de l'installation des espèces arbustives.

Mais l'expansion de la végétation colonisatrice dans l'espace aérien est le résultat le plus frappant de l'avènement de cette synusie.

Les arbustes en cause sont des xérophytes au sens large : mésoxérophytes ou sclérophytes surtout. La dissémination par les animaux devient nettement prépondérante.

(8) En essayant de synthétiser les choses, nous pourrions résumer nos observations en ramenant la colonisation des crevasses à une séquence de synusies exerçant chacune une action distincte et avec des caractères éthologiques propres.

a) Colonisation des fissures et fentes étroites.

Groupement initial de chasmophytes à *Pellaea calomelanos* et *Nephrolepis undulata*.

(Xérophytes — Anémochores.)

b) Création d'un « substrat » dans les crevasses.

Groupement de collecteurs d'humus à *Arthropteris* et *Phymatodes scolopendrium*.

(Mésoxérophytes et mésophytes — Anémochores.)

c) Raffinement et ameublissement du substrat : minéralisation de la matière organique brute.

Groupement d'hémicryptophytes et de thérophytes.

(Mésophytes et nitrophytes — Anémochores et zoochores.)

d) Conquête active du substrat : multiplication des fissures et crevasses; désagrégation des roches.

Groupement de chaméphytes sous-ligneux et de phanérophytes fruticuleux à *Rumex usambarensis* et *Pentas Schimperiana*.

(Xérophytes et mésoxérophytes — Anémochores et zoochores.)

e) Conquête latérale de la surface du terrain.

Groupement de plantes humifuses à rameaux étalés latéralement.

(Mésoxérophytes à mésohygrophytes — Zoochores et anémochores.)

f) Conquête de l'espace aérien.

Groupement d'arbustes pionniers.

(Mésoxérophytes et sclérophytes — Zoochores les plus nombreux.)

La figure 15 résume l'essentiel des observations réalisées à cet égard.

Il est clair que la séquence ainsi dégagée est théorique et n'est qu'exceptionnellement réalisée d'une manière aussi manifeste sur le terrain.

Tous les stades se trouvent être présents simultanément à l'intérieur d'un même périmètre, comme on le conçoit aisément; chaque nouvelle fissure qui apparaît par désagrégation physique ou biologique, correspond à un nouveau point de départ du cycle.

L'enchaînement des groupes ne suit pas nécessairement la linéarité que nous venons de décrire. Les mésophytes et nitrophytes apparaissent et exercent leur action à tous les stades pourvu que les crevasses leur soient propices. Les arbustes peuvent naître en même temps que les premiers chaméphytes sous-ligneux; leurs effets s'ajoutent...

Les plantes humifuses sont souvent aussi des chaméphytes à travail souterrain actif...

En somme, il apparaît une grande simultanéité des divers mécanismes spécialisés que nous avons décrits. Le fait important est l'existence de cette répartition des rôles écologiques qui concourent avec une très grande efficacité à la conquête des champs de lave à partir des fissures et des crevasses, beaucoup plus importante, comme nous le verrons, que la colonisation de la surface proprement dite des blocs et dalles de lave.

(9) Il n'est pas sans intérêt que nous envisagions maintenant les caractéristiques chorologiques et écologiques de la florule des crevasses des champs de lave, envisagée globalement.

a) Le spectre géographique de cette végétation des crevasses se présente de la manière suivante :

Espèces à large distribution 21, soit 31,3 % de l'ensemble,

dont :

Cosmopolites	3
Pantropicales	5
Paléotropicales	8
Plurirégionales	5

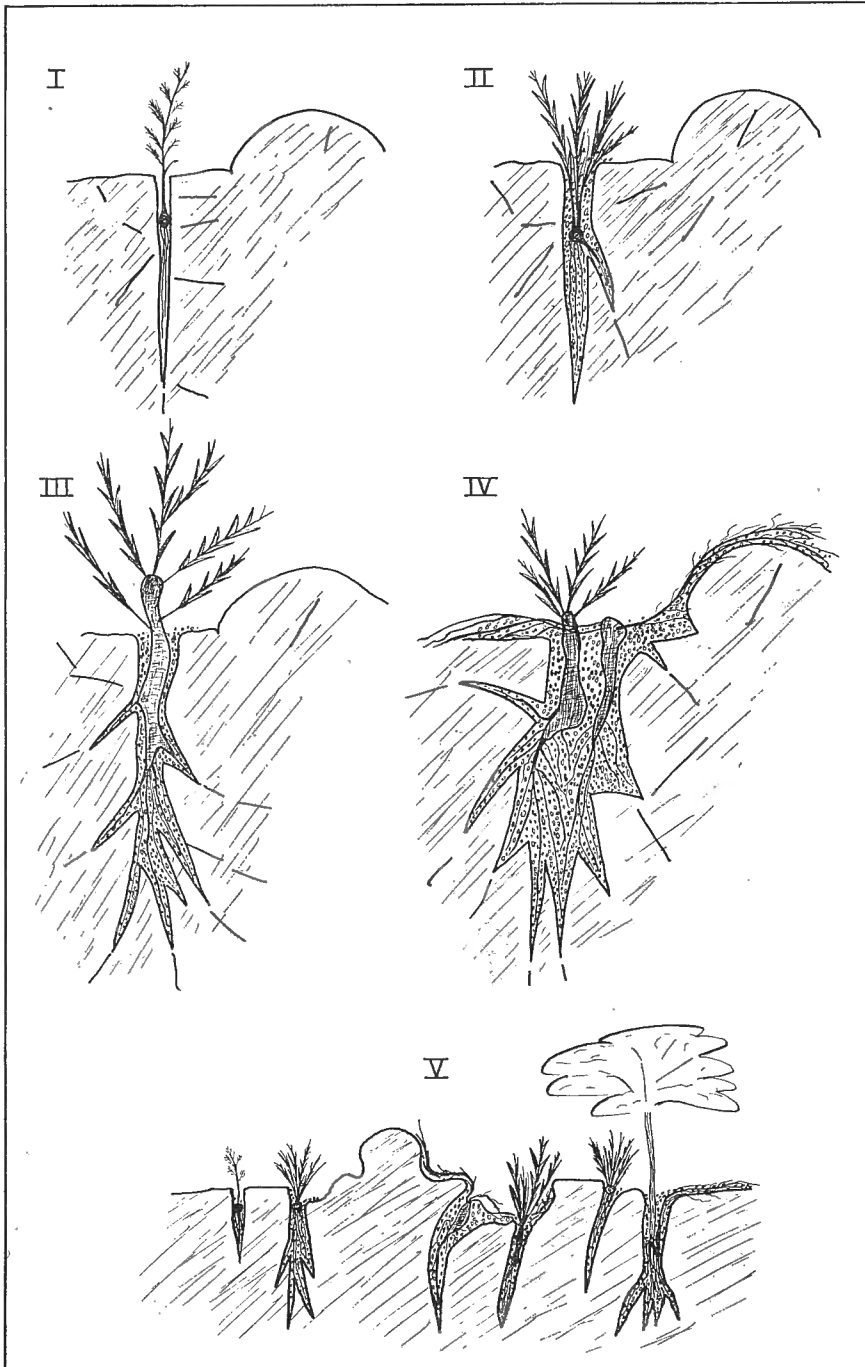


FIG. 15. — Les étapes de la colonisation des crevasses dans les champs de lave.

Espèces soudano-zambéziennes	28, soit 41,8 % de l'ensemble,
dont :		
	Omni-soudano-zambéziennes	... 6
	Tridomaniales 2
	Bidomaniales 7
	Orientales 13
	dont deux espèces à distribution limitée au secteur.	
Espèces de liaison	16, soit 23,9 % de l'ensemble.
dont :		
	Sz et guinéennes 12
	(soit 18,0 % de l'ensemble).	
	Sz et malgaches 2
	Sz et afro-australes 2
Espèces étrangères	2, soit 3 % de l'ensemble.
dont :		
	subaralo-caspienne 1
	subguinéenne 1

Cette analyse fait apparaître une proportion somme toute fort élevée des espèces ressortissant à l'élément-base soudano-zambézien et même au sous-élément oriental.

Un autre fait qui mérite d'être souligné est l'importance des espèces de liaison, spécialement soudano-zambéziennes et guinéennes.

En appliquant à cette florule les critères et définitions chorologiques établis dans la première partie de ce Mémoire, nous dirons que cet ensemble floristique témoigne d'un état relativement peu perturbé, qu'il est assez hétérogène, assez bien individualisé quoique à originalité faible.

b) L'analyse des formes biologiques donne le spectre suivant :

Chaméphytes	29 espèces, soit 40,8 % de l'ensemble,
dont :		
	Ch. sous-ligneux 21
	(soit 30,0 % de l'ensemble).	
	Ch. succulents 3
	Ch. rampants 2
	Ch. en coussinet 2
	Ch. graminéen 1
Hémicryptophytes	10 espèces, soit 14,1 % de l'ensemble,
dont :		
	H. cespiteux 5
	H. rosettés ou subrosettés 5
Thérophytes	7 espèces, soit 9,9 % de l'ensemble.
Géophytes	8 espèces, soit 11,3 % de l'ensemble.
Phanérophytes	17 espèces, soit 23,9 % de l'ensemble,
dont :		
	Ph. fruticuleux 5
	Ph. ligneux érigés 12

Ce spectre biologique met en évidence la prépondérance relative des chaméphytes, surtout du type sous-ligneux, et l'importance des phanérophytes, caractère en quelque sorte inattendu pour une flore aussi « jeune ». Très précocement, les buissons et arbustes jouent un rôle non négligeable dans l'établissement de la végétation colonisatrice des champs de lave.

Le lot des thérophytes est relativement effacé. Il est clair que les circonstances offertes par les crevasses, interstices et éboulis de lave ne sont guère propices à ce type de végétaux.

La proportion relative des hémicryptophytes n'est pas négligeable. Nous avons vu le rôle assez particulier joué par cette catégorie de plantes. Mentionnons ici la présence d'une série d'espèces partiellement ou totalement charnues. Ce sont :

des thérophytes :

Coleus platostomoides.
Plectranthus auriculatus.

des chaméphytes sous-ligneux :

Plectranthus janthinotryx.
Cissus petiolata.

des chaméphytes succulents :

Kalanchoe crenata.
Sarcostemma viminalis.
Cyanotis lanata.

c) La répartition des groupes écologiques se présente de la manière suivante :

Xérophytes au sens large ...	41 espèces, soit 59,4 % de l'ensemble,
dont :	
Xérophytes s.s. ...	16
Mésoxérophytes	19
Sclérophytes	6
Mésophytes	17 espèces, soit 24,6 % de l'ensemble.
Mésohygrophytes	2 espèces, soit 2,9 % de l'ensemble.
Nitrophytes	8 espèces, soit 11,6 % de l'ensemble.
Hélophyte	1 espèce, soit 1,4 % de l'ensemble.

Comme on pouvait s'y attendre, les xérophytes constituent la majorité de l'ensemble spécifique. Toutefois, les mésophytes et mésohygrophytes représentent un lot non négligeable. En somme, les crevasses des champs de lave ne constituent pas tellement un milieu aussi inhospitalier qu'on pourrait le supposer. L'analyse du processus de colonisation, que nous avons détaillé plus avant, rend bien compte de ces circonstances.

d) Touchant l'appétence lumineuse des espèces de notre florule, on établira les proportions suivantes :

Héliophytes ...	44 espèces, soit 65,7 % de l'ensemble.
Hémihéliophytes	21 espèces, soit 31,3 % de l'ensemble.
Hémisciaphytes ...	2 espèces, soit 3,0 % de l'ensemble.

Les vrais héliophytes sont naturellement majoritaires, mais les types végétaux à moindre besoin lumineux sont déjà en proportion assez notable. Cette remarque rejoint la précédente touchant la variété des conditions du milieu dans les champs de lave chaotique.

e) Enfin, le spectre des types de dissémination s'établit comme suit :

Anémochores	32 espèces, soit 46,4 % de l'ensemble.
Ombrohydrochores	5 espèces, soit 7,2 % de l'ensemble.
Zoochores	31 espèces, soit 44,9 % de l'ensemble.
Autochore	1 espèce, soit 1,5 % de l'ensemble.

On constate donc que anémochores et zoochores, en proportion sensiblement semblable, se partagent la très grande majorité de l'ensemble spécifique. Les ombrohydrochores représentent un groupe à dissémination locale, de proche en proche, et font en réalité partie des groupements colonisateurs de cendrées ou scories. Ils ne jouent qu'un rôle médiocre dans le peuplement des crevasses, éboulis et interstices des laves chaotiques.

Ce que nous avons vu plus haut nous a montré que, si globalement les anémochores et les zoochores ont une importance égale, dans la réalité chronologique, les premiers apparaissent avant les seconds.

3. La végétation des grandes crevasses, effondrements et cavernes dans les champs de lave chaotique.

(1) Dans les champs de lave chaotique, de larges crevasses, des dépressions ombreuses constituent des biotopes très particuliers. On peut les rattacher aux cavernes ou tunnels qui ne sont point rares dans les zones d'épanchements volcaniques et dont la formation par des coulées successives est bien connue. Très souvent d'ailleurs, la voûte de ces tunnels s'effondre en partie, et il se crée ainsi de véritables grottes, parfois de dimensions assez importantes.

Diverses cavités ou larges crevasses ombreuses de ce genre existent dans les champs de lave du Rumoka. Leur colonisation est en cours.

(2) Le Tableau LXV réunit deux relevés de la végétation observée dans des situations analogues.

a) En bordure de ces effondrements ou gorges, là où le soleil pénètre encore assez largement, bien qu'atténué déjà, sur les éboulis de pente, se développe une végétation où dominent les espèces collectrices d'humus ou des chasmophytes.

Ce groupement ne se distingue nullement de la végétation des crevasses que nous avons étudiée ci-dessus. On trouve souvent des ensembles analogues au pied des parois de laves redressées ou à la base de gros blocs. Cette végétation est particulièrement riche et verdoyante lorsqu'elle est exposée au Sud, à la brise du lac.

b) Une zone ombragée moyenne, généralement en pente douce et bien drainée, reçoit de nombreux éléments fins, charriés par le ruissellement. Des matières organiques s'y accumulent de même que des déjections animales. L'ombrage est déjà très accusé mais variable. Une étude plus approfondie portant sur des cas plus nombreux aboutirait probablement à établir une zonation plus détaillée. L'atmosphère est humide, même en saison sèche. La végétation y est luxuriante et le recouvrement important.

TABLEAU LXV.

**Florule des grandes crevasses, effondrements et cavernes dans les champs de lave
du Rumoka.**

Numéro des relevés						67	66
Bordure des effondrements : éboulis éclairés :							
Pant	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Nephrolepis undulata</i>	×	×
Paléo	H-hél	Més	G	Anemp	<i>Pteris vittata</i>	×	×
Pluri	H-hél	Més	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	×	×
Pant	H-hél	Més	H cesp	Anemp	<i>Nephrolepis biserrata</i>	×	×
Paléo	Hél	Xéro	Ch sl	Z ?	<i>Micromeria biflora</i>	×	.
O	Hél	Més-xéro	Hr	Anemp	<i>Lactuca kenyaensis</i>	×	.
Paléo	Hél	Més	Ch r	Anemp	<i>Phymatodes Scolopendrium</i>	×	.
Sz-G	Hél	Nitro	Th	Anemp	<i>Crassocephalum bumbense</i>	×	.
Cosm	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Pteridium aquilinum</i> v. <i>lanuginosum</i>	×
Paléo	Hél	Més-xéro	G ?	Ach	<i>Dolichos axillaris</i> v. <i>glaber</i>	×
Éboulis, scories, cendrées et débris organiques : zone ombragée :							
Pant	Scia	Hygro	G (Chr)	Anemp	<i>Microlepia Speluncae</i>	Ab	Ab
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium adscendens</i> v. <i>robustum</i> ..	×	×
Pluri	H-hél	Més-xéro	Ch succ	Zen	<i>Peperomia arabica</i>	×	.
Pluri	H-scia	Més-hygro	H cesp	Anemp	<i>Asplenium protensum</i>	Fréq	.
Pant	H-scia	Més	H cesp	Anemp	<i>Asplenium aethiopicum</i>	Fréq	.
Pant	H-scia	Hygro	H cesp	Anemp	<i>Loxoscaphe theciferum</i>	×	.
Pant	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Psilotum nudum</i>	×
Paléo	H-hél	Més	Th	Zep	<i>Arthraxon Quartimianus</i>	Ab
—	—	—	—	—	Lichen n° 6985	×
O	H-hél	Més-xéro	Ch couss	Anemp	<i>Tortella Therioti</i>	×
Zone fort ombragée, formant le plancher des dépressions et formée d'éléments terreux et humides :							
Vir	Scia	Hygro	Ch couss	Anemp	<i>Bryum fusco-tomentosum</i>	Ab	Ab
—	—	—	—	—	<i>Hepaticae</i> div.	×	×
Sz-G	Scia	Hygro	Ch couss	Anemp	<i>Thuidium intricatum</i>	×	.

LÉGENDE DU TABLEAU LXV.

Relevé 67 : Entre Nzuru et Kitwaru; tunnel de lave dont la voûte est en partie effondrée, 20 m de long sur 7 m de large et 3 m de haut; 6-8 août 1937.

Relevé 66 : Nzuru; grandes crevasses et entrée de caverne dans la lave chaotique; 6-8 août 1937.

Plusieurs végétaux ne se rencontrent que dans ces conditions. C'est généralement *Microlepidia Speluncae* qui est l'espèce dominante.

Les éléments les plus typiques sont des mésophytes ou même des hygrophytes à besoin lumineux déjà fort atténué.

c) Dans le fond même de l'excavation, les eaux pluviales s'accumulent lors des averses et l'on y observe des traces évidentes d'inondation temporaire. Le sol est formé d'éléments détritiques, généralement fins, qui colmatent le sol.

L'humidité est très forte; la lumière diffuse y est faible. Nous n'avons observé dans ces conditions qu'un tapis d'hépatiques et de mousses, dont *Bryum fusco-tomentosum* paraît être l'espèce dominante.

4. La végétation de la bordure du lac, sur les laves récentes. — La bordure des épanchements de lave de 1912, le long du lac Kivu, contraste généralement avec la végétation environnante, par une plus grande densité des arbustes.

Aucune galerie forestière proprement dite n'est encore établie. La photo (Pl. V, fig. 2) donne une image d'un coin particulièrement dense, encore l'effet de « profondeur » augmente-t-il singulièrement l'apparence boisée du site. On se référera aussi à la photo (Pl. IV, fig. 1) qui donne une vue générale des laves du Kateruzi vers Nzuru et qui ramène le « cordon boisé » à des proportions plus conformes à son importance.

En fait, la colonisation s'est produite selon le processus de l'évolution végétale dans les crevasses, ainsi que nous l'avons décrit plus haut. Elle semble avoir été accélérée par la présence toute proche d'une nappe d'eau et avoir favorisé la synusie des arbustes.

Ceux-ci ne sont autres, en fait, que ceux que nous avons déjà énumérés dans les champs de lave eux-mêmes. Quelques espèces néanmoins sont plus fréquentes : notamment *Ficus cyathistipula*, en bordure du lac, la souche souvent baignée par les eaux, *Gymnosporia Engleriana*, v. *macrantha*; *Myrica salicifolia* et *Rumex usambarensis* sont aussi particulièrement abondants.

On remarquera sur la photo 2 de la Planche V la formation d'un travertin calcaro-magnésien sur les blocs de lave soumis au balancement des eaux du lac.

§ 5. LA VÉGÉTATION PIONNIÈRE À LA SURFACE DES BLOCS DE LAVE.

Nous avons mentionné que le développement d'une végétation initiale à la surface même de la lave était fonction de la nature de celle-ci.

Les coulées de lave dure, plus ou moins lisse extérieurement, ne sont que très faiblement colonisées par quelques lichens foliacés.

Une végétation abondante ne s'installe que sur les blocs à surface rugueuse. Tel est particulièrement le cas dans la portion chaotique, au pied du Rumoka lui-même, des épanchements de 1912 (voir Pl. IV, fig. 2).

Un détail de cette colonisation est représenté par la photo (Pl. VI, fig. 1), qui montre bien le tapissage des pierres par de véritables encroûtements de lichens, en relation avec la nature tourmentée, poreuse ou scoriacée des parois et dômes rocheux.

Sur les dalles proprement dites, des colonies initiales s'observent là seulement où la surface a été « rodée » ou encore, lorsque, sous l'effet des éléments, des écailles se sont détachées de la roche, créant ainsi un substrat favorable à l'ancrage des lichens.

La teinte gris clair que revêtent les champs de lave chaotique est due à l'abondance, dans ces conditions, de *Stereocaulon confluens* et de ses associés.

Cette végétation initiale semble, en effet, uniquement formée de lichens : *Stereocaulon*, *Cladonia*, *Parmelia* foliacés (n^{os} 6984 et 6985) dont certains se distinguent par leur coloris vert jaunâtre, etc.

Nulle part nous n'avons encore observé de Bryophytes mêlés à ces éléments; ces végétaux ne jouent aucun rôle dans la colonisation de la surface de la lave du Kateruzi, contrairement à ce qu'indiquait ROBYNS (1932) dont les observations paraissent erronées à cet égard ⁽¹⁾; elles ont cependant servi d'appui à d'autres auteurs, dont DOCTERS VAN LEEUWEN (1936), pour définir un mode de colonisation des laves dans les régions tropicales, où les mousses joueraient un rôle prépondérant.

Nous avons vu que dans les zones de cendrées, ou sur les scories, l'intervention de certaines mousses pouvait être appréciable voire même fondamentale. Il n'en va pas de même pour la colonisation des dalles et blocs de lave proprement dits.

Nous aurons l'occasion de voir ultérieurement que sur des moellons plus âgés et dans des milieux plus humides que la Basse-Plaine, certains Bryophytes se mêlaient finalement aux lichens initiaux, mais plutôt à posteriori, et non point comme éléments réellement pionniers. Sur les dalles proprement dites, les mousses n'apparaissent que tardivement, à la faveur de la désagrégation du socle et de la formation d'un substrat meuble.

Lorsque nous tenterons finalement une synthèse de la colonisation végétale des champs de lave, nous tâcherons de dégager le rôle propre de ce tapis lichénique dans la pédogenèse et le dynamisme végétal. Disons ici, sans plus, que la voie directe de la colonisation du substrat par la surface de la roche elle-même est nettement moins active que l'implantation dans les crevasses et la désagrégation progressive des dépôts rocheux par les procédés déjà décrits plus avant. Par contre, il serait erroné de sous-estimer l'importance de la production de matière organique et de déchets minéraux sous l'effet de ce tapis lichénique, détritiques et produits alimentant surtout les crevasses sous l'effet du ruissellement.

(1) Il suffit d'ailleurs, pour s'en convaincre, d'examiner les photographies publiées par l'auteur lui-même.

**§ 6. QUELQUES CARACTÉRISTIQUES
DE LA FLORE ET DE LA COLONISATION VÉGÉTALE
DES ÉPANGHEMENTS VOLCANIQUES DU RUMOKA.**

1. La florule du Rumoka.

(1) L'inventaire des espèces que nous avons récoltées ou observées en 1937-1938 sur les épanchements volcaniques du Rumoka, s'établit comme suit :

	Espèces
Lichens (1)	3
Bryophytes (1)	6
Ptéridophytes	15
Spermatophytes	69
dont :	
Monocotylées	13
Dicotylées	56

Soit un total de 93 espèces végétales dont 84 Ptéridophytes et Spermatophytes.

(2) De nombreux botanistes ont herborisé avant nous dans les champs de lave du Rumoka. Nous disposons de la liste publiée en 1932 par ROBYNS et sur laquelle nous reviendrons plus loin.

Nous avons aussi dépouillé les indications reprises dans la « Flore des Spermatophytes du Parc National Albert », publiée par W. ROBYNS (1947-1955) et qui constitue la base taxonomique du présent Mémoire.

Il nous est apparu toutefois qu'il était fort difficile et très aléatoire de compléter notre documentation en tenant entièrement compte des indications publiées. En effet, la topographie des lieux est telle que diverses enclaves de laves anciennes non recouvertes par les épanchements du Rumoka, sont étroitement enserrées par les dépôts plus récents. Il ne semble pas que les récolteurs aient toujours pris soin de distinguer ces terroirs pourtant si différents. Il en est de même pour ce qui concerne les dépôts du Rumoka et du Nahimbi, fort proches les uns des autres.

Nous avons donc dû nous résoudre à partager le lot des espèces mentionnées par nos devanciers dans les champs de lave récents, et que nous n'avons pas retrouvées dans ces conditions, en trois catégories selon que leur présence est probable ou possible, douteuse ou, enfin, improbable sur les coulées, scories ou cendrées du Rumoka.

1° Espèces non retrouvées, mais dont la présence est possible ou même probable.

Clerodendrum discolor, plaine de lave du Rumoka, VAN ROECHOUT, 1932.

(1) Un certain nombre de Bryophytes ou lichens non déterminés n'interviennent que partiellement dans les statistiques qui vont suivre.

Gnaphalium luteo-album, plaine de lave du Rumoka, ROBYNS, 1926 (cette espèce nitrophile des vases exondées pourrait effectivement se rencontrer occasionnellement, soit en bordure du lac, soit au fond de grandes crevasses ou dépressions humides).

Gynura ruwenzoriensis, Rumoka, 1.500 m, plaine de lave récente, DE WITTE, 1934 (cette espèce est abondante dans les fruticées et forêts sclérophylles avoisinant les laves récentes, notamment sur les falaises de Nzuru, au bord du lac Mugunga, etc.).

Crassocephalum vitellinum, Rumoka, 1.500 m, plaine de lave récente, DE WITTE, 1934.

Senecio Hochstetteri, Rumoka, sur les cendrées des pentes du volcan, BURTT, 1931.

Ficus urceolaris, baie de Sake, Rumoka, ROBYNS, 1926 (cette espèce n'a plus été récoltée dans la région depuis lors).

Loranthus Bovumae, Nzuru, plaine de lave récente, DE WITTE, 1934.

Aristolochia Petersiana, berges du lac Kivu, laves du Rumoka, GERMAIN, 1945.

Cleome monophylla, plaine du Rumoka, ROBYNS, 1926.

Indigofera arrecta, baie de Sake, plaine de lave du Rumoka, ROBYNS, 1926 (espèce abondante sur les berges du lac Kivu, dans la zone des cendrées, au pied de la falaise de Nzuru et dans les enclaves cultivées).

2° Espèces non retrouvées, mais douteuses.

Eulophia guineensis, lac Kivu, berge à hauteur du Rumoka, terricole, GERMAIN, 1945 (bien que cette récolte soit nettement postérieure à nos observations, l'expression « terricole » nous fait penser qu'il s'agirait plutôt des berges terreuses de la région de Nzuru proprement dite, ou des rives de cendrées fines du Buguruwe).

Conyza aegyptiaca, v. *lineariloba*, volcan Rumoka, 1.900 m, DE WITTE, 1934.

Sonchus Bipontini, v. *glanduligerus*, idem (l'altitude indiquée pour ces deux dernières récoltes, fait planer un doute sur leur localisation précise).

Canavalia gladiata, plaine du Rumoka, LEBRUN, 1932 (d'après les indications plus précises de nos carnets de récolte, cette espèce proviendrait plutôt de la rive du lac, près de Nzuru-Village).

Ageratum conyzoides, Kisenyi-Sake, SCAËTTA, 1928.

3° Espèces vraisemblablement récoltées en dehors des champs de lave récents, à exclure de la liste du Rumoka.

Aristida adoënsis, SCAËTTA, 1928 (cette graminée est fréquente dans les vieux champs de lave seulement).

Brachiaria semiundulata, Rumoka, 1.600 m, îlot de *Myrica* à 1 km du cratère, GERMAIN, 1945 (l'indication correspond à une enclave de lave ancienne).

Dioscorea praehensilis, maquis sclérophylle, GERMAIN, 1945 (même remarque que ci-dessus).

Maesa rufescens, Nzuru, plaine de lave du Rumoka, DE WITTE, 1934 (cet arbuste existe effectivement en bordure de la falaise de Nzuru et le long du lac Mugunga; sa présence était improbable dans les laves récentes à cette époque).

Microglossa volubilis, Rumoka, plaine de lave récente, DE WITTE, 1934 (existe sur les cendrées du Nahimbi, dans les groupements forestiers et enclaves à proximité).

Crassocephalum Bojeri (*Senecio subscandens*), Kisenyi-Sake, SCAËTTA, 1928 (espèce typique des fruticées et forêts claires dont la présence au Rumoka doit être considérée comme improbable à cette époque).

Siegesbeckia orientalis, Nzuru, plaine de lave récente du Rumoka, cultures, DE WITTE, 1934.

Cardiospermum Halicacabum, cultures sur plaine de lave récente du Rumoka, DE WITTE, 1934 (les indications du récolteur, relatives à ces deux dernières récoltes, montrent bien qu'elles proviennent des enclaves où existent effectivement des sols cultivés).

Emilia Humbertii, v. *angustifolia*, Gahojo près de Nzuru, plaine de lave récente, DE WITTE, 1934 (la localisation précise montre que cette espèce vient des dépôts de cendrées du Nahimbi où nous avons effectivement récolté cette Composée).

(3) L'examen critique de cette liste montre qu'en tout état de cause, il n'y aurait que bien peu d'espèces de Spermatophytes à ajouter à notre liste pour la rendre complète pour l'époque où se situait notre étude sur le terrain.

Il est clair que bon nombre des espèces éliminées pourraient se rencontrer dans les champs de lave récents; peut-être, depuis lors, s'y sont-elles réellement installées.

Il est intéressant de signaler ici toutefois, que dans une étude toute récente portant sur la colonisation végétale des laves du Nyamuragira, où l'auteur s'est surtout intéressé d'ailleurs à des épanchements plus récents et à haute altitude (A. LÉONARD, 1959), sont mentionnés quelques relevés des laves du Rumoka où n'apparaît aucune espèce nouvelle par rapport à notre propre inventaire.

(4) Il nous semble donc légitime de prendre comme base des considérations statistiques qui vont suivre, la liste établie au départ des relevés que nous avons effectués dans les divers types de végétation reconnus sur les épanchements du Rumoka.

Cette manière de faire est d'autant plus raisonnable que notre propos est de comparer les deux florules du Rumoka et du Nahimbi, cette dernière établie par nos propres récoltes.

Nous avons vu que 33 ans après l'éruption, l'on pouvait dénombrer 61 espèces de Ptéridophytes et Spermatophytes dans les champs de cendrées du Nahimbi; après 25 ans, le nombre correspondant est de 84 espèces pour les épanchements du Rumoka. D'une manière absolue, par conséquent, la florule du Rumoka est nettement plus riche et plus variée.

(5) Une première remarque s'impose : elle a trait à la diversité plus grande des biotopes dans la zone des épanchements de 1912 : cendrées et scories, crevasses, cavernes, etc. Au Nahimbi, au contraire, notre étude n'a porté que sur les dépôts de cendres.

Si nous comparons la seule flore reconnue sur cendrées et scories au Rumoka, aux inventaires réalisés sur lapilli au Nahimbi (à l'exclusion des formations rivulaires qui n'ont pas leur équivalent au Rumoka), nous trouvons les chiffres suivants (Spermatophytes et Ptéridophytes seulement) :

Cendrées du Nahimbi (33 ans après l'éruption) :

45 espèces (dont 1 Ptéridophyte).

Cendrées et scories du Rumoka (25 ans après l'éruption) :

34 espèces (dont 3 Ptéridophytes).

Ces chiffres se comparent bien si l'on tient compte d'une différence de 8 ans en faveur de l'éruption du Nahimbi.

Si nous reprenons la comparaison déjà effectuée à propos de la florule du Nahimbi, avec la recolonisation du Krakatau, en reproduisant les chiffres mentionnés par DOCTERS VAN LEEUWEN (1936), mais en les corrigeant par la suppression des espèces littorales (les végétaux réputés thalassochores dans les listes de cet auteur), nous obtenons :

3 ans après l'éruption 16 espèces de Spermatophytes et Ptéridophytes.

14 ans après l'éruption 34 espèces de Spermatophytes et Ptéridophytes.

25 ans après l'éruption 55 espèces de Spermatophytes et Ptéridophytes.

37 ans après l'éruption 116 espèces de Spermatophytes et Ptéridophytes.

Ces chiffres corrigés se comparent beaucoup mieux avec les nôtres que les données brutes utilisées précédemment.

Au point de vue écologique, la considération du cône même du Rumoka par rapport au Krakatau est valable, puisque de part et d'autre, il s'agit de dépôts de scories et de cendrées surtout, profondément ravinés par l'érosion.

Il en ressort néanmoins une plus grande rapidité de la recolonisation et une plus grande diversité de la flore au Krakatau. La raison en est essentiellement d'ordre climatique puisque même sans prendre parti dans la solution à donner au « problème du Krakatau » touchant l'origine partiellement endogène de la nouvelle flore, les foyers de recolonisation sont considérablement plus proches et plus nombreux au Rumoka.

Nous touchons ici une des conclusions à tirer de l'étude de la recolonisation des laves, à savoir qu'elle est d'autant plus rapide et plus diversifiée que le climat est plus humide et plus « phytophile ». C'est un des résultats

majeurs de l'étude de A. LÉONARD (1959) déjà citée, à la suite des relevés effectués sur des laves récentes à des altitudes diverses. Plus le climat devient pluvieux, en coïncidence avec l'élévation altitudinale, plus la colonisation est rapide. Nous reviendrons ultérieurement sur cet aspect des choses.

On notera qu'au Rumoka, le taux des Ptéridophytes de la florule des cendrées et scories est plus élevé qu'au Nahimbi : 10 % contre 2,2 % (flore des rives exclue), mais qu'il demeure en tout état de cause bien plus faible qu'au Krakatau. Il est vraisemblable qu'avec la pluviosité croissante, le taux des Ptéridophytes augmenterait progressivement avec l'altitude.

(6) Si maintenant nous ne tenons compte que des seuls éléments de la florule (Spermatophytes et Ptéridophytes toujours) qui colonisent les fissures, crevasses, interstices, éboulis et cavernes des champs de lave, nous dénombrons au Rumoka : 73 espèces (dont 15 espèces de Ptéridophytes), 11 espèces seulement, sur l'ensemble de la florule, étant confinées aux cendrées et scories.

Les chiffres parlent donc d'eux-mêmes : 73 espèces (avec un taux des Ptéridophytes de 20,5 %) après 25 ans dans les crevasses (au sens large) de la lave, contre 45 espèces (dont 1 seul Ptéridophyte) après 33 ans sur les cendrées du Nahimbi et 34 espèces (dont 3 Ptéridophytes) après 25 ans sur les cendres et scories du Rumoka lui-même.

Les crevasses constituent donc un milieu bien plus propice à la diversité de la colonisation végétale que les cendrées. Nous verrons qu'il en va de même en ce qui concerne l'aspect quantitatif de cette colonisation.

2. Analyse phytogéographique de la florule du Rumoka. — Nous donnons ci-après les divers éléments du spectre phytogéographique (Tabl. LXVI).

Le lot le plus nombreux est constitué, comme au Nahimbi, par les espèces à large distribution, plus ou moins ubiquistes au point de vue chorologique. Mais cette proportion y est nettement moindre. Inversement, le groupe des espèces soudano-zambéziennes est un peu plus important. On soulignera surtout que l'ensemble des espèces orientales, ressortissant au sous-élément-base, est nettement plus élevé que pour la florule du Nahimbi. Cinq espèces sont présumées endémiques dans le Secteur ou dans la zone des Virunga, ce qui correspond à un taux d'endémisme supposé, déjà appréciable, de 5,8 %.

Dans l'ensemble, avec 30,7 % d'espèces nettement ubiquistes (cosmopolites, pantropicales, paléotropicales), 32,2 % de plurirégionales et espèces de liaison, 35,2 % pour l'élément-base et 18,1 % pour le sous-élément-base, un taux d'endémisme dans le Secteur de 5,8 %, notre ensemble floristique présente les traits d'une flore perturbée, assez hétérogène, assez individualisée et moyennement originale.

TABLEAU LXVI.

Spectre géographique de la florule du Rumoka.

Groupes phytogéographiques	Nombre d'espèces	% de l'ensemble de la florule
Espèces à large distribution	37	42,0
Cosmopolites	(4)	—
Pantropicales	(12)	—
Paléotropicales	(11)	—
Plurirégionales	(10)	—
Espèces soudano-zambéziennes	30	35,2
Omni-soudano-zambéziennes	(6)	—
Tridomaniales	(2)	—
Bidomaniales	(7)	—
Orientales	(16)	(18,4)
dont : Endémiques dans le Secteur	(4)	—
Endémiques dans les Virunga	(1)	—
Espèces de liaison et étrangères	20	22,8
Espèces de liaison :		
Soudano-zambéziennes et guinéennes	(14)	(16,0)
Soudano-zambéziennes et malgaches	(2)	—
Soudano-zambéziennes et afro-australes	(2)	—
Espèces étrangères :		
Subaralo-caspienne	(1)	—
Subguinéenne	(1)	—

3. Analyse écologique de la florule du Rumoka.

(1) Spectre biologique. — Le spectre des formes biologiques s'établit comme suit :

	%
Phanérophytes	20,0
Chaméphytes	39,0
dont :	
Ch. sous-ligneux	23,0
Hémicryptophytes	12,7
Géophytes	10,6
Thérophytes	17,7

Des différences assez sensibles apparaissent par rapport au spectre biologique de la florule du Nahimbi. La proportion des phanérophytes est nettement moindre; il en va de même des chaméphytes, particulièrement sous-ligneux.

Par contre, la proportion des hémicryptophytes et des géophytes est manifestement plus élevée. Le processus de colonisation des fissures et crevasses que nous avons décrit plus avant, la différence d'âge des épanchements aussi, justifient entièrement cette diversité.

(2) Groupes écologiques. — Le spectre écologique se présente de la manière suivante :

Xérophytes, en général	48 espèces, soit 52,7 % de l'ensemble.
dont :	
Xérophytes s.s.	18 espèces;
Mésoxérophytes	24 espèces;
Sclérophytes	6 espèces.
Mésophytes	19 espèces, soit 20,9 % de l'ensemble.
Mésohygrophytes et Hygrophytes.	7 espèces, soit 7,7 % de l'ensemble.
Pélo-hélophyte	1 espèce, soit 1,1 % de l'ensemble.
Nitrophytes	8 espèces, soit 12,0 % de l'ensemble.

Ce spectre montre un glissement assez faible, bien que nettement marqué, vers la partie mésohygrophytique de l'éventail des groupes écologiques, par rapport à ce que nous avons établi pour la florule du Nahimbi. Or, cette dernière comportait des éléments propres aux rivages de cendrées du lac Kivu. Nous devons donc conclure à un milieu moyennement moins xérique que les champs de cendrées. L'aridité du substrat offert par les dépôts généralement meubles et très poreux de lapilli, s'opposant souvent à la fraîcheur des grandes crevasses, éboulements et cavernes, rend compte de cette modification du spectre écologique.

(3) Appétence lumineuse. — Les groupes relatifs au besoin en lumière se partagent la florule du Rumoka, comme suit :

	%
Héliophytes	63,6
Hémihéliophytes	28,4
Hémisciaphytes	4,6
Sciaphytes	3,4

Par rapport au Nahimbi, nous constatons ici encore un glissement vers les groupes moins exigeants au point de vue de la lumière. Les raisons en sont évidentes et vont de pair avec la diversité et les modifications micro-climatiques auxquelles nous avons fait allusion ci-dessus.

(4) Adaptations à la dissémination. — Les groupes adaptatifs apparents à l'égard de la dissémination des diaspores se partagent selon le spectre suivant :

	%
Ombrohydrochores	6,7
Anémochores	40,0
Zoochores	53,3
Autochores	1,0

On notera, par rapport à la florule du Nahimbi, une atténuation du lot des ombrohydrochores : le site du Rumoka est évidemment moins favorable à ce mode de dissémination. La proportion de zoochores est également plus élevée. Nous avons vu que cette modalité de dispersion jouait un rôle actif dans la séquence des synusies colonisatrices de nos champs de lave.

4. La succession végétale. — Nous envisagerons, sous cette rubrique, deux aspects de la succession végétale au sens large. D'abord, l'enrichissement progressif de la florule, ensuite l'enchaînement des communautés végétales.

(1) Enrichissement de la florule. — Cet enrichissement correspond à l'aspect qualitatif de la recolonisation végétale des laves. C'est le seul que nous envisagerons ici, nous proposant de revenir plus tard, lorsque nous disposerons de plus d'éléments comparatifs, sur l'aspect quantitatif, c'est-à-dire sur la densité du tapis végétal.

Nous nous heurtons malheureusement à une très sérieuse difficulté que nous avons déjà soulignée. Bien que les champs de lave aient été explorés par de nombreux botanistes, la plupart d'entre eux n'ont pas eu la préoccupation de dresser, régulièrement, un inventaire aussi complet que possible de la flore. D'autre part, il est difficile de décider, dans bon nombre de cas, de la localisation précise des récoltes et donc d'établir le relevé des plantes du Rumoka.

En définitive, le seul point de repère précis dont nous disposons est donc la liste dressée en 1926 et publiée en 1932 par W. ROBYNS, pratiquement arrêtée à 1928, avec les récoltes ultérieures de SCAËTTA.

Cette liste comprend 27 espèces dont 22 Spermatophytes (certains de ceux-ci étant douteux comme nous l'avons dit plus avant) et 1 Ptéridophyte. Ce chiffre est à opposer au nôtre qui s'élève à 93, soit un coefficient d'accroissement de 3,4.

Il semble bien que la plupart des espèces mentionnées par ROBYNS aient été récoltées sur les coulées de lave proprement dites et c'est donc la florule des crevasses, interstices et excavations des champs de lave que nous prendrons comme référence.

Nous avons ventilé les espèces énumérées par notre prédécesseur, selon leur appartenance probable à l'un des groupes mis en évidence, dans le processus de la colonisation des crevasses.

La comparaison avec nos propres données quantitatives à ce sujet, se présente comme suit :

	Nombre d'espèces recensées		
	ROBYNS (1928)	LEBRUN (1937)	Coefficient d'accroissement (1928-1937)
a) Plantes humicoles et collectrices d'humus	4	8	2
b) Mésophytes et nitrophytes exploitant les crevasses comblées	11	17	1,5
c) Frutex	3	17	5,6
d) Plantes rampantes et humifuses	1	10	10
e) Arbustes	4	12	3

Quelle que soit l'insécurité des données comparatives, ces nombres mettent clairement en évidence le fait d'un enrichissement spécifique d'autant plus marqué que l'on s'adresse à des ensembles écologiques ou physiologiques dont l'intervention est chronologiquement plus tardive. En d'autres termes, les espèces recensées en 1937 et qui n'étaient point signalées en 1928, sont surtout des représentants de stades de colonisation plus avancée (groupes *c* et *d*). Le taux apparent d'augmentation des arbustes au cours de cette période est cependant moins élevé que celui des frutex. Il n'est pas invraisemblable d'admettre que l'arrivée de ces végétaux — particulièrement apparents d'ailleurs et qui risquent donc le moins de passer inaperçus — soit relativement très précoce.

Le manque d'inventaires réguliers et suffisamment complets nous empêche de dresser un état chronologique détaillé, mais nous avons essayé de le faire néanmoins pour les seuls arbustes (Tabl. LXVII).

Ce tableau, pour les raisons que nous avons déjà indiquées, est certainement incomplet. Il permet néanmoins de mettre en évidence le « noyau » fondamental des espèces arbustives pionnières et les apports progressifs depuis l'éruption.

(2) Succession des groupements végétaux. — La figure 16 résume, sous forme d'un schéma général, nos vues sur la succession des types de végétation sur les épanchements volcaniques du Rumoka.

Nous avons considéré les quatre milieux de départ suivants : dalles et surface des blocs de lave, cendrées en couches superficielles, scories et cendrées en couches profondes, fissures et crevasses dans les dalles et blocs de lave.

La présentation de notre schéma montre immédiatement de grandes différences entre ces milieux fondamentaux touchant leur réceptivité à la colonisation et à la progression végétales.

Les surfaces des dalles et des blocs rocheux constituent le milieu le plus inhospitalier et le plus rétif à la colonisation. Après 25 ans, les laves lisses sont encore à peu près nues, ou ne portent que des plages peu étendues de lichens foliacés et quelques colonies de lichens fruticuleux.

Sur les parois rugueuses ou délitées apparaît un recouvrement plus important, qui, par places, peut être total, mais ne représente encore qu'un groupement pionnier lichénique très simple.

Après 46 ans, A. LÉONARD (1959) mentionne sur les dalles de lave de 1912 des recouvrements de l'ordre de 60 à 70 %; *Stereocaulon confluens* est accompagné de *Campylopus introflexus* et de quelques pieds de *Bulbostylis lanifera*. Un début de substrat superficiel paraît donc se créer.

Alors qu'en 1937, lors de nos observations détaillées sur le terrain, rien n'indiquait le sens de la succession du groupement pionnier à *Stereocaulon-Peltigera*, il semble donc qu'à la longue, il évolue vers une pelouse assez semblable à celle qui s'établit d'emblée sur les cendrées déposées en couches superficielles.

L'évolution de la végétation et la transformation du tapis végétal sont donc extraordinairement lentes sur les dalles et à la surface des blocs de lave.

TABLEAU LXVII.

Liste des arbustes signalés à diverses époques dans les champs de lave du Rumoka.

Espèces	1926-1928 (14-16 ans après l'éruption) (ROBYNS, SCAËTTA, HUMBERT)	1931-1934 (19-22 ans après l'éruption) (BURTT, LEBRUN, VAN ROECHOUDT, DE WITTE)	1937-1938 (25-26 ans après l'éruption) (GHESQUIÈRE, LOUIS, LEBRUN)	1945-1958 (33-46 ans après l'éruption) (GERMAIN, A. LÉONARD)
<i>Myrica salicifolia</i>	×	×	×	×
<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i>	×	×	×	×
<i>Hymenodictyon floribundum</i>	×	×	×	×
<i>Trema orientalis</i>	×	..	×	×
<i>Dodonaea viscosa</i>	×	..	×	×
<i>Ficus Vallis-Choudae</i>	×	..	×	..
<i>Ficus ingens</i>	×	×	×
<i>Gymnosporia Engleriana</i> v. <i>macrantha</i> ...	×	..	×	..
<i>Olea chrysophylla</i>	×	..	×	×
<i>Crassocephalum multicorymbosum</i>	(**)	..	×	..
<i>Ficus urceolaris</i>	×
<i>Clerodendrum myricoides</i> v. <i>niansianum</i>	×	×	..
<i>Clerodendrum discolor</i>	×
<i>Maesa rufescens</i>	×
<i>Vernonia amygdalina</i>	×	×
<i>Ficus cyathistipula</i>	×	×
<i>Ficus ovata</i> v. <i>octomelifolia</i>	×	×
<i>Toddalia asiatica</i>	×	..
<i>Cussonia Hostii</i>	×	..
<i>Ficus storthophylla</i>	×

(*) *Dodonaea viscosa* et *Olea chrysophylla* ne figurent dans aucun de nos relevés des champs de lave récents proprement dits. Leur présence, surtout pour le premier, est cependant probable.

(**) Signalé par ROBYNS (1932) dans les "enclaves" des épanchements du Kateruzi.

(***) Espèce douteuse, comme nous l'avons indiqué précédemment.

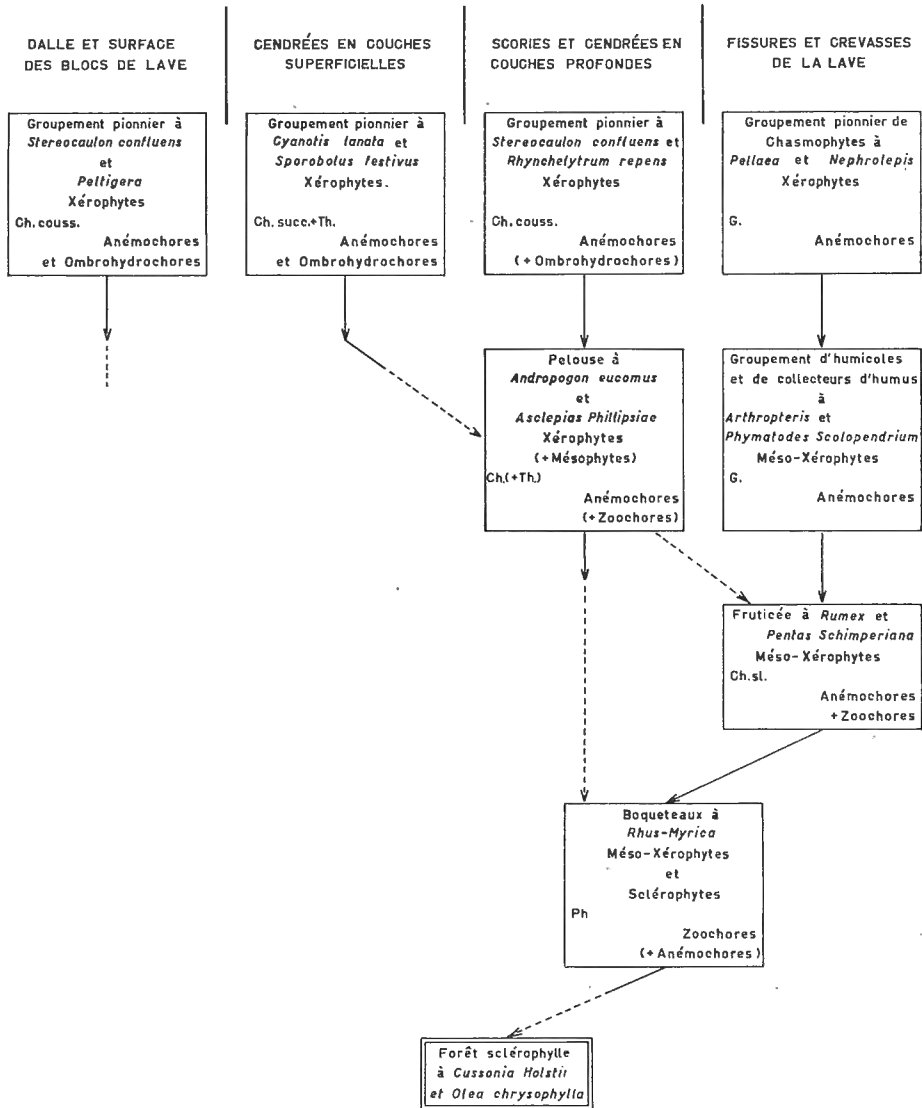


FIG. 16. — Succession végétale au départ des principaux biotopes dans les champs de lave du Rumoka.

Les dépôts et cendrées superficielles portent une végétation pionnière qui indique déjà le sens de la succession vers la pelouse à *Andropogon* et *Asclepias*.

Sur les dépôts de scories et cendrées épaisses, colonisation et succession végétales sont nettement plus rapides. Après 25 ans, dans les groupements de pelouse réalisés localement s'installent les premiers pionniers des boqueteaux à *Rhus-Myrica* ou des fruticées à *Rumex*.

Par contre, c'est au départ des fissures et crevasses que la recolonisation et la succession des groupements végétaux sont le plus rapides. Nous avons quelque peu simplifié la séquence des divers ensembles dont nous avons déjà détaillé le rôle dans la conquête et l'appropriation du milieu. Nous avons vu aussi, qu'en fait, il se produit souvent un véritable « télescopage » entre ces divers maillons de la succession. Il est clair qu'elle aboutit, en fin de compte, à la formation de fruticées d'abord, puis de boqueteaux parmi lesquels se rencontrent déjà des éléments précurseurs de la forêt sclérophylle claire à *Cussonia* et *Olea*.

5. Commentaires et conclusions. — Il nous reste à confronter les résultats de nos observations aux conclusions dégagées antérieurement par ROBYNS (1932) dont le Mémoire a eu le mérite d'attirer l'attention sur un cas phytogéographique et écologique particulièrement intéressant (1).

(1) Nous ne reviendrons pas sur la position du « problème du Rumoka » qui, pour nous, est tout autre que le « problème du Krakatau ».

L'inclusion des coulées dans une zone couverte de végétation, l'existence d'« enclaves » respectées par les flots de lave, atténuent beaucoup la portée de l'éventuelle destruction totale des végétaux préexistants, du caractère nouveau de la flore ayant pris naissance sur un sol stérilisé. Des cas analogues sont très fréquents; les phénomènes géomorphologiques nous en fournissent des exemples innombrables. Ce qui fait l'intérêt du « problème du Krakatau », c'est l'éloignement des sources de diaspores, et aucune difficulté de ce genre ne se présente au Rumoka. Sous cet angle, par conséquent, il n'apparaît pas de commune mesure entre les deux cas.

Si nous ne partageons pas, sur ce point précis, les vues de notre distingué prédécesseur, il est clair que nous reconnaissons avec lui, tout l'intérêt de l'étude synécologique de la recolonisation des laves et que nous souscrivons par ailleurs à maintes de ses remarques et observations sur ce sujet.

(2) Nous ne pouvons faire nôtre la conclusion de ROBYNS relative à l'importance des mousses auxquelles reviendrait « sans aucun doute possible la part prédominante dans la colonisation » (1932, p. 26); ni sur le fait

(1) Pendant l'impression de ce manuscrit, nous avons publié une communication préliminaire sur ce sujet (Sur les processus de colonisation végétale des champs de lave des Virunga. *Bull. Cl. Sc. Acad. Roy. Belgique*, 5^e sér., XLV, pp. 725-742, 1959) où nous développons particulièrement certains aspects relatifs aux modalités écologiques et à la durée du repeuplement.

que les scories seraient recouvertes d'une « abondante couche de Muscinées... » (p. 16), et pas davantage sur l'affirmation que « la surface des laves scoriacées est abondamment recouverte d'un tapis de mousses... » (p. 28).

Les Bryophytes ne jouent un rôle notable ou qui mérite mention que dans quelques cas particuliers : alentours des fumerolles, fonds des cavernes ou effondrements, tapis meubles ou superficiels de scories ou de cendrées. Leur rôle est insignifiant, à l'égard de celui des lichens, dans tous les autres cas. Les tapis végétaux qui recouvrent la surface des blocs sont quasi exclusivement formés de lichens. Les mousses n'apparaissent que lorsqu'il y a constitution d'un substrat meuble, si mince soit-il. Au point de vue dynamique, le rôle des Bryophytes demeure médiocre et souvent nul dans les champs de lave proprement dits.

(3) Nous réfuterons aussi l'affirmation que les fougères ne jouent qu'un rôle secondaire dans la colonisation végétale (ROBYNS, 1932, conclusion 5, p. 28).

Nous avons vu que le dynamisme le plus actif, le plus rapide et au total le plus efficace, prenait origine au départ des fissures et crevasses. Or, deux groupes initiaux : chasmophytes puis collecteurs d'humus, sont formés en très grosse majorité par des fougères. Leur rôle est donc, au contraire, fort important.

Il reste que l'affirmation de ROBYNS est correcte en ce qui concerne les scories meubles et les cendrées et, sous cet aspect et dans ce cas particulier, la comparaison avec le Krakatau est valable et la différence évidente.

(4) Nous sommes amené aussi à nuancer la conclusion de notre prédécesseur relativement au caractère nettement et généralement xérophile de la flore colonisatrice des laves du Rumoka. D'après la liste même publiée en 1932, bon nombre d'espèces ne sont pas de vrais xérophytes. La diversité des habitats offerts très tôt aux immigrants justifie qu'ils ne comprennent pas seulement des xérophytes stricts. On se référera aux données statistiques que nous avons établies plus avant et qui justifient en détail cette manière de voir.

(5) La part qui revient à l'homme, comme agent de transport de graines dans le repeuplement végétal du Rumoka, nous paraît médiocre. Notre liste ne comporte que peu d'espèces réellement anthropophiles. Leur intervention en tout cas n'est certainement pas précoce, car il est bien peu d'habitats qui leur soient, au début, réellement favorables. Il en résulte que si la végétation des « enclaves » a certainement joué un rôle comme centre de production et de dispersion de diaspores, elle n'a certainement pas servi « plus spécialement de centres de diffusion d'espèces anthropophiles ».

(6) Il ne nous paraît pas non plus que le lac Kivu ait joué un rôle quelque peu important dans le transport de diaspores hydrochores qui sont bien peu importantes dans la végétation colonisatrice des champs de lave de 1912. Il n'apparaît encore aucune végétation particulière en bordure du lac qui soit constituée d'espèces à dispersion uniquement hydrochorique.

La plus grande densité de la végétation le long des eaux est due uniquement à une meilleure humectation du substrat et une micro-atmosphère plus favorable.

Par contre, il est tout à fait exact de mentionner la pluie et le ruissellement des eaux pluviales, comme un élément actif du transport de graines, au moins à courte distance.

CHAPITRE III.

LA VÉGÉTATION FRUTESCENTE ET FORESTIÈRE DE LA BASSE-PLAINE DE LAVE.

§ 1. LA FORÊT SCLÉROPHYLLLE À *CUSSONIA HOLSTII* ET *OLEA CHRYSOPHYLLA*.

(Tableau LXVIII.)

1. Le Tableau LXVIII réunit six relevés de la végétation frutescente, arbustive ou nettement forestière de la Basse-Plaine de lave.

Dans l'ensemble, et quelle que soit la physionomie de la formation correspondant à chaque relevé, il se dégage une nette impression de communauté floristique. En effet, un noyau spécifique apparaît et peut être synthétisé de la manière suivante :

Strates supérieures :

Cussonia Holstii.
Olea chrysophylla.
Myrica salicifolia.
Hymenodictyon floribundum.
Carissa edulis.
Rhus incana, v. *cuneifoliolata*.
Rumex usambarensis.
Gymnosporia Engleriana, v. *macrantha*.
Rhamnus prinoides.
Rubus subspicatus et *R. rigidus*.

Lianes et plantes grimpantes :

Jasminum dichotomum.
Clematis hirsuta.
Toddalia asiatica.
Cissus petiolata.
Opilia celtidifolia.
Smilax Goetzeana.
Allophylus oreophilus.
Rubia cordifolia.
Crassocephalum Bojeri.

TABLEAU LXVIII.

La forêt sclérophylle à *Cussonia Holstii* et *Olea chrysophylla*.

Numéro des relevés						106	120	121	100	99	107
Strate arborescente.											
Arbres et grands arbustes :											
O	Hél	Més-xéro	Ph I	Zen	<i>Cussonia Holstii</i> (τ)	Ab	+ .1	1.1	2.1	2.1	Ab
Paléo	Hél	Scléro	Ph I	Zen	<i>Olea chrysophylla</i> {	A ..	3.1	1.1	2.1	2.1	×
						Pl .	.	1.1	.	.	.
Sz-G	Hél	Scléro	Ph I	Zen	<i>Myrica salicifolia</i> {	A ..	+ .1	.	3.3	4.4	.
						Pl .	.	+ .1	2-3.2	2.1	.
Sz	Hél	Més-xéro	Ph I	Ach	<i>Erythrina tomentosa</i> (τ) (ε)	×	.	.	+ .1	+ .1	.
Sz	Hél	Scléro	Ph I	Anemp	<i>Hymenodictyon floribundum</i>	×	.	.	+ .1	.	×
Sz	Hél	Més-xéro	Ph I	Anemp	<i>Entadopsis abyssinica</i> (τ)	+ .1	.
Sz-G	Hél	Méso	Ph I	Zen	<i>Bridelia micrantha</i> (ε)	+ .1	.
Eth-O-Z	Hél	Méso	Ph I	Zen	<i>Celtis Krausiana</i> (τ)	+ .1	.
Eth-O-Z	H-hél	Més-scléro	Ph I	Zen	<i>Teclea nobilis</i>	1.1	+ .1	+ .1	×
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ph I	Zen	<i>Clausena anisata</i> {	A	+ .1	.
						Pl .	.	1.1	.	.	×
Sc-G	Hél	Méso	Ph I	Zen	<i>Ficus Vallis-Choudae</i>	+ .1	+ .1	Ab
O	Hél	Méso	Ph I	Ach	<i>Albizzia grandibracteata</i> (τ)	1.1	Ab
O	Hél	Més-scléro	Ph I	Zis	<i>Bersama cf. ninagongensis</i>	+ .1	.	.	×
Lianes.											
Ss-O-Z	Hél	Scléro-xéro	Phλ	Zen	<i>Jasminum dichotomum</i>	Ab	+ .1	3.2	1.2	1.2	×
Sz	H-hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Clematis hirsuta</i>	×	.	+ .1	1.2	1-2.3	×

Paléo	H-hél	Més-xéro	Phλ	Zen	<i>Toddalia asiatica</i> (ε)	×	+ .1	1.1	1.2	.	×
Sz-G	H-hél	Més-xéro	Phλ	Zen	<i>Cissus petiolata</i> (χ)	.	+ .1	+ .1	1.2	.	×
Sz	H-hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Opilia celtidifolia</i>	Ab	.	.	.	1.2	1.2
Eth-O-Z	H-hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Smilax Goetzeana</i> (ε)	.	+ .1	+ .1	+ .1	+ .1	.
Sz	H-hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Cissampelos mucronata</i>	×	.	.	+ .1	.	.
Sect	H-scia	Més-hygro	Phλ	Zen	<i>Allophilus oreophilus</i>	+ .1	1.1	.	+ .1	.
Sz-Aa	H-hél	Més	Phλ	Zen	<i>Rhoicissus erythrodes</i>	×	×
Sz-G	H-hél	Més	Phλ	Anemp	<i>Dioscorea praehensilis</i>	×	×
Sz-Malg	Hél	Xéro	Phλ (succ)	Anemp	<i>Sarcostemma viminalis</i> (χ)	.	.	.	+ .1	.	.
G	Hél	Més-xéro	Phλ	Anemr	<i>Adenia lobata</i>	+ .1	.	.
Sz	Hél	Scléro-xéro	Phλ	Zen	<i>Carissa edulis</i> (*) (ε)	×
O-Z	H-hél	Més	Phλ	Z	<i>Phyllanthus guineensis</i> (ε)	×
Pluri	H-hél	Més-hygro	Phλ	Zen	<i>Phytolacca dodecandra</i>	2.3
Eth-O-Z	H-hél	Més	Phλ	Z	<i>Helinus Mystacinus</i> (τ)	+ .1
Pant	H-hél	Més-hygro	Phλ	Zen	<i>Basella alba</i> (χ)	×
Eth-O-Z	Hél	Scléro-xéro	Phλ	Zen	<i>Jasminum abyssinicum</i>	+ .1	+ .1	.	.	.
O	H-hél	Més	Phλ	Zen	<i>Jasminum Eminii</i> (τ)	+ .1	×
Épiphytes (**).											
Pant	H-scia	Més	Ph ép	Anemp	<i>Pleopeltis lanceolata</i>	+ .2	+ .2	×
Pluri	H-scia	Hygro	Ph ép	Anemp	<i>Asplenium Sandersoni</i>	+ .2	.	×
O	H-hél	Més	Ph ép	Anemp	<i>Drynaria Volkensii</i>	+ .2	+ .2	.
Paléo	H-hél	Més	Ph ép	Anemp	<i>Polypodium excavatum</i>	×
Pluri	H-scia	Hygro	Ph ép	Anemp	<i>Loxoscaphe Mannii</i>	×

(*) Voir aussi la strate arbustive.

(**) Ptéridophytes et Spermatophytes seulement.

(τ) Espèces caducifoliées.

(ε) Espèces épineuses, aculées ou armées.

(χ) Espèces plus ou moins crassulescentes.

Les espèces présumées différentielles de la variante initiale à *Gymnosporia* et *Scolopia* sont soulignées par un trait interrompu et les différentielles probables de la variante à *Teclea-Maesa* par un trait plein.

Numéro des relevés						106	120	121	100	99	107
Pant	H-hél	Xéro	Ph ép	Zen	<i>Rhipsalis Cassutha</i> (χ)	.	.	.	+ .2	.	.
O	H-hél	Més	Ph ép	Zen	<i>Loranthus Bovumae</i>	+ .2	.
G	H-scia	Hygro	Ph ép	Anemp	<i>Cyrtorchis Sedeni</i>	+ .2	.
O-Z	Hél	Més-xéro	Ph ép	Zen	<i>Viscum combreticolum</i>	+ .2	.
Strate arbustive.											
Arbustes.											
Sz	Hél	Scléro-xéro	Ph l	Zen	<i>Carissa edulis</i> (ε)	Ab	1.1	1.1	2.2	1.1	×
Sz	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i> (τ) (ε)	Ab	1.1	1.1	1.1	1.1	×
O	H-hél	Més-xéro	Ph f	Zep	<i>Rumex usambarensis</i> { a (τ)	Do	+ .1	+ .1	2-3.3	2.3-2	×
					Pl	2.2	2.2	Do
O	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Rubus</i> spp. (<i>subspicatus</i> et <i>rigidus</i>) ... (ε)	.	+ .1	.	1.2	+ .2	.
Sect	Hél	Scléro	Ph l	Z	<i>Pittosporum spathycalyx</i>	×	.	.	1.1	1.1	.
O	H-hél	Més	Ph l	Zen	<i>Schefflera polysciadia</i> (τ)	×	×
O	Hél	Scléro	Ph l	Ach	<i>Acanthus pubescens</i> (ε)	.	.	.	1-2.3	.	2.3
O	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Hoslundia opposita</i> v. <i>velutina</i>	×	×
O	Hél	Més	Ph l	Zen	<i>Clerodendrum myricoides</i> v. <i>niansanum</i> . (τ)	Ab	.	.	+ .1	.	.
Sz-G	H-hél	Més-hygro	Ph l	Anemp	<i>Crassocephalum multicorymbosum</i> .. (χ)	.	+ .1	.	+ .1	.	.
—	—	—	—	—	<i>Peddiea Fischeri</i> (*)	+ .1	2.1	.	.	.
Sz-G	Hél	Més	Ph l	Anemp	<i>Vernonia amygdalina</i>	×
Pant	Hél	Xéro	Th	Anemr	<i>Hibiscus diversifolius</i> (ε)	.	.	.	+ .1	.	.
Sz-Aa	Hél	Més-scléro	Ph l	Zen	<i>Rhus natalensis</i> v. <i>elliptica</i> (ε)	+ .1	.
Pluri	Hél	Més	Ph l	Zen	<i>Trema orientalis</i>	+ .2	.	.	.
Sz-Aa	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Ficus ingens</i>	+ .1	.	.	+ .1	.
—	—	—	—	—	Cf. <i>Dicrostachys glomerata</i> (ε)	+ .1	.
Sz-G	Hél	Hélo	Ph l	Zen	<i>Ficus cyathistipula</i>	×
—	—	—	—	—	<i>Dracaena</i> sp.	×

—	—	—	—	—	<i>Solanum cf. aculeastrum</i> (e)	×
Paléo	H-hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Scutia myrtina</i> (e)	×
Paléo	Hél	Hélo	Ph f	Anemp	<i>Pluchea ovalis</i>	×
Sz-Aa	Hél	Scléro	Ph l	—	<i>Euclea lanceolata</i>	×
Eth-O	Hél	Xéro	Ph l	Zis	<i>Gymnosporia Engleriana</i> v. <i>macrantha</i> . (e)	Ab	1.1	+1	2.1	+1	.	.
Pluri	H-hél	Scléro	Ph l	Z	<i>Rhamnus prinoides</i> (e)	.	+1	+1	2.1	.	.	.
O	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Scolopia rhamniphylla</i> (e)	Ab	1.1	1.1
O	H-hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Trimeria tropica</i> { A (τ)	.	+1	+1
					Pl	+1	+1
Zz-G	H-hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Maesa rufescens</i> (τ)	.	.	.	1.1	1.1	+1	.
Sz-G	Hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Ficus Hochstetteri</i>	+1	.	×
Herbes grimpanes ou sarmenteuses.												
Paléo	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Rubia cordifolia</i>	+1	+1	.	1.2	.	×
Sz-Malg	H-hél	Més-xéro	Phλ	Anemp	<i>Crassocephalum Bojeri</i> (χ)	.	.	.	+1	+1	.	×
Sz-G	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zen	<i>Lantana Mearnsii</i>	×	1.2	.	.	+1	.	.
Pluri	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Momordica foetida</i>	+1	.	.	×
Pant	Hél	Méso	Ch sl	Z	<i>Ipomoea cairica</i>	+1	+1
Paléo	H-hél	Més-hygro	Ch r	Zen	<i>Melothria punctata</i>	×
O	H-hél	Méso	Phλ	Zen	<i>Solanum plousianthemum</i>	×
O	H-hél	Més-xéro	Phλ	Anemp	<i>Gynura ruwenzoriensis</i>	×
Pant	Hél	Nitro	Th	Anemr	<i>Cardiospermum Halicacabum</i>	×
Pluri	Hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Microglossa volubilis</i>	×	1.2	2.2
O-Z	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z	<i>Tragia brevipes</i>	+1	.	×
Strates frutescente et herbacée.												
Sz-Aa	H-hél	Méso	Ch r	Ach	<i>Justicia flava</i>	×	1.1	2.2	1.2	+2	.	×
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium adscendens</i> v. <i>robustum</i>	2.1	+1	1.2	1.2	.	.
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Oplismenus hirtellus</i>	1.1	3.2	2.3	.	.	×
—	—	—	—	—	<i>Setaria cf. Chevalieri</i>	+1	1.1	+2	+2	.	.

(*) Détermination douteuse.

Numéro des relevés						106	120	121	100	99	107
Pant	H-hél	Xéro	Ph ép	Zen	<i>Rhipsalis Cassutha</i> (χ)	.	.	.	+ .2	.	.
O	H-hél	Més	Ph ép	Zen	<i>Loranthus Bovumae</i>	+ .2	.
G	H-scia	Hygro	Ph ép	Anemp	<i>Cyrtorchis Sedeni</i>	+ .2	.
O-Z	Hél	Més-xéro	Ph ép	Zen	<i>Viscum combreticolum</i>	+ .2	.
Strate arbustive.											
Arbustes.											
Sz	Hél	Scléro-xéro	Ph l	Zen	<i>Carissa edulis</i> (ε)	Ab	1.1	1.1	2.2	1.1	×
Sz	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i> (τ) (ε)	Ab	1.1	1.1	1.1	1.1	×
O	H-hél	Més-xéro	Ph f	Zep	<i>Rumex usambarensis</i> { a (τ) Pl	Do	+ .1	+ .1	2-3.3	2.3-2	×
O	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen		<i>Rubus</i> spp. (<i>subspicatus</i> et <i>rigidus</i>) ... (ε)	.	.	.	2.2	2.2
Sect	Hél	Scléro	Ph l	Z	<i>Pittosporum spathycalyx</i>	×	.	.	1.1	1.1	.
O	H-hél	Més	Ph l	Zen	<i>Schefflera polysciadia</i> (τ)	×	×
O	Hél	Scléro	Ph l	Ach	<i>Acanthus pubescens</i> (ε)	.	.	.	1-2.3	.	2.3
O	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Hoslundia opposita</i> v. <i>velutina</i>	×	×
O	Hél	Més	Ph l	Zen	<i>Clerodendrum myricoides</i> v. <i>niansanum</i> . (τ)	Ab	.	.	+ .1	.	.
Sz-G	H-hél	Més-hygro	Ph l	Anemp	<i>Crassocephalum multicornosum</i> (χ)	.	+ .1	.	+ .1	.	.
—	—	—	—	—	<i>Peddiea Fischeri</i> (*)	+ .1	2.1	.	.	.
Sz-G	Hél	Més	Ph l	Anemp	<i>Vernonia amygdalina</i>	×
Pant	Hél	Xéro	Th	Anemp	<i>Hibiscus diversifolius</i> (ε)	.	.	.	+ .1	.	.
Sz-Aa	Hél	Més-scléro	Ph l	Zen	<i>Rhus natalensis</i> v. <i>elliptica</i> (ε)	+ .1	.
Pluri	Hél	Més	Ph l	Zen	<i>Trema orientalis</i>	+ .2	.	.	.
Sz-Aa	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Ficus ingens</i>	+ .1	.	.	+ .1	.
—	—	—	—	—	Cf. <i>Dicrostachys glomerata</i> (ε)	+ .1	.
Sz-G	Hél	Hélo	Ph l	Zen	<i>Ficus cyathistipula</i>	×
—	—	—	—	—	<i>Dracaena</i> sp.	×

—	—	—	—	—	<i>Solanum cf. aculeastrum</i> (e)	×
Paléo	H-hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Scutia myrtina</i> (e)	×
Paléo	Hél	Hélo	Ph f	Anemp	<i>Pluchea ovalis</i>	×
Sz-Aa	Hél	Scléro	Ph l	—	<i>Euclea lanceolata</i>	×
Eth-O	Hél	Xéro	Ph l	Zis	<i>Gymnosporia Engleriana</i> v. <i>macrantha</i> . (e)	Ab	1.1	+1	2.1	+1	.
Pluri	H-hél	Scléro	Ph l	Z	<i>Rhamnus prinoides</i> (e)	.	+1	+1	2.1	.	.
O	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Scolopia rhamniphylla</i> (e)	Ab	1.1	1.1	.	.	.
O	H-hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Trimeria tropica</i> { A (τ)	.	+1	+1	.	.	.
					Pl	+1	+1	.	.	.
Zz-G	H-hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Maesa rufescens</i> (τ)	.	.	.	1.1	1.1	+1
Sz-G	Hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Ficus Hochstetteri</i>	+1	×
Herbes grimpantes ou sarmenteuses.											
Paléo	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Rubia cordifolia</i>	+1	+1	.	1.2	×
Sz-Malg	H-hél	Més-xéro	Phλ	Anemp	<i>Crassocephalum Bojeri</i> (χ)	.	.	.	+1	+1	×
Sz-G	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zen	<i>Lantana Mearnsii</i>	×	1.2	.	.	+1	.
Pluri	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Momordica foetida</i>	+1	.	×
Pant	Hél	Méso	Ch sl	Z	<i>Ipomoea cairica</i>	+1	+1	.	.	.
Paléo	H-hél	Més-hygro	Ch r	Zen	<i>Melothria punctata</i>	×
O	H-hél	Méso	Phλ	Zen	<i>Solanum plousianthemum</i>	×
O	H-hél	Més-xéro	Phλ	Anemp	<i>Gynura ruwenzoriensis</i>	×
Pant	Hél	Nitro	Th	Anemr	<i>Cardiospermum Halicacabum</i>	×
Pluri	Hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Microglossa volubilis</i>	×	1.2	2.2	.	.	.
O-Z	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z	<i>Tragia brevipes</i>	+1	×
Strates frutescente et herbacée.											
Sz-Aa	H-hél	Méso	Ch r	Ach	<i>Justicia flava</i>	×	1.1	2.2	1.2	+2	×
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium adscendens</i> v. <i>robustum</i>	2.1	+1	1.2	1.2	.
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Oplismenus hirtellus</i>	1.1	3.2	2.3	.	×
—	—	—	—	—	<i>Setaria cf. Chevalieri</i>	+1	1.1	+2	+2	.

(*) Détermination douteuse.

Numéro des relevés					106	120	121	100	99	107	
Paléo	Hél	Més	Ch r	Anemp	<i>Phymatodes Scolopendrium</i>	3.2	+ .1	1.2	+ .2	.
Paléo	H-hél	Més	Ch r	Ach	<i>Asystasya gangetica</i>	+ .1	1-2.3	+ .2	×
Sz-G	Hél	Xéro	Ch succ	Anem	<i>Kalanchoe crenata</i> (χ)	.	+ .1	.	+ .2	+ .1	×
Sz-Aa	H-hél	Scléro	Ch gr	Zep	<i>Panicum deustum</i>	1.2	1.2	×
Pluri	H-hél	Més	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	3.1	1.1	2.3-4	.	.
Eth-O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Pentas lanceolata</i>	1.1	+ .1	×
O	H-hél	Scléro	Ch gr	Zep	<i>Panicum adenophorum</i>	+ .2	+ .2	.
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z	<i>Commelina diffusa</i>	+ .2	.	×
O	H-hél	Xéro	Th	—	<i>Plectranthus auriculatus</i>	+ .1	.	×
Pant	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Nephrolepis undulata</i>	1.2	2.3-4	.
Pant	Hél	Més-xéro	Ch gr	Zep	<i>Melinis minutiflora</i>	+ .2	.	.	1.2-3	.
Sz-Aa	H-hél	Més	H r	Zep	<i>Torilis africana</i>	×	.	.	.	+ .1	.
Paléo	Hél	Xéro	Ch succ	Hydrom	<i>Cyanotis barbata</i> (χ)	×	+ .1
Paléo	H-hél	Més	Ph f	Ach	<i>Crotalaria axillaris</i>	1.1	+ .1	.	.	.
—	—	—	—	—	<i>Pycnostachys cf. Erics-Rosenii</i>	+ .1	1.1	.	.	.
Paléo	H-scia	Hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium repandum</i>	1.2	+ .2	×
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Pseudechnolaena polystachya</i>	2.3	1.3-4	.
Sz-G	H-hél	Més	G	Z	<i>Haemanthus multiflorus</i>	2.3	.	×
Sz-G	H-hél	Més	Ch r	Ach	<i>Phayloopsis imbricata</i>	+ .2	×

LÉGENDE DU TABLEAU LXVIII.

- Relevé 106 : Environs de Sake; 1.600-1.700 m d'altitude; champs de lave; fourrés sclérophylles et petits halliers; arbustes atteignant jusqu'à 14 m de hauteur; février 1932 et août 1937.
- Relevé 120 : Entre Goma et Sake, km 203 de la route et au Nord de celle-ci; 1.500 m d'altitude; maquis sclérophylle de 4-5 m de hauteur à dominance de *Olea chryso-phylla* avec quelques *Cussonia* dépassant le massif; substrat de lave peu décomposée; strate arbustive : 4-5 m, 80-90 %; strate herbacée 35 %; strate muscinale 75 %; 4.000 m²; novembre 1948 (relevé R. GERMAIN et G. GILBERT).
- Relevé 121 : Id.; km 199 de la route et au Nord de celle-ci; 1.500 m d'altitude; petite forêt sclérophylle assez ancienne et plus ou moins fermée; strate supérieure de 10 à 12 m de haut; sol de lave assez décomposée avec de la terre entre les blocs; strate arborescente : 10 %; strate arbustive : 4-5 m, 90 %, très lianeuse; strate herbacée : 35 %; strate muscinale peu abondante et confinée aux blocs affleurants; 4.000 m²; novembre 1948 (relevé R. GERMAIN et G. GILBERT).
- Relevé 100 : Entre Mugunga et le Rumoka; 1.500-1.600 m d'altitude; forêt sclérophylle très clairière sur blocs de lave plus ou moins désagrégés; sol squelettique; strate arborescente : 6-10 (-14) m, 60-65 %; strate arbustive : 3-4 (-5) m, 40 %; strate herbacée et frutescente 35-40 %; novembre 1937.
- Relevé 99 : Id.; forêt sclérophylle établie sur vieux champs de cendrées; terre tout à fait meuble sauf des blocs épars; forêt généralement dense, mais clairière; strate arborescente : 6-12 (-20) m, 75-80 % (par places jusqu'à 100 %); strate arbustive : 3-4 (-6) m, 25 %; strate herbacée et frutescente en mosaïque : 25 (-40) %; strate muscinale inférieure à 5 %; 18 novembre 1937.
- Relevé 107 : Lac Mugunga; env. 1.500 m d'altitude; frange sur le versant interne vers le lac; pente générale plus ou moins 20°; sol formé de cendrées et de tuf terreux; forêt dense d'aspect mésohygrophile; hauteur des grands arbres jusqu'à 20 m; dôme non continu, très chargé de draperies de lianes; strate arborescente : 15-20 m, 80 %; strate arbustive : 5-6 m, dans les trouées et sous les arbres, 50-60 %; strate frutescente : 10-15 %, par plages dans les clairières surtout; strate herbacée : 30-60 %; 26-27 novembre 1937.

LISTE DES ESPÈCES NON CITÉES AU TABLEAU LXVIII.

Relevé 106 :

*Strate frutescente.**Pavonia ruwenzoriensis*

(O — H-hél — Méso-Nitro — Ph f — Zep).

Pavonia Burchellii

(Sz-Aa — H-hél — Méso — Ph f — Z ?).

Vernonia Biafrae

(G — Hél — Méso — Ph f [Ch sl] — Anemp).

*Strate herbacée.**Monechma debile*

(Eth-O — H-hél — Méso — Ch sl — Ach).

Sansevieria cfr *Dawei*

(— — — — — G — —).

Pseudarthria Hookeri

(Pluri — H-hél — Méso — Ch sl — Ach).

Relevé 120 :

*Strate herbacée.**Vigna* sp.*Asparagus* sp.

(— — — — — G — —).

Numéro des relevés					106	120	121	100	99	107	
Paléo	Hél	Méso	Ch r	Anemp	<i>Phymatodes Scolopendrium</i>	3.2	+ .1	1.2	+ .2	.
Paléo	H-hél	Méso	Ch r	Ach	<i>Asystasya gangetica</i>	+ .1	1-2.3	+ .2	×
Sz-G	Hél	Xéro	Ch succ	Anem	<i>Kalanchoe crenata</i> (χ)	.	+ .1	.	+ .2	+ .1	×
Sz-Aa	H-hél	Scléro	Ch gr	Zep	<i>Panicum deustum</i>	1.2	1.2	×
Pluri	H-hél	Méso	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	3.1	1.1	2.3-4	.	.
Eth-O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Pentas lanceolata</i>	1.1	+ .1	×
O	H-hél	Scléro	Ch gr	Zep	<i>Panicum adenophorum</i>	+ .2	+ .2	.
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z	<i>Commelina diffusa</i>	+ .2	.	×
O	H-hél	Xéro	Th	—	<i>Plectranthus auriculatus</i>	+ .1	.	×
Pant	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Nephrolepis ondulata</i>	1.2	2.3-4	.
Pant	Hél	Més-xéro	Ch gr	Zep	<i>Melinis minutiflora</i>	+ .2	.	.	1.2-3	.
Sz-Aa	H-hél	Méso	H r	Zep	<i>Torilis africana</i>	×	.	.	.	+ .1	.
Paléo	Hél	Xéro	Ch succ	Hydrom	<i>Cyanotis barbata</i> (χ)	×	+ .1
Paléo	H-hél	Méso	Ph f	Ach	<i>Crotalaria axillaris</i>	1.1	+ .1	.	.	.
—	—	—	—	—	<i>Pycnostachys cf. Erics-Rosenii</i>	+ .1	1.1	.	.	.
Paléo	H-scia	Hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium repandum</i>	1.2	+ .2	×
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Pseudechinolaena polystachya</i>	2.3	1.3-4	.
Sz-G	H-hél	Méso	G	Z	<i>Haemanthus multiflorus</i>	2.3	.	×
Sz-G	H-hél	Méso	Ch r	Ach	<i>Phayloopsis imbricata</i>	+ .2	×

LÉGENDE DU TABLEAU LXVIII.

- Relevé 106 : Environs de Sake; 1.600-1.700 m d'altitude; champs de lave; fourrés sclérophylles et petits halliers; arbustes atteignant jusqu'à 14 m de hauteur; février 1932 et août 1937.
- Relevé 120 : Entre Goma et Sake, km 203 de la route et au Nord de celle-ci; 1.500 m d'altitude; maquis sclérophylle de 4-5 m de hauteur à dominance de *Olea chryso-phylla* avec quelques *Cussonia* dépassant le massif; substrat de lave peu décomposée; strate arbustive : 4-5 m, 80-90 %; strate herbacée 35 %; strate muscinale 75 %; 4.000 m²; novembre 1948 (relevé R. GERMAIN et G. GILBERT).
- Relevé 121 : Id.; km 199 de la route et au Nord de celle-ci; 1.500 m d'altitude; petite forêt sclérophylle assez ancienne et plus ou moins fermée; strate supérieure de 10 à 12 m de haut; sol de lave assez décomposée avec de la terre entre les blocs; strate arborescente : 10 %; strate arbustive : 4-5 m, 90 %, très lianeuse; strate herbacée : 35 %; strate muscinale peu abondante et confinée aux blocs affleurants; 4.000 m²; novembre 1948 (relevé R. GERMAIN et G. GILBERT).
- Relevé 100 : Entre Mugunga et le Rumoka; 1.500-1.600 m d'altitude; forêt sclérophylle très clairière sur blocs de lave plus ou moins désagrégés; sol squelettique; strate arborescente : 6-10 (-14) m, 60-65 %; strate arbustive : 3-4 (-5) m, 40 %; strate herbacée et frutescente 35-40 %; novembre 1937.
- Relevé 99 : Id.; forêt sclérophylle établie sur vieux champs de cendrées; terre tout à fait meuble sauf des blocs épars; forêt généralement dense, mais clairière; strate arborescente : 6-12 (-20) m, 75-80 % (par places jusqu'à 100 %); strate arbustive : 3-4 (-6) m, 25 %; strate herbacée et frutescente en mosaïque : 25 (-40) %; strate muscinale inférieure à 5 %; 18 novembre 1937.
- Relevé 107 : Lac Mugunga; env. 1.500 m d'altitude; frange sur le versant interne vers le lac; pente générale plus ou moins 20°; sol formé de cendrées et de tuf terreux; forêt dense d'aspect mésohygrophile; hauteur des grands arbres jusqu'à 20 m; dôme non continu, très chargé de draperies de lianes; strate arborescente : 15-20 m, 80 %; strate arbustive : 5-6 m, dans les trouées et sous les arbres, 50-60 %; strate frutescente : 10-15 %, par plages dans les clairières surtout; strate herbacée : 30-60 %; 26-27 novembre 1937.

LISTE DES ESPÈCES NON CITÉES AU TABLEAU LXVIII.

Relevé 106 :

*Strate frutescente.**Pavonia ruwenzoriensis*

(O — H-hél — Méso-Nitro — Ph f — Zep).

Pavonia Burchellii

(Sz-Aa — H-hél — Méso — Ph f — Z ?).

Vernonia Biafrae

(G — Hél — Méso — Ph f [Ch sl] — Anemp).

*Strate herbacée.**Monechma debile*

(Eth-O — H-hél — Méso — Ch sl — Ach).

Sansevieria cfr *Dawei*

(— — — — — G — —).

Pseudarthria Hookeri

(Pluri — H-hél — Méso — Ch sl — Ach).

Relevé 120 :

*Strate herbacée.**Vigna* sp.*Asparagus* sp.

(— — — — — G — —).

Cyanotis lanata

(Ss-O-Z — Hél — Xéro — Ch succ — Hydrom).

Asplenium sp.*Mariscus* sp.

Relevé 121 :

*Strate herbacée.**Asplenium* sp.

(également épiphyte).

Relevé 100 :

*Strate arborescente.**Fagara* sp.

(— — — — — Ph l — —).

*Strate herbacée.**Phyllanthus* sp.*Helichrysum longiramum*

(O-Z — Hél — Scléro — Ch sl — Anemp).

Helichrysum foetidum, v. *microcephalum*

(Eth-O-Z — H-hél — Més-xéro — Ch sl — Anemp).

Pentas Schimperiana

(Eth-O — H-hél — Méso — Ch sl [Ph f] — Anemp).

Lactuca kenyaensis

(O — Hél — Més-Xéro — Hr [Ch sl] — Anemp).

Relevé 99 :

*Strate herbacée.**Triumfetta rhomboidea*

(Pant — Hél — Nitro — Th — Zep).

Digitaria sp.

Relevé 107 :

*Strate frutescente.**Senecio Petitianus*(Sz-Malg — H-hél — Més-Xéro — Ph λ — Anemp).*Ocimum lamifolium*

(Eth-O-Z — H-hél — Méso — Ch sl — Z ?).

*Strate herbacée.**Hypoestes paniculata*

(Eth-O-Z — H-scia — Més-hygro — Ph f — Ach).

Thonningia sanguinea

(G — Scia — Méso — G — Z).

Impatiens niamniamensis (χ)

(G — H-scia — Hydro-pélo — Ch succ — Ach).

Crassocephalum bumbense

(Sz-G — Hél — Nitro — Th — Anemp).

Asplenium paucijugum

(Pluri — H-scia — Més-hygro — H cesp [Ch r] — Anemp).

Pilea Holstii (χ)

(O — H-scia — Hygro — Ch r [Th] — Ach).

Solanum nigrum

(Cosm — Hél — Nitro — Th — Zen).

Dolichos formosus

(Eth-O-Z — H-scia — Més-hygro — Ch r — Ach).

Strates inférieures :

Justicia flava.
Desmodium adscendens, v. *robustum.*
Oplismenus hirtellus.
Setaria cf. *Chevalieri.*
Phymatodes Scolopendrium.
Asystasia gangetica.
Kalanchoe crenata.
Arthropteris orientalis.

Le nombre d'espèces par relevé (y compris celles qui ne sont pas mentionnées au tableau) est de :

Relevé 106	33
Relevé 120	41
Relevé 121	37
Relevé 100	56
Relevé 99	55
Relevé 107	69

Le nombre spécifique moyen par relevé est donc de 48, mais les trois premiers inventaires ne fournissent qu'un lot bien inférieur et les trois derniers, un ensemble nettement plus fourni.

Ainsi, si notre tableau dégage un type forestier assez bien individualisé, il montre des formes pauvres et riches de cette communauté végétale.

Les relevés 106, 120 et 121 correspondent, semble-t-il, à des formes plus ou moins initiales ou dégradées du groupement, tandis que les relevés 100, 99 et 107 — et ce dernier surtout — se rapportent à des formations particulièrement riches.

Partant de ces prémices, l'analyse floristique plus détaillée du tableau met en évidence des espèces localisées ou plus abondantes dans la forme « pauvre » et d'autres — et ceci est peut-être moins significatif a priori — dans la forme « riche ».

Parmi les végétaux qui, à première vue, sembleraient confinés dans les relevés paucispécifiques, on citera :

Jasminum abyssinicum.
Gymnosporia Engleriana, v. *macrantha.*
Rhamnus prinoides.
Scolopia rhamniphylla.
Trimeria tropica.
Microglossa volubilis.
Cyanotis barbata.

Soit 5 espèces héliophiles et 2 hémihéliophytes; ou encore : 5 xérophytes ou sclérophytes et 2 mésophytes.

Parmi les plantes qui apparaissent le plus souvent dans les relevés « riches » on mentionnera :

Teclea nobilis.
Clausena anisata.

Ficus Vallis-Choudae.
Albizia grandibracteata.
Bersama cf. *ninagongensis.*
Jasminum Emini.
Maesa rufescens.
Acanthus pubescens.
Ficus Hochstetteri.
Tragia brevipes.
Desmodium repandum.
Pseudechinotaena polystachya.

Ce groupe comporte 5 héliophytes, 5 hémihéliophytes et 4 hémisciaphytes; d'autre part, il se partage en 3 sclérophytes (s.l.), 7 mésophytes et 4 hygrophytes (s.l.).

Ainsi apparaît un fait supplémentaire : quelle que soit l'insécurité de la définition des groupes spécifiques différentiels, ce sont surtout des héliophytes et des xérophytes qu'abritent préférentiellement les formes « pauvres » de notre communauté, tandis que les types « riches » se distinguent par des espèces moins avides de lumière, voire même hémisciaphiles, et surtout mésophiles ou même hygrophiles. Ces dernières montrent, en quelque sorte, un caractère forestier plus évident et bien marqué.

Nos deux formes forestières correspondent à des ensembles plus xérophile et plus photophile, d'une part, plus mésophile avec tendance hygrophile même et moins avide de lumière, d'autre part.

Nous avons donc affaire également à deux séries de relevés qui tranchent — dans les cas limites au moins — par les caractères écologiques de leurs constituants. Les choses se passent comme si notre tableau réunissait des relevés allant des formes initiales, encore frutescentes et assez xériques du groupement, jusqu'à des types très évolués, plus nettement forestiers et à microclimat plus manifestement phytophile.

La conviction s'impose dès lors que notre tableau rassemble une série d'inventaires correspondant à la succession et à l'évolution normale de la forêt à *Cussonia* et *Olea*. Les premiers relevés représentent une variante initiale, les derniers tendent vers la phase optimale ou probablement terminale de notre communauté.

Pour fixer les idées et pour simplifier l'exposé, nous désignerons la première comme variante ou stade initial à *Gymnosporia Engleriana* et *Scolopia rhamniphylla* et la seconde comme variante ou stade optimal à *Teclea nobilis* et *Maesa rufescens*.

On remarquera que *Gymnosporia Engleriana* existe dans pratiquement tous les placeaux et ne manque que dans la forme la plus « forestière » représentée par le relevé 107. Physiologiquement, cette dénomination s'impose pourtant, car la présence et souvent l'abondance de cet arbuste dans les formes frutescentes et juvéniles du groupement est tout à fait frappante sur le terrain.

2. L'aspect de la forêt à *Cussonia-Olea* est très caractéristique et le reste même dans les formes les plus évoluées : les arbres, plus ou moins isolés ou rapprochés, sont soudés les uns aux autres par des fourrés arbustifs ou des franges de lianes.

La photo (Pl. VI, fig. 2) montre bien cet aspect général et permet d'ailleurs de reconnaître les deux formes : des stades arbustifs et frutescents apparaissent au fond, probablement sur des coulées volcaniques plus jeunes.

La photo (Pl. VII, fig. 1), à son tour, fait apparaître avec plus de détails cette structure typique : les grands arbres sont entourés de manchons arbustifs et lianeux plus ou moins jointifs. Les essences destinées à dominer la strate supérieure sont déjà bien dégagées des strates inférieures.

La photo (Pl. VII, fig. 2) fait voir les mêmes caractéristiques et, de plus, un aspect clairié qui est assez fréquent.

Aux lisières, la forêt est toujours étroitement protégée et fermée par un « manteau ». L'analyse floristique de celui-ci montre qu'il n'est autre qu'une forme souvent lianeuse de la variante à *Gymnosporia Engleriana* et *Scolopia rhamniphylla*. L'aspect de ce bouclier dense et efficacement protecteur est bien représenté par la photo (Pl. VIII, fig. 1) où le peuplement forestier est brusquement interrompu au contact de dépôts de cendrées juvéniles.

Sous le dôme des arbres, arbustes et lianes, le sol lui-même est parfois densément recouvert d'herbes prostrées ou dressées, parmi lesquelles les fougères dominent dans les stades immatures où la stratification est encore diffuse et le sol très ombragé, à l'instar de ce que l'on peut observer dans les « bosquets xérophiles »; dans les stades optima, aux fougères s'associent beaucoup de graminées prostrées (*Oplismenus*, *Pseudechinolaena*) ou dressées (*Setaria*); c'est dans ce tapis qu'apparaissent des géophytes sylvestres, comme *Haemanthus*.

La photo (Pl. VIII, fig. 2) montre une vue de ce sous-bois très lianeux, difficilement pénétrable et où le sol est recouvert d'un tapis herbeux bien fourni.

D'après l'ensemble de notre documentation, la stratification du groupement se présente comme suit :

Une strate arborescente de 6-10 m dans les formes juvéniles, de 15-20 m de haut dans les stades mûrs. Son recouvrement est faible dans la variante à *Gymnosporia-Scolopia* : 10-20 %; il peut atteindre 75-80 %, y compris les draperies de lianes, dans les stades terminaux.

Une strate arbustive dont la hauteur moyenne est de 4-5 m; elle est particulièrement riche en lianes; son recouvrement est élevé dans la variante à *Gymnosporia-Scolopia* (80-90 %); il est beaucoup plus faible dans la variante à *Teclea-Maesa* (25-60 %).

Une strate frutescente et de hautes herbes, de 1-2,5 m de haut dont le recouvrement moyen est de l'ordre de 15 %, rarement plus élevé.

Une strate herbacée, formée d'herbes érigées de taille médiocre (0,5-1 m), ou d'herbes prostrées dont le recouvrement moyen est de 25 % mais qui localement peut atteindre 50-60 % (voir Pl. VIII, fig. 2).

Une strate muscinale est parfois bien développée et envahit les blocs de lave relictuels au niveau du sol; lorsque les strates supérieures sont denses, elle est en général assez mal développée et ne recouvre guère plus de 5 % de la surface.

3. Au point de vue édaphique, nous avons vu déjà que la forêt à *Cussonia-Olea* prenait normalement et assez rapidement naissance, sous une forme fragmentaire encore, il est vrai, tant sur les sols de cendrées qu'au

TABLEAU LXIX.

Analyse de la fraction meuble de divers sols de la Basse-Plaine de lave.

Caractères pédologiques	Terre noire (13)	Terres brunes	
		(14)	(15)
Analyse mécanique (%) :			
Argile	10,0	53,0	19,5
Limon	11,0	18,6	17,7
Sable fin.	64,0	22,0	38,4
Sable grossier	15,0	6,4	24,4
pH	—	5,5	5,8
Eau hygroscopique (% P.S.)	—	18,2	14,0
Teneur en eau au point de fanaison permanent (% P.S.)	—	(26,0)	19,5
Capacité de rétention normale (% P.S.) .	—	(49,1)	(37,8)

Les valeurs entre parenthèses ont été calculées au départ de l'eau hygroscopique.

départ de l'altération et de la désagrégation progressives des champs de lave. Aux alentours immédiats du lac Mugunga, notre forêt est implantée sur un substrat de tuffeau volcanique.

Nous disposons de trois analyses relatives à des sols forestiers mûrs, que nous tenons de la bonne obligeance de notre collègue J. FRIPIAT (Tabl. LXIX).

L'échantillon 13, « terre noire de lave », a été prélevé dans un profil de vieilles cendrées décomposées, aux environs du lac Mugunga.

Les échantillons 14 et 15, « terres brunes de lave », proviennent de profils plus évolués, prélevés dans des « enclaves » de très anciens épanchements volcaniques, à l'Ouest du même lac.

Les analyses reproduites ci-avant concernent la fraction meuble du sol prélevé à 30 cm de profondeur.

La formation progressive d'un sol au sens pédologique, l'acidification relative du substrat que nous avons vu s'amorcer dès les stades initiaux de la colonisation végétale, trouvent leur aboutissement dans la terre forestière issue des épanchements volcaniques et qui manifeste une certaine variabilité en fonction du matériau de départ.

Le caractère le plus significatif et le plus gros de conséquence que révèlent ces analyses est le pouvoir de rétention en eau de ces sols, qui se traduit par une quantité d'eau hygroscopique extraordinairement élevée et un point de flétrissement étonnamment haut.

Ceci signifie qu'au point de vue de l'économie hydrique de la végétation, ces sols sont des « mauvais riches » : peu d'eau est disponible pour les plantes qui y plongent leurs racines, et compte tenu de la pluviosité faible dans la Basse-Plaine et des facteurs favorisant l'évaporation, il est clair

TABLEAU LXX.

Spectre biologique de la forêt à *Cussonia-Olea*.

Formes biologiques	Nombre d'espèces	% de l'ensemble spécifique
Phanérophytes	71	71,7
Ph. ligneux érigés	(34)	(34,3)
Ph. lianeux	(23)	(23,2)
Ph. succulents	(1)	—
Ph. épiphytes	(9)	—
Ph. fruticuleux	(4)	—
Chaméphytes	21	21,2
Ch. rampants ou herbacés	(13)	(13,3)
Ch. sous-ligneux	(3)	—
Ch. succulents	(2)	—
Ch. graminéens	(3)	—
Hémicryptophyte	1	1,0
Géophytes	3	3,0
Thérophytes	3	3,0

que l'eau utile, accessible aux végétaux, risque de ne pas être souvent atteinte. Des pluies fortes et des périodes de pluviosité continue sont certainement nécessaires pour réhydrater la terre à un niveau suffisant pour les plantes après une sécheresse prolongée. En fait, compte tenu des conditions climatiques, il n'est pas téméraire d'affirmer que l'aridité édaphique doit être permanente dans ces conditions. Encore faut-il qu'au-delà du point de flétrissement et jusque dans la zone de l'humidité équivalente (pF 1,5 à 3), les végétaux développent une force de succion racinaire particulièrement puissante.

Ainsi, le problème de l'eau édaphique se présente-t-il à tous les stades de la succession végétale dans la Basse-Plaine. Capacité de rétention insignifiante souvent, porosité élevée des substrats squelettiques initiaux, indisponibilité d'une bonne part de l'eau météorique immobilisée par le noyau minéral dans les sols évolués, telles sont les constantes édaphiques essentielles propres à la Basse-Plaine de lave, à côté desquelles la richesse minérale élevée, la capacité de sorption favorable et d'autres facteurs pédologiques apparaissent comme relativement secondaires. L'écologie édaphique de notre groupement est donc dominée, avant tout, par la permanence de l'aridité du substrat qui pose, à chaque instant, à notre végétation forestière, un problème aigu d'alimentation en eau. Nous verrons dans quelle mesure, et par quelles modalités, les constituants de la forêt à *Cussonia-Olea* parviennent à faire face à ce besoin vital.

4. Le spectre biologique global de notre groupement, établi d'après l'ensemble des relevés, fait l'objet du tableau précédent (Tabl. LXX) :

Si nous tenons compte également des espèces non reprises au tableau LXVIII, le spectre biologique s'établit de la manière suivante :

	%
Ph	61,2
Ch	26,4
H	2,5
G	4,1
Th	5,8

Le spectre biologique pondéré apparaît comme suit ⁽¹⁾ :

	%
Phanérophytes	77,7
Chaméphytes	15,8
Hémicryptophytes	0,2
Géophytes	6,0
Thérophytes	0,3

⁽¹⁾ Plusieurs de nos relevés ne comportant, à la place des coefficients d'abondance-dominance, que des indications synthétiques, nous avons homologué celles-ci aux coefficients habituels, de la manière suivante :

\times = entre + et 1; Fréq. = 2; Ab. = 3; Do. = 4.

Cette distribution des formes biologiques met en évidence la richesse de notre groupement en phanérophytes, caractère propre, en général, à toutes les communautés forestières xérothermiques. On notera l'abondance des lianes, caractère physiognomique très apparent.

Phanérophytes ligneux érigés et lianes représentent à eux seuls près des $\frac{2}{3}$ de l'ensemble floristique.

Le groupe biologique occupant la deuxième place est celui des chaméphytes qui sont surtout des chaméphytes herbacés des sous-bois forestiers.

On remarquera encore la présence non négligeable de géophytes, surtout apparente dans le spectre pondéré.

Le nombre d'espèces à feuilles ou tiges charnues est relativement réduit : on n'en dénombre que huit.

Par contre, il est curieux de noter le grand nombre de végétaux pourvus d'épines, d'aiguillons ou à feuilles spinescents. Parmi les phanérophytes ligneux érigés ou lianeux, on dénombre 15 espèces de ce type, soit 26 % du groupe.

Parmi les arbres ou arbustes, les éléments à feuilles plus ou moins régulièrement caduques sont au nombre de 11, soit 29 % du groupe; les espèces apparemment sempervirentes, au nombre de 14, sont des sclérophytes plus ou moins typiques, soit 37 % des phanérophytes ligneux érigés. Nous verrons d'ailleurs que physiognomiquement leur rôle est plus important encore.

5. Le spectre écologique global s'établit de la manière suivante :

Xérophytes et mésoxérophytes ...	24 espèces, soit 24,7 % de l'ensemble.
Sclérophytes	21 espèces, soit 21,6 % de l'ensemble.
Mésophytes	34 espèces, soit 35,1 % de l'ensemble.
Mésohygrophytes et hygrophytes.	15 espèces, soit 15,5 % de l'ensemble.
Hélophytes	2 espèces, soit 2,1 % de l'ensemble.
Nitrophyte	1 espèce, soit 1,0 % de l'ensemble.

Si l'on tient compte aussi des espèces qui ne figurent pas au tableau d'association, les proportions s'établissent comme suit :

Xérophytes et mésoxérophytes	23,5 %
Sclérophytes	18,5 %
Mésophytes	35,3 %
Mésohygrophytes et hygrophytes	16,8 %
Hélophytes	1,7 %
Nitrophytes	4,2 %

Les xérophytes au sens large (y compris les sclérophytes) représentent dans le premier cas 46,3 %, et, dans le second cas, 42 % de l'ensemble spécifique. Mésophytes et hygrophytes apparaissent surtout dans les strates inférieures, sous un microclimat forestier déjà tamponné. Si l'on ne tient

que l'eau utile, accessible aux végétaux, risque de ne pas être souvent atteinte. Des pluies fortes et des périodes de pluviosité continue sont certainement nécessaires pour réhydrater la terre à un niveau suffisant pour les plantes après une sécheresse prolongée. En fait, compte tenu des conditions climatiques, il n'est pas téméraire d'affirmer que l'aridité édaphique doit être permanente dans ces conditions. Encore faut-il qu'au-delà du point de flétrissement et jusque dans la zone de l'humidité équivalente (pF 1,5 à 3), les végétaux développent une force de succion radiculaire particulièrement puissante.

Ainsi, le problème de l'eau édaphique se présente-t-il à tous les stades de la succession végétale dans la Basse-Plaine. Capacité de rétention insignifiante souvent, porosité élevée des substrats squelettiques initiaux, indisponibilité d'une bonne part de l'eau météorique immobilisée par le noyau minéral dans les sols évolués, telles sont les constantes édaphiques essentielles propres à la Basse-Plaine de lave, à côté desquelles la richesse minérale élevée, la capacité de sorption favorable et d'autres facteurs pédologiques apparaissent comme relativement secondaires. L'écologie édaphique de notre groupement est donc dominée, avant tout, par la permanence de l'aridité du substrat qui pose, à chaque instant, à notre végétation forestière, un problème aigu d'alimentation en eau. Nous verrons dans quelle mesure, et par quelles modalités, les constituants de la forêt à *Cussonia-Olea* parviennent à faire face à ce besoin vital.

4. Le spectre biologique global de notre groupement, établi d'après l'ensemble des relevés, fait l'objet du tableau précédent (Tabl. LXX) :

Si nous tenons compte également des espèces non reprises au tableau LXVIII, le spectre biologique s'établit de la manière suivante :

	%
Ph	61,2
Ch	26,4
H	2,5
G	4,1
Th	5,8

Le spectre biologique pondéré apparaît comme suit ⁽¹⁾ :

	%
Phanérophytes	77,7
Chaméphytes	15,8
Hémicryptophytes	0,2
Géophytes	6,0
Thérophytes	0,3

⁽¹⁾ Plusieurs de nos relevés ne comportant, à la place des coefficients d'abondance-dominance, que des indications synthétiques, nous avons homologué celles-ci aux coefficients habituels, de la manière suivante :

\times = entre + et 1; Fréq. = 2; Ab. = 3; Do. = 4.

Cette distribution des formes biologiques met en évidence la richesse de notre groupement en phanérophytes, caractère propre, en général, à toutes les communautés forestières xérothermiques. On notera l'abondance des lianes, caractère physiologique très apparent.

Phanérophytes ligneux érigés et lianes représentent à eux seuls près des $\frac{2}{3}$ de l'ensemble floristique.

Le groupe biologique occupant la deuxième place est celui des chaméphytes qui sont surtout des chaméphytes herbacés des sous-bois forestiers.

On remarquera encore la présence non négligeable de géophytes, surtout apparente dans le spectre pondéré.

Le nombre d'espèces à feuilles ou tiges charnues est relativement réduit : on n'en dénombre que huit.

Par contre, il est curieux de noter le grand nombre de végétaux pourvus d'épines, d'aiguillons ou à feuilles spinescentes. Parmi les phanérophytes ligneux érigés ou lianeux, on dénombre 15 espèces de ce type, soit 26 % du groupe.

Parmi les arbres ou arbustes, les éléments à feuilles plus ou moins régulièrement caduques sont au nombre de 11, soit 29 % du groupe; les espèces apparemment sempervirentes, au nombre de 14, sont des sclérophytes plus ou moins typiques, soit 37 % des phanérophytes ligneux érigés. Nous verrons d'ailleurs que physiologiquement leur rôle est plus important encore.

5. Le spectre écologique global s'établit de la manière suivante :

Xérophytes et mésoxérophytes ...	24 espèces, soit 24,7 % de l'ensemble.
Sclérophytes	21 espèces, soit 21,6 % de l'ensemble.
Mésophytes	34 espèces, soit 35,1 % de l'ensemble.
Mésohygrophytes et hygrophytes.	15 espèces, soit 15,5 % de l'ensemble.
Hélophytes	2 espèces, soit 2,1 % de l'ensemble.
Nitrophyte	1 espèce, soit 1,0 % de l'ensemble.

Si l'on tient compte aussi des espèces qui ne figurent pas au tableau d'association, les proportions s'établissent comme suit :

Xérophytes et mésoxérophytes	23,5 %
Sclérophytes	18,5 %
Mésophytes	35,3 %
Mésohygrophytes et hygrophytes	16,8 %
Hélophytes	1,7 %
Nitrophytes	4,2 %

Les xérophytes au sens large (y compris les sclérophytes) représentent dans le premier cas 46,3 %, et, dans le second cas, 42 % de l'ensemble spécifique. Mésophytes et hygrophytes apparaissent surtout dans les strates inférieures, sous un microclimat forestier déjà tamponné. Si l'on ne tient

compte, dès lors, que des strates arborescente et arbustive (à l'exclusion des épiphytes), le groupe des xérophytes *sensu lato* représente effectivement 58 % de l'ensemble spécifique des strates supérieures.

Le caractère nettement xérophile de notre communauté forestière apparaît ainsi fort nettement.

Nous avons également établi le spectre écologique pondéré du groupement :

Xérophytes et mésoxérophytes	30,6 %
Sclérophytes	37,7 %
Mésophytes	22,2 %
Mésohygrophytes et hygrophytes	9,2 %
Hélophytes	0,2 %
Nitrophyte	0,1 %

Ces valeurs pondérées confirment donc très nettement l'importance physiologique des espèces xérophiles au sens large (68,3 %) qui apparaissent ainsi comme les constituants essentiels de la forêt. Quel que soit le nombre plus ou moins élevé des autres espèces, les groupes écologiques non xérophiles ne jouent qu'un rôle assez atténué.

TABLEAU LXXI.

Spectres écologiques pondérés des variantes de la forêt à *Cussonia-Olea*.

Groupes écologiques	Variante à <i>Gymnosporia-Scolopia</i>	Variante à <i>Teclea-Maesa</i>
Xérophytes et mésoxérophytes	25,6 %	33,3 %
Sclérophytes	45,0 %	33,3 %
Mésophytes	21,1 %	24,6 %
Mésohygrophytes et hygrophytes ...	8,2 %	8,1 %
Hélophytes	—	0,5 %
Nitrophyte	—	0,2 %

La pondération dégage aussi la prépondérance des espèces sclérophylles. Il est donc tout à fait justifié de caractériser notre forêt par le qualificatif « sclérophylle ».

Ce même spectre pondéré, calculé pour les deux variantes de notre forêt, se présente comme ci-dessus (Tabl. LXXI).

En effectuant ce calcul, nous nous attendions à mettre en évidence un caractère généralement plus mésophile de la variante mûre à *Teclea-Maesa* et son enrichissement en espèces hygrophiles au détriment des xérophytes

au sens large. Or, quel que soit l'abri offert, par le couvert forestier plus évolué, à des espèces sylvicoles relativement moins xériques, on constate que les taux de xérophytes s. l. sont sensiblement les mêmes dans les deux variantes. Tout au plus peut-on constater un certain accroissement de la proportion des mésophytes dans la phase optimum.

Les sclérophytes jouent un rôle nettement plus important toutefois dans la variante initiale. L'aridité édaphique, dont nous avons mis en évidence les impératifs, fait sentir ici tous ses effets.

6. Au point de vue de leur appétence lumineuse, les espèces de la forêt à *Cussonia-Olea* se répartissent comme suit (Tabl. LXXII) :

TABLEAU LXXII.

Répartition des groupes d'appétence lumineuse dans les diverses strates de la forêt à *Cussonia-Olea*.

Groupes d'appétence lumineuse	Strate arborescente		Strate arbustive		Strates frutescente et herbacée		Ensemble de la forêt	
	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% de l'ensemble
Héliophytes	18	42,9	21	58,4	4	19,0	48	41,0
Hémihéliophytes	18	42,9	14	38,9	12	57,2	51	43,6
Hémisciaphytes	6	14,2	1	2,7	5	23,8	17	14,5
Sciaphytes	—	—	—	—	—	—	1	0,9

Héliophytes et hémihéliophytes se partagent plus des 8/10 de l'ensemble spécifique. Les hémisciaphytes ne jouent un rôle notable qu'au niveau des strates frutescente et herbacée; ceux d'entre eux qui font partie de la strate arborescente sont surtout des épiphytes.

Les arbres les plus caractéristiques, notamment *Cussonia Holstii* et *Olea chrysophylla*, sont des essences de lumière qui ne se régénèrent que dans les clairières ou trouées ensoleillées.

7. La répartition des formes de dissémination, par strates, fait l'objet du Tableau LXXIII ci-après.

Dans l'ensemble du groupement, les zoochores sont nettement prépondérants. Il est très probable que la dissémination des diaspores, la formation des noyaux forestiers et leur enrichissement progressif soient essentiellement dus à l'action des animaux.

TABLEAU LXXIII.

Répartition des formes de dissémination dans les diverses strates de la forêt à *Cussonia-Olea*.

Formes de dissémination	Strate arborescente		Strate arbustive		Strates frutescente et herbacée	
	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe
Zoochores	28	66,6	26	74,3	16	39,0
Endozoochores	(24)	(57,1)	(20)	(57,1)	(1)	(2,4)
Épizoochores	—	—	(1)	(2,9)	(10)	(24,4)
Autres zoochores ...	(4)	(9,5)	(5)	(14,3)	(5)	(12,2)
Anémochores	12	28,6	8	22,8	13	31,7
Autochores	2	4,8	1	2,8	10	24,4
Ombrohydrochores ...	—	—	—	—	2	4,9

Ce sont surtout les strates arborescente et arbustive qui sont proportionnellement les plus riches en zoochores et particulièrement en endozoochores. C'est l'avifaune qui vraisemblablement joue un rôle majeur à cet égard. Par contre, dans les strates herbacées, les épizoochores détiennent la majorité des représentants de ce groupe.

Les anémochores sont le mieux représentés dans les strates arborescente et herbacée; dans celle-ci, ce groupe de dissémination est comparativement élevé. Il en va de même des autochores qui sont surtout établis au niveau du sol forestier.

8. Au point de vue syngénétique, il est clair que notre forêt sclérophylle à *Cussonia* et *Olea* couronne la succession végétale au départ des dépôts de cendrées, comme nous avons eu l'occasion de le décrire pour les épanchements du Nahimbi de 1904.

Les formes les plus évoluées de cette colonisation végétale sont représentées par des bosquets dont la composition floristique implique leur rattachement à la variante à *Gymnosporia-Scolopia* de notre groupement.

Il en va très probablement de même en ce qui concerne le repeuplement végétal des champs de lave, au départ de la colonisation des crevasses. Il nous manque ici des chaînons de passage évidents, en ce qui concerne les laves du Rumoka (1912), où la progression végétale n'a pas encore atteint un stade de maturité suffisante.

Toutefois, l'observation des phénomènes de succession dans les champs de lave plus âgés lève tout doute à ce sujet, et nous pouvons dès lors être très affirmatif à cet égard.

Aussi, la forêt sclérophylle à *Cussonia-Olea* apparaît-elle comme le couronnement des séries de végétation sur tous les types d'épanchements volcaniques dans la Basse-Plaine. Sur les sols pédologiquement évolués, les plus anciens, se développe la variante à *Teclea-Maesa* qui nous paraît bien être le climax local.

Les conditions climatiques de la Basse-Plaine, les caractères édaphiques tout particuliers que nous avons soulignés antérieurement, justifient l'installation et le maintien d'une forêt sclérophylle de ce type dans un milieu régi par une interaction entre des facteurs climatiques et édaphiques d'aridité ou de subaridité permanentes.

Il nous semble donc entièrement fondé d'attribuer un caractère climatique local à notre communauté forestière qui, selon toutes apparences, répond bien d'ailleurs à tous les critères qui autorisent la définition d'un climax.

9. Nous avons établi le spectre géographique de notre groupement forestier, d'une manière globale, d'abord en nous basant sur le tableau d'association, puis sur l'ensemble de nos relevés et, enfin, pour chacune des deux variantes reconnues. Ces données figurent dans le Tableau LXXIV.

Les divers spectres géographiques ainsi calculés ne diffèrent pas sensiblement et montrent, au contraire, une grande homogénéité de la communauté forestière étudiée. Les deux variantes présentent à peu près les mêmes caractéristiques, ce qui confirme leur appartenance foncière à un même ensemble.

Le lot des espèces à large distribution est élevé mais, néanmoins, les soudano-zambéziennes impriment un cachet de nette individualité chorologique à notre groupement.

La présence d'un lot appréciable d'espèces de liaison soudano-zambéziennes et guinéennes est normale pour une communauté forestière développée non loin des limites de la Région guinéenne. Le taux notable d'espèces de liaison soudano-zambéziennes et afro-australes mérite d'être souligné : il indique des affinités entre notre type de forêt et les peuplements qui, le long de la dorsale africaine, atteignent l'Afrique du Sud et entre lesquels s'établit aisément un courant d'échange.

L'élément étranger n'est représenté que par quelques espèces subguinéennes.

10. Notre forêt à *Cussonia-Olea* présente beaucoup d'affinités avec d'autres types forestiers déjà décrits ou connus dans l'Est du Congo ou en Afrique centro-orientale. Toutefois, avant de comparer ces ensembles et de

TABLEAU
Spectres géographiques de

Groupes phytogéographiques	Spectre global (espèces figurant au tableau d'association)		Spectre (toutes espèces)
	Nombre d'espèces	% de l'ensemble	Nombre d'espèces
Espèces à large distribution géographique (cosmopolites, pantropicales, paléotro- picales et plurirégionales africaines ...	30	30,9	34
Espèces soudano-zambéziennes	40	41,2	51
Omni-soudano-zambéziennes	(9)	—	(9)
Tridomaniales	(6)	—	(11)
Bidomaniales	(5)	—	(8)
Orientales	(18)	} (20,6)	(21)
Secteur	(2)		(2)
Espèces de liaison	25	25,8	28
Sz-G	(16)	(16,5)	(17)
Sz-Aa	(7)	(7,2)	(8)
Sz-Malg	(2)	—	(3)
Espèces étrangères guinéennes	2	2,1	5

nous efforcer de classer notre groupement, nous croyons préférable de décrire et d'étudier les forêts développées dans les champs de lave, à plus haute altitude.

Nous réservons donc pour cette occasion, l'étude de la position systématique de la forêt à *Cussonia-Olea*.

§ 2. QUELQUES GROUPEMENTS DÉPENDANTS DE LA FORÊT À *CUSSONIA* ET *OLEA*.

1. Groupements d'épiphytes. — Nous avons mis en évidence le caractère relativement xérique de la forêt à *Cussonia-Olea*. Néanmoins, la végétation épiphytique y est généralement bien développée, au moins dans les formes les plus riches que nous avons rapportées à la variante à *Teclea-Maesa*. L'exposition aux brises humides du lac Kivu, dont nous avons déjà vu la grande influence sur la colonisation végétale, est probablement très significative à cet égard.

LXXIV.

la forêt à *Cussonia-Olea*.

global les recensées)	Variante à <i>Gymnosporia-Scolopia</i>		Variante à <i>Teclea-Maesa</i>	
	% de l'ensemble	Nombre d'espèces	% de l'ensemble	Nombre d'espèces
28,8	13	25,5	22	28,6
43,1	24	47,1	33	42,8
—	(7)	—	(7)	—
—	(4)	—	(4)	—
—	(1)	—	(4)	—
} (19,4)	(10)	} (23,5)	(16)	} (23,9)
	(2)		(2)	
23,9	14	27,4	21	27,3
(14,4)	(9)	(17,4)	(13)	(17,0)
(6,8)	(4)	(8,0)	(7)	(9,9)
—	(1)	—	(1)	—
4,2	—	—	1	1,3

Le relevé très incomplet (n° 99^{bis}) que nous donnons ci-après, à titre d'exemple, a été effectué précisément, sur les pentes douces orientées vers le Sud, entre le lac Mugunga et le Rumoka où la forêt sclérophylle est installée sur d'anciens dépôts de cendrées très décomposées.

Épiphytes sur les branches.

Sur la face supérieure ou sur les branches ascendantes, vers la lumière :

- +2 *Polypodium lanceolatum*.
- +2 *Drynaria Volkensii*.
- +2 *Cyrtorchis Sedeni*.
- 3.3-4 *Erythrodontium subjulaceum* (en plaques étendues).
- +2 *Sematophyllum cespitosum* (en pelotes).
- 1.2 *Brachymenium rosulatum* (en pelotes).
- + *Schlotheimia rigescens*.
- + *Haplocladium angustifolium*, v. *afro-capillatum*.
- + *Zygodon microtheca*.
- + Bryophytes nos 8589, 8594 et 8608.

Sur les branches à l'intérieur des cimes ou du côté opposé à la lumière :

2.3 *Hylocomiopsis cylindricarpa*.

Épiphytes sur les troncs.

2.4 *Brachymentium ruwenzorensis* (en plaques).

1.2 *Schlotheimia brachypodia*.

Bryophytes n^{os} 8610, 8611 et 8615.

Lichens div. sp.

2. Végétation des blocs rocheux dans les trouées de la forêt. — La forêt à *Cussonia-Olea* ceinturant le lac-cratère Mugunga, est souvent interrompue par des trouées signalant de gros blocs de formations volcaniques dures, plus ou moins recouverts par une végétation particulière.

La liste ci-après (relevé 107^{bis}) donne une idée de ce type de végétation.

Partie éclairée.

Ph. succ :

Euphorbia calycina.

Ch. succ :

Rhopsalis Cassutha.

Ch. succ :

Kalanchoe crenata.

Tortula muralis, v. *obcordata*.

Tortula erubescens.

Bryum argenteum.

Partie ombragée, souvent sur les parois humides.

Ch. succ :

Peperomia butaguensis.

Ch. r :

Alchemilla kiwuensis.

Rhacopilum Buttneri.

Fissidens vesiculosus.

En outre : Bryophytes n^{os} 8821, 8822, 8825, 8827, 8828 et 8830.

Il est curieux de constater qu'à une exception près, tous les Spermato-phytes vivant dans ces conditions présentent un caractère charnu plus ou moins accusé.

Euphorbia calycina paraît localisé dans ces trouées pierreuses; il est ancré dans les crevasses ou fissures.

§ 3. LA VÉGÉTATION DÉRIVÉE DE LA FORÊT À CUSSONIA ET OLEA.

Dans les « enclaves » des sols mûrs, en dehors des limites du Parc National Albert, dans la région de Goma et de Kisenyi surtout, la forêt sclérophylle est soit fort dégradée, soit remplacée par des pâturages et des cultures.

MULLENDERS (1953) a décrit diverses formations anthropiques de la région, qui proviennent souvent de l'altération de notre forêt sclérophylle.

Il a décrit succinctement, comme « stade à *Acanthus pubescens* », une sorte de maquis secondaire qui dérive effectivement de la forêt à *Cussonia-Olea*. On retrouve dans ces fourrés, diverses espèces qui ne laissent subsister aucun doute à cet égard : *Euphorbia calycina*, *Erythrina tomentosa*, *Cussonia Holstii*, *Vernonia amygdalina*, *Olea chrysophylla*.

Ces fruticées ou maquis, d'accès parfois difficile, avaient déjà été mentionnés par BURTT (1934). Comme le dit MULLENDERS, ils sont soumis aux coupes, au pâturage, au défrichement et souvent aux feux.

Diverses formes de groupements herbeux secondaires, praticoles ou postculturaux, tendent de plus en plus à les remplacer à la faveur du développement urbain de la région de Goma-Kisenyi.

La présence d'*Acanthus pubescens* et sa dominance parfois sous la forme d'authentiques taillis, parce que soumis à coupes rases régulières, indique toujours un état régressif de nos formations forestières sclérophylles. *Acanthus* n'est jamais un pionnier. Il est typique, d'ailleurs, de constater d'après le tableau de la forêt à *Cussonia-Olea*, que cette Acanthacée n'apparaît que dans les formes de maturité du groupement et, d'habitude, dans des trouées ou clairières.

CHAPITRE IV.

LA VÉGÉTATION FORESTIÈRE OU SUBFORESTIÈRE DE LA HAUTE-PLAINE DE LAVE.

§ 1. LA « HAUTE-FRUTICÉE » À *MYRICA SALICIFOLIA* ET *AGAURIA SALICIFOLIA*.

1. Nous avons groupé dans le Tableau LXXV, cinq relevés correspondant à des fruticées ou forêts sclérophylles claires, observées dans les champs de lave à divers stades de décomposition, dans la Haute-Plaine; le relevé 77, ajouté à titre comparatif, correspond d'une manière évidente à une étape nettement plus évoluée. Il s'agit, en fait, d'une forme de transition vers la forêt à *Bersama* et *Afrocrania* que nous étudierons plus loin.

Nos cinq premiers relevés — les seuls sur lesquels nous fonderons la description et l'analyse de notre groupement — ont été classés selon l'état de maturation du substrat.

Le nombre moyen d'espèces par relevé s'établit à 39, entre les extrêmes de 31 et 51.

Les trois premiers relevés ont été pris dans des fruticées colonisant des champs de lave relativement fraîche. Une série d'espèces semblent différencier ces stades initiaux et appartiennent presque toutes à la strate frutescente ou sous-arbustive.

TABLEAU LXXV.

La haute-fruticée à *Myrica salicifolia* et *Agauria salicifolia*.

Numéro des relevés ..						92	95	75	101	87	77
Strates arborescente ou arbustive.											
Hauteur (m) ..						2-4(-6)	2-4	2-4 (5-6)	10-13	12(-15)	4-6 (8-12)
Recouvrement (%) ..						30	30	30-50	65-75	60-70 (-100)	40-50 (-60)
a) Arbres et arbustes.											
Sz-G	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Myrica salicifolia</i> ...	3.2	3.1	3.1-2	4-5.4	4.4	Do
Pluri	Hél	Scléro	Ph l	Anem	<i>Agauria salicifolia</i> ..	1.1	1.1	1.1	1.1	2.2	.
Sz	Hél	Més-xéro	Ph l	Zen	<i>Rhus incana</i> v. <i>cuneifoliolata</i> ...	+1	1.1	+1	1.1	+1	×
O	H-hél	Méso	Ph l (λ)	Zen	<i>Schefflera polysciadia</i> ...	+1	1.1	+1	1.1	+1	.
Sz	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Hymenodictyon floribundum</i> ..	.	1.1	1.1	1.1	1.1	.
Pluri	H-hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Rhamnus prinoides</i> .	+1	.	+1	2.1	+1	×
Paléo	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Olea chrysophylla</i>	1.1	.	1.1	.	×
Sz-G	H-hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Maesa rufescens</i>	+1	.	+1	.
Sz	Hél	Més-xéro	Ph l	Ach	<i>Erythrina tomentosa</i>	+1	+1	.
O	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Rapanea pulchra</i>	+1	+1	.
Sz-G	H-hél	Méso	Ph l	Anemp	<i>Crassocephalum multicorymbosum</i>	+1
—	—	—	—	—	<i>Pittosporum</i> sp.	+1	.	.	.
—	—	—	—	—	<i>Macaranga</i> sp.	×
Sz-G	Hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Polyscias fulva</i>	×
O	Hél	Més-scléro	Ph l	Zen	<i>Afrocrania Volkensii</i>	×
Sect	H-scia	Més-hygro	Ph l (λ)	—	<i>Allophylus oreophilus</i>	×
b) Lianes et grandes plantes sarmenteuses.											
Sz	H-hél	Més-xéro	Phλ	Anemp	<i>Clematis hirsuta</i> ...	1.2	+1	+1	.	+1	×
Eth-O-Z	H-hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Smilax Goetzeana</i>	1.2	+1	+1	1.1	×
Sz-G	H-hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Mikania scandens</i> ..	.	+1	+1	.	.	×
Sz-G	H-hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Clematis simensis</i>	+2	+1	.	.	.

O	H-hél	Més-xéro	Phλ	Anemp	<i>Gynura ruwenzoriensis</i>	+ .1	+ .1	.	.	×	
Pluri	H-hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Smilax Kraussiana</i>	+ .1	.	+ .1	.
Sz-Aa	H-hél	Méso	Phλ	Zen	<i>Rhoicissus erythrodes</i>	+ .1	.	+ .1	×
G	H-hél	Més-hygro	Phλ	Anemp	<i>Adenia Dewevrei</i>	+ .1	+ .1	.
Pluri	H-hél	Més-hygro	Phλ	Zen	<i>Stephania abyssinica</i> v. <i>tomentella</i>	+ .1	+ .1	×
Eth-O-Z	Hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Jasminum abyssinicum</i>	+ .1	.	.	.
Eth-O	H-hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Periploca linearifolia</i>	+ .1	.	×
Paléo	H-hél	Scléro	Phλ	Zen	<i>Toddalia asiatica</i>	+ .1	.
O	Hél	Méso	Phλ	Zen	<i>Cissus ukurewensis</i>	×
c) Épiphytes (*).											
Ss-O-Z	H-hél	Més-xéro	Ph ép	Zen	<i>Loranthus rufescens</i>	+ .1	.	.
Sect	H-hél	Més-xéro	Ph ép	Anemp	<i>Polystachya hastata</i>	+ .1	.	.
Eth-O	H-hél	Méso	Ph ép	Zen	<i>Loranthus woodfordiodes</i>	×
Pant	H-scia	Méso	Ph ép	Anemp	<i>Asplenium aethiopicum</i>	×
Sz-G	H-scia	Méso	Ph ép	Anemp	<i>Asplenium melagura</i>	×
Strates frutescente et sous-arbustive.											
Hauteur (m)						1-1,5	1,5-3	1,5-3	1,5-2(-4)	1,5-4	—
Recouvrement (%)						50	40	50-60	30	35-50	40-50
a) Frutex et sous-arbustes.											
O	H-hél	Més-xéro	Ph f	Zep	<i>Rumex usambarensis</i>	3.2	3.2	2-3.2	3.2	3-4.4	.
Eth-O	Hél	Méso	Ch sl (Ph f)	Anem	<i>Pentas Schimperiana</i>	1.1	1.1	+ .1	1.1	1.1	×
Sect	Hél	Més-xéro	Ch sl (Ph f)	Zep	<i>Pycnostachys Erics-Rosenii</i>	2.1	1.1	2.1	1.1	1.1	×
O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anem	<i>Pentas longiflora</i>	1.1	1.1	.	1.1	.	×
O-Z	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anem	<i>Polygala ruwenzoriensis</i>	2.1	1.1	.	+ .1	.	×
Sz-G	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zen	<i>Lantana Mearnsii</i>	+ .1	.	.	+ .1	.
Pluri	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Helichrysum fruticosum</i>	+ .1
O	H-hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia lasiopus</i>	+ .1	×
Sz-G	Hél	Méso	Ch sl	Ach	<i>Indigofera arrecta</i>	+ .1	.	.	×

(*) Ptéridophytes et Spermatophytes seulement.

Les espèces présumées différentielles de la variante initiale à *Bidens-Anthospermum* sont soulignées d'un trait interrompu et celles de la variante à *Rapanea-Nephrolepis* d'un trait plein.

Numéro des relevés						92	95	75	101	87	77
O	H-hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia kiuuensis</i>	+ 1	.	.	×
O	Hél	Scléro	Ph l	Ach	<i>Acanthus pubescens</i>	1.3	.
Eth-O-Z	Hél	Xéro	Ch sl	Zen	<i>Asparagus mitis</i>	+ 1	.
Sect	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zep	<i>Bidens Elliotii</i>	1.1	1.1	2.1	.	.	.
Sz-G	Hél	Xéro	Ch succ	Anem	<i>Kalanchoe crenata</i>	1.2	1.2	+ 1	.	.	.
Pant	Hél	Nitro	Th (Ch sl)	Zep	<i>Triumfetta rhomboidea</i>	+ 1	1.1	1.1	.	.	.
Eth-O	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anem	<i>Pentas lanceolata</i>	+ 1	+ 1	.	.	.
Aa	Hél	Més-xéro	Ch sl	Z ?	<i>Anthospermum lanceolatum</i>	3.2	1.1
O	Hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Conyza Newii</i>	+ 1	+ 1
O	Hél	Més-xéro	Ch sl	Anemp	<i>Vernonia karaguensis</i>	+ 1	.	.	.
Eth-O	Hél	Més-xéro	Ch sl	Zep	<i>Coleus lanuginosus</i>	+ 1
O	Hél	Xéro	Ch sl	Anemp	<i>Senecio chlorocephalus</i>	+ 1
Sz-G	H-hél	Més-xéro	Ph f	Anem	<i>Crotalaria orthoclada</i>	×
O	H-hél	Méso	H sc	Anemp	<i>Senecio trichopterygius</i>	×
O-Z	H-hél	Méso	Ch sl	Ach	<i>Eriosema montanum</i>
O	H-hél	Méso	Ch sl	Anem	<i>Osbeckia Cogniauxiana</i>	×
O	H-hél	Méso	Ch sl	Anemp	<i>Erlangea ugandensis</i>	×
b) Plantes grimpanes, sarmenteuses ou accrochantes.											
O	H-hél	Més-xéro	Phλ	Zen	<i>Rubus rigidus</i> v. <i>concolor</i> (+ <i>R. sp.</i>) ..	1.2	+ 2	+ 1	+ 2	.	×
Paléo	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Rubia cordifolia</i>	+ 2	1.2	+ 1	+ 1	1.2	.
Eth-O-Z	H-hél	Més-xéro	Ch r	Anemp	<i>Helichrysum Schimperi</i>	1.2	.	+ 1	+ 1	+ 1	×
Sz-G	H-hél	Méso	Ch gr	Z ?	<i>Panicum Hochstetteri</i>	1.2	+ 2	.	.	.
O	H-hél	Scléro	Ch gr	Zep	<i>Panicum adenophorum</i>	1.2	.	+ 1	+ 2	.
G	H-hél	Més-hygro	Phλ	Zep	<i>Triumfetta cordifolia</i>	+ 1	+ 2	+ 1	.
Pant	H-hél	Méso	Ch r (sl)	Z	<i>Diodia scandens</i>	+ 1	.	.	+ 1	.
Pluri	H-scia	Hygro	H r	Zep	<i>Thalictrum rhynchocarpum</i>	+ 1	.	+ 1	×
O-Z	H-hél	Méso	Ch r	Z ?	<i>Ipomoea gracilior</i>	+ 1	.	.	.
Pant	H-hél	Més-hélo	G ?	Ach	<i>Vigna luteola</i>	+ 1	.	.	×
O	H-hél	Méso	Ch r	Zen	<i>Momordica runssorica</i>	+ 1	.	.
Pluri	H-hél	Més-hygro	G	Z ?	<i>Gloriosa simplex</i>	×
Ss-O-Z	H-hél	Méso	Ch r	Ach	<i>Vigna maraguensis</i>	×

Vi	H-hél	Méso	Ch r	Anemp	<i>Lactuca attenuatissima</i>	×
O	H-hél	Méso	Phλ	Anemp	<i>Senecio maranguensis</i>	×
Strates herbacées.											
Recouvrement (%)						20	40	25	25	30-40	25-35
a) Chasmophytes et humicoles dans les crevasses.											
Paléo	Hél	Méso	Ch r	Anemp	<i>Phymatodes Scolopendrium</i>	1.2	1.2	+1	1.2	1.2	.
Pluri	H-hél	Méso	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	1.2	+1	2.2	1.2	.
Pant	H-scia	Méso	H cesp	Anemp	<i>Asplenium aethiopicum</i>	+1	1.2	+1	.	.	×
Sz-G	Hél	Xéro	H cesp	Z ?	<i>Cyperus dubius</i> v. <i>coloratus</i>	+2	.	.	+1	.
Pant	H-hél	Méso	H cesp	Anemp	<i>Nephrolepis biserrata</i>	1.2	1.2	.
O	Hél	Més-xéro	H r	Anemp	<i>Cineraria bracteosa</i>	2.1	+1	.	.	.
Sz-G	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Z ?	<i>Calamintha simensis</i>	+2	×
O	H-scia	Més-hygro	Ch sl	Zen	<i>Medinilla afromontana</i>	+2
O	H-hél	Méso	Ch r	Anemp	<i>Drymaria Volkensii</i>	1.2
O	H-hél	Més-xéro	Ch succ	Anemp	<i>Polystachya Ugandae</i>	+2
Pluri	H-hél	Més-xéro	Ch succ	Anemp	<i>Polystachya cultriformis</i>	+2
Sz-G	H-scia	Méso	Ch succ	Anemp	<i>Rangaëris brachyceras</i>	+2
Vi	H-hél	Xéro	Ch succ	Anemp	<i>Polystachya aconitiflora</i>	+2
Sect	H-hél	Xéro	Ch succ	Anemp	<i>Polystachya vulcanica</i>	+2
Pluri	H-scia	Més-hygro	H cesp	Anemp	<i>Asplenium protensum</i>	+2
Pluri	Scia	Hygro	Ch r	Anemp	<i>Arthropteris monocarpa</i>	+2
Cosm	H-hél	Més-xéro	G	Anemp	<i>Pteridium aquilinum</i>	+3	.	.	.
Eth-O-Z	Hél	Més-xéro	H cesp	Zep	<i>Melinis ambigua</i>	+1	.	.	.
O	Hél	Xéro	G	Anemp	<i>Senecio ruwenzoriensis</i>	+1
O-Z	H-scia	Més-hygro	G	Anemp	<i>Cynorkis kassneriana</i>	+2
Paléo	Hél	Xéro	Ch sl	Z ?	<i>Micromeria biflora</i>	+1	.
b) Herbes rampantes, traînantes ou gazonnantes.											
Paléo	H-scia	Hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium repandum</i>	+1	+1	+1	1.2	.	×
O	H-hél	Méso	H r	Zep	<i>Caucalis incognita</i>	1.2	1.2	+1	.	1.1	.
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z	<i>Drymaria cordata</i>	1.2	+1	.	2.2	.

Numéro des relevés						92	95	75	101	87	77
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium adscendens</i> v. <i>robustum</i> ...	1.2	.	+ .1	.	2.3	.
Pluri	H-hél	Més-xéro	Ch r	Z ?	<i>Commelina africana</i>	+ .1	.	.	1.2	.
O	H-scia	Hygro-pélo	Ch succ	Ach	<i>Impatiens Eminii</i>	1.2	.	.	.	×
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Oplismenus hirtellus</i>	+ .2	.	.	.
O-Z	H-hél	Méso	Ch r	Z ?	<i>Aneilema pedunculatum</i>	1.3
O-Z	H-hél	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Alchemilla kiwuensis</i>	+ .2	.
Sz-G	H-hél	Méso	Ch r	Z ?	<i>Veronica abyssinica</i>	×
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Geranium simense</i>	×
Sz-G	H-hél	Més-hygro	Ch r (gr)	Z	<i>Isachne aethiopica</i>	×
Pluri	H-hél	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Monopsis Schimperiana</i>	×
O-Z	H-hél	Méso	Ch sl	Zep	<i>Vernonia pogosperma</i>	×
c) Diverses.											
Sz-G	H-hél	Méso	H cesp	Z ?	<i>Festuca simensis</i>	+ .1	.	+ .1	.	.	.
Sz-G	Hél	Nitro	Th	Anemp	<i>Crassocephalum vitellinum</i>	+ .1	+ .1
Paléo	H-scia	Més-hygro	H r	Zep	<i>Sanicula europaea</i> v. <i>elata</i>	+ .1	×
Pluri	Hél	Nitro	G	Anemp	<i>Imperata cylindrica</i> v. <i>africana</i>	2.3	.	.
Sect	Hél	Més-xéro	H r	Anemp	<i>Helichrysum albiflorum</i>	+ .1	.
Z	Hél	Nitro	Th	Zep	<i>Bidens steppia</i>	+ .1	.	.	.
Sz-Aa	H-hél	Méso	H r	Zep	<i>Torilis africana</i>	×
Sz-Malg	H-scia	Hygro	Ch r	Anemp	<i>Asplenium Friesiorum</i>	×
Sz-G	H-scia	Hygro	H cesp	Z ?	<i>Carex chlorosaccus</i>	×
Sz-G	H-hél	Méso	Ch r	Ach	<i>Phayloopsis imbricata</i>	×
Pluri	H-hél	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Cyperus aromaticus</i> v. <i>elatio</i>	×
Sz-G	Hél	Méso	H r	Anemp	<i>Conyza subscaposa</i>	+ .1	.	.	×
Sz-G	Hél	Més-xéro	H r	Anemp	<i>Helichrysum globosum</i>	+ .1	.	.	×

LÉGENDE DU TABLEAU LXXV.

- Relevé 92 : Entre le Biviro (flanc du Nyiragongo) et Kibumba, 1.850-2.050 m d'altitude; lave chaotique relativement récente; fruticée ou jeune forêt sclérophylle; 30 octobre 1937.
- Relevé 95 : Kakomero, champs de lave chaotique de 1904, 1.800-1.850 m d'altitude; fruticée; 15 novembre 1937.
- Relevé 75 : Entre Kibumba et le Mushumangabo, 1.750-1.900 m d'altitude; lave ancienne, chaotique; début de forêt sclérophylle; 8-10 août 1937.
- Relevé 101 : Environs de Busogo, 1.800-1.950 m d'altitude; blocs de lave désagrégés; forêt sclérophylle à allure de haute fruticée, assez dense, clairière par le feu; 19-20 novembre 1937.
- Relevé 87 : Entre Kingi et Nyafunze, au Nord du Nahimbi, 1.850-2.050 m d'altitude; lave scoriacée avec de gros blocs relictuels; forêt sclérophylle claire, à allure de haute fruticée, montrant un début de formation de clairières à la suite du passage du feu; 1^{er} octobre 1937.
- Relevé 77 : Entre Kibumba et le Mushumangabo, 1.850-2.000 m d'altitude; lave ancienne en voie de désagrégation; forêt sclérophylle; 8-10 août 1937.

Nous distinguerons, par conséquent, une variante initiale à *Bidens Elliotii* et *Anthospermum lanceolatum*, d'une part, et une variante optimale à *Rapanea pulchra* et *Nephrolepis biserrata*, d'autre part.

La première caractérise les laves chaotiques, tandis que la seconde correspond à des forêts claires sur dépôts nettement désagrégés et en grande partie déjà terreux.

Ces deux formes du groupement se reconnaissent aussi par des différences de stratification.

Dans la variante à *Bidens-Anthospermum*, on reconnaît :

Une strate arbustive, assez clairsemée, de 2-4 m de hauteur, dont le recouvrement va de 30-35 %, rarement jusqu'à 50 %.

Quelques arbustes de taille plus élevée (6 m) dépassent, çà et là, la haute fruticée.

Les lianes sont peu nombreuses et forment parfois des draperies autour des arbustes.

Une strate frutescente, d'une hauteur de 1-2 m, parfois 3 m, dont le recouvrement varie entre 25 et 60 % (en moyenne : 50 %).

Une strate herbacée, essentiellement implantée dans les crevasses et interstices, entre les blocs de lave, formée d'herbes dressées de petite taille ou de plantes prostrées voire traînantes sur le sol; son couvert est de 20-40 %.

Une strate lichéno-muscinale, à laquelle se mêlent parfois quelques espèces de Ptéridophytes ou de Spermatophytes, recouvrant les blocs de lave. Nous considérerons d'ailleurs cette strate comme un groupe-ment subordonné qui sera décrit à part.

La variante à *Rapanea-Nephrolepis* (voir Pl. IX, fig. 1), correspondant à notre relevé 87, présente de son côté la stratification suivante :

Une strate arborescente de 10-13 m de haut, avec quelques arbres atteignant même 15 m et un couvert de 65-75 %, localement même de 100 %. Les lianes y sont nombreuses et tendent à combler les vides du dôme; les épiphytes sont également abondants (1).

Une strate arbustive de 2-4 m, avec un recouvrement assez faible de 10-30 %.

Une strate sous-arbustive ou frutescente, de 1-2 m, dont le couvert est de 25-50 %.

Une strate herbacée de 25-40 %.

Une strate muscinale, surtout confinée sur les blocs de lave résiduels.

La variante à *Maesa-Nephrolepis* comporte donc une strate nettement arborescente déjà, physionomiquement la plus importante, et qui fait défaut à la forme initiale à *Bidens-Anthospermum*, où le niveau frutescent est le mieux fourni.

Ces caractères montrent bien, entre ces deux types de végétation, une évidente relation syngénétique. Le sens même de l'évolution n'est aucunement douteux.

(1) Outre les Spermatophytes et Ptéridophytes cités au Tableau d'association, nous avons reconnu les Bryophytes suivants (Relevés 95, 101, 87 et 77) :

- Hypnum cupressiforme* (4 fois).
- Rhodobryum spathulosifolium* (3 fois).
- Leptodontium squarrosum* (2 fois).
- Schlotheimia Bequaerti*.
- Hylocomiopsis cylindricarpa*.
- Syrrhopodon acrodontus*.
- Macromitrium Bequaerti*.
- Thuidium pycnangium*.

2. Le spectre biologique brut du groupement à *Myrica-Agauria* se présente de la manière suivante :

TABLEAU LXXVI.
Spectre biologique du groupement à *Myrica-Agauria*.

Formes biologiques	Nombre d'espèces	% de l'ensemble spécifique
Phanérophytes	32	32,0
Ph. ligneux érigés	(12)	(12,0)
Ph. lianeux	(15)	(15,0)
Ph. épiphytes	(2)	—
Ph. fruticuleux	(3)	—
Chaméphytes	46	46,0
Ch. rampants ou herbacés	(15)	(15,0)
Ch. sous-ligneux	(22)	(22,0)
Ch. succulents	(7)	—
Ch. graminéens	(2)	—
Hémicryptophytes	13	13,0
H. rosettés et scapeux	(7)	—
H. cespiteux	(6)	—
Géophytes	6	6,0
Thérophytes	3	3,0

Cet éventail diffère très nettement du spectre établi pour la forêt à *Cussonia-Olea* de la Basse-Plaine.

Le pourcentage des phanérophytes, d'abord, est appréciablement moindre dans notre communauté. Le caractère de « maquis », reconnu à la forêt à *Cussonia-Olea* se trouve ici fort atténué, reflet d'un milieu relativement moins xérique.

On notera, en même temps, le caractère bien moins lianeux de notre fruticée.

Par contre, les chaméphytes, particulièrement les sous-ligneux, sont, dans l'ensemble, mieux représentés dans notre myricaie. Les chaméphytes herbacés, plantes forestières par excellence, sont également un peu plus abondants.

La présence des hémicryptophytes, quasi nulle dans la forêt à *Cussonia-Olea*, devient ici appréciable, surtout pour le groupe des hémicryptophytes rosettés, subrosettés ou scapeux qui indiquent une atténuation de la température moyenne.

Le spectre pondéré, à son tour, s'établit comme suit :

	%
Phanérophytes	57,2
dont :	
Ph. ligneux érigés	37,9
Chaméphytes	31,3
dont :	
Ch. sous-ligneux	17,8
Ch. herbacés	10,7
Hémicryptophytes	5,7
Géophytes	4,7
Thérophytes	1,1

TABLEAU LXXVII.

Spectre biologique des deux variantes du groupement à *Myrica-Agauria*.

(En pour-cent de l'ensemble spécifique.)

Formes biologiques	Variante à <i>Bidens-Anthospermum</i>	Variante à <i>Rapanea-Nephrolepis</i>
Phanérophytes	26,8	49,1
Ph. ligneux érigés	(10,9)	(20,7)
Ph. lianeux	(12,2)	(18,8)
Ph. épiphytes	—	(3,8)
Ph. fruticuleux	(3,7)	(5,7)
Chaméphytes	47,6	37,7
Ch. sous-ligneux	(23,2)	(17,1)
Ch. succulents	(8,5)	—
Ch. herbacés	(13,4)	(18,8)
Ch. graminéens	(2,4)	(1,9)
Hémicryptophytes	15,8	9,4
H. rosettés	(9,7)	(5,7)
H. cespiteux	(6,1)	(3,8)
Géophytes	6,1	3,8
Thérophytes	3,7	—

Ce spectre pondéré confirme entièrement les remarques émises ci-avant.

Il nous paraît intéressant d'établir également la distribution des formes biologiques pour les deux variantes reconnues au sein de notre groupement (Tabl. LXXVII).

Les deux répartitions sont fort différentes; la première se rapproche davantage de l'éventail biologique mis en évidence pour la végétation colonisatrice des crevasses et éboulis des champs de lave relativement récents. Cette analyse souligne, en fait, le caractère pionnier de la variante à *Bidens-Anthospermum*.

Il est fort probable qu'une étude plus fouillée justifierait la distinction entre deux communautés différentes : la fruticée pionnière à *Bidens-Anthospermum* et la forêt claire à *Myrica-Agauria* proprement dite.

La colonisation végétale des laves chaotiques dans la Haute-Plaine apparaît semblable, dans ses traits écologiques essentiels, à celle que nous avons décrite à plus basse altitude.

On y reconnaît, en effet, la présence et l'enchaînement des divers ensembles spécifiques qui concourent à réaliser progressivement l'occupation du sol et de l'espace aérien et conduisent vers la végétation forestière finale.

L'analyse détaillée de ces cohortes, globalement mises en évidence dans notre Tableau LXXV, postulerait évidemment la disposition d'un plus grand nombre de relevés.

3. La considération des groupes écologiques fournit les résultats suivants :

TABLEAU LXXVIII.

Répartition des groupes écologiques dans la haute-fruticée à *Myrica-Agauria*.

Groupes écologiques	Variante à <i>Bidens-Anthospermum</i>		Variante à <i>Rapanea-Nephrolepis</i>	
	Nombre d'espèces	% de l'ensemble floristique	Nombre d'espèces	% de l'ensemble floristique
Xérophytes et mésoxérophytes ...	30	38,5	17	34,0
Sclérophytes	9	11,5	11	22,0
Mésophytes	23	29,5	13	26,0
Mésohygrophytes et hygrophytes ..	11	14,1	8	16,0
Hélophytes	2	2,6	—	—
Nitrophytes	3	3,8	1	2,0

Le spectre écologique pondéré se présente globalement comme suit :

	%
Xérophytes et mésoxérophytes	40,7
Sclérophytes	32,5
Mésophytes	16,0
Mésohygrophyles et hygrophyles	7,1
Hélophytes	0,6
Nitrophytes	3,1

Comparées aux valeurs correspondantes obtenues pour la forêt à *Cussonia-Olea*, ces données accusent légèrement le caractère xérophile de notre groupement.

Les sclérophytes sont un peu moins importants, mais leur taux justifie toujours et très amplement la physionomie sclérophylle de notre communauté forestière.

Ces résultats montrent encore que notre conception assez large de la haute-fruticée à *Myrica-Agauria* couvre, en réalité, des formes nettement pionnières et les plus xériques en même temps que des variantes assez jeunes d'une couverture qui mérite déjà d'être qualifiée de forestière.

Il nous a dès lors paru intéressant, poursuivant le développement de cette thèse, de procéder à l'analyse des formes écologiques dans chacune des synusies ou ensembles établis dans le Tableau LXXV.

Le spectre écologique pondéré et détaillé de cette façon, s'établit comme suit (Tabl. LXXIX) :

TABLEAU LXXIX.

Répartition des groupes écologiques dans les diverses synusies ou strates du groupement à *Myrica-Agauria*.

Synusies ou strates	Xérophytes et méso-xérophytes	Sclérophytes	Mésophytes	Mésohygrophyles, hygrophyles et hélophytes	Nitrophytes
Strate arborescente ou arbustive ...	6,9	86,2	5,9	1,0	—
Strates frutescente et sous-arbustive :					
a) Frutex et sous-arbustes	89,4	1,3	6,4	—	2,9
b) Plantes grimpantes	30,8	13,5	44,2	11,5	—
Strates herbacées :					
a) Chasmophytes et humicoles ...	29,5	—	67,0	3,5	—
b) Espèces rampantes	1,1	—	23,6	75,3	—

Cette présentation offre l'avantage de souligner les traits écologiques les plus marquants de chacune des strates ou synusies fondamentales de notre groupement.

Les sclérophytes constituent, en effet, l'essentiel du couvert de la strate arborescente ou arbustive; la strate frutescente est surtout formée de xérophytes proprement dits; les plantes grimpanes qui envahissent les arbustes ou sous-arbustes se répartissent entre mésophytes d'abord et xérophytes ensuite; enfin, les espèces rampantes, tendant à couvrir le sol, sont, en forte majorité, des mésohygrophytes ou hygrophytes.

La figure 17 exprime graphiquement cette même spécialisation écologique.

Si l'on considère, en même temps, la signification dynamique de chacune des synusies, dans le phénomène de colonisation des champs de lave, on dégage ici encore les règles générales mises en évidence lors de l'étude de l'implantation des végétaux dans les laves chaotiques du Rumoka.

4. La répartition des espèces selon leur besoin lumineux se présente comme suit :

TABLEAU LXXX.

Répartition des espèces. selon leur besoin en lumière,
dans le groupement à *Myrica-Agauria*.

Catégories d'appétence lumineuse	Strates arborescente et arbustive		Strate frutescente		Strates herbacées		Ensemble du groupement	
	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe
Héliophytes	8	32,0	15	46,9	12	31,6	35	36,8
Hémihéliophytes ...	17	68,0	16	50,0	14	36,8	47	49,5
Hémisciaphytes	—	—	1	3,1	11	29,0	12	12,6
Sciaphytes	—	—	—	—	1	2,6	1	1,0

Les héliophytes et hémihéliophytes réunissent la très large majorité des espèces de notre groupement. On soulignera cependant que, dans la strate supérieure déjà, les hémihéliophytes, c'est-à-dire les essences de lumière relativement tolérantes, sont les plus nombreuses. Par rapport à la forêt à *Cussonia-Olea*, le besoin lumineux des commensaux de notre haute-fruticée paraît relativement moindre. Sans doute faut-il voir dans cet état de choses, le résultat du climat moins lumineux de la Haute-Plaine de lave.

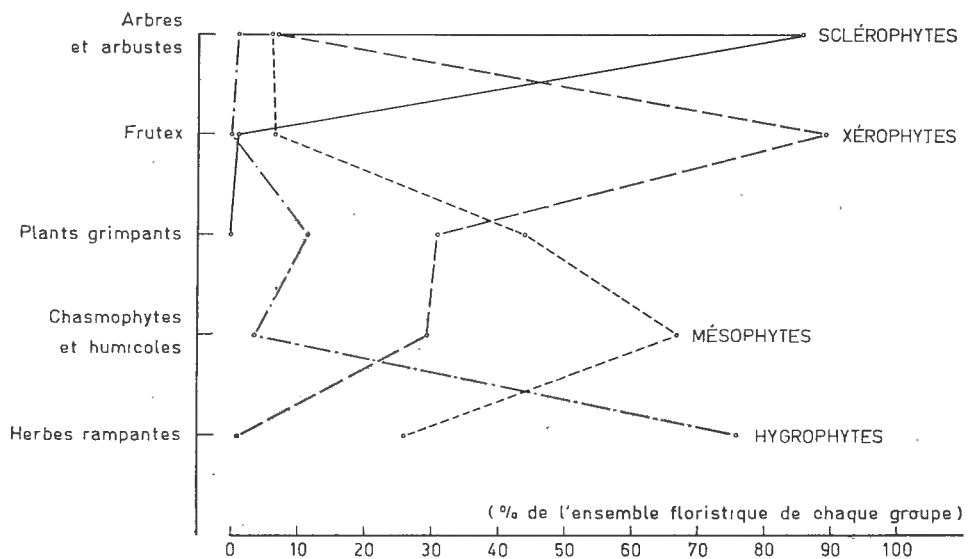


FIG. 17. — Répartition des groupes écologiques, par strates ou synusies, dans la haute-fruticée à *Myrica-Agauria*.

5. Le spectre de dissémination, par strates, s'établit de la manière suivante (Tabl. LXXXI) :

TABLEAU
Spectre de dissémination du

Types de dissémination	Strates arborescente et arbustive		Strate	
	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	
Zoochores	17	58,6	17	
Endozoochores	(17)	(58,6)	(5)	
Épizoochores	—	—	(8)	
Autres zoochores	—	—	(4)	
Anémochores	11	37,9	12	
Autochores	1	3,5	3	

Pour l'ensemble du groupement, les zoochores l'emportent légèrement sur les anémochores.

Si l'on compare les diverses strates, on constate que les anémochores ne dominent que parmi les plantes herbacées.

Les endozoochores sont exclusifs parmi les arbres et arbustes et les épizoochores majoritaires dans la strate frutescente. Il est évident que l'apport des essences forestières, les plus dynamogénétiques, est essentiellement le fait des animaux. Cette conclusion confirme ce que l'étude de la forêt à *Cussonia-Olea* de la Basse-Plaine nous avait déjà montré.

6. Le spectre géographique de notre fruticée à *Myrica-Agauria* s'établit comme suit :

Espèces à large distribution (Cosmopolites, pantropicales, paléotropicales et plurirégionales africaines)	27, soit 28,4 % de l'ensemble.
Espèces soudano-zambéziennes	47, soit 49,4 % de l'ensemble,
dont :	
Omni-S-Z	4;
Tridomaniales	5;
Bidomaniales	9;
Orientales	28, soit 29,4 % de l'ensemble,
Limitées au Secteur	5;
Limitées à la zone des Virunga	1;
Zambézienne	1.
Espèces de liaison	18, soit 19,0 % de l'ensemble,
dont :	
Sz-G	17, soit 18,0 % de l'ensemble;
Sz-Aa	1.

LXXXI.

groupement à *Myrica-Agauria*.

frutescente		Strates herbacées		Ensemble du groupement	
	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe
	53,1	16	42,1	50	50,5
	(15,6)	(1)	(2,6)	(23)	(23,2)
	(25,0)	(7)	(18,4)	(15)	(15,2)
	(12,5)	(8)	(21,1)	(12)	(12,1)
	37,5	21	55,3	44	44,5
	9,3	1	2,6	5	5,0

Espèces étrangères :

Subguinéennes	2, soit 2,1 % de l'ensemble.
Subafro-australe	1, soit 1,0 % de l'ensemble.

TABLEAU LXXXII.

La forêt à *Bersama ugandensis* et *Afrocrania Volkensii*.

Numéro des relevés						91	104	84
Strate arborescente.								
Hauteur (m).						15	10-15(-20)	10-15(-22)
Recouvrement (%)						60-70	→ 100	60-70
a) Arbres et grands arbustes.								
O	H-hél	Méso	Ph l	Zis	<i>Bersama ugandensis</i>	2.2	Do	3.4
O	Hél	Més-scléro	Ph l	Zen	<i>Afrocrania Volkensii</i>	3.2	Co Do	2.3
Pluri	Hél	Scléro	Ph l	Z ?	<i>Hypericum lanceolatum</i>	2.2	×	+ .1
O-Z	Hél	Méso	Ph l	Z ?	<i>Neoboutonia macrocalyx</i>	Ab	2.1
Sect	H-scia	Més-hygro	Ph l	Zen	<i>Grumilea Bequaerti</i>	1.1	.	+ .1
—	—	—	Ph l	—	<i>Dombeya</i> sp.	Ab	.
Sz-G	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Myrica salicifolia</i>	1.1	.	.
Eth-O-Z	Hél	Méso	Ph l	Zen	<i>Croton megalocarpus</i>	+ .1
O	Hél	Més-scléro	Ph l	Zis	<i>Bersama ninagongensis</i>	(+ .1)
Sz-G	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Podocarpus milanjanus</i>	(+ .1)
O	Hél	Méso	Ph l	Anemp	<i>Entandrophragma excelsum</i>	(+ .1)
b) Lianes.								
Sz-Aa	H-hél	Méso	Phλ	Zen	<i>Rhoicissus erythroides</i>	×	.
Sz-Malg	H-hél	Méso	Phλ	Anem	<i>Dioscorea Quartiniiana</i>	+ .1
Pluri	H-hél	Més-hygro	Phλ	Zen	<i>Stephania abyssinica</i> v. <i>tomentella</i>	+ .1
G	H-hél	Més-hygro	Phλ	Z	<i>Jaundea pinnata</i>	+ .1
c) Épiphytes (*).								
O	H-hél	Méso	Ph ép	Anemp	<i>Drynaria Volkensii</i>	×	+ .1
O	H-scia	Hygro	Ph ép (λ)	Zep	<i>Begonia Meyeri-Johannis</i>	+ .1
—	—	—	—	—	<i>Selaginella</i> sp.	+ .1

Pluri	H-hél	Més-xéro	Ph ép	Anemp	<i>Polystachya cultriformis</i>	×	.	
O	H-scia	Més-hygro	Ph ép	Anemp	<i>Diaphanathe ugandensis</i>	×	.	
Pant	H-scia	Més	Ph ép	Anemp	<i>Asplenium aethiopicum</i>	×	.	
G	H-hél	Més	Ph ép	Zen	<i>Loranthus incanus</i>	×	.	
Ss-O-Z	H-hél	Més-xéro	Ph ép	Zen	<i>Loranthus rufescens</i>	+ .2	.	.	
Eth-O	H-hél	Més	Ph ép	Zen	<i>Loranthus woodfordioides</i>	+ .1	
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ph ép	Anemp	<i>Aërangis rhodostica</i>	+ .1	
Pant	H-hél	Més	Ph ép	Anemp	<i>Pleopeltis lanceolata</i>	+ .1	
O	H-scia	Més	Ph ép	Anemp	<i>Polystachya bicarinata</i>	+ .1	
Strate arbustive.									
Hauteur (m).						—	—	—	
Recouvrement (%)						50	—	20-30	
a) Arbustes.									
Pluri	H-hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Rhamnus prinoides</i>	+ .1	Ab	+ .1	
Eth-O	H-scia	Hygro	Ph l	Zen	<i>Galiniera coffeoides</i>	1.1	Ab	1.1	
Sect	H-scia	Més-hygro	Ph l (λ)	Zen	<i>Allophylus oreophilus</i>	2.1	×	.	
Sz-G	H-hél	Més	Ph l	Zen	<i>Maesa cf. rufescens</i>	Ab	+ .1	
Sz-G	H-hél	Més	Ph l	Zen	<i>Xymalos monospora</i>	×	+ .1	
Sz	Hél	Més-xéro	Ph l	Ach	<i>Erythrina tomentosa</i>	1.1	×	.	
O	Hél	Scléro	Ph l	Zen	<i>Rapanea pulchra</i>	2.1	.	1.1	
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ph l	Zen	<i>Clausena anisata</i>	×	.	
Sect	H-scia	Més-hygro	Ph l	Zen	<i>Kigelia lanceolata</i>	+ .1	
O	Hél	Scléro	Ph l	Ach	<i>Acanthus pubescens</i>	×	.	
—	—	—	Ph l	—	<i>Conopharyngia</i> sp.	+ .1	.	.	
O	H-hél	Més-xéro	Ph f	Zep	<i>Rumex usambarensis</i>	1.2	.	.	
Eth-O-Z	H-scia	Hygro	Ph l	Z ?	<i>Trichilia Volkensii</i>	+ .1	
Sect	H-scia	Més-hygro	Ph l	Zen	<i>Rytigynia Lebrunii</i>	+ .1	
Pluri	H-hél	Més	Ph f	Zen	<i>Solanum aculeastrum</i>	+ .1	
Eth-O-Z	H-hél	Scléro	Ph l	Z ?	<i>Cluytia abyssinica</i>	+ .1	
Sz-G	H-hél	Més	Ph l	Anemp	<i>Crassocephalum multicornosum</i>	+ .1	

(*) Ptéridophytes et Spermatophytes seulement.

Numéro des relevés						91	104	84
b) Petites lianes et herbes sarmenteuses-acrochantes.								
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Th	Ach	<i>Amphicarpaea africana</i>	+ .1	.	+ .1
O	H-hél	Més-xéro	Phλ	Zen	<i>Rubus rigidus</i> v. <i>concolor</i>	1.2	.	.
Sz-G	H-hél	Més-hygro	Phλ	Anemp	<i>Microgrossa densiflora</i>	+ .1	.	.
Pant	H-hél	Més	Ch r (sl)	Z	<i>Diodia scandens</i>	1.2	.	.
G	H-hél	Més-hygro	Phλ	Zep	<i>Triumfetta cordifolia</i>	2.1	.	.
O	H-hél	Scléro	Ch gr	Zep	<i>Panicum adenophorum</i>	2.2	.	.
O	H-hél	Més-pélo	Ch r	Ach	<i>Vigna membranaceoides</i>	+ .1
O	H-hél	Més-hygro	Ch r	Zen	<i>Melothria Stolzii</i>	+ .1
O-Z	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Tragia brevipes</i>	+ .1
Paléo	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Dumasia villosa</i>	+ .1
Pluri	H-hél	Més-hygro	G	Z ?	<i>Gloriosa simplex</i>	+ .1
Strate herbacée.								
Recouvrement (%)						50	—	30-35
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium adscendens</i> v. <i>robustum</i> ..	1.2	×	1.2
Pluri	H-hél	Més-hygro	Hr	Zep	<i>Ranunculus multifidus</i>	+ .1	×	.
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Zep	<i>Geranium simense</i>	+ .1	×	.
Sz-G	H-hél	Més	Ch r	Z ?	<i>Veronica abyssinica</i>	+ .1	×	.
O	H-scia	Hygro-pélo	Ch succ	Ach	<i>Impatiens Eminii</i>	1.2	Ab	.
G	H-hél	Nitro (Més)	H (G)	Zep	<i>Boehmeria platyphylla</i> v. <i>nigeriana</i> ..	.	×	.
Pluri	H-scia	Hygro	H r	Zep	<i>Thalictrum rhynchocarpum</i>	Ab	.
Paléo	H-scia	Més-hygro	H r	Zep	<i>Sanicula europaea</i> v. <i>elata</i>	×	.
Paléo	H-scia	Hygro	Ch r	Zep	<i>Desmodium repandum</i>	×	.
O	H-hél	Més	H r	Zep	<i>Caucalis incognita</i>	×	.
O-Z	H-hél	Més	Ch r	Z ?	<i>Ancilema pedunculatum</i>	×	.
Pant	H-hél	Més	H cesp	Anemp	<i>Nephrolepis biserrata</i>	Ab	.
Pluri	H-hél	Més	G	Anemp	<i>Arthropteris orientalis</i>	Ab	.

O	Hél	Més-xéro	H r	Anemp	<i>Cineraria bracteosa</i>	+ .1	.	.
O-Z	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Anem	<i>Polygala ruwenzoriensis</i>	+ .1	.	.
Sz	Hél	Més	Ch sl	Z ?	<i>Geniosporum paludosum</i>	+ .1	.	.
Sz-Malg	H-hél	Més-hygro	Ch gr	Z ?	<i>Hyparrhenia cymbaria</i>	+ .1	.	.
Sz-G	H-hél	Més-hygro	Ch r (gr)	Z ?	<i>Isachne aethiopica</i>	+ .2	.	.
Sect	H-hél	Més	Th	Z ?	<i>Phyllanthus Bequaerti</i>	+ .1	.	.
O-Z	H-hél	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Alchemilla kiwuensis</i>	+ .2	.	.
Sz-G	Hél	Nitro	H r	Zep	<i>Cynoglossum geometricum</i>	+ .1	.	.
Pluri	Hél	Més	H cesp	Zep	<i>Beckeropsis uniseta</i>	+ .1	.	.
O	H-hél	Més	Ch sl	Anemp	<i>Osbeckia Cogniauxiana</i>	+ .1	.	.
O	Hél	Més	G	Z ?	<i>Kniphofia Grantii</i>	+ .1	.	.
O	H-hél	Més	H sc	Anemp	<i>Senecio trichopterygius</i>	+ .1	.	.
Sz-G	Hél	Més-xéro	Ch r	Anemp	<i>Helichrysum Hochstetteri</i>	+ .2	.	.
O	H-hél	Més-hygro	Ph f	Zep	<i>Pavonia kilimandjarica</i> v. <i>triloba</i>	+ .1
G	H-scia	Hygro	Ch r	Ach	<i>Hypoestes rosea</i>	1.2
Eth-O	Hél	Més	Ch r	Zep	<i>Galium hamatum</i>	+ .1
O	H-hél	Més	Ch sl	Anemp	<i>Erlangea ugandensis</i>	+ .1
O	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Plectranthus albus</i>	+ .1
Sz-G	H-hél	Nitro (Pélo)	Ph f	Zep ?	<i>Kosteletzia adoensis</i>	+ .1
Ss-O	H-scia	Més-hygro	H cesp	Zep ?	<i>Bromus runssoroensis</i>	+ .2
O-Z	H-scia	Més-hygro	H r	Anemp	<i>Eulophia Paivaeana</i> ssp. <i>borealis</i>	+ .1
Sz-G	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z ?	<i>Plectranthus ramosissimus</i>	1.2
Pluri	H-hél	Més	G	Z ?	<i>Aristea Ecklonii</i>	+ .1
Sz-G	H-hél	Més-xéro	Ch sl	Z ?	<i>Calamintha simensis</i>	+ .2
O	H-scia	Més-hygro	H sc	Anemp	<i>Peucedanum aculeatum</i>	+ .1
O	H-scia	Hygro	Ch r	Ach	<i>Coleus silvaticus</i>	+ .2
Pant	H-scia	Més-hygro	Ch r	Z	<i>Drymaria cordata</i>	+ .2
Sz-G	H-scia	Hygro	H r	Z ?	<i>Cryptotoenia africana</i>	+ .1

Strate muscinale (*).

(*) La liste des espèces observées figure dans le corps du texte.

LÉGENDE DU TABLEAU LXXXII.

- Relevé 91 : Entre Nyafunze et Mihanga, vers le col entre le Nyamuragira et le Nyiragongo, 2.050-2.100 m d'altitude; forêt sclérophylle à tendance mésophile, souvent clairière et se présentant en mosaïque; hauteur du dôme : 15-20 m; 2 octobre 1937.
- Relevé 104 : Entre Rushayo et Kibati, 2.000 m d'altitude; vieux champs de lave couverts d'une forêt assez dense à aspect mésophile, de 15 à 20 m de hauteur; 21 novembre 1937.
- Relevé 84 : Environs du Mushumangabo, 1.950-2.084 m d'altitude; forêt sur vieilles cendrées et laves désagrégées, terreuses; hauteur du dôme de 10-15 m et, par places, jusqu'à 22 m; 9-10 août 1937.

Par rapport à la forêt à *Cussonia-Olea*, notre communauté comprend moins d'espèces à large distribution et plus de soudano-zambéziennes. Le sous-élément oriental lui-même est plus riche. Les espèces de liaison sont en proportion légèrement moindre mais le groupe soudano-zambézien et guinéen est quelque peu mieux fourni.

Ces caractéristiques indiquent donc une florule bien individualisée au point de vue chorologique, en même temps que naturelle et homogène.

Mentionnons encore que le groupe des orophytes africains représente 21 % de l'ensemble floristique.

Nous reviendrons plus loin sur la position syngénétique et systématique de la fruticée à *Myrica-Agauria*.

§ 2. LA FORÊT À *BERSAMA UGANDENSIS* ET *AFROCRANIA VOLKENSII*.

(Tableau LXXXII.)

1. Dans les anciens champs de lave, souvent au contact de la haute-fruticée à *Myrica-Agauria*, apparaît un type forestier plus élevé, plus dense, d'apparence générale plus mésophile. Diverses espèces de *Bersama* et *Afrocrania Volkensii*, essences physionomiquement fort typiques, confèrent à cette forêt un cachet propre. Très souvent, la sylve n'apparaît que par noyaux ou en couronné autour des monticules ou collines formés par les nombreux cratères adventifs. La ceinture boisée tranche, dans ces conditions, par une coloration plus sombre des frondaisons, sur la couleur assez claire, souvent d'un vert glauque ou grisâtre de la végétation arbustive ou frutescente qui l'entoure. Ces anneaux correspondent aux éboulis ou tufs de cendrées terreuses plus meubles que les laves, recevant les eaux de ruissellement et plus favorables à une implantation relativement rapide d'une végétation à tendance mésophile.

La forêt à *Bersama-Afrocrania* se rencontre encore sur d'anciennes nappes de cendrées plus ou moins terreuses (relevé 84, par exemple).

Les trois relevés du Tableau LXXXII correspondent à des listes fort incomplètes à coup sûr. Aussi, le nombre d'espèces, qui va de 37 à 52 selon les inventaires (nombre moyen 40), ne représente-t-il qu'un minimum.

La hauteur de la strate arborescente atteint 10 à 22 m, les frondaisons culminant en moyenne à 15 m. Il s'agit donc d'une forêt assez basse mais nettement plus élevée que la haute-fruticée à *Myrica-Agauria* et l'on comprend dès lors que les bosquets, îlots ou peuplements plus étendus de ce type tranchent vivement et se reconnaissent de loin.

Le recouvrement de cette strate est fort variable. En effet, notre groupement présente souvent un aspect mosaïqué, rongé par des clairières ou des trouées. Cet état de choses correspond à la nature du substrat, la présence de blocs, dalles ou laves plus dures interrompant la continuité de la formation; parfois aussi, cette apparence « lépreuse » reflète-t-elle divers stades de dégradation. Dans les peuplements les plus intacts, la strate arborescente forme un dôme continu dont le recouvrement est de 100 %; mais le plus souvent, ce couvert est moindre et ne dépasse guère 60-70 %.

La strate arbustive — il serait plus correct d'écrire les strates arbustives — occupe le sous-bois, sous les frondaisons, et s'étale entre 3-10 m de hauteur d'une manière assez discontinue. Son développement reflète plus ou moins l'état d'ouverture du dôme; son recouvrement peut atteindre 50 % y compris l'encombrement des lianes (Pl. IX, Fig. 2), mais il est généralement moindre, de l'ordre de 20-30 %.

Les strates herbacées comportent de hautes herbes en touffes continues ou isolées, des plantes suffrutescentes, accrochantes ou sarmenteuses, des herbes humifuses formant tapis sur le sol. Le recouvrement total est fort variable : de 30-50 %.

2. Le spectre biologique brut de la forêt à *Bersama-Afrocrania* s'établit comme suit (Tabl. LXXXIII) :

Nous éprouvons quelque hésitation à commenter ce spectre, car nos relevés sont fort incomplets, surtout pour la florule du sous-bois.

Sous cette réserve, nous noterons que, par rapport à la haute-fruticée à *Myrica-Agauria*, notre forêt est relativement plus riche en phanérophytes, surtout en arbres et arbustes, mais elle est moins lianeuse. Il semblerait aussi, assez logiquement d'ailleurs, qu'elle soit mieux pourvue en épiphytes ⁽¹⁾.

(1) Outre les épiphytes déjà mentionnés au tableau, nous avons noté les Bryophytes suivants (relevés 84 et 104) :

Pilotrichella ampullacea.
Hylocomiopsis cylindricarpa.
Macromitrium Bequaerti.
Zygodon semitortus.
Leptodontium squarrosum.
Hypnum cupressiforme.
Neckera Valentiana.
Bryophyte n° 7147.

TABLEAU LXXXIII.
Spectre biologique de la forêt à *Bersama-Afrocrania*.

Formes biologiques	Nombre d'espèces	% de l'ensemble spécifique
Phanérophytes	46	49,0
Ph. ligneux érigés	(24)	(25,5)
Ph. lianeux	(7)	(7,4)
Ph. épiphytes	(11)	—
Ph. fruticuleux	(4)	—
Chaméphytes	26	29,7
Ch. herbacés	(18)	(20,0)
Ch. graminéens	(2)	—
Ch. succulent	(1)	—
Ch. sous-ligneux	(5)	—
Hémicryptophytes	15	15,9
H. rosettés ou scapeux	(12)	(12,0)
H. cespiteux	(3)	—
Géophytes	5	5,3
Thérophytes	2	2,1

Les chaméphytes, dans l'ensemble, sont moins nombreux, bien que les types herbacés en général forment un groupe plus important, caractère soulignant le cachet forestier beaucoup plus manifeste que dans la formation à *Myrica-Agauria*.

Les hémicryptophytes sont également mieux représentés, surtout la catégorie des hémicryptophytes rosettés ou scapeux.

Les géophytes ou thérophytes interviennent d'une façon sensiblement analogue dans nos deux groupements.

3. Le spectre écologique de notre forêt s'établit, à son tour, de la façon suivante :

TABLEAU LXXXIV.

Spectre écologique de la forêt à *Bersama-Afrocrania*.

Groupes écologiques	Nombre d'espèces	% de l'ensemble floristique	
		Spectre brut	Spectre pondéré
Xérophytes et mésoxérophytes	8	8,7	2,8
Sclérophytes	10	10,8	26,5
Mésophytes	31	33,7	40,8
Mésohygrophytes et hygrophytes ...	38	41,3	24,1
Hélophytes et pélophytes	2	2,2	5,2
Nitrophytes	3	3,3	0,6

Ce spectre montre de très nettes différences avec celui qui caractérise la fruticée à *Myrica-Agauria*.

En effet, leur comparaison (fig. 18) montre un décalage de l'ensemble spécifique vers les groupes mésophiles et hygrophiles.

Cette constatation justifie donc entièrement l'impression plus mésophile qui ressort du seul aspect physiologique de notre groupement.

Dans les détails, on enregistre un effacement considérable du groupe des xérophytes, au sens large, qui était prépondérant dans la fruticée à *Myrica-Agauria*.

Au contraire, dans notre forêt, le lot des mésophytes est nettement le plus élevé. Les hygrophytes, *sensu lato*, sont également beaucoup mieux représentés. Les hélo- et pélophytes, à leur tour, atteignent une proportion notable.

Il est curieux de constater que, globalement, les sclérophytes sont encore très importants dans notre communauté forestière et leur taux de représentation justifie l'emploi de l'expression « forêt sclérophylle ». La sclérophylle demeure un trait écologique marquant de notre groupement.

Quant au spectre écologique de la variante à *Rapanea-Nephrolepis* de la fruticée à *Myrica-Agauria*, reproduit aussi à la figure 18, il indique une évolution très nette vers la mésophilie; il est donc en quelque sorte intermédiaire déjà, mais son allure générale est encore fort proche de la variante initiale, confirmant ainsi l'autonomie de notre communauté à *Bersama-Afrocrania*.

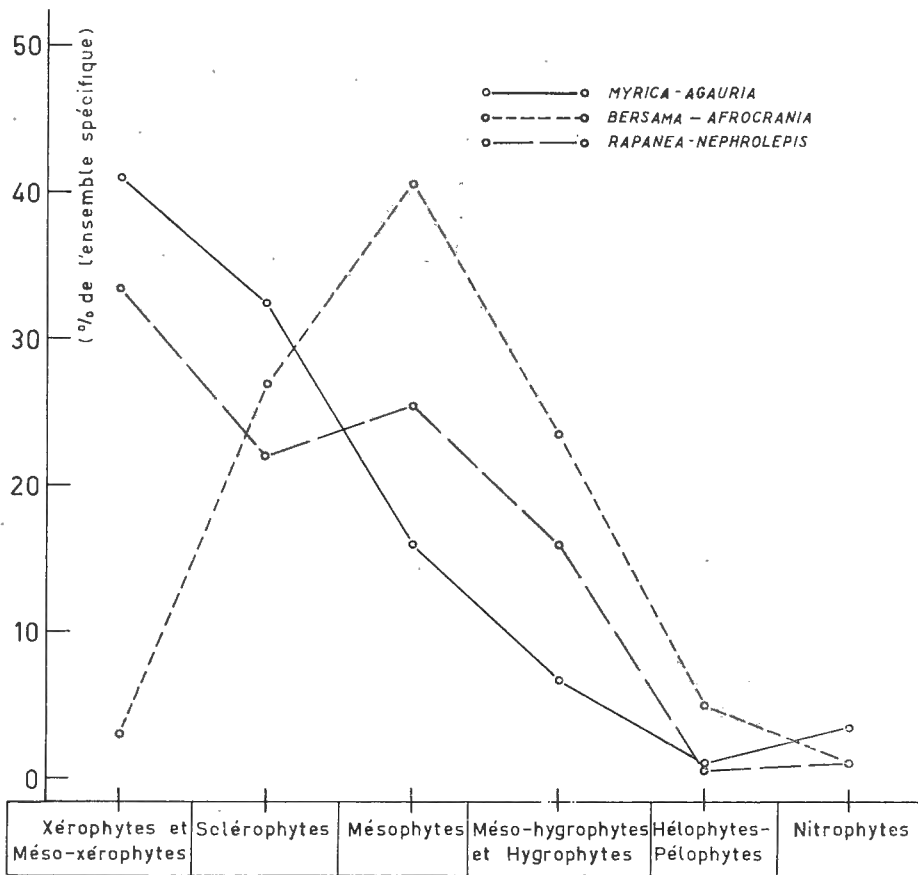


FIG. 18. — Spectres écologiques (valeurs pondérées) de la haute-fruticée à *Myrica-Agauria* et de la forêt à *Bersama-Afrocrania*.

Toutefois, le sens général de la succession forestière dans les champs de lave de la Haute-Plaine, en ressort très clairement.

Il est intéressant, comme nous l'avons fait pour la communauté à *Myrica-Agauria*, d'établir également le spectre écologique pondéré pour la strate supérieure seulement.

EXPLICATION DE LA FIGURE 19.

Distribution des groupes écologiques dans la strate supérieure :

- a) de la haute-fruticée à *Myrica-Agauria*;
- b) de la forêt à *Bersama-Afrocrania*.

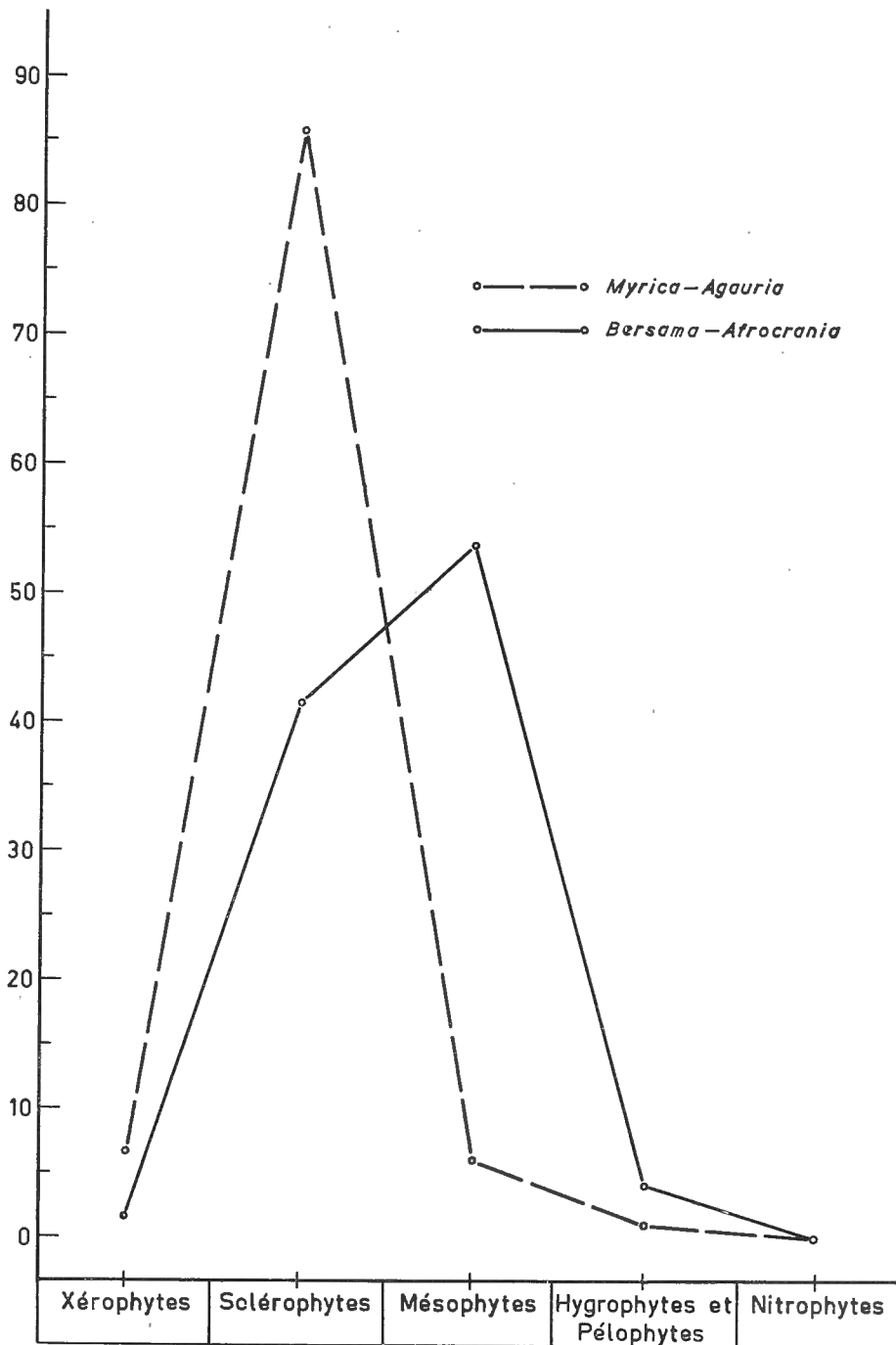


FIG. 19.

On obtient les valeurs suivantes :

	%
Mésophytes	53,8
Sclérophytes	41,7
Hygrophytes et mésohygrophytes ...	3,4
Xérophytes (s.l.)	1,1

Les différences sont également très sensibles avec les valeurs correspondantes obtenues pour la fruticée initiale où les sclérophytes représentent près des 9/10^{es} du couvert. Dans notre forêt, la part prépondérante revient aux mésophytes avec une représentation notable encore des sclérophytes. Le glissement vers la mésophilie, lorsque l'on passe de la fruticée à *Myrica-Agauria* à la forêt à *Bersama-Afrocrania*, est donc fort évident (fig. 19).

4. La répartition des espèces selon leur besoin lumineux s'établit de la manière suivante :

TABLEAU LXXXV.

Répartition des espèces de la forêt à *Bersama-Afrocrania*, selon leur besoin d'éclaircissement.

Catégories de besoin en lumière	Strate arborescente		Strates arbustives		Strates herbacées		Ensemble du groupement	
	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe
Héliophytes	8	32,0	3	11,1	7	17,1	18	19,4
Hémihéliophytes ...	11	44,0	15	55,6	19	46,3	45	48,4
Hémisciaphytes	6	24,0	9	33,3	15	36,6	30	32,2

Si, pour l'ensemble de la forêt, les hémihéliophytes constituent, comme dans la fruticée à *Myrica-Agauria*, le groupe prépondérant, on constate un renversement total des autres catégories, au profit des espèces hémisciaphiles.

Cette différence est le mieux mise en évidence sous forme graphique (fig. 20).

En ce qui concerne la répartition des espèces, selon leur besoin d'éclaircissement, envisagée pour les diverses strates, on constate que :

a) dans les strates supérieures, le groupe des hémisciaphytes est relativement bien représenté,

b) les héliophytes sont considérablement moins abondants au niveau des strates arbustives déjà,

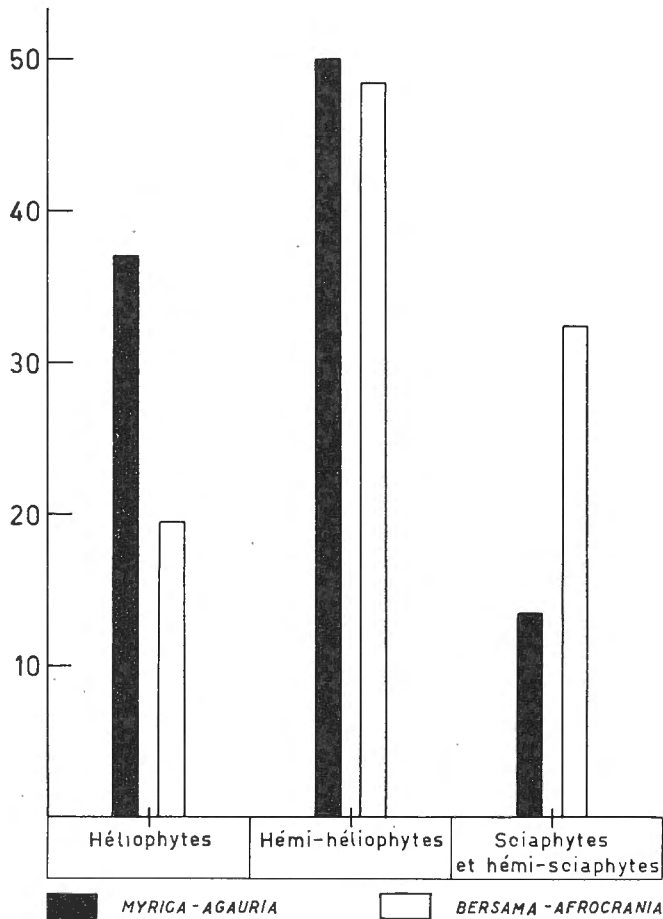


FIG. 20. — Spectres des groupes d'appétence lumineuse :
 a) pour la fruticée à *Myrica-Agauria*;
 b) pour la forêt à *Bersama-Afrocrania*.

c) les sciaphytes, au sens large, représentent un tiers des espèces et sont à peine plus abondants dans les strates herbacées que dans les strates arbustives.

Dans l'ensemble, ces données confirment :

- a) le climat lumineux relativement atténué de la Haute-Plaine;
- b) la « densité » de notre groupement forestier;
- c) le couvert relativement épais de la frondaison.

5. Le spectre de dissémination, s'établit par strates de la manière ci-après.

TABLEAU
Spectre de dissémination de

Types de dissémination	Strate arborescente		Strates	
	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	
Zoochores	16	64,0	21	
Endozoochores	(10)	(40,0)	(12)	
Épizoochores	(1)	(4,0)	(3)	
Autres zoochores	(5)	(20,0)	(6)	
Anémochores	9	36,0	2	
Autochores	—	—	4	

Envisagé globalement, pour l'ensemble de la forêt, ce spectre indique une plus nette prépondérance des zoochores que dans la haute-fruticée à *Myrica-Agauria*. Corrélativement, les anémochores y occupent une place notablement plus atténuée. Dans la strate arborescente, les proportions relatives aux groupes de dissémination sont assez semblables dans les deux groupements, à la différence que, dans notre cas, les endozoochores n'y manifestent point une prédominance absolue.

L'endozoochorie reste manifestement la plus élevée dans la strate arbustive; le groupe des autochores y est relativement bien représenté également.

Enfin, dans les strates herbacées, on soulignera l'absence d'endozoochores et, surtout, la proportion relativement médiocre des anémochores.

Ceux-ci, dans la fruticée à *Myrica-Agauria*, constituaient le groupe le plus important dans les strates inférieures. Cette différence mérite d'être soulignée, car elle traduit le caractère plus « fermé » et donc plus nettement forestier de notre groupement à *Bersama-Afrocrania*.

6. Le spectre géographique de notre communauté se présente de la manière suivante :

Espèces à large distribution (Cosmopolites,
pantropicales, paléotropicales et plurirégionales
africaines) 19, soit 20,4 % de l'ensemble.
Espèces soudano-zambéziennes 47, soit 51,1 % de l'ensemble,
dont :
Omni-S-z 2;
Tridomaniales 4;

LXXXVI.

la forêt à *Bersama-Afrocrania*.

arbustives		Strates herbacées		Ensemble du groupement	
	% du groupe	Nombre d'espèces	% du groupe	Nombre d'espèces	% de l'ensemble spécifique
	77,8	28	68,2	65	69,9
	(44,5)	—	—	(22)	(23,7)
	(11,1)	(14)	(34,1)	(18)	(19,3)
	(22,2)	(14)	(34,1)	(25)	(26,9)
	7,4	10	24,5	21	22,6
	14,8	3	7,3	7	7,5

Bidomaniales 10;
 Orientales 31; (33,3 %);
 dont limitées au Secteur : 5.

Espèces de liaison 22, soit 23,1 % de l'ensemble,
 dont :

Sz-G 19, soit 20,0 % de l'ensemble;
 Sz-Aa 1;
 Sz-Malg 2.

Espèces étrangères : Subguinéennes 5, soit 5,4 % de l'ensemble.

Orophytes africains 27, soit 29,0 % de l'ensemble.

Ce spectre permet de conclure à une florule forestière mieux individualisée, plus naturelle et plus homogène encore que celle de la fruticée à *Myrica-Agauria*.

On notera, de plus, l'importance de l'influence guinéenne qui se traduit par un taux élevé d'espèces de liaison et une présence notable d'espèces subguinéennes. Ce critère géographique souligne encore les caractères plus mésophiles du biotope dont les traits conviennent à la pénétration de l'influence guinéenne.

On mentionnera, en même temps, l'absence de tout autre élément étranger.

Le cachet montagnard de cette végétation est bien marqué, d'autre part, par la présence d'un lot important d'orophytes africains.

La position syngénétique et les rapports de notre groupement avec d'autres communautés forestières affines seront examinés plus loin.