

Dynamique de la strate herbacée des
pâturages de la zone sud-sahélienne

CENTRALE LANDBOUWCATALOGUS



0000 0174 6060

Promotor: dr.ir. C.T. de Wit, buitengewoon hoogleraar in de theoretische
teeltkunde

Co-promotor: dr. H. Breman, wetenschappelijk hoofdmedewerker aan het
Centrum voor Agrobiologisch Onderzoek

A.M. Cissé

Dynamique de la strate herbacée des
pâturages de la zone sud-sahélienne

Proefschrift
ter verkrijging van de graad van
doctor in de landbouwwetenschappen,
op gezag van de rector magnificus,
dr. C.C. Oosterlee,
in het openbaar te verdedigen
op vrijdag 14 november 1986
des namiddags te vier uur in de aula
van de Landbouwuniversiteit te Wageningen

**BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWHOGESCHOOL
WAGENINGEN**

Stellingen

1. La végétation sahélienne peut être le siège de fortes variations sous l'effet des fluctuations pluviométriques sans que ces variations soient irréversibles; ceci étant dû à l'hétérogénéité du substrat et aux propriétés des espèces.
Cette thèse.
2. La phyto-écologie classique explique de façon insuffisante les fluctuations de végétation au Sahel parce qu'elle sous-estime le rôle du facteur propriétés des espèces.
3. Contrairement à l'idée émise par Granier, l'étude présentée ici conduit à conclure que la végétation climacique du Sahel (Sahel typique) devrait être dominée par les espèces annuelles à germination rapide et de type C₄.
Granier, P., 1975. Note sur les interactions plante/animal en zone sahélienne. Dans: Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux Africains. Actes du colloque. Bamako-Mali, 3-8 mars 1975. I.L.C.A., Addis Ababa. p. 225-228.
4. La recherche fondamentale apparaît aux yeux de beaucoup de responsables africains comme un luxe à réserver aux pays développés; c'est là une grave erreur qui privera les pays des bases scientifiques nécessaires à la mise au point des solutions efficaces aux problèmes du développement.
5. Les régimes politiques en Afrique ne peuvent être que des dictatures. Il faut seulement se demander si la dictature est légitimement exercée. Si non, il faut trouver le moyen de l'écraser.
6. La majorité des cadres africains se dérobent à la responsabilité historique qui leur incombe: tracer et engager leur pays dans la voie du progrès scientifique et technique pour un mieux être des masses populaires.
7. Les pays africains se débattront dans des difficultés insurmontables tant que les orientations politiques et économiques seront imposées de l'extérieur avec la complicité de nationaux inconscients.
8. Certains écrivains africains se font l'avocat d'un métissage culturel euro-africain. Ils appellent ainsi à la destruction de la culture africaine car la puissance économique de l'Europe imposera sa domination culturelle. Il faut développer les cultures parallèlement tout en établissant des ponts entre elles.
9. Instruire des analphabètes peut paraître une tâche exaltante. Gardez-vous cependant de donner de nouvelles connaissances sans créer les conditions de leur utilisation dans des activités de production.
10. Il faut interrompre l'aide non-humanitaire aux pays d'Afrique Noire. Elle retarde la prise de conscience des problèmes de développement par ceux que l'on aide, or cette prise de conscience est la première condition pour la réussite des activités de développement.

BIBLIOTHEEK
DER
LANDBOUWINGEN EN HOOI
WAGENINGEN

TABLE DES MATIERES

PREMIERE PARTIE: GENERALITES

I.1	Introduction	1
2	Evolution de la végétation sahélienne: observations et théories explicatives	5
2.1	Les transformations des communautés végétales	5
2	Evolution de la végétation du Sahel	6
2.1	Quelques données de la littérature	6
2	Les travaux du projet Production Primaire au Sahel (PPS)	8
3	Conclusion	13
3	Les terrains d'étude: le milieu physique et la végétation	15
3.1	La localisation géographique	15
2	Le climat	15
2.1	Les précipitations	15
2	Pluviométrie et stock de l'eau dans le sol	18
3	La température	19
4	Evaporation et évapotranspiration	20
3	Les sols	22
4	La végétation	22
4.1	Introduction	22
2	La végétation pendant les années d'étude	23
3	Les stations d'expérimentation	25

DEUXIEME PARTIE: EXPERIMENTATION

II	Introduction	33
II.1	Germination	35
1.1	Introduction	35
2	Méthodes d'étude	36
2.1	La pluviosité	36
2	Les surfaces des relevés	37
3	Dénombrement des plantules	39
4	Traitement des résultats	40
3	Résultats	41
3.1	Les courbes de germination	42
2	Espèces et germination	49
3	Rôle du substrat	55
4	Effet de la pluviosité	56
5	Influence d'un tapis herbacé préexistant sur la germination	69
6	Aspects de la germination de quelques espèces	73
7	Discussion, conclusion	78
II.2	Installation	83
1	Introduction	83
2	Les méthodes d'étude	83

2.1 Etude au terrain	83
2 Expérience au laboratoire	84
3 Résultats	85
3.1 Analyse de quelques cas de germination-installation	85
2 La survie des espèces	91
3 RÔle de l'âge des plantules dans l'installation	95
4 RÔle de la paille dans la germination et l'installation	96
5 Survie et vitesse de germination	99
6 Résistance à la sécheresse des espèces	100
7 Rôles de la pluie et du substrat dans l'installation	105
4 Discussion-conclusion	111
5 Bilan de la germination et de l'installation	114
II.3 Croissance et production	117
1 Introduction	117
2 Méthodes d'étude	118
3 Résultats	120
3.1 La croissance discontinue	120
2 La croissance continue et la compétition interspécifique	122
3 Croissance et photopériode	128
4 Production, pluviosité et éléments nutritifs	132
4 Conclusion	140
II.4 La production des semences	141
1 Méthodes d'étude	141
1.1 La production des semences	141
2 Les germinations efficaces	143
3 Survie des semences	143
2 Résultats	144
2.1 Production de semences des espèces	144
2 Production des semences et variations de végétation	147
3 La survie des semences	153
TROISIEME PARTIE: SYNTHESE	157
III.1 Introduction	157
2 Caractérisation et classification des espèces	157
3 Pluviosité et dynamique	162
3.1 Période A avec petites pluies et sécheresse	163
2 Période A avec grosses pluies et sécheresse	165
3 Saison des pluies à croissance continue	166
4 Rôle du substrat	167
5 Rôle de l'exploitation	169
5.1 Le ranch de Niono	170
2 Caractéristiques des espèces des lieux surexploités	171
6 Dynamique pluriannuelle	173
7 Perspective	177
7.1 La simulation	177
2 L'évaluation des pâturages	178
ANNEXES:	
I. Listes des espèces rencontrées sur les placettes de relevé, suivant les stations	181
II. Corrélacion poids d'une plante/nombre des graines	185

Résumé	187
Samenvatting	195
Abstract	203
Bibliographie sommaire	205
Remerciements	209
Curriculum vitae	211

1.1 INTRODUCTION

Le Sahel est la région qui borde le Sahara au sud, constituant la transition entre le désert et l'Afrique tropicale. Il est caractérisé par son climat aride et sa végétation. Du point de vue climatique, il existe deux saisons fortement contrastées: une saison humide (été) et une saison sèche (tout le reste de l'année). La pluviosité est le facteur climatique principal en raison de sa forte variabilité; elle sert de ce fait à limiter l'étendue du Sahel. Les isohyètes 100 et 600 mm sont considérées comme les limites nord et sud de la région sahélienne; la bande comprise entre 200 et 400 mm étant le Sahel typique. La pluviométrie est faible et très variable. Les variations se produisent dans le temps d'une année à l'autre; dans l'espace, entre deux points peu éloignés, en plus du gradient pluviométrique nord-sud. L'amplitude des variations est d'autant plus grande que la pluviométrie moyenne annuelle est basse. Un autre caractère important des pluies est leur forte concentration dans le temps (Juillet - Septembre) et leur irrégulière distribution durant cette période. La faible pluviométrie est aggravée par le niveau de l'évapotranspiration, principalement l'évaporation liée aux fortes températures et à la faible humidité atmosphérique. Mais pour apprécier le degré d'efficacité des pluies, il est indispensable de connaître l'évolution de la quantité d'eau du sol, qui est en fin de compte l'élément déterminant pour le développement de la végétation. Cette quantité est fortement influencée par la nature du sol et par la topographie.

Le substrat, dans bien des parties de la région sahélienne est fortement hétérogène, hétérogénéité qui se traduit dans la physionomie de la végétation en raison de la redistribution de l'eau qu'elle entraîne au niveau du sol.

Le niveau bas de la disponibilité de l'eau limite le développement de la végétation. La végétation du Sahel est définie couramment comme une steppe (steppe chaude): steppe à épineux. La steppe est une formation herbeuse ouverte, généralement non parcourue par les feux. La végétation (actuelle) est dominée par les espèces herbacées annuelles. Les espèces vivaces (herbacées et ligneuses) sont soit dispersées au sein du tapis d'annuelles, soit groupées dans les dépressions où elles peuvent former des fourrés plus ou moins denses. La densité des ligneux augmente bien entendu avec le gradient pluviométrique nord-sud.

Breman (communication personnelle) estime la répartition de la biomasse entre les espèces herbacées et espèces ligneuses, au nord et au sud du Sahel, comme suit:

	Nord Sahel	Sud Sahel
- espèces herbacées (presque 100% d'annuelles)	500	2000
- espèces ligneuses		
feuilles	50	150
bois	2000	6000
- biomasse, kg/ha	2550	8150

La disponibilité de l'eau au Nord Sahel, et celle des éléments nutritifs au Sud Sahel, auxquelles s'ajoutent les effets d'autres facteurs (propriétés des espèces, photopériode, etc.) limitent la production.

La faible pluviométrie et la pauvreté des sols rendent la région peu propice à l'agriculture: l'élevage est la forme d'exploitation la plus efficace du Sahel. Mais le développement de l'élevage y rencontre des difficultés et en crée d'autres. Le fourrage est constitué quasi exclusivement par ce qui est disponible sur le pâturage naturel. Les caractères de ce fourrage, quantité et qualité, changent au cours des saisons et d'un endroit à un autre. La quantité de fourrage varie en fonction de la pluviosité et de la pâture. La qualité baisse au cours de la saison de croissance et davantage encore en saison sèche. Ces modifications rendent extrêmement difficile, une planification de l'exploitation du milieu sahélien par l'élevage. L'accroissement du cheptel entraîne une surexploitation de certaines zones, en plus de l'extension rapide et dévastatrice de l'agriculture dans la partie sud. Il devient donc indispensable de connaître de façon approfondie, tous les mécanismes à la base des diverses modifications, pour améliorer les méthodes d'utilisation d'un milieu aussi sensible, afin d'éviter ou de limiter sa dégradation.

La végétation du Sahel a déjà fait l'objet de plusieurs études (voir chapitre I.2). Mais ces études sont restées en général descriptives, donc liées aux conditions du moment de l'étude. Le travail présenté ici n'a pas non plus la prétention d'expliquer tous les mécanismes qui sont à la base des fluctuations de la production végétale au Sahel. Il est partie d'une étude pluridisciplinaire plus vaste réalisée par le projet Production Primaire au Sahel. Il analyse un domaine limité: les fluctuations de la végétation (variations de la composition floristique, de la production, etc.). Les facteurs responsables de ces fluctuations sont: la pluviosité, la pâture, les feux de brousse et les espèces végétales (par leurs caractéristiques). Les deux facteurs, pluviosité et espèces végétales ont fait l'objet d'analyse approfondie avec étude sur le terrain et au laboratoire. Les conséquences des variations pluviométriques ont été étudiées avec les pluies naturelles et aussi

avec des pluies artificielles. Deux aspects de l'influence de la pluviométrie ont été analysés en détail:

- effet de la distribution des pluies au cours de l'année;
- effet des variations interannuelles de la pluviosité.

Un aspect essentiel de l'étude est constitué par les espèces végétales, leurs caractéristiques en liaison avec le milieu physique. Le tapis herbacé d'une année est dans une très grande mesure déterminé par les mécanismes de démarrage de la végétation en début de saison des pluies. La connaissance de ces mécanismes permet d'expliquer en partie les variations de la production, de la composition floristique ou de l'équilibre entre les espèces. Un effort particulier a donc été fait pour l'étude du démarrage de la végétation annuelle, dans des conditions naturelles aussi bien qu'expérimentales. L'analyse a porté sur la germination et l'installation des espèces dominantes des différents groupements. Après cette première phase, (germination-installation) les phases ultérieures du développement (croissance végétative, floraison, production de semences) ont été étudiées avec recherche des caractères des espèces durant ces phases: vitesse relative de croissance, effet du type de photosynthèse (C_3 et C_4), sensibilité à la photopériode (durée du cycle de développement), force de concurrence, effort de reproduction.

Les facteurs pâture et feux de brousse n'ont pas fait l'objet d'expérimentation. Leurs actions sur la végétation ont été abondamment décrites dans plusieurs publications; une synthèse est présentée dans le rapport final du projet Production Primaire au Sahel (Penning de Vries et Djitéye, 1982). Ces données de la littérature seront utilisées, dans le présent travail pour expliquer la dynamique de la végétation.

Les premiers résultats de ce travail ainsi que les résultats des travaux d'autres chercheurs du projet PPS, ont servi à l'élaboration du schéma de la dynamique de la végétation présenté dans le rapport final PPS.

Au cours de l'analyse présentée ici, les conclusions principales déjà tirées dans le rapport seront réexaminées avec esprit critique. Les études expérimentales permettront de consolider ou de reformuler certaines de ces conclusions. Quoiqu'il en soit l'objectif principal de ce travail est de mettre en évidence les mécanismes qui sont à la base des variations de la végétation pour tracer les grands axes possibles de l'évolution de cette végétation suivant les différentes combinaisons des facteurs déterminants. L'intérêt est porté sur les mécanismes plutôt que sur des descriptions de végétation.

Le texte est subdivisé en trois parties essentielles:

- première partie (I): Généralités
- deuxième partie (II): Expérimentation
- troisième partie (III): Synthèse

Dans la première partie on rappelle les données de la littérature sur la végétation du Sahel et on présente les terrains d'étude. Dans la deuxième partie sont exposés les résultats des études faites sur le terrain et au laboratoire et les conclusions auxquelles elles conduisent. La troisième partie est un essai de synthèse visant à dégager un modèle de dynamique pour le lieu de l'étude.

I.2 EVOLUTION DE LA VEGETATION SAHELIENNE: OBSERVATIONS ET THEORIES EXPLICATIVES

De nombreuses publications ont développé des théories sur la dynamique des communautés végétales en régions semi-arides et arides, surtout pour des régions extra-tropicales. Depuis quelques dizaines d'années, les régions semi-arides au sud du Sahara font l'objet d'études plus approfondies permettant une meilleure connaissance des communautés végétales et de leurs tendances évolutives.

Dans ce chapitre seront présentées les simples faits d'observation et les théories déjà développées pour expliquer les variations de la végétation du Sahel.

L'étude de la dynamique des groupements végétaux fait appel aux notions de climax et de séries évolutives; ces notions seront succinctement définies.

2.1 Les transformations des communautés végétales

Une communauté est toujours le siège de fluctuations plus ou moins importantes. Les modifications peuvent être peu importantes et limitées dans le temps, ce qui ne rompt pas un certain équilibre. Parfois, les modifications entraînent l'apparition de communautés nouvelles. Les modifications peu importantes et temporaires sont de simples fluctuations autour d'un état moyen; elles traduisent simplement la variabilité au sein d'un groupement plus ou moins stable. Les modifications profondes conduisent à l'apparition de groupements nouveaux durables dont la succession représente une véritable dynamique. Les modifications entraînant l'apparition de communautés nouvelles peuvent être d'origine climatique, édaphique ou biologique (Lemée, 1967).

Il convient donc de bien distinguer le cas des modifications temporaires de celui des modifications durables, c'est-à-dire de véritable dynamique.

Une biocénose stable, en équilibre avec le climat général est appelée climax par Cléments (1916, dans Lemée, 1967). Elle n'est pas susceptible d'évolution en absence de perturbation. A un même climat correspond un même climax (monoclimax). Les modifications climatiques, géologiques, édaphiques et les actions de l'homme entraînent l'évolution du climax. Il en résulte sur le même terrain une succession de communautés végétales dans le temps. Les communautés qui apparaissent les unes après les autres constituent des séries évolutives. Les séries évolutives régressives apparaissent souvent sous l'effet des interventions humaines; elles indiquent une dégradation progressive de la végétation. Les séries évolutives progressives au

contraire aboutissent au climax. Les successions primaires sont les cas d'installation des êtres vivants dans un milieu qui n'a jamais été peuplé. Les successions secondaires sont celles apparaissant dans un milieu déjà peuplé mais qui a été dépeuplé de façon plus ou moins intensive par des modifications climatiques, des actions anthropiques, etc.

En opposition avec la théorie du monoclimax de Cléments d'autres auteurs ont développé celle de polyclimax: ils désignent "comme climax, toutes les communautés apparemment non susceptibles d'évolution ultérieure et qui deviennent distinctes à l'intérieur d'un territoire climatique cependant uniforme, pour des raisons édaphiques, topographiques ou anthropiques. Leur ensemble constitue un complexe climatique" (Lemée 1967).

Les notions de climax et de successions ont été développées à partir d'études de communautés végétales dans des conditions climatiques relativement stables, les actions anthropiques et les modifications du sol (érosion) étant les facteurs déterminants.

La végétation des régions arides et semi-arides est le siège de fluctuations importantes liées aux variations des facteurs climatiques, à l'exploitation par l'homme et aux modifications des conditions édaphiques. Les notions de climax et de successions peuvent-elles expliquer les fluctuations de la végétation dans ces régions? Certains auteurs pensent que non (Westboy, 1980). D'autres ont essayé de définir le climax dans certaines zones arides (Granier, 1975).

2.2 Evolution de la végétation du Sahel

2.2.1 Quelques données de la littérature

Les études de la végétation du Sahel ont été pendant longtemps essentiellement descriptives. C'est depuis une quinzaine d'années, en particulier depuis la dernière grande sécheresse de 1970-1973, et aussi à la suite d'études agropastorales en vue de l'aménagement des pâturages, que l'étude de la végétation inclut aussi celle des variations dans le temps. Mais depuis longtemps déjà on parle de la détérioration de l'environnement au Sahel, surtout de la destruction de la couverture végétale qui a pu prendre le caractère d'une véritable "désertification".

Des publications plus récentes consacrent une part plus grande à l'évolution de la végétation sahélienne: Valenza (1970), Boudet (1977, 1979), etc. Ces publications décrivent l'évolution de la végétation sous l'effet de la pâture. On peut avoir soit une véritable dégradation de la végétation, soit une simple modification de la flore et de la production.

Cornet et Poupon (1977) décrivent les facteurs du milieu et la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. Ils concluent que "les aléas climatiques semblent avoir peu d'impact sur l'évolution à long terme d'une végétation bien adaptée aux conditions du milieu", même si la grande sécheresse de 1970 à 1973, a provoqué la disparition d'espèces herbacées et une forte mortalité des ligneux. Par contre "l'exploitation intensive de l'écosystème par le bétail, soit par son action propre, soit associée à des conditions climatiques difficiles, a un rôle essentiel dans la modification du couvert végétal".

Togola et al. (1975), Cissé, M.I. (1976), Breman et Cissé (1977) étudièrent l'évolution de la végétation du ranch de Niono (Mali) à la suite de la grande sécheresse de 1970-1973 et sous exploitation par le bétail. Ceci a été rendu possible grâce à l'étude faite en 1969 par Boudet et Leclercq (1970) sur le même ranch. Les conclusions concordent pour souligner que:

- La sécheresse provoque la mort partielle des individus de certaines espèces vivaces, aussi bien ligneuses (*Pterocarpus lucens*, *Guiera senegalensis*, *Bombax costatum*) qu'herbacées (*Andropogon gayanus*).
- La sécheresse a entraîné une diminution de l'importance relative de certaines espèces annuelles typiquement à habitat soudanien: *Andropogon pseudopricus*, *Pennisetum pedicellatum*, *Cassia mimosoides*, *Indigofera priureana*, etc. Cependant, l'espèce soudanienne *Loudetia togoensis* a pris de l'extension.

La sécheresse n'a pas entraîné une "sahélisation" de la région, c'est-à-dire un envahissement par des espèces à habitat plus septentrional. On note cependant une extension de l'aire de répartition de l'acanthacée *Blepharis linariifolia*. Par contre, des espèces "conquérantes" ("invaders"), déjà présentes mais moins abondantes, ont été stimulées: il s'agit de Rubiacées du genre *Borreria* et de la graminée annuelle des lieux perturbés (champs, jachères, etc.) *Eragrostis tremula*.

- La pâture stimule la légumineuse à cycle court, *Zornia glochidiata* ainsi que les graminées annuelles non appréciées *Microchloa indica* et *Elionurus elegans*. La surexploitation tue la graminée vivace *Andropogon gayanus* (Cissé, M.I., 1976).
- La sécheresse comme l'exploitation par le bétail en saison des pluies entraîne une modification de la composition floristique et une réduction de la production.
- La strate ligneuse se raréfie dans les zones surpâturées.

C'est Bille (1977) qui, tout en expliquant les variations de la végétation par les facteurs climat, substrat et exploitation, étudie aussi les caractères des

espèces végétales qui concourent à ces variations: germination des semences, survie des plantules, durée des cycles, production des semences, etc.

L'étude de l'influence de la pâture sur la strate ligneuse et de la biologie des espèces herbacées (annuelles et vivaces) a conduit Granier (1975) à suggérer "une structure de la végétation climatique avant que l'homme provoque une évolution régressive. Le Sahel devrait être une savane de vivaces, boisée par des espèces parmi lesquelles les mimosées étaient proportionnellement moins nombreuses, les zones basses devraient porter des formations ligneuses fermées, les annuelles occupant les sols remaniés (éboulis, dunes jeunes, alluvions) ou squelettiques". Ceci laisse supposer qu'une évolution régressive importante a affecté la végétation sahélienne étant donné qu'actuellement les formations sahéliennes sont largement dominées par les plantes annuelles.

2.2.2 Les travaux du projet Production Primaire au Sahel (PPS)

Les études les plus systématiques sur les variations au sein des groupements végétaux de la zone de transition sahélo-soudanienne (et dans une moindre mesure à travers le Sahel malien jusqu'à 200 mm de pluie) ont été effectuées par le projet Production Primaire au Sahel. Les résultats des travaux de ce projet sont rassemblés dans une publication de synthèse sous forme d'un rapport final (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Plusieurs chapitres du rapport fournissent des données permettant de mieux comprendre les variations qui affectent la végétation sahélienne, mais les chapitres ci-dessous les analysent de façon plus spéciale:

- chapitre 3.4: Phytoécologie du Sahel et des terrains d'étude;
- chapitre 4.3: Le potentiel botanique des pâturages;
- les différents chapitres de la partie 6: Production actuelle des pâturages naturels en relation avec les facteurs naturels et les facteurs anthropiques.

Les résultats obtenus et les conclusions tirées sont succinctement exposés ci-dessous (voir le texte original pour plus de détails).

Les fluctuations interannuelles affectent essentiellement les espèces herbacées annuelles, beaucoup moins les espèces vivaces, herbacées ou ligneuses. Les travaux ont donc intéressé d'avantage les premières. Les caractères des espèces sont analysés en liaison avec les facteurs du milieu; caractères des espèces durant les phases du développement: germination, installation, croissance végétative, production des semences.

Germination. La vitesse de germination des espèces est ici déterminante. La vitesse de germination des espèces sahéliennes est très variable. On peut, en simplifiant,

distinguer deux groupes: espèces à germination rapide et espèces à germination lente.

Les pluies influencent le caractère d'un flux de germination par le temps que le substrat reste assez humide. Une augmentation de ce temps entraîne une plus grande part des espèces à germination lente. Le premier flux ou les premiers flux des germinations peuvent être partiellement ou totalement perdus à cause des périodes sèches entre les pluies au début de la saison. Les espèces à germination rapide sont exposées de ce fait au risque d'un épuisement de leur stock de semences. Le rythme des pluies détermine le rythme de la germination des espèces et les possibilités de survie des plantules.

Installation. La germination n'est efficace que si elle est suivie par l'installation des plantules, plantules soumises aux périodes sèches entre les pluies, au début de la saison. La résistance d'une plantule à la sécheresse est liée à la vitesse de croissance des racines, au rapport poids partie aérienne poids partie souterraine, à la surface transpiratoire, etc. Des conclusions sont difficiles à tirer à partir d'observation de terrain. La microhétérogénéité du terrain, en modifiant la répartition de l'eau, peut permettre une survie plus longue des plantules de certaines espèces en réalité peu résistantes, dans des microdépressions, alors qu'une importante fraction des plantules des espèces plus résistantes meurent dans des endroits moins favorables où elles ont pu germer.

La densité des plantules influence aussi la survie, car une densité élevée entraîne un dessèchement plus rapide du sol. Le résultat des deux phénomènes (sécheresse, densité des plantules) sur la survie des plantules est que "la densité des plantes qui contribuent à la croissance est beaucoup plus limitée que le nombre total des germinations par unité de surface". Le nombre des plantules définitivement installées peut être très faible là où des espèces à germination rapide dominent lorsque le démarrage de l'hivernage a été très mauvais du point de vue de la distribution des pluies.

La croissance végétative. La croissance est déterminée par les propriétés des espèces et les facteurs du milieu. La fertilité du sol et la pluviométrie sont les deux facteurs limitant surtout la croissance dans les pâturages naturels du Sahel. Suivant leurs propriétés, les différentes espèces exploitent de façons diverses les possibilités offertes par le milieu pour réaliser, à la fin de la saison, une certaine biomasse.

Les différences entre les espèces concernent la biomasse au début de la "grande croissance", la vitesse de la croissance, la durée de la croissance et la force de concurrence.

La biomasse présente au moment où les pluies deviennent assez fréquentes pour que l'eau ne soit plus le facteur limitant la croissance (biomasse au début de la "grande croissance") est importante car elle détermine en partie la biomasse produite à la fin de la saison. La biomasse au début de la "grande croissance" dépend:

- de la quantité de semences présentes en fin de saison sèche;
- de la pluviométrie;
- des propriétés des espèces à la germination (vitesse de germination) et à l'installation (résistance à la sécheresse);
- du nombre de plantules définitivement installées;
- du poids des plantules.

L'interaction de toutes ces conditions a conduit à la conclusion suivante: "Aussi supposons nous que la biomasse au début de la grande croissance sera moyennement à peu près 20 kg/ha au milieu du Sahel, mais moins que 5 kg/ha au nord Sahel, contre 25 à 50 kg/ha au sud".

On distingue la photosynthèse du type C_4 et la photosynthèse du type C_3 . Le type C_4 est plus efficace que le type C_3 (quantité de matière synthétisée).

L'utilisation de l'eau par les 2 groupes est aussi différente: les espèces C_4 utilisent moins d'eau pour produire de la matière sèche. Et la température optimale de croissance est la plus élevée pour ces espèces.

C'est ainsi que les espèces du type C_4 trouvent de meilleures conditions de croissance en région sahélienne que les espèces du type C_3 . De ce fait on doit s'attendre à ce que la végétation herbacée sahélienne soit dominée par des espèces C_4 .

La durée de la croissance est importante car elle détermine en partie la production en fin de saison. La floraison se fait à un moment donné de l'année sous l'effet de la photopériode qui détermine ainsi la fin de la croissance. En un endroit donné la croissance est d'autant plus longue et la production d'autant plus élevée que la période humide commence tôt. La sensibilité des espèces à la photopériode est différente, et à cet égard on peut distinguer deux groupes d'espèces: des espèces de type I qui ne réagissent pas à la longueur de la journée dès leur germination et les espèces du type II qui sont par contre sensibles à la photopériode dès leur germination.

Des représentants d'une même espèce, à des latitudes différentes, ont des durées de cycle différentes quand on les place dans les mêmes conditions d'éclairément. Les trois espèces étudiées ont présenté ce comportement: *Schoenefeldia gracilis*, *Zornia glochidiata*, *Cenchrus biflorus*. Le cycle est d'autant plus court que les plantes ont été récoltées plus au Nord du Sahel.

La concurrence entre les espèces sahéliennes n'a pas été précisément étudiée. Des hypothèses peuvent simplement être formulées sur leur capacité de concurrence vu leurs propriétés.

Les espèces à photosynthèse C_4 , à germination rapide et à durée de croissance plus longue auraient une plus grande force de concurrence vis à vis d'espèces à photosynthèse C_3 , à germination lente et à durée de croissance plus courte. Ces propriétés permettent aux espèces d'exploiter de façon plus ou moins efficace les ressources du milieu, ce qui se traduit par un poids plus élevé des individus des espèces à plus forte capacité de concurrence et à plus grande productivité en monoculture.

La phase de reproduction. Le rôle de la phase de reproduction dépend notamment de deux phénomènes: la production et les pertes de semences. Les semences produites par une espèce à la fin d'une saison conditionnent en partie l'importance de cette espèce l'année suivante. Le nombre de semences produites varie dans de larges proportions suivant les conditions de croissance. Par contre le poids des semences comme pourcentage de la biomasse aérienne totale varie dans des limites assez étroites. Chez les monocotylédones sahéliennes les semences représenteraient en poids, 1 à 17% de la biomasse aérienne (De Ridder et al., 1981). Ce taux atteint 15% chez les dicotylédones étudiées.

Les déterminations de la production de semences de certaines espèces sahéliennes ont conduit aux hypothèses suivantes:

- La quantité de semences produite, exprimée en pourcents de la biomasse totale, diminue du nord du Sahel vers le sud (l'azote devient de plus en plus limitant vers le sud, l'eau de moins en moins limitant).
- Le pourcentage est en général plus élevé chez les dicotylédones C_3 que chez les graminées C_4 .
- La production de semences a lieu en général malgré la variabilité de la pluviométrie, par suite de l'influence de la photopériode.

Les pertes de semences en saison sèche, estimées au niveau du Ranch de Niono, en zone de transition sahélo-soudanienne sont comprises entre 75 et 90% du poids des semences produites la saison humide antérieure. Des pertes peuvent également se produire au moment de la germination: des graines qui ont déjà commencé à germer peuvent être perdues si la disponibilité de l'eau ne permet pas le déroulement complet de la germination alors que ces graines étaient déjà parvenues à une phase irréversible (mort-prégerminative).

Les pertes ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces: préférence des animaux granivores, mort-prégerminative fonction de la vitesse de germination.

Malgré les pertes importantes de semences en saison sèche et même en début de saison des pluies "on peut conclure qu'en général il y a plus de semences que nécessaire pour la production primaire de la saison". Cependant le démarrage de la saison peut être si mauvais que le nombre de plantules qui survivent ne suffit plus pour assurer la production possible. Cette situation sera plus fréquente au nord du Sahel qu'au sud.

Dynamisme au cours des années. Les variations des facteurs du milieu (pluviométrie, fertilité...) et les réactions des espèces végétales sous l'influence de ces variations, réactions liées aux propriétés des espèces (mode de germination, résistance à la sécheresse, etc.), déterminent de fortes fluctuations de la végétation au Sahel.

Le dynamisme a été décrit et analysé à partir de 3 observations principales: biomasse totale, importance relative des espèces et répartition des espèces. Les observations sont faites annuellement, durant trois années successives et sur 70 places fixes le long d'un trajet Nord-Sud (200-1000 mm) et au Ranch de Niono.

Le groupe des graminées annuelles était fortement dominant pendant les années d'étude. Dans ce groupe, les espèces qui se rencontrent le plus au nord du Sahel sont celles qui ont le cycle de développement le plus court, alors que les espèces à cycle le plus long se rencontrent au sud. Toutes les espèces n'ont pas la même importance dans leur zone de répartition et leur distribution spatiale varie en fonction de la disponibilité de l'eau, du sol, de la topographie et de l'exploitation. Des dicotylédones annuelles accompagnent toujours les graminées. Elles peuvent même être dominantes localement suivant les conditions stationnelles (autour des points d'eau, village, etc.).

Des graminées vivaces étaient rares dans la zone pendant la période d'étude, contrairement à la situation d'avant la grande sécheresse (Audry et Rossetti, 1962; Boudet et Leclerq, 1970; Granier, 1975, Breman et Cissé, 1977).

La fig. I.2.1 montre les remplacements possibles entre les espèces au cours des années, en fonction des variations des facteurs déterminants. Le schéma est basé sur 3 groupes d'espèces:

- espèces pérennes (graminées);
- espèces annuelles à germination rapide, type C_4 ;
- espèces annuelles à germination lente, types C_3 et C_4 .

Il prend en considération la durée de vie, la vitesse de germination et le type de photosynthèse.

Les graminées pérennes dominent la savane peu ou pas perturbée, elles sont présentes au Sahel après une longue période d'années favorables.

Les graminées C_4 à germination rapide dominent le Sahel, en général. Les espèces annuelles C_3 ou C_4 à germination lente dominent sous perturbation, c'est-à-dire influence humaine (agriculture, élevage), pluies déficitaires, mauvais démarrage de l'hivernage, feux de brousse.

Les processus de perturbation (1a, 1b et 2a, 2b) sont en général plus rapides que celles de régénération (absence de perturbation, processus 3a et 3b).

L'extension des espèces peut se faire en direction nord ou en direction sud à l'occasion d'une succession d'années humides ou d'années sèches (processus 4a et 4c). Le processus 4b du schéma, indique les remplacements au sein du même groupe d'espèces, par exemple sous l'influence d'une différence limitée de leur vitesse de germination.

Cette dynamique des espèces herbacées sous l'action des facteurs de l'habitat se traduit par des variations de la production annuelle de matière sèche et de la qualité de l'herbe comme fourrage (Breman et al., 1980).

2.2.3 Conclusion

L'étude présentée ici a été un des éléments qui ont servi à élaborer les différentes thèses et à tirer les conclusions essentielles exposées ci-dessus en 2.2.2. Les expériences qui ont conduit à ces thèses et conclusions seront présentées et analysées en détail.

En outre, les recherches ayant été poursuivies aussi bien au terrain qu'au laboratoire, il est maintenant possible de préciser davantage ou nuancer ces thèses et conclusions.

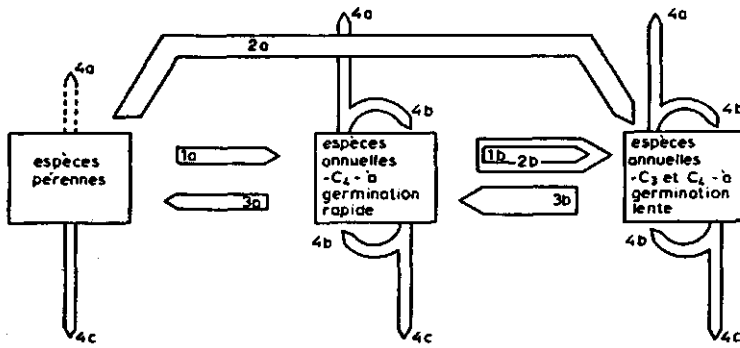


Fig. I.2.1. Le dynamisme des pâturages sahéliens: les remplacements possibles entre les espèces au cours des années.

- (1a, b - remplacements graduels;
- 2a, b - remplacements brusques, tous à cause des perturbations au sens large;
- 3a, b - régénérations pendant des périodes peu perturbées;
- 4a et 4c - migrations vers le Nord et le Sud, au cours des périodes pluvieuses et déficitaires respectivement;
- 4b - remplacements à l'intérieur des groupes.)

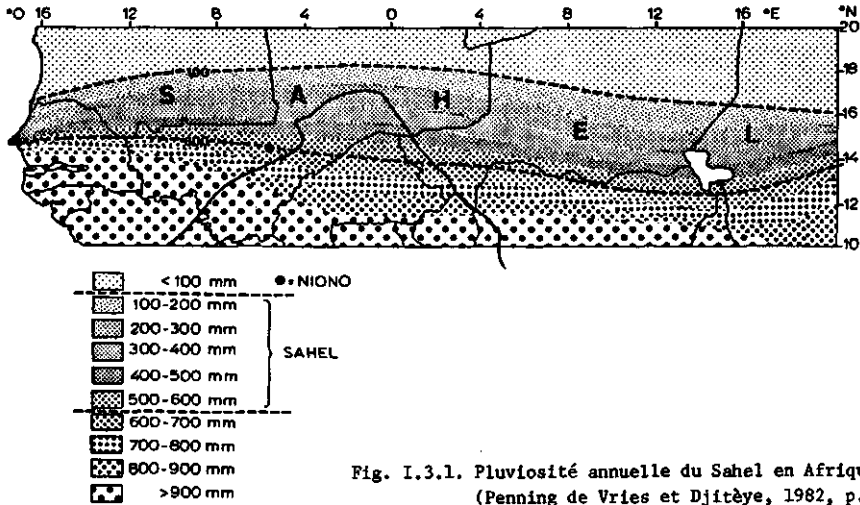


Fig. I.3.1. Pluviosité annuelle du Sahel en Afrique de l'Ouest (Penning de Vries et Djitéye, 1982, p. 38).

I.3 LES TERRAINS D'ETUDE: LE MILIEU PHYSIQUE ET LA VEGETATION

Ce chapitre est consacré, d'une part, à une présentation générale de la zone étudiée et d'autre part à une description détaillée des stations où les expériences ont été réalisées.

3.1 La localisation géographique

Les études de terrain ont été effectuées dans un périmètre protégé, un ranch, situé près de la ville de Niono en République du Mali (voir fig. I.3.1). Le Ranch couvre environ 11000 ha et se trouve à 14°20' N et 5°50' O, à une altitude de 300 m. La protection plus ou moins efficace est assurée depuis une vingtaine d'années.

3.2 Le climat

Aubréville (1949) dressa une classification des climats intertropicaux en fonction des précipitations et des températures moyennes. La zone d'étude se situe suivant cette classification, en climat tropical sec, sahélo-soudanais. Le climat sahélo-soudanais est divisé en 3 sous-types dont le sous-type 3b correspond plus particulièrement au climat de la zone d'étude: 6 à 8 mois "secs" et plus de 2 mois avec plus de 100 mm de pluie (un mois est sec lorsqu'il reçoit moins de 30 mm de pluie).

3.2.1 Les précipitations

Une étude détaillée de la pluviosité a été faite par le projet Production Primaire au Sahel (Penning de Vries et Djitèye, 1982, p. 37-49). On voudra bien s'y reporter pour plus de détails. Une présentation extensive de la pluviométrie des stations d'expérience durant les années d'étude sera faite dans la partie II. La figure I.3.2 montre la répartition de la pluviosité au cours de l'année pour la partie sud du Sahel.

La pluviosité est le facteur climatique le plus variable et en même temps le plus important pour la production des pâturages sahélo-soudanais. Elle est régie par le mouvement alternant de deux vents; l'harmatan, vent sec venant du Nord-Est, et la mousson apportant du Sud-Est les masses d'air humide qui provoquent les précipitations. Il existe une seule saison des pluies de Juin à Septembre. L'année comprend de ce fait deux saisons: une saison humide courte et une longue saison sèche.

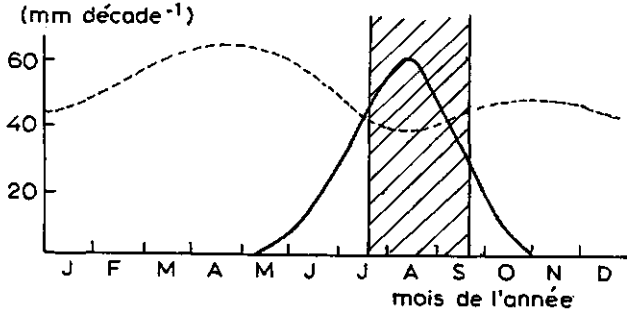


Fig. I.3.2. La répartition de la pluviosité (—) et l'évapotranspiration potentielle (----) dans la partie sud du Sahel (500-700 mm/an)(Penning de Vries et Djitéye, 1982, p. 39 et 40).

La saison de croissance principale a été hachurée.

La pluviosité est caractérisée par la moyenne annuelle, la répartition au cours de l'année et la variabilité interannuelle des précipitations.

La moyenne de la pluviométrie annuelle à Niono a été de 595 mm durant la période de 1951 à 1978 (données fournies par le Service de la Météorologie Nationale du Mali. Il n'a pas été tenu compte des années sans relevés ou à relevés partiels, voir fig. I.3.3). Cette pluviométrie présente une grande variabilité interannuelle vu l'écart-type de 122 mm. La figure I.3.3 montre les variations de la pluviométrie à Niono pour la période concernée. On peut remarquer sur la figure que les années 50 ont été relativement humides (pluviométrie supérieure à la moyenne) alors que le début des années 70 est sec.

L'année la plus pluvieuse a été 1965 avec 820 mm, alors que 1973 a été l'année la moins pluvieuse avec 318 mm. Le nombre de jours de pluie est faible, 44 jours en moyenne par an pour la période 1951-1978. Stroosnijder et van Heemst (Penning de Vries et Djitéye, 1982) procèdent à une analyse statistique de la pluviométrie au Ranch de Niono. Ils concluent que les mois humides, importants pour la croissance sont Juillet, Août et Septembre. Les pluies avant Juillet, (Mai, Juin) peuvent influencer la composition floristique en provoquant des germinations précoces, alors que les pluies après Septembre entraînent le pourrissement de la biomasse herbacée.

La distribution des pluies au cours de la saison est variable pour le même endroit lorsque l'on compare les années successives (voir partie II où la distribution est présentée en relation avec la germination).

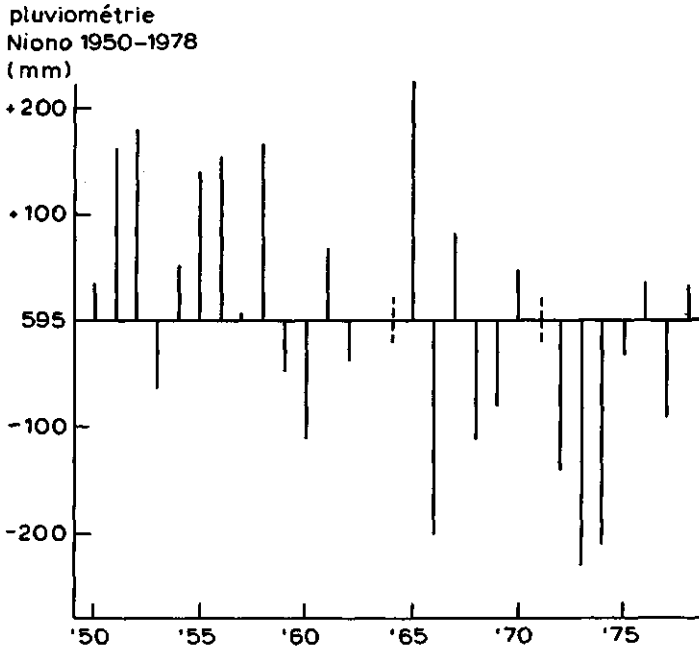


Fig. I.3.3. Variations de la pluviométrie à Niono de 1950 à 1978 (pas de mesures en 1964 et 1971, la valeur de 1963 est juste égale à la moyenne. Relevés fournis par la Météorologie Nationale du Mali).

La répartition de la pluie dans l'espace est également fort variable. Elle peut être différente pour deux endroits voisins, même si les totaux annuels sont sensiblement les mêmes. La figure I.3.4 illustre le cas de deux stations voisines au Ranch de Niono.

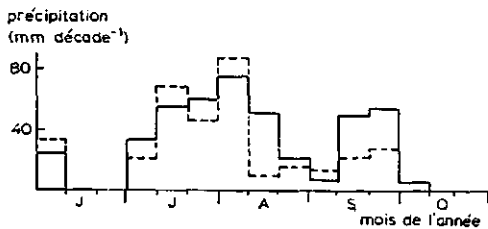


Fig. I.3.4. Pluviométrie décadaire sur deux stations distantes de 2 km; sable (—) et argile (---), 1978, Niono (Penning de Vries et Djitéye, 1982, p. 41).

3.2.2 Pluviométrie et stock de l'eau dans le sol.

Le stock de l'eau dans le sol est la quantité d'eau présente dans le sol à un moment donné. Cette quantité varie sous influences combinées de la pluviométrie, de l'infiltration et l'évapotranspiration. Le stock de l'eau à été déterminé durant les années d'étude par le projet PPS (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Un exemple d'une telle détermination est présenté en fig. I.3.5, qui montre aussi la pluviométrie correspondante. La mesure du stock de l'eau permet de mieux expliquer la croissance. Les stades de développement des plantes seront décrits dans ce texte en référence au stock de l'eau du sol, et pour cela l'année est subdivisée en quatre périodes ci-dessous définies:

- Période A: C'est le début de la saison des pluies; les pluies sont irrégulières; elles sont généralement séparées par des périodes sèches plus ou moins longues. L'eau du sol peut s'épuiser avant la pluie suivante. C'est la période de la germination et de l'installation; les plantules meurent partiellement ou totalement. Cette période commence avec la première pluie et finit avec le début des "grandes pluies" (voir ci-après).
- Période B: Elle commence avec le début des "grandes pluies". Le nom "grandes pluies" utilisé par la population locale, correspond à une augmentation de la fréquence des pluies (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Le sol renferme de l'eau pour la survie et la croissance des plantes; c'est la période dite de "croissance continue" au cours de laquelle la plus grande partie de la production annuelle est réalisée. La période B finit avec l'arrêt des pluies qui correspond sensiblement à l'arrêt de la croissance de la majorité des graminées annuelles.
- Période C: On distingue ici la période qui commence avec l'arrêt des pluies et finit avec l'épuisement de l'eau du sol. Durant cette période le stock d'eau présent est utilisé par plusieurs types de plantes:
 - des dicotylédones annuelles et certaines monocotylédones (*Cenchrus*, ...) qui continuent à croître et à fleurir;
 - les espèces pérennes, herbacées et ligneuses.Les espèces annuelles se dessèchent et les pérennes entrent en vie ralentie à la fin de cette période.
- Période D: C'est celle qui s'étend de la fin de la période C au début des pluies de la saison suivante.

Ces périodes sont nettement définies dans notre zone d'étude. Elles pourraient l'être pour toutes les zones recevant plus de 300-400 mm par an. La période B humide, sera de moins en moins distincte et à la limite inexistante lorsque l'on se déplace en direction nord, vers la limite sahélo-saharienne.

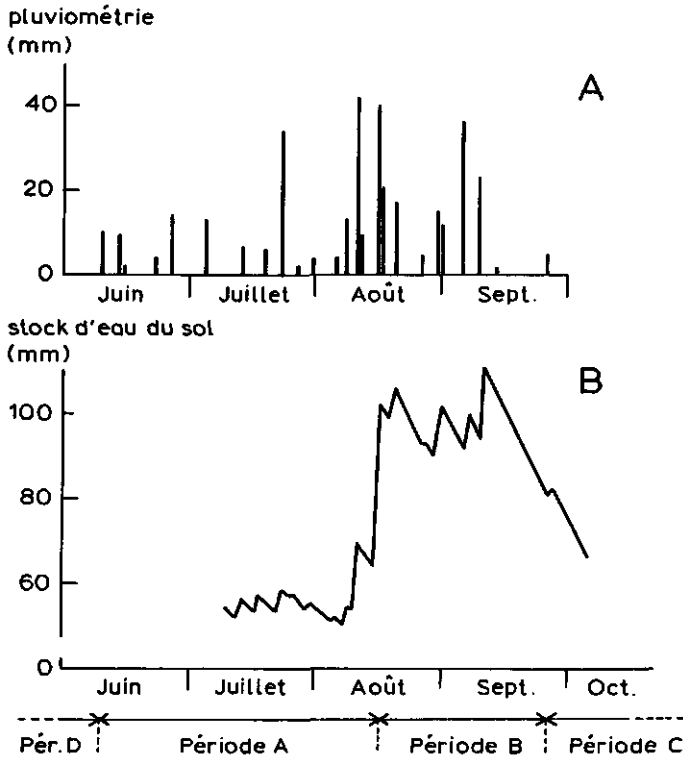


Fig. I.3.5 Pluviométrie, stock de l'eau du sol et subdivision de l'année en périodes suivant l'activité des plantes, les précipitations et l'eau du sol. Station sable S2, 1977.
A = pluviométrie journalière
B = stock de l'eau du sol (selon Penning de Vries et Djitéye, 1982, p. 160).

3.2.3 La température

La température est élevée toute l'année: les moyennes mensuelles sont supérieures à 24°C. Les variations de température sont assez marquées au cours de l'année: la température moyenne mensuelle est minimale en Janvier (25,8°C) et maximale en Mai (34,7°C). On observe un second maximum en Octobre (29,2°C) et un second minimum en Août (27,8°C). La figure I.3.6 présente les moyennes des températures maximales et des températures minimales durant les années d'étude; les courbes ont été tracées à partir de moyennes décadaires. La température moyenne décadaire peut atteindre 40°C en Mai, pour les maxima, et descendre au dessous de 10°C en Décembre et Janvier pour les minima.

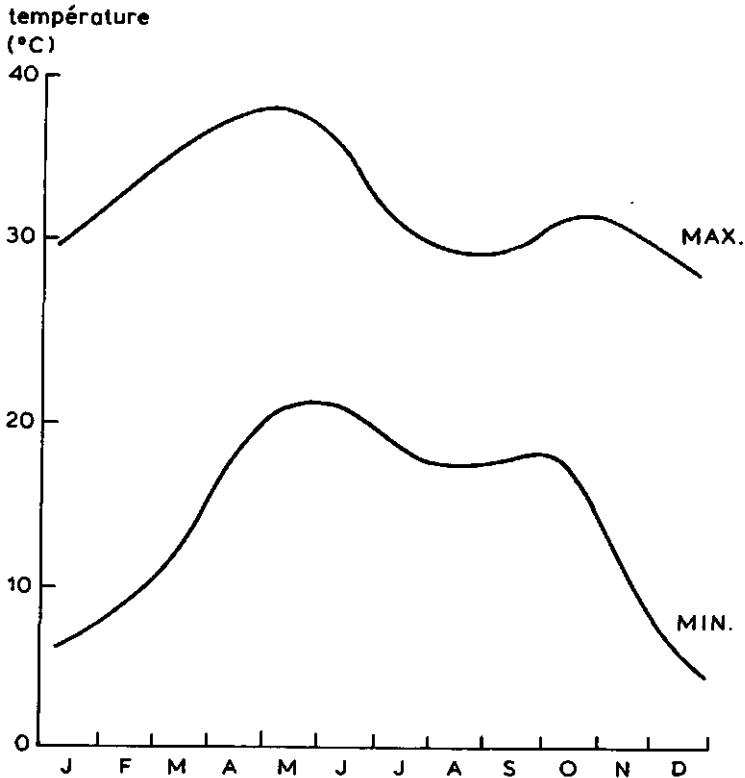


Fig. I.3.6. Températures maximales et minimales à Niono (Penning de Vries et Djitéye, 1982, p. 44, simplifié).

3.2.4 Evaporation et évapotranspiration

Les températures élevées et la fréquence des vents provoquent une évaporation élevée. L'évapotranspiration potentielle à Niono est de 1700 mm par an. Elle est nettement supérieure à la pluviométrie moyenne qui, comme indiqué précédemment, a été de 595 mm durant la période considérée. L'évaporation est encore importante au début de la saison des pluies (Juin et Juillet; fig. I.3.2). Breman (communication personnelle) a calculé l'ETP durant ces mois selon la formule de Penman pour les semaines sans pluies et pour les semaines avec une ou plusieurs pluies. Les valeurs moyennes sont respectivement 7,2 et 6,1 mm/jour.

L'évaporation doit être considérée notamment en liaison avec le dessèchement de la couche superficielle du sol qui contient les semences. La figure I.3.7 présente l'évolution du taux de l'eau dans la couche superficielle du sol (1,5 cm) après des pluies artificielles de hauteurs différentes, 10, 20 et 40 mm, sur sol sableux et sur argile. La surface du sol reste à un taux d'autant plus élevé,

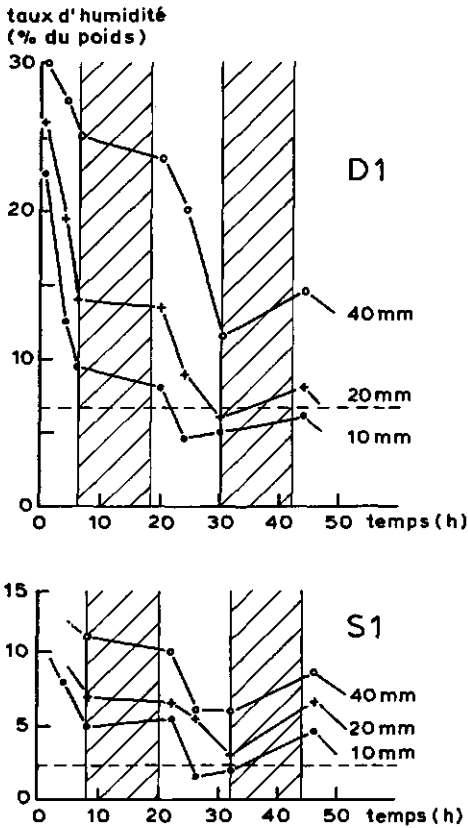


Fig. I.3.7. Taux d'humidité dans la couche superficielle du sol (épaisseur 1,5 cm)
- sol limon sableux (sable S1), après des pluies artificielles de 10, 20 et 40 mm, à 10 h du matin (14, 15, 16 Juillet 1980). (Taux d'humidité du sol avant la pluie 1%.)
- sol argileux (argile D1) après des pluies artificielles de 10, 20 et 40 mm à 12 h (14, 15, 16 Juillet 1980). (Taux d'humidité du sol avant la pluie 2%.)
(---- point de flétrissement des plantules des graminées dominantes.)
Remarque: les bandes hachurées correspondent aux heures de la nuit.

durant un temps d'autant plus long que la pluie est plus élevée. On constate qu'il y a remontée de l'eau la nuit. Cette remontée capillaire se produit lorsque le taux de l'eau à la surface est plus bas que dans les couches plus profondes.

Le taux de l'eau dans la couche superficielle est important par sa durée, car il influence des "processus" déterminants comme la germination des graines et la minéralisation.

3.3 Les sols

L'étude des sols faite par le projet Production Primaire au Sahel (Penning de Vries et Djitéye, 1982), distingue dans le Sahel malien trois grands ensembles de sols qui diffèrent par les caractères physiques, chimiques et la profondeur. Ces différences sont liées à l'origine des sols. Ces ensembles sont: ensemble sablonneux, ensemble détritique sur grès ou latérite, et ensemble fluviatile ou lacustre.

L'ensemble sablonneux est constitué par des sols d'origine éolienne: sols sablonneux ou sablo-limoneux, plus rarement limono-sableux. La texture est grossière, la capacité d'infiltration est grande et le ruissellement réduit. Ces sols sont profonds et souvent uniformes sur de vastes régions dans le nord du Sahel. La végétation sur cet ensemble, est la plus homogène.

L'ensemble détritique, sur grès ou latérite concerne généralement des sols limoneux peu profonds avec parfois des plages nues de grès ou de cuirasses latéritiques. Le ruissellement est souvent important. La végétation est irrégulièrement répartie avec fourrés denses et plages nues.

L'ensemble fluviatile ou lacustre est formé par des sols développés sur sédiments fluviatiles ou lacustres, récents ou fossiles. Les sols, limono-argileux en profondeur, sont souvent recouverts par une couche de limon sableux éolien formant des dunes. La texture des sols est assez variable: sable-limoneux, limon-sableux, limon, limon-argileux et argile vertique.

Les terrains d'étude sont situés sur ces derniers sols. On a choisi cependant des sites avec une texture variable à la surface, due à une variation de l'importance de la couche sableuse éolienne, pour simuler les trois ensembles. Breman et Stroosnijder (Penning de Vries et Djitéye, 1982, tableau 6.4.3) montrent la ressemblance entre les végétations des trois ensembles et celles des sites au Ranch avec des textures comparables. La similitude n'est pas complète naturellement. La texture fine des sols ainsi que la morphologie du terrain auront une part déterminante sur le bilan de l'eau et la distribution de la végétation.

3.4 La végétation

3.4.1 Introduction

On présente d'abord la végétation du Ranch dans son ensemble, ensuite celle des stations d'expérimentation avec plus de détail.

La végétation de la région est décrite tantôt comme une steppe, tantôt comme une savane. Ces termes ont été définis par le congrès de Yangambi (Trochain, 1957) comme il suit:

Savane: "Formation herbeuse comportant une strate herbacée supérieure continue d'au moins 80 cm de hauteur, qui influence une strate inférieure; graminées à feuilles

planes basilaires et caulinaires; ordinairement brûlées annuellement; plantes ligneuses ordinairement présentes".

Steppe: "Formations herbues ouvertes parfois mêlées de plantes ligneuses, généralement non parcourues par les feux. Graminées vivaces largement espacées, n'atteignant généralement pas 80 cm, à feuilles étroites enroulées ou pliées, principalement basilaires. Plantes annuelles souvent abondantes entre les plantes vivaces".

Au Ranch de Niono, avant la grande sécheresse du début des années 70, la graminée pérenne *Andropogon gayanus* était plus abondante, de sorte que la végétation répondait à la définition de savane; mais depuis l'espèce n'existe plus que sous forme de petites plages isolées.

L'étude faite par Boudet et Leclercq (1970) reconnaissait au Ranch trois unités principales de végétation qui se subdivisent en 8 groupements végétaux. Les unités sont définies en fonction des espèces dominantes et du substrat:

- erme arbustive à *Pterocarpus lucens* des lits colluvionnés du delta fossile;
- savane panachée à *Andropogon gayanus* des dépressions du manteau sableux;
- erme à *Schoenefeldia gracilis* du manteau sableux à relief aux rides peu accentuées.

L'erme est ainsi définie: "une formation herbacée basse plus ou moins discontinue, à rythme saisonnier très marqué où les plantes annuelles, en particulier les graminées, jouent un rôle physionomique à la fois important et éphémère".

3.4.2 La végétation pendant les années d'étude

Pendant les années d'étude nous avons distingué trois unités de végétation au Ranch, en fonction de la topographie et du sol:

- groupements végétaux des dunes;
- groupements végétaux des plaines limoneuses;
- groupements végétaux des dépressions argileuses.

Le tableau I.3.1 précise la composition de la strate ligneuse. Elle présente la densité et le recouvrement des espèces ligneuses suivant les substrats.

Les groupements végétaux des dunes présentent un peuplement ligneux régulier. Les espèces ligneuses dominantes sont: *Sclerocarya birrea*, *Acacia seyal*, *Guiera senegalensis*, *Acacia senegal* et *Balanites aegyptiaca*. Le tapis herbacé est continu et relativement homogène: *Schoenefeldia gracilis*, *Cenchrus biflorus*, *Diheteropogon hagerupii* sont les espèces dominantes. Les variations sont liées au relief et à la granulométrie des sables.

Le peuplement ligneux des groupements des plaines limoneuses est irrégulier avec des espèces comme *Acacia seyal*, *Pterocarpus lucens*, *Sclerocarya birrea*, *Guiera senegalensis*, *Grewia bicolor*, *Commiphora africana*. Le tapis herbacé est discontinu, hétérogène, à plages clairsemées et même des plages nues; il était dominé par

sol (ha étudiés)	sable (13)		limon (10)		argile (5)	
nombre des arbres et arbustes à l'ha	178±64		330±82		285±62	
projection des couronnes, en %	12±7		23±9		31±4	
nombre et recouvrement par espèce	n/ha	% surface	n/ha	% surface	n/ha	% surface
<i>Pterocarpus lucens</i>			10	5,9	37	17,4
<i>Acacia seyal</i>	38	4,3	85	7,5	42	3,0
<i>Sclerocarya birrea</i>	6	3,5	4	2,8	2	1,7
<i>Guiera senegalensis</i>	86	1,5	102	1,5	39	1,2
<i>Grewia bicolor</i>	3	0,2	24	1,2	33	1,8
<i>Commiphora africana</i>	8	0,4	36	1,0	18	1,1
<i>Combretum micranthum</i>			11	0,2	26	0,5
<i>Acacia senegal</i>	6	0,5	4	0,1	1	
<i>Balanites aegyptiaca</i>	8	0,3	2		1	
espèces diverses	11	0,9	42	1,5	73	3,5

Tableau I.3.1. Densité et recouvrement des espèces ligneuses au Ranch, suivant le substrat, 1979 (Relevés Breman).

Borreria spp., *Blepharis linariifolia*, *Eliionurus elegans*, *Schoenefeldia gracilis* et *Diheteropogon hagerupii*.

Le peuplement ligneux des dépressions argileuses est bien plus dense que sur sable avec des espèces comme *Pterocarpus lucens*, *Acacia seyal*, *Grewia bicolor*, *Combretum micranthum*, *Commiphora africana*, *Lannea acida*. Le tapis herbacé discontinu, hétérogène, est dominé par *Loudetia togoensis*, *Diheteropogon hagerupii*, *Borreria* spp., *Pennisetum pedicellatum*.

3.4.3 Les stations d'expérimentation

Dans le paragraphe précédent apparaît l'importance de la topographie et du sol dans la distribution spatiale de la végétation. Les stations d'expérimentation ont été installées en conséquence sur les types de sol les plus étendus. La figure I.3.8 est une carte semi-détaillée des sols du Ranch (Stroosnijder et al., 1977). Elle présente la localisation des stations: S1, S2, L1 et D1.

Avant de donner une description de la végétation herbacée (qui a été l'objet principal de l'étude) des stations, il est utile de souligner les caractères du substrat (topographie et sol).

Les terrains d'étude sont situés sur des sols appartenant à l'ensemble fluviale du Delta mort du Niger. Le Delta mort est relativement plat dans son ensemble. Les parties élevées sont constituées par des dunes qui ne dépassent pas 10 mètres. Les dunes peuvent être récentes et prononcées ou anciennes et aplanies. Les parties les plus basses du relief sont de grandes dépressions argileuses plates. Entre les

CARTE PÉDOLOGIQUE SEMI-DÉTAILLÉE D'UN RANCH SAHÉLIEN: NIONO, RÉPUBLIQUE DU MALI



- | | | | |
|---------------------------|---------------------------------------|-----------------------------------|---|
| Soils des dunes | Soils argileux des dépressions | Soils limoneux des plaines | Soils fluviatiles |
| S1 sols des dunes | D1 sols argileux | L sols limoneux des plaines | F1 sols irrigués |
| S2 sols des dunes érodées | D2 sols argileux et vertiques | V vertisols | F2 sols non-irrigués |
| S3 sols des dépressions | W sols des drains | | F3 sols non-irrigués avec une couche sableuse |
| | | | ==== drain permanent |
| | | | ----- drain sec |
| | | | bourtoal |
| | | | ▧ village |
| | | | ● puits |
| | | | == piste |

Fig. I.3.8. Carte des sols du ranch de Niono (selon Stroosnijder et al., 1977).
(Les lettres encadrées indiquent la localisation des stations d'expérimentation.)

L. Stroosnijder, S. Diarra et P. Buringh
Cartographie: P. G. M. Versteeg

dunes et les dépressions argileuses on trouve en situation topographique intermédiaire des sols limoneux avec une pente légère vers les dépressions.

Il n'y a pas un réseau de drainage. L'eau des pluies est redistribuée localement; parfois elle alimente de petites mares temporaires.

Le relief, si faible qu'il soit a un effet important, indirectement, par la redistribution de l'eau qu'il provoque.

Les sols du Ranch (tableau I.3.2) ont été étudiés par le projet Production Primaire au Sahel auquel nous empruntons les résultats ci-dessous. Les sols peuvent être regroupés en 3 types simples: sols sablonneux, sols limoneux et sols argileux. Ces types sont subdivisés en plusieurs unités.

Les sols sablonneux se présentent sous forme de dunes prononcées avec dépressions interdunaires et des dunes aplanies. L'angle moyen des pentes est de 3%. Ce sont soit des sables limoneux (S2) soit des limons sableux (S1). La surface du sol est couverte d'une croûte. Les pluies battantes à forte intensité entraîne la formation de cette croûte. Il s'agit d'un processus de colmatage physique de la surface par les particules d'argile et de limon. La croûte est compacte et peu perméable. Des algues bleues (cyanophytes) se développent dans la croûte. L'hydrophobie des filaments des algues s'ajoute à la compacité de la croûte pour réduire l'infiltration. La croûte, la texture fine du sol et la topographie sont responsa-

unités de sol	sable S2		sable S1			limon L1		argile D1		
classification:										
système français, 1967	ferrugineux		sol fersiallitique			ferrugineux		hydromorphe minéral		
nom local	Séno		Séno			Danga		Moursi		
profondeur (cm)	5-15	60	0-10	30	80	5-15	40	0-5	10-15	40
argile 2 mu	3,7	8,3	5,9	12,7	8,7	9,8	23,2	20,4	41,2	40,8
limon fin et grossier 2-50 mu	14,6	17,4	20,2	18,5	15,5	30,1	29,5	39,7	29,0	28,5
sable très fin 50-105 mu	29,2	27,7	60,6	56,1	64,2	24,9	15,9	20,4	13,7	19,9
sable fin et grossier 105 mu	52,5	46,6	13,8	12,7	11,6	35,2	31,4	19,5	16,1	15,8
classification textural	SL	SL	LS	LS	SL	LS	L	L	A	A
densité apparente (g/cm ³)	1,35	1,53	1,48	1,38	1,35	1,56	1,65	1,44	1,27	1,56

Tableau I.3.2. Texture et classification des sols des terrains d'étude (Stroosnijder et al., 1977)

SL: sable limoneux, LS: limon sableux, L: limon, LA: limon argileux, A: argile.

bles d'un important ruissellement. Ainsi 20 à 40% de la pluviométrie annuelle ruisselle vers les dépressions sablonneuses interdunaires, les mares ou les dépressions argileuses.

Les sols limoneux forment la transition entre le sable des dunes et les dépressions argileuses. La surface est un sol limono-sableux. Le ruissellement sur les sols limoneux des terrains d'expérience est de 20 à 30% de la pluviométrie.

Les sols argileux se trouvent dans de grandes dépressions plates. Ils peuvent être couverts par une couche de limon ou de sable limoneux. Lorsque cette couche n'existe pas, le taux d'argile peut être élevé en surface. Les dépressions argileuses reçoivent de l'eau d'écoulement des zones limoneuses et sablonneuses avoisinantes. A l'intérieur même de la dépression existent des plages nues (sans végétation) autour des termitières et des bosquets. Ces plages nues peuvent représenter jusqu'à 25% de la superficie. Le ruissellement sur ces plages nues à sol compact et à faible pente peut atteindre 50% de l'eau de pluie. La conséquence du ruissellement est que les parties basses du terrain où se développent les herbes reçoivent plus d'eau, environ 15% de la pluviométrie. Les sols peuvent être fortement humides un ou deux mois durant la saison en raison de la concentration des pluies; l'eau peut même stagner en surface du fait de la faible perméabilité du sol.

Cette classification texturale sera utilisée dans la suite du texte parce qu'elle est simple, immédiatement intelligible pour le non-spécialiste et permet d'expliquer le bilan hydrique et la répartition des végétaux.

Les stations ont été choisies de façon que leur végétation soit aussi représentative que possible du groupement végétal correspondant.

La fréquence et la biomasse relatives des espèces herbacées des quatre stations d'étude sont indiquées au tableau I.3.3.

La station sable S2 est située sur dune plus ou moins aplanie de sable limoneux (sable le plus grossier du Ranch). La pente, bien que faible, contribue à porter le ruissellement à 20% de la hauteur de la pluie. Le tableau I.3.3 laisse voir que la station est nettement dominée par la graminée annuelle (fréquence 100%, biomasse supérieure à 50%) *Schoenefeldia gracilis*, qu'accompagnent: *Diheteropogon hagerupii*, *Cenchrus biflorus*, *Borreria radiata*, *Eliomurus elegans*. Certaines espèces sont abondantes, soit localement, soit certaines années: *Cassia mimosoides*, *Elypharis linariifolia*, *Indigofera priureana*, etc.

La graminée de la zone soudanienne, *Andropogon gayanus*, est représentée par quelques individus isolés ou par de petites plages dans des microdépressions à écoulement où *Sporobolus festivus*, petite graminée vivace, est fréquente.

Le tapis herbacé est peu stratifié: on distingue principalement une strate haute composée par les espèces dominantes: *Schoenefeldia gracilis*, *Cenchrus*

		fréquence %			biomasse %			
		1976	1977	1978	1976	1977	1978	1979
S2	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	100	100	100	80	50	57	85
	<i>Elionurus elegans</i>	-	17	83	-	1	11	-
	<i>Borreria radiata</i>	18	42	100	1	22	7	-
	<i>Diheteropogon hagerupii</i>	11	8	42	2	1	6	1
	<i>Eragrostis tremula</i>	-	-	67	-	-	5	-
	<i>Cenchrus biflorus</i>	11	17	17	1	1	4	-
	<i>Cassia mimosoides</i>	-	-	17	-	-	2	-
	<i>Borreria stachydea</i>	-	25	25	-	2	1	1
	<i>Blepharis linariifolia</i>	25	75	-	13	7	-	-
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	-	58	-	-	4	-	-
	<i>Commelina forskalaiei</i>	25	25	50	1	1	1	7
	espèces diverses	-	-	-	2	11	7	6
	biomasse t/ha				2,1	2,3	2,8	1,2
S1	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	59	84	84	26	44	26	10
	<i>Zornia glochidiata</i>	81	92	100	29	19	15	54
	<i>Diheteropogon hagerupii</i>	-	8	6	-	5	14	-
	<i>Borreria stachydea</i>	3	25	17	1	2	9	5
	<i>Elionurus elegans</i>	19	58	22	19	5	7	1
	<i>Aristida adscensionis</i>	-	-	61	-	-	6	-
	<i>Cenchrus biflorus</i>	1	-	28	1	-	6	4
	<i>Borreria radiata</i>	19	67	28	7	4	4	-
	<i>Chloris prierii</i>	17	33	28	2	1	4	-
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	44	50	-	8	11	-	2
	<i>Blepharis linariifolia</i>	10	42	-	3	3	-	-
	espèces diverses	-	-	-	4	6	9	24
	biomasse t/ha				1,1	2,1	1,3	1,0
L1	<i>Borreria chaetocephala</i>	21	92	100	7	54	45	29
	<i>Pennisetum pedicellatum</i>	7	-	25	5	-	16	3
	<i>Borreria radiata</i>	21	42	58	3	8	8	-
	<i>Elionurus elegans</i>	15	33	42	1	4	8	2
	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	12	-	58	1	-	7	3
	<i>Blepharis linariifolia</i>	82	58	50	72	5	5	2
	<i>Zornia glochidiata</i>	-	25	67	-	1	4	17
	<i>Borreria stachydea</i>	25	25	33	6	6	4	11
	<i>Diheteropogon hagerupii</i>	-	8	17	-	1	1	-
	<i>Loudetia togoensis</i>	12	-	-	2	-	-	-
	<i>Brachiaria sp.</i>	16	67	33	1	9	1	21
	espèces diverses					12	1	12
	biomasse t/ha				2,2	1,5	1,8	1,2
D1	<i>Loudetia togoensis</i>	62	83	92	48	30	37	42
	<i>Diheteropogon hagerupii</i>	25	50	58	13	20	39	29
	<i>Borreria stachydea</i>	43	83	75	21	8	8	4
	<i>Borreria chaetocephala</i>	66	42	-	13	15	-	1
	<i>Elionurus elegans</i>	22	-	-	2	-	-	5
	<i>Andropogon pseudapricus</i>	-	25	33	-	9	5	1
	<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	25	17	-	6	6	5
	<i>Monecha ciliatum</i>		50		-	7	-	6
	espèces diverses				3	5	5	-
	biomasse t/ha				2,1	3,0	1,9	1,5

Tableau I.3.3. Fréquence et biomasse des espèces dominantes, stations sable S2, sable S1, limon L1, argile D1. (Sous "espèces diverses" sont regroupées les espèces rares et celles dont la contribution à la biomasse est inférieure à 1% pour l'année considérée.)

biflorus, *Diheteropogon hagerupii*, *Eragrostis tremula*, *Cassia mimosoides*, etc... La strate basse peu développée, (moins de 10% de la biomasse), est formée par *Borreria radiata*, *Fimbristylis* spp., *Commelina forskalaei*.

C'est dans cette station que sont présentes (fréquence et biomasse faibles cependant) des espèces typiquement sahéliennes: *Alysicarpus ovalifolius*, *Gisekia pharmaceoides* et *Aristida mutabilis*.

La biomasse produite à la fin de la saison de croissance fluctue dans de larges proportions: 2,8 t/ha en 1978 contre seulement 1,2 t/ha en 1979.

La station sable S1 est située sur dune de limon sableux à pente accusée (3%). La texture du sol et la pente produisent un ruissellement de 30% de l'eau de pluie.

La station est installée sur une ancienne jachère et elle continue, malgré la protection du Ranch, à être pâturée surtout au début de la saison des pluies. La composition floristique et l'importance relative des biomasses des espèces reflèteront ces conditions.

Le tableau I.3.3 présente la fréquence et la biomasse des espèces dominantes de la station pendant les années d'étude. Le tapis herbacé est dominé par la légumineuse *Zornia glochidiata* (fréquence supérieure à 80% et en moyenne 29% de la biomasse) et la graminée *Schoenefeldia gracilis* (en moyenne 26% de la biomasse, mais de fréquence plus faible).

A côté de *Zornia* et *Schoenefeldia*, on trouve comme espèces importantes (au moins 5% de la biomasse au cours de l'une des années d'étude): *Diheteropogon hagerupii*, *Elyonurus elegans*, *Borreria radiata*, *Borreria stachydea*, *Cenchrus biflorus*, *Dactyloctenium aegyptium*.

Certaines espèces, rares une année et présentes seulement dans des microstations, peuvent devenir plus fréquentes l'année suivante: *Cenchrus biflorus*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Aristida adscencionis*...

Le tapis herbacé comprend une strate haute formée par *Diheteropogon hagerupii*, *Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis*, *Loudetia togoensis*, etc., et une strate basse composée par *Borreria radiata*, *Borreria stachydea*, *Zornia glochidiata*, *Commelina forskalaei*, *Kyllinga* spp., etc.

La distribution en mosaïque des espèces est très fortement marquée: les grandes graminées se présentent sous formes de plages nettes aux endroits plus humides, alors que les surfaces à fort ruissellement ou à sol compact portent principalement *Zornia glochidiata*.

Le tableau I.3.3 montre qu'en général l'importance d'une espèce (fréquence et biomasse) ainsi que la biomasse totale à la fin de la saison de croissance varient dans de larges proportions d'une année à l'autre.

La station limon L1 est localisée au voisinage d'une grande dépression argileuse. Le terrain est relativement plat mais le ruissellement atteint 20%.

La végétation herbacée de la station était surtout dominée, durant les années considérées, par des dicotylédones, essentiellement du genre *Borreria*, *Borreria chaetocephala*, *Borreria radiata*, *Borreria stachydea*, auxquelles sont associés *Elypharis linariifolia*, *Zornia glochidiata*, *Eliomurus elegans*, *Pennisetum pedicellatum* et *Schoenefeldia gracilis* (voir tableau I.3.3). Ces espèces sont accompagnées par un nombre élevé d'espèces de faible fréquence (voir annexe I). *Pennisetum pedicellatum* est une espèce qui se comporte comme une sciaphyte au cours des années à mauvaise pluviométrie (1977, 1979) et qui prend une extension plus grande en dehors du sous bois durant des saisons plus humides (1978).

Le tapis herbacé comprend une strate basse composée par *Borreria* spp., *Elypharis*, *Zornia*, *Eliomurus elegans*, une strate haute fortement clairsemée avec *Schoenefeldia gracilis*, *Diheteropogon hagerupii* et *Loudetia togoensis*.

La végétation herbacée peut être très dense sous certains ligneux, certaines années; et à côté de *Pennisetum pedicellatum* on trouve divers *Brachiaria*.

La station comporte de nombreuses plages d'*Andropogon gayanus* localisées dans des microdépressions.

Comme déjà indiqué pour les stations précédentes, on remarque dans le tableau I.3.3 les fortes variations interannuelles de la fréquence et de la biomasse des espèces dominantes.

La station argile D1 est située dans une grande dépression argileuse. La strate herbacée est dominée par deux hautes graminées: *Loudetia togoensis* et *Diheteropogon hagerupii*. Elles ont représenté plus de 50% de la biomasse durant les années d'étude (voir tableau I.3.3). Elles sont accompagnées par des espèces du genre *Borreria*: *Borreria stachydea* et *Borreria chaetocephala*. La composition floristique est relativement stable durant les années: les 4 espèces ci-dessus indiquées ont toujours représenté plus de 70% de la biomasse.

Le tapis herbacé comprend deux strates nettes. Une strate supérieure formée principalement par des graminées: *Diheteropogon hagerupii*, *Loudetia togoensis*, *Andropogon pseudapricus*, *Pennisetum pedicellatum* et une strate inférieure comportant *Borreria chaetocephala*, *Borreria filifolia*, etc.

Les espèces de cette station sont surtout des espèces à affinités soudanaises. *Loudetia togoensis*, *Borreria* spp., *Andropogon pseudapricus*, *Pennisetum pedicellatum*, *Monechma ciliatum*, etc. Ceci est la conséquence de la forte humidité de la station. Les espèces sahéliennes (*Schoenefeldia gracilis*, etc.) ne se rencontrent que sur les micro-reliefs à ruissellement.

Les stations sont dominées par un petit nombre d'espèces, accompagnées par peu d'espèces secondaires lorsque l'on est dans un milieu relativement uniforme (stations S2, D1) ou par beaucoup d'espèces secondaires, lorsque l'on est dans des milieux plus hétérogènes (station S1 et L1).

Les causes des fluctuations des biomasses et des fréquences des espèces vont être analysées dans la partie II.

II EXPERIMENTATION

INTRODUCTION

Les expériences réalisées sont présentées et analysées dans cette partie. L'exposé se fera suivant les phases de développement des plantes et les différentes périodes de la saison des pluies décrites au chapitre I.3 (I.3.2.2). Les phases de germination et installation correspondent à la période A. Cette période commence avec la première pluie qui provoque les premières germinations et prend fin avec les pluies qui marquent le début de la "croissance continue". Dans le chapitre II.1, *Germination* on essaie de mettre en lumière les différentes modalités du déroulement de la germination des espèces suivant la pluviosité et le substrat. La période A est celle des séquences pluie-sécheresse. Les plantules sont soumises à des moments de manque d'eau plus ou moins longs qui provoquent leur mort partielle ou totale. Cette mortalité, fonction de l'espèce, de la pluie et du substrat, détermine en partie la densité des plantules au début de la "croissance continue". Le chapitre II.2, *Installation*, analyse les fluctuations du nombre des plantules des espèces durant la période A et les facteurs qui les déterminent. Un bilan de la germination-installation est dressé au début de la période B: elle vise à montrer la composition floristique du jeune tapis herbacé et la densité des espèces présentes suivant différents types de saison des pluies. Le chapitre II.3 traite de la *Croissance* et son résultat, la *production* de biomasse. On analyse comment les différents facteurs externes et les caractéristiques des espèces contrôlent la croissance. L'objectif du chapitre étant de dégager finalement, les conditions dans lesquelles, telle ou telle espèce (ou groupe d'espèces) prend avantage sur telle autre espèce (ou groupe d'espèces), pour comprendre les changements d'équilibre entre espèces. La dynamique du tapis herbacé repose aussi sur la capacité de multiplication des espèces. Pour les espèces herbacées annuelles, il s'agit du nombre des graines produites. Le chapitre II.4 est consacré à la *Production des semences*. On établit aussi la liaison entre les semences produites une année et la germination-installation de l'année suivante pour les espèces dominantes et le total. On revient ainsi à la phase de germination.

La synthèse de l'ensemble des résultats exposés dans la partie II constituera l'objet de la partie III.

II.1 GERMINATION

1.1 Introduction

Le cycle des espèces annuelles commence avec la germination. Ce premier chapitre est consacré à l'analyse de cette phase.

La germination est définie dans les études spécialisées de façons diverses, mais dans ce texte, sauf indication contraire, germination sera synonyme de levée pour tenir compte des conditions de travail au terrain.

On suit les levées, de la première vague de la germination (premier flux) qui se produit avec la première pluie, à la fin de la période A, marquée en général par une dernière vague liée aux pluies abondantes du début de la période B. La germination qui s'étale sur toute cette période (quelques germinations se produisent ultérieurement) est marquée par des flux plus ou moins nombreux. Le nombre des flux et l'importance relative de chaque espèce à l'intérieur de chaque flux sont calculés. Les résultats permettent alors de dégager deux notions de base: la vitesse de germination et le mode de germination qui caractérisent l'espèce.

Les caractères des semences des espèces qui sont à la base de la vitesse et du mode de germination ont été recherchés. Les effets de la pluviosité et du substrat sur la germination sont étudiés. Après une discussion des résultats on tire des conclusions sur les différents aspects analysés. Cependant, une description précise de l'état du tapis herbacé à la fin de la phase de germination ne peut être faite qu'après l'étude de l'installation qui a lieu à la même période. Une synthèse des deux processus sera dressée à la fin du chapitre II.2, Installation.

Comme déjà expliqué dans le chapitre 2, partie I, une étude des phases de développement des espèces annuelles a été publiée dans le rapport final du projet PPS (Penning de Vries et Djitéye, 1982). Cette étude cherchait à dégager les propriétés des espèces qui déterminent les changements de la composition floristique. Les thèses formulées à propos de la germination sont résumées ci-après:

- le caractère du tapis herbacé qui se développe au cours de la saison de croissance est déterminé par l'importance et la distribution des pluies au début de l'hivernage, le stock des grains et les caractères à l'humidification du milieu;

- la vitesse de germination joue un rôle central; cette vitesse dépend de la dureté des semences, (résistance des enveloppes à la pénétration de l'eau), de dormance d'origine chimique (inhibiteur de germination), de l'humidité du substrat. On peut distinguer des espèces à germination rapide et des espèces à germination lente. Une dureté élevée est responsable d'une faible vitesse de germination.

Ces différentes thèses seront discutées en fin de chapitre et dans la suite du texte. La présentation des résultats est précédée par celle des méthodes d'étude.

1.2 Les méthodes d'étude

Les études ont été faites au terrain et au laboratoire. Les méthodes utilisées au terrain sont exposées ici, celles du laboratoire sont indiquées dans le texte avec la présentation des résultats des expériences.

Sur chacun des quatre principaux substrats du Ranch ont été délimitées et clôturées des surfaces aussi homogènes que possible, sans grands arbres influençant le tapis herbacé. Les placettes des relevés sont installées à l'intérieur des clôtures.

1.2.1 La pluviosité

Les observations ont été faites sous pluviométrie naturelle seule et sous pluviométrie naturelle complétée par des pluies artificielles, afin de créer plusieurs variantes de distribution des pluies. Une méthode simple a été utilisée pour provoquer la pluie artificielle: arrosage par aspersion d'eau au moyen d'un arrosoir, d'une surface délimitée au préalable. L'arrosage est rythmé par la vitesse d'infiltration de l'eau pour d'éviter les pertes par ruissellement.

Deux types de pluies ont été expérimentés:

- pluie unique au début de la saison, au cours de la première décade de Juin,
- pluies répétées chaque semaine depuis la première décade de Juin jusqu'au moment où les pluies naturelles deviennent régulières et suffisantes pour assurer la survie et la croissance des plantes (10-20 Juillet durant les années d'étude).

Les hauteurs de pluie unique ont été de 10, 20, 30 et 40 mm. Les hauteurs des pluies répétées chaque semaine ont été de 20 ou 30 mm sous forme de 10 mm quotidiens 2 ou 3 jours de suite. Ces pluies ne simulent que partiellement la pluie naturelle car elles ne sont pas accompagnées par la couverture nuageuse, la baisse

de température et l'augmentation de l'humidité atmosphérique qui suivent les pluies naturelles.

Les surfaces recevant les pluies artificielles ont une organisation spéciale. Elles ont une forme générale de bande. Au centre de la surface est délimitée une placette utile entourée par une zone de 0,50 m de large qui sert de surface tampon avec les zones sèches voisines.

Une expérience dite de "pluies retardées" a été réalisée. Son but était la recherche de l'effet d'une saison des pluies qui commence tard sur la germination-installation et la croissance-production. Ces surfaces ont été protégées à l'aide d'un toit en tôles ondulées placé sur quatre piquets à 0,50 - 1 m de hauteur jusqu'en début Août. Les pourtours des surfaces sont protégés contre les eaux de ruissellement par une diguette. La ventilation est "normale" mais l'éclaircissement réduit.

1.2.2 Les surfaces des relevés

Les relevés de germination et d'installation ont été faits sur des placettes limitées à la surface du sol par des fils de fer. Elles ont une forme en bande pour "couvrir" la microhétérogénéité de la surface du sol. Les placettes seront désignées dans l'ensemble du texte par les abréviations suivantes:

- BF: Bande Fixe sous pluies naturelles, relevée deux ou trois années de suite;
- BN: Bande sous pluies Naturelles, relevée une seule année;
- A: bande ayant reçu une pluie Artificielle de 30 mm, début Juin;
- AA: bande ayant reçu des pluies Artificielles toutes les semaines;
- A10, A20, A40: bandes formant une série ayant reçu une pluie Artificielle de 10, 20 et 40 mm début Juin en 1980;
- T: bande des "pluies retardées".

Lorsqu'il y a plusieurs BF ou BN la même année, on les distingue par un chiffre 1, 2, ...

Le nombre des placettes et leurs dimensions sont indiqués dans le tableau II.1.1 par station et année. Chaque bande, par année et station, est considérée comme une placette individuelle même si la même placette est relevée plusieurs années de suite. Les relevés ont été faits au total sur 56 placettes se répartissant comme suit: station D1, 15 placettes (22 m²); station L1, 12 placettes (21 m²); la station S2, 13 placettes, (31 m²) et station S1, 16 placettes (26 m²). Les placettes d'une même station seront en général traitées comme un ensemble indépendamment de l'année, en tenant compte seulement de la pluie.

stations	années	désignation	dimensions	nombre
Sable S1	1977	BF	0,20 x 10 m	2
		BF	0,20 x 10 m	2
	1978	A	0,20 x 10 m	1
		AA	0,20 x 10 m	2
		T	0,20 x 5 m	1
		BN	0,20 x 10 m	1
		A	0,20 x 10 m	1
	1979	AA	0,20 x 10 m	1
		T	0,20 x 5 m	1
		BN	0,20 x 5 m	1
	1980	A10	0,20 x 5 m	1
		A20	0,20 x 5 m	1
		A40	0,20 x 5 m	1
Sable S2	1977	BF	0,20 x 10 m	2
	1978	BF	0,20 x 10 m	2
		BN	1 x 3 m	4
			1 x 1 m	1
	1979	BF	0,20 x 10 m	2
		BN	1 x 3 m	2
	Limon L1	1977	BF	0,20 x 10 m
1978		BF	0,20 x 10 m	2
		A	0,20 x 10 m	1
		AA	0,20 x 10 m	2
		T	0,20 x 5 m	1
1979		BF	0,20 x 10 m	2
		BN	0,20 x 5 m	1
		A	0,20 x 5 m	1
Argile D1	1977	BF	0,20 x 10 m	2
	1978	BF	0,20 x 10 m	2
		A	0,20 x 10 m	1
		AA	0,20 x 10 m	2
		T	0,20 x 5 m	1
		BN	0,20 x 5 m	1
	1979	A	0,20 x 5 m	1
		AA	0,20 x 5 m	1
		T	0,20 x 5 m	1
	1980	A10	0,20 x 5 m	1
		A20	0,20 x 5 m	1
		A40	0,20 x 5 m	1

Tableau II.1.1. Les placettes des relevés: désignation, dimensions et nombre par station et année.

1.2.3 Dénombrement des plantules

Il faut préciser tout d'abord que les germinations visibles sont pratiquement terminées quatre jours après une pluie lorsque cette pluie est suivie par une période sèche. C'est seulement lorsque plusieurs pluies sont rapprochées de telle manière que leurs effets s'accroissent (surface du sol restant humide) que les levées sont plus étalées.

Les plantules sont régulièrement comptées sur les placettes par espèce. Un effort a été fait pour passer à chaque placette après une pluie ou après un groupe de pluies lorsqu'elles sont rapprochées. Pour faciliter la compréhension de la méthode de dénombrement, la figure II.1.1 a été établie:

- jour J2, les germinations sont en cours, pas de dénombrement;
- jour J5, les germinations sont terminées, dénombrement;
- jour J20, dénombrement des plantules vivantes. La différence avec J5 donne le nombre des plantules mortes;
- jour J25, jour de la deuxième pluie;
- jour J25 + 1, relevé des plantules vivantes de la première pluie pour avoir le nombre des plantules mortes entre J20 et J25. Si ce relevé n'a pas pu être fait, on prend en compte le nombre observé le jour J20 dont les plantules sont considérées toutes comme vivantes. Le nombre des germinations de la deuxième pluie risque alors d'être sous-estimé dans ce cas.

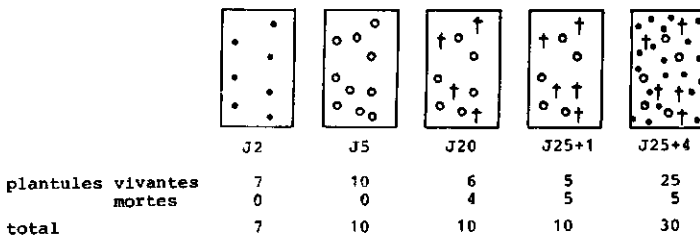


Fig. II.1.1. Exemple schématique de la détermination de la germination et de l'installation. (J2, J5, et J20: placette respectivement 2, 5 et 20 jours après une première pluie; J25+1 et J25+4: placette 1 et 4 jours après la deuxième pluie, qui est tombée 25 jours après la première).

- germination totale: 30, dont 10 à la première et 20 à la deuxième pluie;
- installation: 25 plantules, dont 5 à la première et 20 à la deuxième pluie;
- mortalité: 5 plantules de la première pluie.
- . plantules nouvelles
- o plantules anciennes
- † plantules mortes

Le relevé qui suit la pluie, (J25 + 1) n'est pas fait un jour fixe pour toutes les placettes, mais durant les jours qui suivent la pluie et pendant lesquels on peut identifier sans ambiguïté les anciennes et les nouvelles plantules;

- jour J25 + 4, relevé de toutes les plantules vivantes (anciennes et nouvelles); la différence du nombre avec les plantules vivantes de J25 + 1 correspond aux germinations liées à la deuxième pluie.

Le dénombrement demande beaucoup de temps en raison du nombre et de la surface des placettes. Il arrive que des plantules commencent déjà à mourir avant que la série de relevés, consécutive à une pluie ne soit terminée (surtout pour les petites pluies). Dans ce cas on compte les plantules vivantes et mortes pour avoir le total des germinations après la pluie et le nombre correspondant à J20.

Une source d'erreur reste possible: lorsqu'au moment du premier relevé après une pluie, des plantules sont déjà mortes, les très petites plantules, notamment celles de certaines graminées fines, peuvent échapper au comptage.

Parfois l'état des plantules ne permet pas le dénombrement par espèce, soit parce que les plantules viennent juste de sortir du sol, soit parce qu'elles sont dans un état de flétrissement avancé. Le comptage est alors fait globalement ou par genre.

Les relevés sont faits soit durant toute la saison (1977), soit seulement en début (Juin et Juillet) et en fin de saison.

Cette méthode a permis de suivre l'évolution du nombre des germinations et du nombre des mortalités par espèces (dominantes) en fonction de la répartition des pluies. Elle sert de base à l'analyse de la germination mais aussi de l'installation.

1.2.4 Traitement des résultats

A partir des tableaux des relevés (un tableau par placette et par an) sont calculés après chaque pluie (ou pluies groupées), les nombres des germinations pour les espèces dominantes, isolément et pour le total des espèces, par placette. A la fin de la période de germination on obtient le nombre total des germinations observées par placette et par an. Le nombre des germinations après chaque pluie (ou pluies groupées) est exprimé en pourcentage de ce nombre total qui correspond alors à 100%. Les taux ainsi calculés servent à tracer les courbes de germination qui montrent les variations des taux en fonction du temps et suivant la distribution des pluies. Ces courbes permettent l'analyse du mode de germination des espèces en liaison avec la pluie et le substrat. Les taux de germination permettent la détermination de la vitesse de germination des espèces et leur classification suivant cette vitesse (par substrat). Les taux utilisés sont ceux obtenus à la première

vague de germination de l'année, faisant abstraction des petites vagues occasionnelles pouvant se produire avant l'hivernage. On a considéré que le stock des semences présentes à la première pluie est le plus représentatif de l'espèce; le taux correspondant peut bien servir à caractériser cette espèce. On calcule un taux moyen de germination à partir de tous les taux observés sur toutes les placettes, à la première vague. Ces taux moyens permettent de classer les espèces d'une station en une série suivant la vitesse de germination.

La vitesse de germination a été déterminée d'une seconde façon pour éliminer autant que possible le rôle du substrat. Elle a consisté à tracer les courbes de germination indiquant les variations des taux de germination en fonction du temps que la surface du sol doit rester assez humide pour permettre la germination. Le temps nécessaire pour atteindre 50% des germinations sert à déterminer la vitesse de germination d'une espèce par rapport aux autres espèces.

Le temps d'humidité de la surface est déterminé suivant un modèle du bilan de l'eau simulant la profondeur et la durée de l'humidification du sol (Van Keulen et al., 1986).

Ce modèle permet de calculer le temps pendant lequel la couche superficielle du sol reste au-dessus du point de flétrissement sur une épaisseur de 2 centimètres.

Il n'y a pas de vitesse de germination absolue. La vitesse est fortement liée aux conditions de germination notamment le substrat, l'époque de l'année etc. (Bille, 1977). Lorsque plusieurs espèces sont mises à germer dans des conditions identiques, le même taux est atteint après des temps différents.

Enfin, nous avons fixé arbitrairement la limite inférieure du nombre des germinations totales à 10 au m² pour calculer les taux de germination. Lorsque le nombre est inférieur à 10, l'espèce est rangée dans le groupe des "espèces diverses" ou "autres espèces" (nombre total pour toute la période des germinations).

1.3 Résultats

On expose d'abord les résultats obtenus au terrain, ensuite ceux du laboratoire. On procède, par station,

- à l'analyse des courbes de germination,
- au calcul de la vitesse de germination,
- à la détermination des vagues de germination,
- à l'estimation de l'influence de la pluviosité et du substrat sur les modes de germination. (Les nombres des germinations seront indiqués dans les légendes des figures décrivant la germination sur les différentes placettes.)

Les résultats seront résumés dans un grand tableau, avant de traiter les différences dans le comportement des espèces en rapport avec la pluviosité et le substrat.

Les expériences au laboratoire tentent de déterminer ensuite les mécanismes qui expliquent la vitesse de germination et le mode de germination des espèces ainsi que l'action de différents types de pluviosité.

Une discussion des résultats terminera l'exposé.

1.3.1 Les courbes de germination

Les courbes de germination: exemples. Il n'est pas commode de présenter in extenso les courbes de germination de toutes les espèces sur les placettes étudiées durant quatre années. Deux cas seront présentés par substrat pour donner une impression de l'importance des variations. On montre la germination des espèces sous des pluviosités variables et des substrats différents pour obtenir des indications sur leur comportement sous des conditions diverses. Ceci permet de faire des comparaisons en fonction de l'espèce, de la pluie et du substrat.

Les courbes de germination de 13 espèces dominantes (nombres de germination élevés) sont présentées en figures II.1.2 à II.1.5. Elles montrent le rythme de germination des espèces en fonction de la distribution des pluies pour un démarrage de la germination par des petites pluies et par des grosses pluies, respectivement. Sept espèces se présentent sur un seul substrat, cinq sur deux et une seule sur trois. L'analyse des courbes révélera quelques caractères à la germination des espèces.

La figure II.1.2a présente la pluviométrie journalière des mois de Juin et Juillet sur S1 ainsi que les courbes de germination des espèces suivantes: *Zornia glochidiata*, *Borreria radiata*, *Diheteropogon hagerupii*, *Cenchrus biflorus* et *Elionurus elegans*. Avec la pluie du 7 Juin (14 mm), il y a eu une première vague de germination pour toutes les espèces. Le taux de germination atteint est variable, de 8% pour *Elionurus elegans* à 63% pour *Diheteropogon hagerupii*. La petite pluie du 16 Juin (8,8 mm) ne provoque pas de germinations d'*Elionurus elegans*, par contre, on observe 5% de *Borreria radiata* et 32% de *Cenchrus biflorus*. D'autres germinations se sont produites avec les pluies ultérieures; la grosse pluie de 50 mm du 17 Juillet ayant provoqué la dernière vague dont l'importance varie suivant l'espèce: de 11% chez *Diheteropogon hagerupii* à 80% chez *Elionurus elegans*. Quelques germinations se produiront ultérieurement, en petits nombres. Elles seront indiquées avec l'étude de l'influence d'un tapis herbacé préexistant sur la germination.

La figure II.1.2b présente la germination sur une autre placette et une autre année. Une pluie artificielle de 30 mm a été appliquée le 5 Juin, suivie d'une

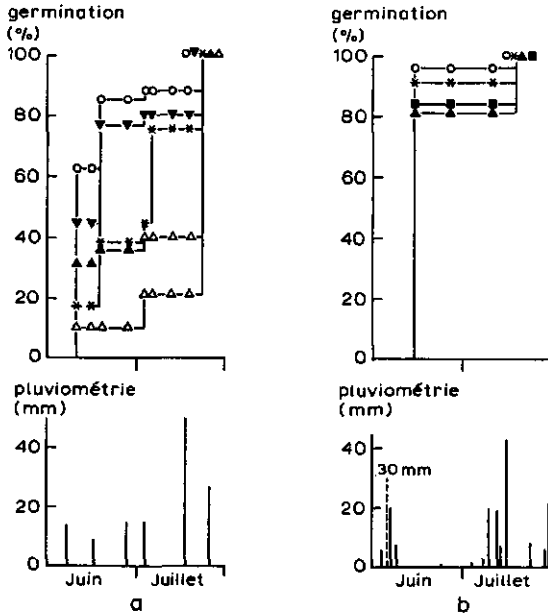


Fig. II.1.2. Courbes de germination et pluviométrie. Station sable S1.

a: BN, 1980.

b: bande A, 1978. Le relevé du 10-7 a été fait avant les germinations.

Cenchrus biflorus (▼); Diheteropogon hagerupii (o); Borreria radiata (▲); Loudetia togoensis (■); Elionurus elegans (Δ); Zornia glochidiata (*).

Nombre des germinations cumulés au m² (correspondant à 100%)

	a: BN, 1980	b: A, 1978
Zornia glochidiata	1880	2577
Borreria radiata	84	637
Elionurus elegans	79	327
Cenchrus biflorus	22	-
Diheteropogon hagerupii	73	245
Loudetia togoensis	-	127

pluie naturelle de 20 mm le 6 Juin, soit au total 50 mm en 48 heures. Les taux de germination ont été d'emblée très élevés, supérieurs à 80%. Les dernières germinations ont eu lieu avec les pluies de la deuxième décade de Juillet.

Ces résultats, obtenus dans le premier cas après de petites pluies espacées et dans le second, après de grosses pluies permettent de conclure que:

- les germinations se font en vagues successives (flux) suivant le rythme des pluies;
- les taux de germination à chaque vague diffèrent suivant les espèces;
- le nombre des vagues varie avec l'espèce; de petites pluies (≤15 mm dans le cas présent) entraînent plusieurs vagues, alors que de grosses pluies produisent moins de vagues.

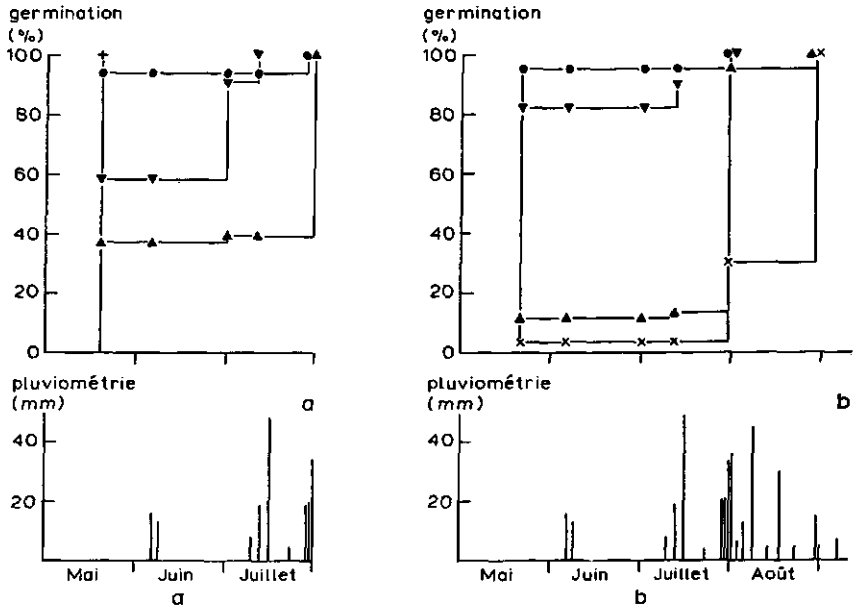


Fig. II.1.3. Courbes de germination et pluviométrie. Station sable S2.

a: B1, 1978.

b: B2, 1978.

Cassia mimosoides (+); *Schoenefeldia gracilis* (●); *Cenchrus biflorus* (▼); *Borreria radiata* (▲); *Eragrostis tremula* (x).

La première pluie n'a pas été mesurée.

Nombre des germinations cumulés au m² (correspondant à 100%)

	a: B1, 1978	b: B2, 1978
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	90	59
<i>Cenchrus biflorus</i>	159	40
<i>Borreria radiata</i>	505	72
<i>Cassia mimosoides</i>	26	27
<i>Eragrostis tremula</i>	-	53

Les figures II.1.3a et II.1.3b présentent les courbes de germination des espèces sur les placettes B1 78 et B2 78 de la station S2. Sur la figure II.1.3a, on constate que *Cassia mimosoides* a germé à 100% dès la première pluie, *Schoenefeldia gracilis* à 95%, *Cenchrus biflorus* à 59% et *Borreria radiata* à 37%.

Les dernières germinations se produiront pour les grosses pluies de mi-Juillet, mais auparavant les petites pluies de la première décade de Juin entraîneront des germinations d'importance variable suivant l'espèce: nulles pour *Schoenefeldia*, faibles pour *Borreria radiata* (1%) et élevées pour *Cenchrus* (34%). Les figures montrent que certaines espèces germent en totalité dès le début mais que les autres germent par contre de façon échelonnée en vagues successives. Le nombre des vagues et les taux à chaque vague varient suivant l'espèce.

La station Li était dominée par les quatre espèces suivantes: *Blepharis linariifolia*, *Borreria stachydea*, *Borreria radiata* et *Borreria chaetocephala*. Deux autres espèces avaient une répartition plus hétérogène: *Zornia*, là où il y a un revêtement sableux sur le limon et *Pennisetum pedicellatum* sous et autour des arbres.

Les figures II.1.4a et II.1.4b présentent les courbes de germination des quatre espèces principales, sur deux placettes. Sur la figure II.1.4a on voit que *Blepharis* qui germe le jour même de la pluie a eu une première vague après la pluie du 18 Juillet (14 mm) pour germer complètement avec la pluie suivante de 25 mm, le 22 Juillet. Pour les autres espèces, les effets des deux pluies (39 mm) se sont cumulé pour donner une vague aux taux élevés (>65%). Une deuxième vague s'est

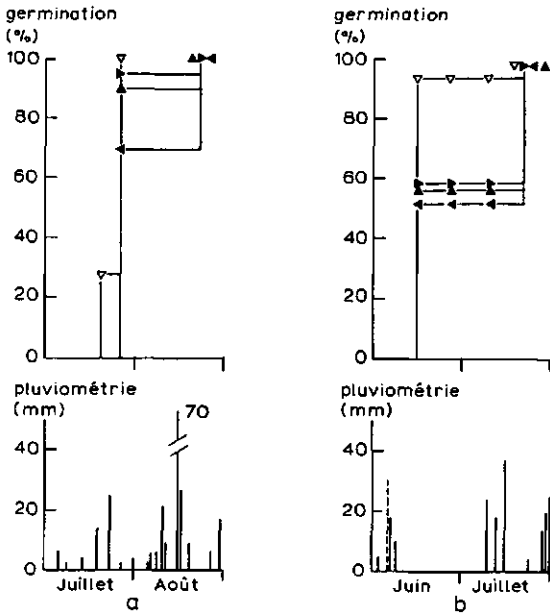


Fig. II.1.4. Courbes de germination et pluviométrie. Station limon LI.

a: BFl, 1977.

b: bande A, 1978. Le relevé du 10-7 a été fait avant les germinations qui pourraient résulter de la pluie du 9-7.

Blepharis linariifolia (▽); *Borreria radiata* (▲); *Borreria chaetocephala* (◄); *Borreria stachydea* (►).

Nombre des germinations cumulés au m² (correspondant à 100%)

	a: BFl, 1977	b: A, 1978
<i>Blepharis linariifolia</i>	35	114
<i>Borreria radiata</i>	442	2944
<i>Borreria chaetocephala</i>	1064	9137
<i>Borreria stachydea</i>	43	209

produite avec les pluies abondantes d'Août. Deux flux ont été observés pour toutes les espèces, mais ceux de *Blepharis* se sont produits très tôt (il n'est pas possible d'isoler l'effet de chaque pluie lorsqu'elles sont si fortement concentrées comme en Août, fig. II.1.4a). La figure II.1.4b présente les mêmes espèces sur une placette ayant reçu une pluie artificielle supplémentaire de 30 mm le 5 Juin. Cette pluie artificielle a été suivie le 6 Juin par une pluie naturelle de 18 mm, soit 48 mm au total, en 48 heures. Un premier flux en a résulté avec un taux élevé pour *Blepharis* (93%) et des taux d'environ 55% pour les trois *Borreria*. Un second flux se produira avec les fortes pluies groupées en mi-Juillet. On constate donc qu'à limon L1 comme sur les autres stations, la germination est étalée dans le temps, elle se fait en flux.

Les espèces dominantes de la station D1 qui sont objet d'analyse sont les suivantes: *Loudetia togoensis*, *Diheteropogon hagerupii*, *Borreria stachydea* et *Borreria chaetocephala*.

Les figures II.1.5a et II.1.5b présentent des courbes de germination des espèces dominantes sur deux placettes. Figure II.1.5a: une petite pluie en mai a provoqué quelques germinations des deux graminées, *Diheteropogon* et *Loudetia*. Avec la pluie du 6 Juin (25 mm) il y a eu levé de toutes les espèces, notamment des *Borreria*. Cependant l'écart est important entre les graminées, environ 65%, et les *Borreria*, environ 20%. La vague de germination suivante se produira avec la pluie du 9 Juillet (22 mm), alors que les pluies groupées du 12 au 15 Juillet entraîneront le dernier flux, sauf pour *Diheteropogon* dont les levées étaient déjà terminées.

La figure II.1.5b présente les mêmes espèces plus *Pennisetum pedicellatum*. Il y a eu deux flux: le premier pour les pluies naturelles et la pluie artificielle de début Juin, et le deuxième avec les pluies de fin Juillet (33 et 15 mm). Comme on le constate avec les deux figures, le nombre des vagues a varié en fonction de la hauteur des pluies.

Les courbes de germination: compte rendu. Les courbes de germination présentées ci-dessus montrent déjà les analogies et les différences dans le comportement des diverses espèces ainsi que l'influence de la pluviosité et du substrat. Les conclusions tirées s'étendent à l'ensemble des courbes de germination de toutes les placettes étudiées. A défaut de présenter ces courbes on procède à l'analyse de l'ensemble des résultats en calculant par espèce et par substrat le taux moyen de germination à la première vague, le nombre moyen des vagues de germination et le temps minimal que la surface du sol doit être humide pour faire apparaître 50% des plantules. Les résultats sont groupés dans le tableau II.1.2. Les espèces y sont

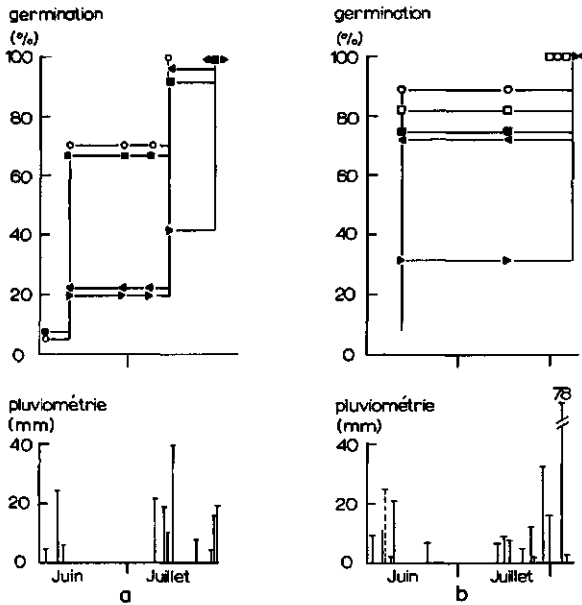


Fig. 11.1.5. Courbes de germination et pluviométrie. Station argile D1.

a: BF2, 1978.

b: bande A, 1979.

Diheteropogon hagerupii (○); *Pennisetum pedicellatum* (◻); *Loudetia togoensis* (■);
Borreria chaetocephala (◄); *Borreria stachydea* (►).

Nombres des germinations cumulés au m² (correspondant à 100%)

	a: BF2, 1977	b: A, 1979
<i>Loudetia togoensis</i>	247	106
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	106	1155
<i>Borreria stachydea</i>	180	42
<i>Borreria chaetocephala</i>	1241	23
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	303

ordonnées d'une telle manière que les valeurs des trois caractères changent autant que possible dans un sens donné. De haut en bas le nombre des vagues et le temps d'humidité de la surface augmentent, le taux de germination à la première vague diminue. Le fait que les espèces se rangent de cette manière est une indication qu'il s'agit de propriétés par lesquelles les espèces se différencient. On constate en même temps que les changements sont graduels de haut en bas du tableau; les différences entre espèces deviennent nettes lorsqu'elles sont éloignées les unes des autres sur le tableau. En haut on trouve les espèces qui germent rapidement, en bas, celles qui germent de plus en plus lentement. Les substrats ont été aussi rangées dans le tableau pour chaque caractère: on remarque dans les colonnes à gauche une dominance des espèces à germination rapide et dans les colonnes à droite celle d'espèces à germination lente. L'ordre des substrats est ainsi sensiblement le même pour les trois caractères considérés.

	nombres moyens				temps d'humidité			taux de germination			
	des vagues				de la surface			à la première pluie			
	S2	S1	D1	L1	S1	D1	L1	S2	S1	D1	L1
<i>Indigofera prieureana</i>	1	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-
<i>Cassia mimosoides</i>	1,1	-	-	-	-	-	-	96	-	-	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	1,4	2,1	-	-	-	-	-	96	96	-	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	2	2,3	-	-	2	-	-	80	78	-	-
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	1	2,5	2,9	-	2	3	-	100	88	69	-
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	-	2,3	-	-	2	-	-	-	76
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	69
<i>Borreria radiata</i>	2,3	2,5	-	2,3	2,5	-	4,5	32	68	-	22*
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	3	-	-	3,5	-	-	-	66	-
<i>Elionurus elegans</i>	-	2,9	-	-	3,5	-	-	-	58	-	-
<i>Zornia glochidiata</i>	-	3,7	-	2,5	3,5	-	-	-	64	-	51
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	2,5	2,4	-	4,5	4,5	-	-	41	22*
<i>Borreria stachydea</i>	-	-	2,9	2,2	-	4,5	4,5	-	-	38	22*
<i>Eragrostis tremula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau II.1.2. Nombres moyens des vagues de germination et temps d'humidité du sol pour atteindre 50% des germinations des espèces dominantes des stations d'étude (jours). Taux de germination à la première vague.

Remarque: Le taux de germination des *Borreria* à L1 est donné à titre indicatif, les espèces ayant été relevées ensemble; elles ont des vitesses de germination bien différentes.

	S2	S1	D1	L1
<i>Indigofera prieureana</i>	1,0±0,0	-	-	-
<i>Cassia mimosoides</i>	1,1±0,3	-	-	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	1,4±0,4	2,1±0,8	-	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	2 ± 1	2,3±0,4	-	-
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	1 (*)	2,5±0,6	2,9±0,7	-
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	-	2,3±0,4
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	-	-	2 (*)
<i>Borreria radiata</i>	2,3 (*)	2,5±0,7	-	2,3±0,4
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	3 ±1,0	-
<i>Elionurus elegans</i>	-	2,9±0,5	-	-
<i>Zornia glochidiata</i>	-	3,7±1,0	-	2,5±0,5
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	2,5±0,8	2,4±0,4
<i>Borreria stachydea</i>	3 (*)	-	2,9±0,7	2,2±0,4
<i>Eragrostis tremula</i>	3 (*)	-	-	-

Tableau II.1.3. Nombres moyens des vagues de germination observés et leurs écart-types, par espèce et station. (Le calcul de l'écart-type n'est pas fait lorsque le nombre des observations est inférieur à cinq pour l'espèce, ce qui est indiqué par le signe *.)

Après cette présentation générale, la germination sera traitée ci-dessous sous l'angle de l'espèce, du substrat et de la pluviosité. Les résultats du tableau II.1.2 seront complétés par ceux de quelques essais supplémentaires.

1.3.2 Espèces et germination

Vagues de germination. Le mode de germination en flux successifs paraît essentiel dans les variations du tapis herbacé, aussi va-t-on l'analyser plus en détail en considérant l'ensemble des espèces sur toutes les placettes.

La détermination du nombre des vagues par espèce, placette et année a permis de dresser le tableau II.1.3. On considère qu'il y a eu vague de germination lorsqu'il apparaît au moins 5 plantules au m². Le tableau montre le nombre moyen des vagues par espèce ainsi que les écart-types.

Il se dégage du tableau que presque toutes les espèces germent en vagues. Une exception cependant, *Indigofera priureana*, qui n'a pu être étudié que sur un seul substrat (S2). *Diheteropogon hagerupii* n'a montré sur sable de la station S2 qu'une vague en moyenne alors que ce nombre atteint presque trois sur argile de la station D1. *Zornia glochidiata* a présenté le nombre maximal de vagues une fois, notamment cinq; il a aussi le nombre moyen le plus élevé, 3,7 sur sable S1. Mais même une espèce comme *Diheteropogon hagerupii* avec une valeur moyenne d'une vague sur sable S2 germe sur la station argile D1 parfois en quatre vagues. En tenant compte des nombres moyens et des écart-types on remarque qu'à la station sable S2, les cinq premières espèces du tableau ont connu des années avec une seule vague. On peut cependant dire, que les espèces en haut du tableau ont plus de chance de germer en une ou en peu de vagues que les espèces en bas du tableau.

Pour établir si oui ou non le nombre des vagues est caractéristique des espèces on a procédé à la comparaison des résultats par station, en utilisant la table de F (point 2,5%) de Pearson et Hartley. Dans cette méthode on compare les variances à partir de leur rapport. Elle a l'avantage de permettre la comparaison des petits échantillons (nombres des mesures inférieurs à 30, Schwartz, 1963). Le traitement n'a pas montré de différence significative entre les espèces d'une même station au risque de 5%. Ceci n'est pas étonnant car le substrat (par ses caractères à l'humidification) et la pluviosité (hauteur des pluies) jouent aussi un rôle important dans la détermination des vagues (voir 1.3.3 et 1.3.4). Les différences entre les espèces peuvent être masquées. Lorsque la saison des pluies commence avec de grosses pluies sans période de sécheresse il y a très peu de vagues pour toutes les espèces (voir figures II.1.2. à II.1.5, partie b).

L'espèce contribue à déterminer les vagues par sa vitesse de germination.

Vitesse de germination. Les variations dans le nombre des vagues, traduisent les différences de vitesse de germination des espèces. Ces différences sont analysées au moyen des taux de germination et du temps durant lequel les couches superficielles du sol sont restées assez humide (au dessus du point de flétrissement) pour provoquer 50% des germinations totales de l'espèce. Les valeurs considérées sont celles observées à la première vague de germination de la saison, sur toutes les placettes, toutes les années.

La détermination des temps d'humidité de la surface du sol permettant 50% des germinations nécessite de tracer les courbes montrant les variations des taux de germination en fonction du temps. Les taux de germination observés au terrain et les temps correspondants déterminés par le modèle de simulation (Van Keulen et al,

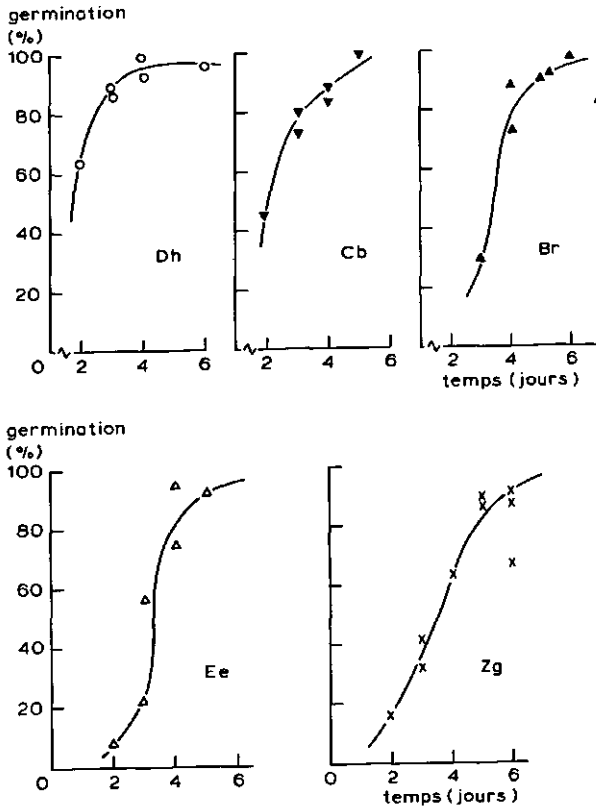


Fig. II.1.6. Variations des taux de germination à la première vague en fonction du temps pendant lequel la surface du sol est restée humide (au-dessus du point de flétrissement) sur une épaisseur de 2 cm. Station sable S1.
Diheteropogon hagerupii (Dh); Cenchrus biflorus (Cb); Borreria radiata (Br);
Elionurus elegans (Ee); Zornia glochidiata (Zg).

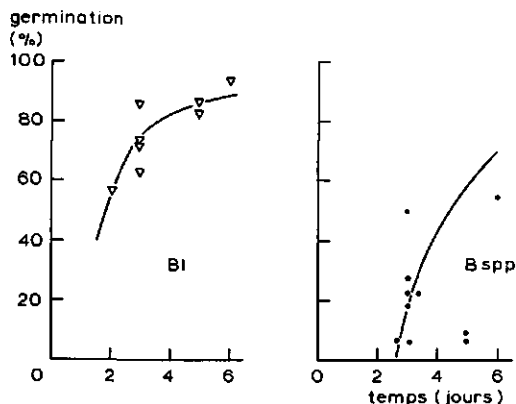


Fig. II.1.7. Variations des taux de germination à la première vague en fonction du temps pendant lequel la surface du sol est restée humide (au-dessus du point de flétrissement) sur une épaisseur de 2 cm. Station limon L1. *Blepharis linariifolia* (Bl), les trois *Borreria* (B spp) (*Borreria stachydea*, *Borreria radiata*, *Borreria chaetocephala* relevés en groupe).

1986) ont permis de tracer les courbes des figures II.1.6 à II.1.8. Elles présentent la vitesse de germination de quelques espèces sur respectivement S1, L1 et D1 et ont servi à déterminer les "temps d'humidité de la surface" du tableau II.1.2.

Les durées pour atteindre 50% des germinations s'échelonnent de 2 jours chez *Cenchrus biflorus*, *Diheteropogon hagerupii* et *Blepharis linariifolia* à 4,5 jours chez *Borreria chaetocephala* et *Borreria stachydea*. Le tableau suggère que les *Borreria* spp. ont la même vitesse de germination ce qui est inexact; le taux commun provient du fait que les espèces ont été relevées en groupe par suite de la difficulté de distinguer les plantules dès la germination, sur limon où les trois espèces sont présentes. Les observations sur sable S1 indiquent que *Borreria radiata* germe plus rapidement que les autres.

Le taux de germination à la première vague de la saison est un autre paramètre apte à distinguer les espèces suivant leur vitesse de germination. En principe le taux peut varier entre 0 et 100% pour chaque espèce avec une variation suffisamment grande de la première pluie. Le taux moyen d'une telle série serait une valeur caractéristique pour l'espèce. Il faut cependant une longue série d'années pour observer ces valeurs extrêmes pour toutes les espèces. Le tableau II.1.2 présente les taux par espèce et par substrat pour les années d'étude. Les espèces qui germent le plus rapidement sont *Diheteropogon hagerupii*, *Schoenefeldia gracilis*, *Blepharis linariifolia*, alors que celles qui germent le plus lentement sont *Eragrostis tremula*, *Borreria stachydea*, *Borreria chaetocephala*, *Zornia glochidiata* et *Eliconurus elegans*.

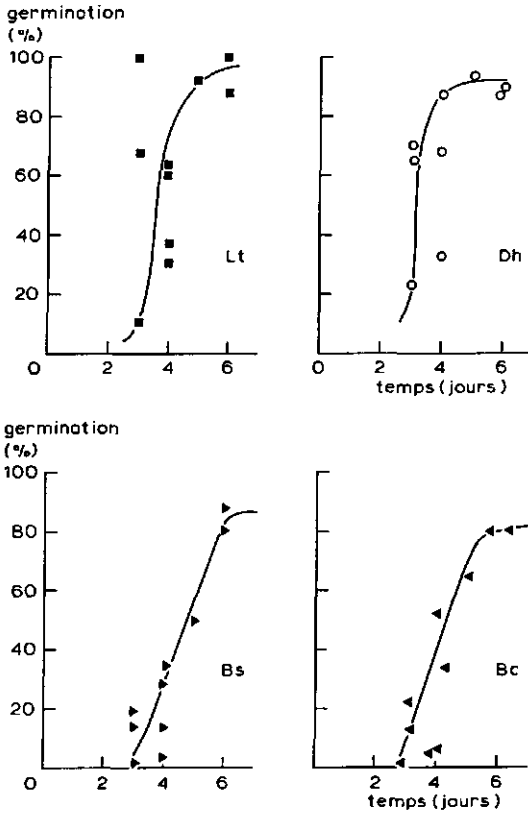


Fig. II.1.8. Variations des taux de germination à la première vague en fonction du temps pendant lequel la surface du sol est restée humide (au-dessus du point de flétrissement) sur une épaisseur de 2 cm. Station argile D1. Loudetia togoensis (Lt); Diheteropogon hagerupii (Dh); Borreria stachydea (Bs); Borreria chaetocephala (Bc).

Indigofera prioureana et *Cassia mimosoides* ont montré aussi des taux élevés à S2, ce qui suggère une germination rapide. Il faut cependant considérer ces résultats comme indicatifs car les espèces ont été observées sur un seul substrat (S2) et n'ont été vraiment abondantes qu'une année (1978). Egalement, des expériences de vérification auxquelles on a procédé (au moins pour *Cassia mimosoides*) ont montré que cette espèce a une germination lente; voir 1.3.6 et 1.3.7. Le tableau II.1.4 présente les taux de germination à la première vague, valeurs moyennes et écart-types. Les espèces ont été comparées deux par deux, par station, suivant la méthode indiquée ci-dessus pour les vagues de germination, méthode basée sur la table de F de Pearson et Hartley. Il n'est pas apparu, en général, de différence significative entre les espèces d'une même station (le calcul a été fait seulement lorsque la variance est connue). Que les différences ne soient pas statistiquement significatives, il demeure que le comportement des espèces à la germination est variable.

	S2	S1	D1	L1
Indigofera priureana	100± 0	-	-	-
Cassia mimosoides	96± 4	-	-	-
Schoenefeldia gracilis	96± 3	96 (*)	-	-
Cenchrus biflorus	80±16	78±17	-	-
Diheteropogon hagerupii	100 (*)	88±12	69±23	-
Blepharis linariifolia	-	-	-	76±12
Pennisetum pedicellatum	-	-	69 (*)	69 (*)
Borreria radiata	32 (*)	68±28	-	22±16
Loudetia togoensis	-	-	66±29	-
Elionurus elegans	-	58±33	-	-
Zornia glochidiata	-	64±25	-	51±25
Borreria chaetocephala	-	-	41±33	22±16
Borreria stachydea	12 (*)	-	38±33	22±16
Eragrostis tremula	16 (*)	-	-	-

Tableau II.1.4. Taux moyens de germination à la première vague et écart-types par espèce et station, (Le calcul de l'écart-type n'est pas fait lorsque le nombre des observations est inférieur à cinq pour l'espèce, ce qui est indiqué par le signe *).

Les résultats montrent que l'on peut établir une hiérarchie des espèces de haut en bas du tableau suivant le taux moyen, par station. On verra ultérieurement que ces différences ont des conséquences importantes sur les variations du tapis herbacé annuel.

La relation entre les valeurs moyennes des taux de germination et les écart-types donne des précisions supplémentaires. La figure II.1.9 a été établie à partir des résultats du tableau II.1.4. Elle montre qu'il existe une corrélation négative entre moyennes et écart-types. Plus les taux sont élevés et plus l'écart-type est faible et inversement. Plus la vitesse de germination est basse et plus les variations sont étendues. Ce caractère de la germination permet de mieux comprendre les liaisons entre germination des espèces et variations pluviométriques (voir ci-après 1.3.4, figure II.1.10).

Enfin, certains mécanismes qui expliquent la vitesse de germination et le mode de germination des espèces seront traités plus loin dans le paragraphe 1.3.6.

Vitesse de germination et vagues de germination. Il est apparu que la germination se fait par flux successifs, aussi bien pour les espèces à germination rapide que les espèces à germination lente. Mais comme déjà signalé les taux de germination durant les flux sont bien différents et cette différence paraît fortement liée à la vitesse de germination. C'est l'existence de cette liaison que l'on recherche ici. On considère pour cela les trois flux suivants: les premier et deuxième flux dont les plantules seront les plus exposés au risque de dessèchement durant la période A et le dernier flux qui se produit avec les pluies abondantes du début de la croissance continue. Cette dernière vague a toujours été définie et a été souvent d'une

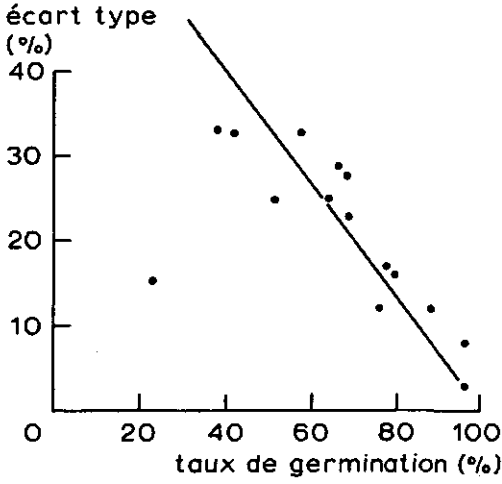


Fig. II.1.9. Relation entre les taux de germination à la première vague et les écart-types, pour les espèces de toutes les stations.

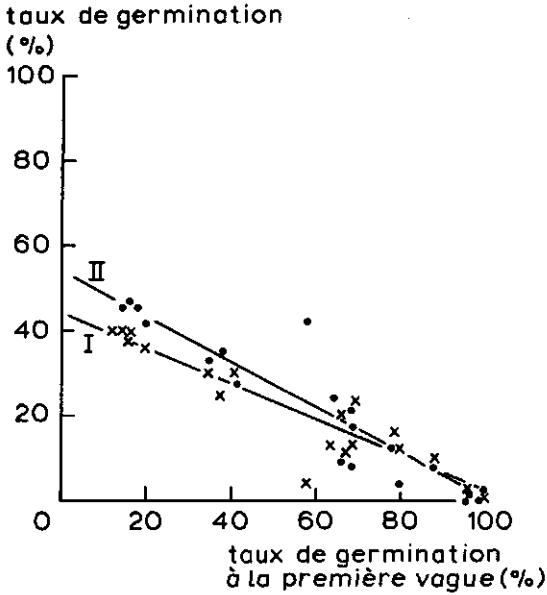


Fig. II.1.10. Relation entre les taux de germination à la première vague (mesure de la vitesse de germination) et les taux de germination à la deuxième vague (x) et à la dernière vague (●).

grande importance pour la composition floristique et la densité du jeune tapis herbacé. On a calculé comme à la première vague les taux de germination de la deuxième et de la dernière vague. Ces taux ont permis de construire les droites de régression de la figure II.1.10. Les droites I et II qui se rapportent respectivement à la liaison taux première vague et taux deuxième vague d'une part et taux dernière vague d'autre part, montrent une corrélation négative entre les taux de la première vague et ceux des vagues ultérieures. Une espèce à germination rapide a un taux bas dans les vagues qui suivent la première; comparativement l'espèce à germination lente a un taux plus élevé. Ce résultat logique qui est à priori évident, permet de montrer cette liaison inverse qui est une donnée essentielle complétant très utilement les résultats du tableau II.1.2. Il sera d'une grande importance pour l'installation des espèces: en cas de sécheresse sévère, les espèces à germination rapide qui sont peu représentées dans les dernières vagues reculeront ou même disparaîtront de la végétation par suite de la mortalité de leurs plantules (voir II.2.3.5).

1.3.3 Rôle du substrat

Des résultats obtenus dans les différentes stations, on peut dégager l'effet du substrat. La comparaison du comportement des espèces en rapport avec le substrat est possible avec le tableau II.1.2. La première indication à partir de l'ensemble des données est celle d'une germination rapide sur S2 et lente sur L1; S1 et D1 ayant une position intermédiaire. Une précision est possible pour chacun des trois paramètres de la germination présentés au tableau. Les quatre espèces communes aux stations S2 et S1 ont plus de vagues sur S1 que sur S2. Lorsque les espèces sont différentes, le rôle du substrat peut être partiellement masqué par l'espèce; mais le tableau montre que les nombres sont plus élevés sur les sols fins, S1, L1 et D1 que sur le sol plus grossier S2. Le fait que les flux soient plus nombreux, aussi bien pour les espèces à germination rapide que pour les espèces à germination lente sur ces sols fins, indique que les vagues sont liées au type de sol.

Les taux de germination à la première vague sont plus élevés sur S2 que sur S1 et plus sur ce dernier que les autres sols. Les germinations se produisent donc plus massivement et plus tôt au début de la saison sur sable que sur limon et argile. Des taux élevés sont liés à un nombre réduit des flux sur S2 et inversement sur les autres substrats.

L'espèce *Diheteropogon hagerupii* demande une durée d'humidité de la surface plus longue sur argile que sur sable pour atteindre 50% de germination. Les différences entre les temps pour la même espèce sur deux substrats paraissent à priori anormales étant donné que les durées d'humidité ont été calculées de façon à éliminer justement l'effet du substrat (des quantités d'eau différentes sont nécessaires pour mouiller les substrats à cause des différences de texture etc.;

voir tableau I.3.2). Ces faits qui peuvent être liés à la morphologie des semences (dimensions), à la structure de la surface des sols (compacité), à l'épaisseur du sol considéré pour la détermination de la durée de l'humidité, etc. et qui reflètent les conditions du terrain seront discutés ultérieurement (voir discussion). Mais il est signalé déjà que l'ensemble des interactions graines-environnement fait que la germination sur le terrain se déroule plus lentement et de façon plus irrégulière que la germination sous des conditions optimales. Dans une chambre climatique à Wageningen on a pu atteindre 50% de germination bien plus vite: en moins d'une journée *Blepharis linariifolia* et *Cenchrus biflorus* en un jour pour *Schoenefeldia gracilis*, en deux jours et demi pour *Borreria radiata* et en trois jours pour *Zornia glochidiata*, *Loudetia togoensis* et *Borreria chaetocephala* (Andela, 1980)

1.3.4 Effet de la pluviosité

La combinaison des pluies artificielles et des pluies naturelles a permis de créer des situations permettant d'analyser l'effet de la pluviosité. Cet effet apparaît déjà dans les paragraphes précédents car il interfère avec celui de l'espèce. C'est la pluviosité du début de la saison qui est importante pour la germination, aussi a-t-on, en plus des situations sous pluies naturelles créé d'autres avec des premières pluies artificielles de hauteur différente appliquées au début de la saison des pluies à la même date, des pluies artificielles répétées et des pluies naturelles retardées. Des essais supplémentaires ont été effectués au laboratoire, sous la forme de semis en pots soumis à des arrosages avec des quantités d'eau différentes (pour simuler des pluies de différentes hauteurs).

Une première pluie variable. Des séries de pluies de hauteur différente ont été appliquées sur deux substrats, S1 et D1. Les résultats seront présentés successivement.

Le 6 Juin 1980, il a été appliqué les hauteurs de pluie suivantes sur S1: 10 mm, 20 mm et 40 mm. Le même jour une pluie naturelle de 14 mm est tombée (en fin de journée). Les placettes qui ont reçu seulement la pluie naturelle sont désignées par BN, elles servent de témoin, les autres, A10, A20 et A40 suivant la hauteur de la pluie artificielle. Les résultats de la germination dans les quatre traitements sont présentés en figure II.1.11, qui montre les variations du taux par espèce en fonction de la chute des pluies. On voit que toutes les espèces dominantes ont germé dans tous les traitements dès la première pluie, mais les taux varient suivant la hauteur de cette pluie, de sorte que l'évolution de la germination, c'est-à-dire les taux successifs atteints avec les pluies ultérieures, est diffé-

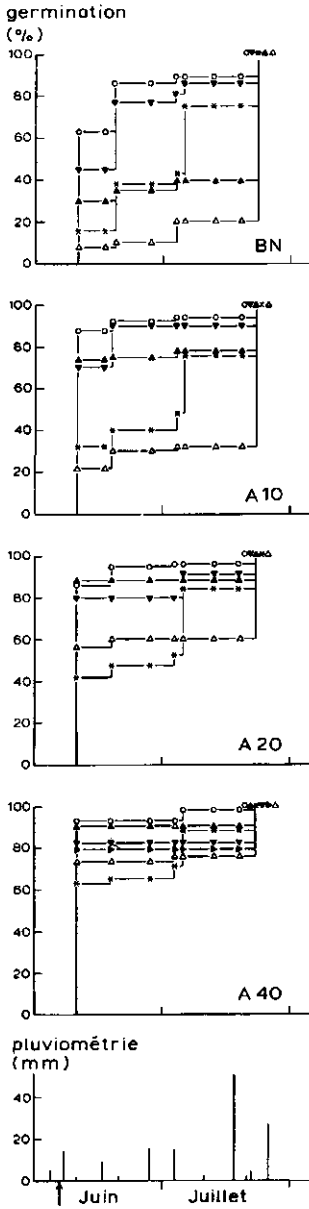


Fig. II.1.11. Courbes de germination et pluviométrie. Station sable S1, 1980. La date des pluies artificielles de 0 mm (BN), 10 mm (A10), 20 mm (A20) et 40 mm (A40) a été indiquée par une flèche.

Zornia glochidiata (*); Borreria radiata (▲); Diheteropogon hagerupii (o);
Cenchrus biflorus (▼); Elionurus elegans (Δ); Borreria stachydea (►).

Nombre des germinations cumulés au m²(correspondant à 100%)

	BN	A10	A20	A40
Zornia glochidiata	1880	2359	2028	4572
Borreria radiata	84	202	316	250
Borreria stachydea	13	18	93	46
Elionurus elegans	79	118	282	418
Diheteropogon hagerupii	73	88	280	178
Cenchrus biflorus	22	23	21	18

rente suivant les placettes: les germinations ultérieures sont proportionnellement d'autant plus élevées et la dispersion des taux des espèces d'autant plus large que la première pluie a été faible (les surfaces occupées par les courbes dans chaque cas donnent une idée de cette dispersion). Pour préciser davantage ce qui vient d'être dit on présente ci-après les taux de germination et les nombres des vagues de germination suivant la pluviométrie.

Les taux de germination à la première vague et la hauteur de la pluie responsable de cette vague sont présentés au tableau II.1.5.

Les résultats du tableau indiquent:

- que les taux de germination sont différents suivant les espèces pour la même hauteur de pluie, ce qui traduit la différence des vitesses de germination;
- que les taux de germination augmentent pour la même espèce avec l'accroissement de la hauteur de la pluie. Il existe cependant des différences entre espèces à ce point de vue: *Elionurus* qui a des taux bas par rapport à *Zornia* pour les hauteurs inférieures, 14 et 24 mm, a par contre des taux plus élevés pour les hauteurs supérieures, 34 et 54 mm. Ceci est lié à l'hétérogénéité des semences des espèces (voir discussion);
- que les écarts entre les taux de germination des différentes espèces, grands pour les pluies basses se réduisent pour les pluies élevées;
- que le nombre des plantules au premier flux de la saison a varié dans de larges proportions suivant l'augmentation de la pluie.

Après cette première vague de germination, d'autres se sont produites. On a recherché également le nombre des vagues en liaison avec la hauteur de la première pluie, les pluies ultérieures étant les mêmes pour toutes les placettes. Les résultats sont groupés dans le tableau II.1.6.

	BN	A10	A20	A40
hauteur de la pluie (mm)	14	24	34	54
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	63	88	87	92
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	-	-	-	92
<i>Cenchrus biflorus</i>	45	73	80	83
<i>Borreria radiata</i>	30	73	89	91
<i>Borreria stachydea</i>	7	44	88	80
<i>Zornia glochidiata</i>	16	32	42	63
<i>Elionurus elegans</i>	8	22	57	74
nombre des plantules par m ²	430	1093	1770	3760

Tableau II.1.5. Taux de germination et nombre des plantules à la première vague sur les placettes BN, A10, A20 et A40 (station sable S1, 1980).

	BN	A10	A20	A40
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	3	3	3	2
<i>Cenchrus biflorus</i>	3	2	1	1
<i>Borreria radiata</i>	3	3	2	2
<i>Borreria stachydea</i>	1	3	2	2
<i>Zornia glochidiata</i>	5	5	5	5
<i>Elionurus elegans</i>	3	3	3	3
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	-	-	-	1

Tableau II.1.6. Nombre des vagues de germination des espèces durant la période de germination, sur les placettes BN, A10, A20 et A40 (station sable S1, 1980).

Il y a une légère tendance à une réduction du nombre des vagues sur les placettes qui ont reçu les pluies plus élevées (A20 et A40). La tendance n'est pas très prononcée à cause des caractères des espèces présentes:

- ce sont notamment des espèces à germination rapide comme *Cenchrus biflorus* pour lesquelles de petites pluies successives produisent plusieurs vagues; une grosse pluie au début de la saison réduit le nombre.
- des espèces à germination lente comme *Borreria stachydea* ne germe pas pour les faibles pluies et peuvent présenter de ce fait un petit nombre de flux au démarrage de la saison des pluies sous de petites pluies successives, la germination se produisant tard avec les grosses pluies; le nombre des vagues sera élevé pour des pluies moyennes successives;
- des espèces à semences hétérogènes comme *Zornia glochidiata* présentent un nombre élevé de vagues pour tous les types de démarrage de la saison des pluies. Il faut cependant noter pour ces espèces aussi bien que pour les autres, que si le nombre des flux reste relativement constant, les taux de germination atteints avec les vagues successives sont bien différents et liés à la hauteur de la pluie (voir ci-après).

Les courbes de la figure II.1.12 résument les effets simultanés de l'espèce et de la pluviosité dans la germination à la station S1. Les taux sont élevés pour tous les cas de pluie testés pour les espèces *Diheteropogon hagerupii* et *Cenchrus biflorus*; ils sont fortement échelonnés pour *Borreria radiata*, *Zornia glochidiata* et *Elionurus elegans*.

Le même essai a été exécuté sur D1.

Des pluies artificielles de hauteur différente ont été appliquées en 1980 en supplément aux pluies naturelles, 10 mm, 20 mm et 40 mm. Une présentation d'ensemble des résultats obtenus dans les trois traitements est faite sous la forme des

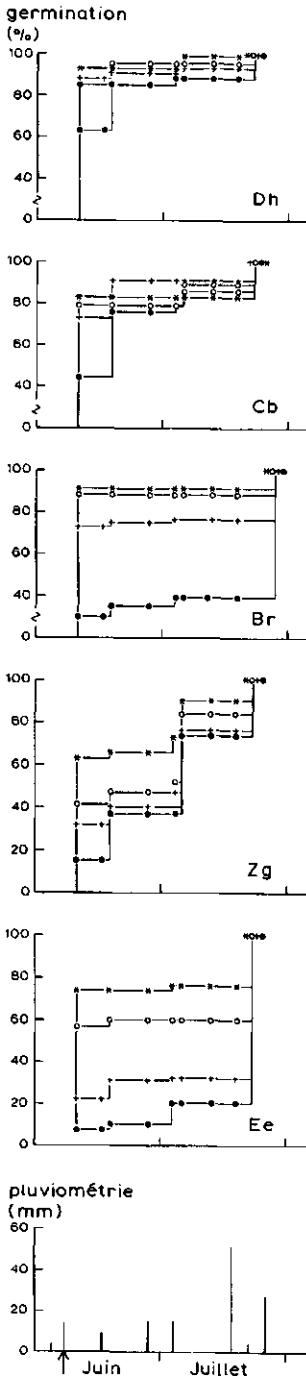


Fig. II.1.12. Courbes de germination des espèces dominantes suivant la pluviométrie. Station sable S1, 1980. La date des pluies artificielles de 0 mm (●), 10 mm (+), 20 mm (○) et 40 mm (*) a été indiquée par une flèche. *Diheteropogon hagerupii* (Dh), *Cenchrus biflorus* (Cb), *Borreria radiata* (Br); *Zornia glochidiata* (Zg); *Elionurus elegans* (Ee). NB. Les nombres des germinations cumulés sont indiqués en figure II.1.11.

courbes de germination des espèces sur les placettes A10, A20 et A40 respectivement: figure II.1.13. Sur A10 on voit que *Loudetia* et *Diheteropogon* (espèces à germination rapide) ont germé alors que les *Borreria* (espèce à germination lente) n'ont pas germé pour la première pluie. Il y a eu plusieurs flux par la suite, mais *Diheteropogon* a fini de germer avant les autres espèces. Sur A20 toutes les espèces commencent à germer avec la même première pluie, les taux sont forts différents cependant. Les résultats sur A40 ne diffèrent de ceux de A20 que par les taux de germination.

Ces conclusions générales sont précisées ci-après par la détermination des vagues de germination selon le traitement et les taux atteints à la première vague.

Le tableau II.1.7 présente les nombres des vagues observées sur les différentes placettes. Ces nombres varient peu avec les variations de la première pluie, 3 à 4, pour les différentes espèces. La combinaison pluies, substrat et vitesse de germination a été différente de celle sur S1.

Cependant, si le nombre des flux reste plus ou moins le même, la hauteur de la pluie influence beaucoup les taux.

Le tableau II.1.8 montre les taux de germination à la première vague en fonction de la hauteur de la pluie. Les taux varient sous le même traitement avec la vitesse de germination de l'espèce et s'accroissent avec la hauteur de la pluie.

La figure II.1.14 a été établie pour montrer l'effet des différentes pluviométries sur la germination de la même espèce. Elle visualise en résumant ce qui vient d'être dit sur le rôle de la pluviométrie.

Deux espèces ont été présentes dans les essais sur sable S1 et argile D1. Elles permettent de souligner en le précisant le rôle du substrat:

- le nombre des vagues de *Diheteropogon hagerupii* et de *Borreria stachydea* est plus élevé sur argile D1 que sable S1;
- pour atteindre un taux de germination comparable il faut une pluie plus élevée sur D1 que sur S1.

On comprend cette différence lorsque l'on sait qu'il faut deux fois plus d'eau pour humidifier du sol sec de D1 jusqu'au point de flétrissement que du sol sec de S1 (Penning de Vries et Djitèye, 1982). On pourrait s'attendre à une disparition de la différence de comportement entre les deux espèces sur les deux substrats dès que le sol est bien mouillé. Ceci ne semble pas être le cas comme le montre la figure II.1.15 où les taux de germination des deux espèces sont présentés en rapport avec la hauteur de la pluie. La germination reste plus lente sur D1 que sur S1, même si le sol est mouillé. L'influence est plus prononcée pour *Borreria stachydea*. Une explication possible serait le contact sol-graine qui serait meilleur pour *Diheteropogon* par la dimension des semences et leur forme, que pour *Borreria stachydea*. Pour cette dernière espèce il sera meilleur sur S1 que sur D1 car les

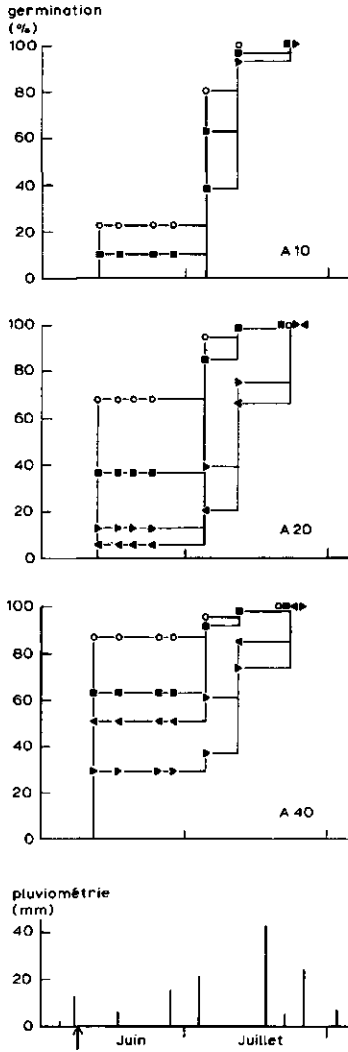


Fig. II.1.13. Courbes de germination et pluviométrie. Station argile DL, 1980. La date des pluies artificielles de 10 mm (A10), 20 mm (A20) et 40 mm (A40) a été indiquée par une flèche.

Loudetia togoensis (■); *Diheteropogon hagerupii* (○); *Borreria stachydea* (▶); *Borreria chaetocephala* (◄).

Nombre des germinations cumulés au m² (correspondant à 100%)

	A10	A20	A40
<i>Loudetia togoensis</i>	884	724	571
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	706	1164	1427
<i>Borreria stachydea</i>	61	53	24
<i>Borreria chaetocephala</i>	10	15	170

	A10	A20	A40
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	3	4	4
<i>Loudetia togoensis</i>	4	4	4
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	2	4
<i>Borreria stachydea</i>	3	4	3

Tableau II.1.7. Nombre des vagues de germination observées suivant la hauteur de la pluie artificielle sur les placettes A10, A20 et A40, argile D1, 1980).

	A10	A20	A40
hauteur de la pluie (mm)	22	32	52
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	23	68	87
<i>Loudetia togoensis</i>	10	37	63
<i>Borreria chaetocephala</i>	0	-	51
<i>Borreria stachydea</i>	0	13	29
nombre des plantules par m ²	265	1102	1724

Tableau II.1.8. Taux de germination à la première vague suivant les différentes hauteurs de la pluie à la base de cette vague, argile D1.

Remarque: Il n'y avait pas de pluviomètre à la station même; la hauteur de la première pluie naturelle, 12 mm, a été obtenue en faisant la moyenne des mesures de trois pluviomètres plus ou moins éloignés. Les observations suggèrent que la quantité de pluie tombée est nettement plus basse.

chances sont plus grandes pour que les graines soient partiellement enterrées sur S1 tandis qu'elles se trouvent pour une grande partie sur la surface du sol à D1.

Série de premières pluies variables. Un aspect important de la pluviosité n'a pas pu être étudié à partir des expériences de terrain. Il s'agit de la comparaison de l'effet de petites pluies cumulées avec celui d'une ou de quelques grosses pluies. Une expérience a été réalisée en pots pour cela, à Bamako, en Octobre et Novembre. Le substrat utilisé est du sable. Les pots sont placés dans le laboratoire la nuit (27 à 29 °C) et dehors au soleil dans la journée.

Une graminée à germination rapide *Schoenefeldia gracilis*, et une graminée à germination lente, *Eragrostis tremula* ont été utilisées avec une dicotylédone, *Borreria radiata*, dont la vitesse de germination est relativement lente, mais moins lente que celle de *Eragrostis tremula*. Des monocultures ont été étudiées, 300 graines par espèce.

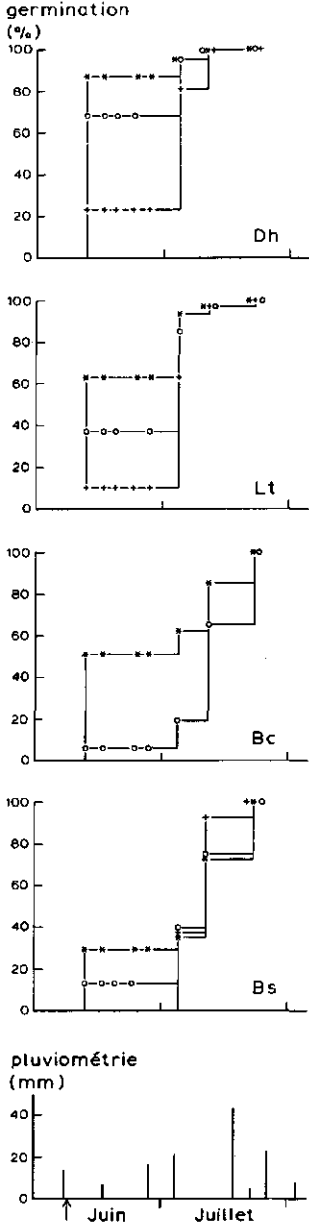


Fig. II.1.14. Courbes de germination des espèces dominantes suivant la pluviométrie, station argile D1, 1980. La date des pluies artificielles de 10 mm (+), 20 mm (o) et 40 mm (*) a été indiquée par une flèche.
A10 (+); A20 (o); A40 (*).
Diheteropogon hagerupii (Dh), Loudetia togoensis (Lt), Borreria chaetocephala (Bc), Borreria stachydea (Bs).
NB. Les nombres des germinations cumulés sont indiqués en figure II.1.13.

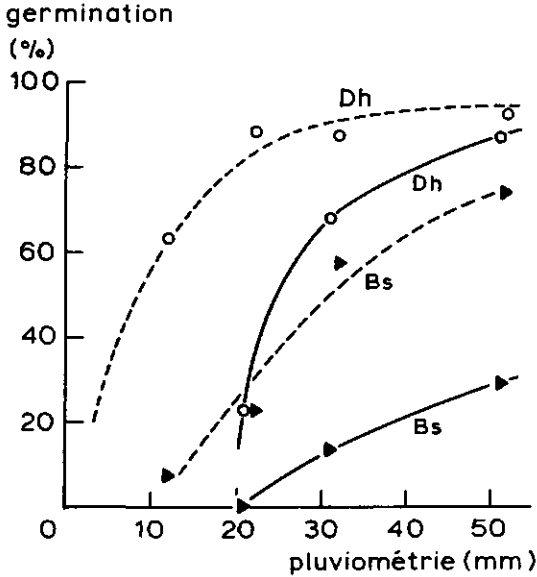


Fig. II.1.15. Le taux de germination en rapport avec la hauteur de la première pluie pour *Dheteropogon hagerupii* (Dh) et *Borreria stachydea* (Bs) sur S1 (----) et D1 (—).

Trois types de pluviosités ont été testés:

- série de 3 pluies de 10 mm, suivies de deux pluies de 30 mm;
- série de 4 pluies de 20 mm, suivies d'une pluie de 30 mm;
- série de 2 pluies de 30 mm, suivies de deux pluies de 20 et 30 mm.

Le dénombrement des plantules est fait après chaque pluie, lorsque toutes les germinations liées à cette pluie (arrosage) se sont produites. La pluie suivante n'est appliquée qu'après dessèchement du sol; la mort de toutes les plantules sert à indiquer ce dessèchement. C'est dire que le rythme de l'arrosage est différent suivant le type de pluviométrie.

La figure II.1.16 présente les résultats obtenus par série de pluies. La figure montre qu'au démarrage de la germination, de petites pluies cumulées n'ont pas le même effet qu'une grosse pluie de même hauteur; la grosse pluie étant plus efficace que la somme des petites pluies. Ceci devient clair en comparant les nombres de germination après 2 pluies de 10 mm et une de 20 mm, ou les nombres après 3 pluies de 10 mm et une de 30 mm. Dans le premier cas les levées de *Schoenefeldia gracilis* atteignent respectivement 2 et 30 plantules alors que dans le deuxième cas ils sont de 7 et 97. Trois pluies de 10 mm ne suffisent pas pour faire germer les espèces à germination lente *Eragrostis tremula* et *Borreria radiata*. Après une pluie de 20 mm on compte respectivement 7 et 0 plantules pour ces espèces et après 30 mm, 16 et 7 plantules.

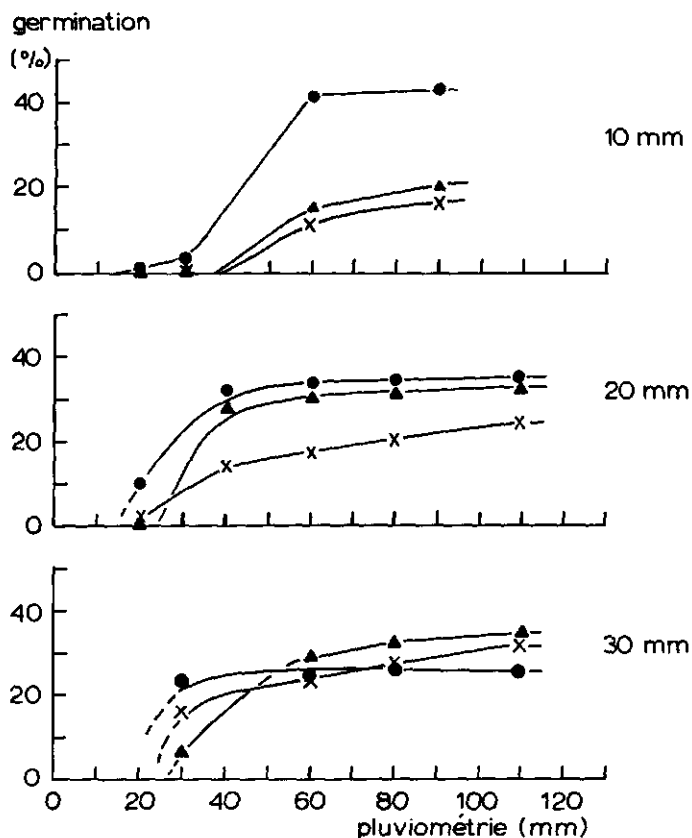


Fig. II.1.16. Variations du taux de germination en fonction de la pluviométrie des séries de 10 mm, 20 mm et 30 mm, pour trois espèces: *Schoenefeldia gracilis* (●), *Borreria radiata* (▲), *Eragrostis tremula* (x).

Les derniers résultats suggèrent qu'*Eragrostis* germe plus rapidement que *Borreria radiata*. Ceci n'est vrai que pour une fraction très restreinte des graines, car le taux de germination de *Borreria* augmente plus vite en fonction de la quantité totale de pluie que celui d'*Eragrostis*. L'espèce *Borreria radiata* atteint aussi le niveau maximal plus tôt qu'*Eragrostis*. Cependant dans les trois cas, c'est l'espèce à germination rapide *Schoenefeldia gracilis* qui atteint le niveau maximal la première.

Une différence nette entre *Schoenefeldia* et les deux autres espèces porte sur le nombre final des germinations en fonction de la pluie cumulée. Ce nombre augmente de la série 10 mm à celle de 20 mm puis à celle de 30 mm pour les espèces à germination lente, alors qu'il diminue pour *Schoenefeldia gracilis*.

Bien que le nombre d'espèces soit limité, les résultats conduisent à la conclusion que pour les espèces à germination rapide comme les espèces à germination lente, une grosse pluie isolée est plus efficace pour la germination (produit plus de plantules) que la somme de petites pluies. Pour l'espèce à germination lente, le nombre final des germinations est plus élevé sous les grosses pluies que les petites.

Pluies artificielles répétées. L'expérience a été faite aux stations S1 et D1. Les premières pluies artificielles ont été données la première décade de Juin. Les résultats des germinations figurent au tableau II.1.9 où les espèces ont été rangées dans l'ordre du tableau II.1.2 (de haut en bas des espèces à germination de plus en plus lente). Les germinations se sont produites massivement dès les premières grosses pluies: certaines espèces ont germé déjà à 100%, d'autres présenteront cependant des germinations ultérieurement. Ce dernier cas est celui d'espèces soit à germination lente soit à germination rapide. Il s'agit notamment de *Zornia glochidiata* à S1 et de *Loudetia togoensis* à D1 qui atteignent respectivement 88 et 79% des germinations totales une semaine après les premières grosses pluies alors que les taux des autres espèces sont déjà de 100% ou supérieurs à 90%.

Cette expérience permet de conclure que de fortes pluies entraînant une durée

	station S1		station D1	
	%	n	%	n
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	100	17	-	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	100	52	-	-
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	100	176	99	716
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	-	98	229
<i>Borreria radiata</i>	98	354	-	-
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	79	167
<i>Elionurus elegans</i>	100	95	100	466
<i>Zornia glochidiata</i>	88	1627	-	-
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	100	30
<i>Borreria stachydea</i>	95	69	91	35
espèces diverses	93	83	85	26
total/m ²	91	2487	96	1669

Tableau II.1.9. Taux et nombres de germination des espèces dominantes sur les placettes AA, stations S1 et D1, 1979.

% : pourcentages une semaine après les première pluies.

n : nombres définitifs des germinations (par m²).

prolongée d'humidité de la surface du sol entraînent de fortes levées, mais toutes les semences ne sont pas épuisées. La cause peut être diverse: caractère même des semences (dureté chez *Zornia*), semences non enfouies (*Zornia* à S1), microhétérogénéité de la surface du sol, notamment le microrelief provoquant un fort ruissellement (*Loudezia* à D1) (voir Discussion).

"*Pluies retardées*". L'expérience des "pluies retardées" (placettes T) cherche à établir l'effet d'une saison des pluies qui commence tard. En exposant le sol et les semences à partir du premier Août à des pluies naturelles on a créé une situation plus ou moins comparable à celle des placettes à pluies artificielles répétées (AA, paragraphe ci-dessus): la germination a lieu dans un substrat qui reste humide. On ne doit pas s'attendre à des vagues successives. Les plantules peuvent commencer à croître dès leur apparition. En pratique les conditions sont plus avantageuses pour T que pour AA, car la germination a lieu en plein hivernage: en Juin l'évaporation qui a pu faire sécher la surface du sol entre les pluies artificielles par semaines sur AA, est bien moins élevée pour T, et la pluviosité naturelle est plus élevée en Août. Cette situation avantageuse se traduit par une germination plus vite complète sur placettes T.

On compare ci-après les nombres des germinations sur placettes T et les nombres sur les BF qui ont reçu la pluie naturelle.

Le tableau II.1.10 présente les nombres des germinations sur les placettes T exprimés en pourcentages des nombres de germination cumulés sur les placettes BF, et les nombres des plantules vivantes sur BF au moment où les germinations se produisent sur les bandes T. On voit que sur cinq répétitions, les nombres sur les placettes BF sont, dans trois cas, plus élevés que ceux sur bandes T et inférieurs dans deux cas. Les germinations qui se produisent en début Août dans la situation d'une saison des pluies tardive peuvent être aussi élevées que celles qui se produisent en Juin et Juillet. Il n'apparaît pas de différences nettes entre les deux types de parcelles. Le nombre faible des répétitions ne permet d'avoir cependant qu'une indication et non une vraie démonstration.

Les nombres des plantules installées sur placette T ont été toujours plus élevés que ceux sur BF, ce qui est le résultat de la mortalité importante sur les placettes BF en Juin et Juillet au moment où les pluies sont irrégulières. Cependant, au chapitre II.3, on montrera qu'une saison des pluies tardive produit peu de biomasse malgré le nombre élevé des germinations en raison de la réduction de la durée de la croissance.

	sable S1				limon L1				argile D1	
	1978		1979		1978		1979		1978	
	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n
BF - en %	100		100		100		100		100	
- plantules vivantes		1123		321		2502		972		1385
T - en % de BF	66		129		170		83		86	
- nombre/m ²		2371		723		4738		1003		1128
pluie déjà tombée (mm)	184,3		244,7		176,4		266,4		175,3	

Tableau II.1.10. Germinations totales et plantules installées sur les placettes BF et T, aux stations S1, L1 et D1; 1978 et 1979.

%; germinations totales (%).

n: nombre des plantules installées (par m²).

1.3.5 Influence d'un tapis herbacé préexistant sur la germination

Une idée mainte fois développée est que les plantes déjà présentes empêchent ou limitent les germinations ultérieures. Ceci est-il réel et si oui quelle est son importance dans notre zone d'étude? Cette question a été étudiée de deux façons:

- dénombrement des plantules sur des placettes sur lesquelles on élimine les germinations au fur et à mesure qu'elles se produisent;
- liaison densité des plantules et nombre des nouvelles germinations.

Élimination des plantules. Le nombre total des plantules dénombrées sur les placettes qui sont soumises à l'élimination des germinations est comparé au nombre moyen des germinations sur les autres placettes, (BF, A, AA) la même année, dans la même station. Les résultats sont présentés au tableau II.1.11. Il ressort des chiffres que dans les six cas étudiés, le nombre des plantules sur les placettes traitées est nettement plus élevé que sur les autres. Sans être une vraie démonstration en raison du nombre réduit des répétitions, les résultats suggèrent que l'élimination des premières plantules crée une condition favorable à la germination des graines vivantes encore présentes dans le sol. Cette condition pourrait être la suppression d'un effet inhibiteur des premières plantules, sans préjuger du mécanisme d'action. Si cet effet existe réellement on doit assister à une réduction des germinations lorsque le jeune tapis herbacé n'a pas été éliminé et de plus en plus dense. C'est ce qu'on vérifie ci-après.

	SI		L1		D1	
	1978	1979	1978	1979	1978	1979
nombre des plantules éliminées/m ²	4900	3829	6896	3470	3237	1684
moyenne du nombre des plantules sur les autres placettes:						
- chiffre, m ²	3799	1950	5656	1418	1704	1423
- en % du nombre des plantules éliminées	77	50	82	40	52	84

Tableau II.1.11. Nombre des plantules sur les placettes soumises à l'élimination progressive de ces plantules et nombre moyen des plantules sur les autres placettes; stations SI, L1 et D1; 1978 et 1979.

Germination dans le tapis herbacé. L'étude a été faite en deux étapes: observations de terrain et expérience en laboratoire. Au cours des observations au terrain on distingue deux périodes, la période A de la saison au cours de laquelle le tapis herbacé est de faible hauteur, et la période B, celle de la croissance continue avec un tapis haut. L'observation courante au terrain est qu'il se produit des germinations sur sol nu, mais aussi sur sol déjà couvert de plantules. Quelle relation existe-t-il entre densité des plantules présentes et nombre des nouvelles germinations? Pour répondre à cette question on utilise les dénombrements des plantules et des nouvelles germinations sur les placettes de toutes les stations durant toutes les années, pendant la période A. Ces dénombrements ont permis de dresser la figure II.1.17 qui présente les variations de la densité des nouvelles germinations (deuxième vague), en fonction des premières (première vague). Elle montre que lorsque le nombre des plantules des premières germinations est élevé, les deuxièmes sont toujours plus basses, par contre lorsque les premières sont faibles, les deuxièmes sont faibles ou élevées. Un tel résultat peut être lié à une influence défavorable des plantules de la première vague seulement lorsque ces plantules sont en nombre élevé. On peut aussi tirer argument des variations du stock des semences: beaucoup de germinations au début indique une réduction du stock des semences qui a pour conséquence un nombre faible en deuxième vague et inversement.

Les levées observées dans le tapis herbacé déjà grand pourraient apporter des précisions complémentaires. Elles sont présentées au tableau II.1.12. Durant la période de la "croissance continue" il y a eu environ 20 germinations au m² (mi-Août à fin Septembre).

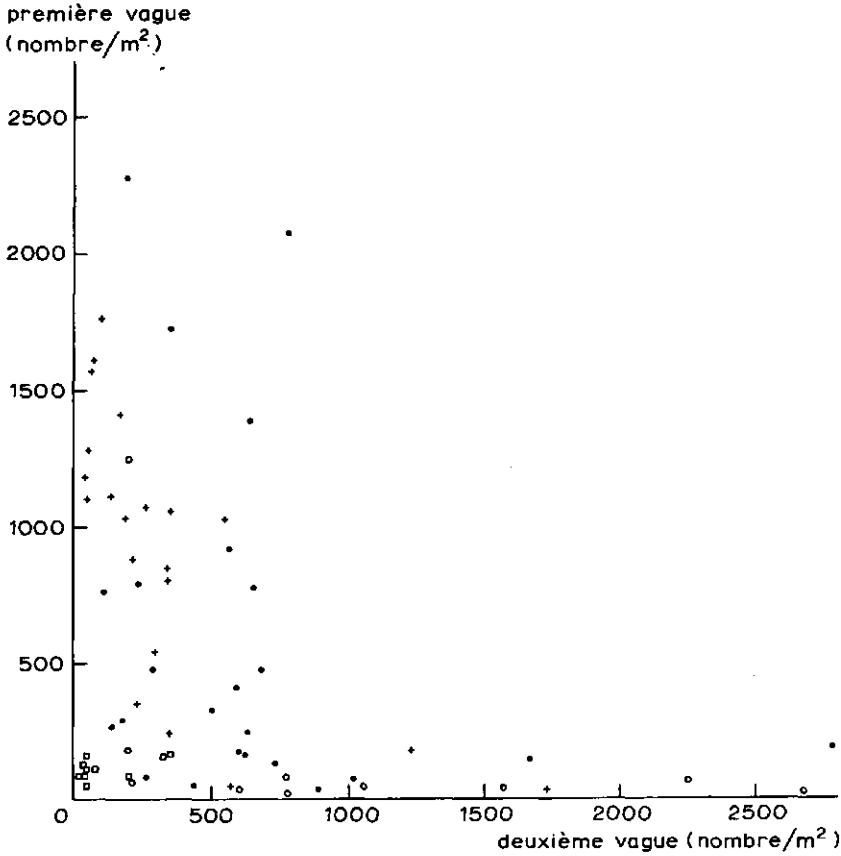


Fig. II.1.17. Relation entre nombre des plantules présentes (première vague) et nombre des nouvelles germinations (deuxième vague).
Station S2 (■), station S1 (●), station L1 (○) et station D1 (+), (toutes les années).

	S2	S1	L1	D1
<i>Borreria stachydea</i>	-	-	5	1
<i>Borreria radiata</i>	0,5	0,5	12	-
<i>Commelina forskalei</i>	0,5	0,5	0,5	-
<i>Elionurus elegans</i>	-	0,5	0,5	2
<i>Eragrostis spp.</i>	-	0,5	-	2
<i>Aristida adscensionis</i>	-	1	-	-
<i>Zornia glochidiata</i>	-	48	0,5	0,5
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	-	0,5	-	4
<i>Polycarpea spp.</i>	-	1	-	-
Cyperacées (annuelles)	-	2	2	0,5
total/m ²	1	54,5	20,5	10

Tableau II.1.12. Nombres des germinations observées dans le tapis herbacé déjà développé durant la deuxième moitié de la saison des pluies (mi-Août à fin Septembre) sur les BF des stations, 1977.

Ce nombre est faible lorsqu'on le compare à ceux du tableau II.1.11. Parmi les espèces du tableau, celles qui ont eu le plus de germinations sont *Borreria radiata* et *Zornia glochidiata*. Hors il a été démontré plus haut que se sont là des espèces à germination lente. Donc les germinations dans un tapis haut peuvent aussi être liées à la vitesse de germination des espèces, indépendamment de tout autre effet inhibiteur.

Comme on le constate, les études au terrain ne conduisent pas à l'identification précise du rôle des plantes déjà présentes, dans le déroulement des germinations ultérieures. Une expérience a donc été réalisée en laboratoire dans des conditions contrôlées.

Expérience au laboratoire. Elle a consisté à faire germer un même nombre de graines de six espèces dans deux séries de pots. Dans l'une des séries les plantules sont éliminées chaque jour après dénombrement en coupant au ras du sol, dans l'autre série les plantules sont également dénombrées, mais elles sont maintenues en place. Les résultats sont groupés au tableau II.1.13. Ils montrent que le nombre des germinations dans les pots où les plantules sont éliminées chaque jour est supérieur dans 4 cas, inférieur dans un cas et égal dans un cas au nombre obtenu dans les pots où les plantules sont maintenues. Ils suggèrent qu'il y a plus de germinations lorsqu'on élimine régulièrement les premières plantules dont l'influence défavorable serait ainsi supprimée.

On aboutit ainsi, avec les expériences de terrain comme celles de laboratoire, à la conclusion que les plantes déjà présentes semblent exercer une influence défavorable sur les germinations ultérieures; mais d'autres arguments peuvent être soulevés (voir discussion).

	plantules non éliminées	plantules éliminées chaque jour
<i>Chloris prierii</i>	14	24
<i>Cenchrus biflorus</i>	113	152
<i>Zornia glochidiata</i>	161	251
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	107	103
<i>Aristida mutabilis</i>	20	20
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	89	109

Tableau II.1.13. Nombre des germinations obtenues en chambre climatique, après 21 jours, pour six espèces, dans deux conditions expérimentales: plantules éliminées chaque jour et plantules maintenues en place dans les pots.

1.3.6 Aspects de la germination de quelques espèces

On analyse ici divers mécanismes qui expliquent la vitesse de germination des espèces et leur mode de germination. Dans les paragraphes précédents on a vu que des espèces à germination rapide germent aussi en vagues, tel *Cenchrus biflorus*. La germination lente de certaines espèces est liée soit à la dureté des semences, soit à l'hétérogénéité des graines (légumineuses). Les enveloppes autour du grain chez les graminées pourraient aussi affecter la vitesse de la germination. Ces différents cas ont été étudiés sur les espèces ci-dessous indiquées:

- germination rapide avec vagues: *Tribulus terrestris* et *Cenchrus biflorus*;
- dureté de la graine: *Borreria stachydea*;
- hétérogénéité des semences des légumineuses: *Cassia mimosoides*;
- effet des enveloppes: *Schoenefeldia gracilis*.

Enfin on a recherché aussi les conditions qui permettent la germination de *Blepharis linariifolia* sur les surfaces compactes limoneuses.

Tribulus terrestris. *Tribulus terrestris* est présent au Ranch en zone surexploitée, mais non sur les parcelles d'étude. Son importance au Sahel a rendu utile l'observation de sa germination.

Les fruits de *Tribulus* se subdivisent en plusieurs méricarpes contenant chacun, en moyenne 4 graines. Monod (1974) a étudié la germination de cette espèce au laboratoire et a montré qu'il n'y avait germination que d'une graine à la fois par méricarpe, et tirait la conclusion que ce comportement est un avantage certain pour la vie dans des régions à pluviosité fortement irrégulière. Nous avons cherché à vérifier si les résultats obtenus au laboratoire sont les mêmes que ceux de la germination sur le terrain.

Quarante huit heures après une pluie de 15 mm sur sable du type S1, 120 méricarpes qui présentent des graines en voie de germination ont été récoltés et examinés à la loupe binoculaire. La germination est en principe épigée, les fruits sont portés hors du sol par la plantule. Il est aisé alors de recueillir ces fruits. Les méricarpes ont été triés en fonction du nombre de graines ayant germé. Les nombres obtenus pour chaque catégorie ont été exprimés en pourcentage du nombre total des méricarpes récoltés. Les résultats sont groupés dans le tableau II.1.14.

On constate que le nombre de méricarpes ayant eu une seule germination est le plus élevé, alors que le pourcentage pour quatre germinations simultanées est faible. Au cours de l'année d'observation, deux flux importants ont été observés sur le même terrain: les germinations sur lesquelles ont porté l'observation ont partiellement séché; une seconde vague s'est produite deux semaines après, à la suite d'une pluie de 42,9 mm. Au cours de cette étude il n'a pas été recherché le cas de méricarpes n'ayant eu aucune germination, ce qui est une possibilité. Il

nombre de germinations par méricarpe	%
1	55
2	33
3	10
4	1

Tableau II.1.14. Pourcentages des méricarpes de *Tribulus terrestris* ayant un nombre donné de germinations après une pluie de 15 mm sur limon sableux (S1) (première pluie de la saison).

apparaît donc clairement que *Tribulus terrestris*, une espèce à germination rapide, germe en vagues. Le calcul statistique a montré qu'environ 30% des graines germent après une pluie de 15 mm dans les conditions de l'étude.

Cenchrus biflorus. *Cenchrus biflorus* a une germination rapide, mais qui comme déjà montré plus haut, germe en vagues. A côté d'autres causes qui seront discutées ultérieurement, l'hypothèse a été formulée (Penning de Vries et Djitèye, 1982) que la compacité du sol et la morphologie des semences (longues soies rigides du fruit) en diminuant les chances d'enfouissement de la diaspore sont responsables des flux. A chaque pluie, seules les semences se trouvant dans les endroits favorables germent. Une expérience de vérification de cette hypothèse a été faite.

Dans des boîtes de Pétri contenant une couche épaisse de papier filtre ont été placés soit 25 fruits (avec les barbes), soit 25 grains (sans les barbes). Quatre répétitions pour chaque cas, soit 100 fruits ou grains. Les boîtes sont régulièrement arrosées. Elles sont recouvertes par une autre boîte pour maintenir l'humidité; une butée empêche le contact direct entre les deux boîtes et favorise l'aération. Les résultats figurent au tableau II.1.15.

La différence est considérable entre les deux conditions. Le taux de germination des semences avec barbes est très faible.

	nombre des semences	taux de germination (%)
semences avec barbes	25 x 4 = 100	2
semences sans barbes	25 x 4 = 100	65

Tableau II.1.15. Taux de germination de *Cenchrus biflorus* en boîte de Pétri, semences sans et avec barbes.

Blepharis linariifolia. *Blepharis linariifolia* colonise abondamment les sols limoneux qui ont la particularité d'être compacts en surface. Cette colonisation pourrait être liée aux mécanismes de germination et d'installation de l'espèce. Au moment de la germination, les poils muqueux qui couvrent la graine pourraient non seulement la fixer solidement au sol, mais aussi favoriser le prélèvement de l'eau. Les liens graine - sol constituent le point d'appui nécessaire à la pénétration de la radicule dans le sol, étant donné que la graine germe complètement hors du sol.

Une expérience de vérification a été faite. Elle a consisté à mettre en germination dans des pots remplis avec du limon du Ranch, 200 graines de *Blepharis*. Pour recréer les conditions du terrain, la surface du sol a été aplanie, la densité (du sol) ajustée à 1,5 et les pots abandonnés pendant le temps nécessaire au dessèchement du sol. D'une part, 100 graines intactes ont été semées dans 5 pots (20 graines par pot), d'autre part, 100 graines débarrassées des poils muqueux (et des téguments qui les portent) ont été semées dans 5 autres pots. Les téguments portant les poils s'enlèvent aisément dès qu'ils sont mouillés, avant l'imbibition du reste de la graine. Le dénombrement des germinations et des plantules installées a donné les résultats du tableau II.1.16.

Dans les conditions de disponibilité continue de l'eau réalisées durant l'expérience les deux lots ont germé de la même manière, mêmes taux élevés. Par contre, 50% seulement des plantules provenant de graines sans poils se sont installées, alors que l'installation atteint 100% dans l'autre cas. Les radicules des graines sans poils s'allongent en surface. On peut donc conclure que l'ancrage de la graine au sol par les poils est un des mécanismes par lesquels cette espèce parvient à s'installer sur sol relativement compact où les autres espèces pourraient être éliminées ou réduite par manque de sites de germination appropriés.

	graines intactes	graines sans poils et téguments
taux de germination (%)	90	93
taux d'installation (%)	100	53

Tableau II.1.16. Taux de germination et d'installation de *Blepharis linariifolia*, sur limon, graines avec poils muqueux et sans poils.

Borreria stachydea. *Borreria stachydea* est une espèce à germination lente. Ce caractère est lié à la dureté des semences. Cette dureté qui est en fait différente de celle des graines de légumineuses qui, elles, sont imperméables, se traduit par une faible absorption d'eau. Nous avons cherché, si, comme chez les légumineuses,

la scarification améliore le taux de germination. L'expérience a consisté à réduire l'épaisseur de l'albumen qui recouvre l'extrémité de la radicule, ce qui entraîne souvent la mise à nu de cette extrémité. Les graines ainsi traitées sont mises à germer sur sable grossier en même temps que des graines non traitées (témoins). Les graines restent visibles en surface, l'arrosage régulier assure une humidité constante. Douze répétitions en raison de 25 graines par répétition, pour chaque traitement, soit 300 graines. Les résultats de germination, 10 jours après le premier arrosage, sont groupés dans le tableau II.1.17.

Les résultats montrent l'effet très marqué du traitement sur le taux de germination. Cette expérience consolide l'idée développée par plusieurs autres (voir discussion) que les organes autour de l'embryon (albumen dur, téguments, enveloppes) peuvent être des obstacles à un bon prélèvement de l'eau et de l'oxygène et réduisent ainsi le taux de germination (Granier et Cabanis, 1974; Côme, 1970)

	nombre total	nombre de germinations	taux de germination (%)
graines intactes	300	85	28
graines grattées au niveau de la radicule	300	244	81

Tableau II.1.17. Taux de germination de *Borreria stachydea*, avec et sans scarification des graines, en 10 jours de mise en germination.

Des légumineuses. La germination des graines de certaines légumineuses ont montré deux aspects opposés. Une partie germe vite alors que l'autre partie germe par contre de façon étalée. *Zornia glochidiata* offre un très bon exemple. Il est connu que la lenteur de la germination chez les légumineuses est liée à l'imperméabilité des téguments de la graine. La fraction à germination rapide n'est plus imperméable. La perte de l'imperméabilité pourrait être due à l'apparition dans les téguments de craquelures, durant la saison sèche (Penning de Vries et Djitéye, 1982). Nous avons cherché à vérifier l'existence d'une telle altération des téguments chez les espèces de la zone d'étude et son effet sur la germination.

De nombreuses graines des espèces suivantes ont été observées à la loupe binoculaire: *Zornia glochidiata*, *Cassia mimosoides* et *Alysicarpus ovalifolius*. Les craquelures ont été trouvées chez *Cassia* seul. Des craquelures apparaissent en fait déjà dans le fruit lors de la déshydratation des graines après la maturation.

Une expérience a été faite sur les graines de *Cassia* pour vérifier si des différences existent entre les graines à craquelures et les graines sans craquelures, au moment de l'imbibition. Elle a consisté à trier d'un même lot de graines de *Cassia*, 180 avec craquelures et 180 sans craquelures visibles. Ces graines ont été mises à imbiber dans des bains d'eau de quelques millimètres d'épaisseur. On compte le nombre des graines imbibées en fonction du temps. Les résultats sont consignés dans le tableau II.1.18.

temps (heures)	2	4	11	24	48
graines avec craquelures	142	143	153	154	154
graines sans craquelures	7	7	8	8	8

Tableau II.1.18. Nombre des graines imbibées en fonction du temps, suivant l'état des téguments; *Cassia mimosoides*.

La vitesse d'imbibition a été très différente entre les deux catégories de graines. Au bout de deux heures, le taux est d'environ 80% chez les graines à téguments altérés et seulement de 4% chez celles à téguments paraissant intactes. On comprend ainsi l'importance des craquelures dans la germination des graines des légumineuses, le prélèvement de l'eau étant la condition initiale indispensable à la germination.

Schoenefeldia gracilis. Diverses publications indiquent que les enveloppes autour des grains retardent la germination (germination plus lente). Pour vérifier l'existence de cet effet, l'expérience suivante a été faite sur *Schoenefeldia gracilis*. Des grains de *Schoenefeldia* dénudés (300 grains) et des grains ayant leurs enveloppes (300 grains) ont été mis à germer à raison de 60 grains par pot. Le dénombrement des plantules a donné les résultats du tableau II.1.19.

Les résultats montrent que la vitesse de germination est plus grande et le taux maximum plus élevé chez les grains sans enveloppes. Chez cette espèce les enveloppes ralentissent et limitent la germination.

	grains avec enveloppes	grains sans enveloppes
nombre mis en germination	300	300
temps pour atteindre 50% des germinations (heures)	96	66
taux final de germination (%)	21	72

Tableau II.1.19. Germination des grains de *Schoenefeldia gracilis*, avec et sans enveloppes, au laboratoire.

1.3.7 Discussion, conclusion

L'étude de la germination des espèces, orientée vers la caractérisation des espèces dans le même groupement par les différences dans leur vitesse de germination, a abouti à une classification en fonction de cette vitesse. On discute ici:

- les causes (liées à l'espèce) de la différence des vitesses de germination;
- l'action de la pluviosité et l'influence du substrat;
- le rôle de certaines conditions externes (tapis herbacé).

La différence des vitesses de germination. Dans le rapport PPS (Penning de Vries et Djitéye, 1982), les différences des vitesses de germination ont été liées à deux causes essentielles: la dureté des semences, c'est-à-dire la résistance à la pénétration de l'eau, et la dormance d'origine chimique. Dans le tableau II.1.20, on présente le degré de dureté des semences. On peut distinguer trois niveaux de dureté:

- semences sans dureté;
- semences moyennement dures;
- semences à dureté élevée.

Lorsque l'on compare la classification des espèces selon la vitesse de germination, classification qui correspond à l'ordre dans le tableau II.1.2, des espèces à germination rapide en haut, aux espèces à germination très lente en bas du tableau, et leur classification suivant le degré de dureté, on voit que les semences sans dureté germent rapidement alors que les semences dures germent par contre lentement. Il y a semble-t-il une exception: *Eliomurus elegans*, qui a des semences sans dureté, germe lentement. La dureté des semences est liée soit aux téguments, soit à l'albumen. Chez les légumineuses la dureté est due à l'imperméabilité des téguments. Toutes les graines ne sont pas dures chez certaines

	dureté	vitesse de germination
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	sans dureté	rapide
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	sans dureté	rapide
<i>Cenchrus biflorus</i>	sans dureté	rapide
<i>Blepharis linarifolia</i>	sans dureté	rapide
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	sans dureté	rapide
<i>Loudetia togoensis</i>	sans dureté	rapide
<i>Borreria radiata</i>	dureté moyenne	lente
<i>Zornia glochidiata</i>	dureté moyenne	lente
<i>Elionurus elegans</i>	sans dureté	lente
<i>Borreria chaetocephala</i>	dureté moyenne	lente
<i>Borreria stachydea</i>	dureté moyenne	lente
<i>Eragrostis tremula</i>	dureté élevée	lente
<i>Indigofera prieureana</i>	dureté élevée	hétérogène?
<i>Cassia mimosoides</i>	dureté élevée	hétérogène

Tableau II.1.20. Degré de dureté des semences et vitesse de germination des espèces dominantes des stations d'étude.

Remarque. Le degré de dureté a été déterminé par la vitesse de pénétration de l'eau dans les graines de l'espèce (accroissement du poids des graines mises en imbibition, au cours du temps).

espèces de légumineuses. Il a été montré notamment qu'une fraction des graines de *Zornia* germe vite. Egalement, chez *Cassia mimosoides*, une certaine proportion des graines n'est plus dure par suite de la présence de craquelures dans les téguments. Une expérience avec semis de *Cassia mimosoides* a montré que cette espèce germe en vagues successives à la station S2, alors que sur les placettes il y a eu 1 à 2 vagues. La place de *Cassia mimosoides* sur le tableau II.1.4. résulte donc des circonstances particulières de l'année où l'espèce a été observée (1978) à la seule station S2. C'est pour cette raison que sur le tableau II.1.20 l'espèce a été placée dans un petit groupe particulier avec *Indigofera prieureana* qui a été observée dans les mêmes conditions et qui a comme *Cassia* une dureté élevée. Ces deux légumineuses pourraient avoir une germination plus lente que celle indiquée au tableau II.1.4.

Chez la graminée *Eragrostis tremula* et les diverses espèces du genre *Borreria*, la dureté est liée à l'albumen corné. L'expérience de scarification des graines de *Borreria* a montré que le taux de germination peut être fortement accru par le traitement. On peut penser que ceci est lié à une meilleure absorption de l'eau par l'embryon et à de meilleures conditions des échanges gazeux qui se font par diffusion à travers l'eau d'imbibition.

La présence des enveloppes (glumes et glumelles des graminées) constituent des freins à la germination, l'expérience faite sur *Schoenefeldia gracilis* le démontre. Le rôle des enveloppes serait comparable à celui des téguments et de l'albumen.

Elles ralentiraient les échanges entre l'embryon et le milieu extérieur et limiteraient de ce fait la capacité de germination.

Chez les graines sans dureté (*Schoenefeldia*) ou chez celles qui l'ont perdu (*Cassia mimosoides*) le prélèvement de l'eau peut être favorisé par la présence de mucilage autour des semences. Le mucilage accroît le contact entre la semence et le substrat, favorise l'absorption de l'eau et active ainsi la germination. Chez *Blepharis*, les poils et téguments muqueux, tout en améliorant le prélèvement de l'eau, favorisent l'installation des plantules.

La germination lente, lorsque la semence est sans dureté, a été expliquée par la présence de substances inhibitrices qui doivent être lessivées par les premières pluies pour que la graine soit apte à germer. Ce serait notamment le cas de *Elyonurus elegans* (Penning de Vries et Djitéye, 1982). Ces substances existeraient chez *Eragrostis tremula* qui présente en même temps une forte dureté (Spitters, 1980). En fait l'existence des substances inhibitrices contenues naturellement dans ces graines a été supposée et non mise en évidence.

Il apparaît donc, comme écrit dans la publication de 1982, que les obstacles au prélèvement de l'eau et de l'oxygène, soient les causes déterminantes de la germination lente chez les espèces du lieu d'étude.

Même chez les espèces à germination rapide, toutes les graines ne germent pas en même temps. Ceci est attribué à une différence de dormance des grains, comme chez *Cenchrus biflorus* (Le Grand, 1979), et pourrait être la cause de la germination fractionnée de *Tribulus terrestris*. Cette différence de dormance des grains paraît être en liaison, selon plusieurs auteurs avec la taille, la couleur, la position sur le fruit... Ces différences entre grains sont certainement une des causes de la germination en vagues des espèces à germination rapide.

Rôle de la pluie et du substrat. L'idée de base rappelée dans l'introduction à ce chapitre est que l'importance (hauteur) et la distribution des pluies sont déterminantes pour la germination. Les pluies sont (en partie) responsables du nombre des germinations à chaque vague et du nombre de ces vagues comme cela a été établi avec les expériences de pluviosités différentes notamment aux stations S1 et D1. L'expérience réalisée au laboratoire a montré qu'une même pluviosité peut avoir des effets différents suivant les espèces: de petites pluies peuvent préparer à une meilleure germination (*Schoenefeldia*). De grosses pluies accroissent la fraction des espèces à germination lente (*Eragrostis*, *Borreria*). Il faut cependant se garder des généralisations hâtives. En effet, ce qui est déterminant est le rapport entre la vitesse de déroulement des phases de la germination avant la levée et la durée d'humidité du sol après une pluie de hauteur déterminée. De petites pluies qui provoquent une humidité du sol dont la durée n'excède pas celle des phases de la

germination qui peuvent être interrompues sans tuer la graine, ont certainement un effet favorable sur la germination d'une espèce et défavorable sur une autre espèce à germination plus rapide. C'est-à-dire que pour chaque espèce, on doit distinguer trois niveaux des pluies: un premier niveau favorable pour la germination, un second défavorable car provoquant des morts prégerminatives et un troisième qui permet la levée visible.

L'efficacité d'une pluie dépend du substrat par le taux de ruissellement et la vitesse de l'évaporation. Le sol intervient par la texture, la compacité et le point de flétrissement. De ce fait la germination ne se produit pas suivant le même modèle sur les différents substrats:

- elle se fait plus tard et les vagues sont nombreuses sur les sols fins compacts, argile et limon,
- elle se produit plus tôt dans la saison sur sable (S2) et les nombres des vagues sont fortement liés à l'espèce.

Sur substrat compact (argile et limon) les semences restent en surface; la durée d'humidité n'est suffisante pour provoquer la germination qu'avec de fortes pluies. La morphologie des semences peut accentuer ce fait: chez *Cenchrus*, les barbes gênent l'enfouissement des semences. Egalement, les microreliefs à ruissellement ne présentent des germinations qu'à un moment où les pluies étant plus fréquentes l'humidité reste prolongée, ce qui se produit avec le début des "grandes pluies". Par contre le ruissellement sur ces microreliefs provoquent souvent une auréole de germinations autour de ces microreliefs grâce à l'eau d'écoulement (limon).

On ne peut expliquer les différences dans les durées d'humidité du sol pour atteindre 50% des germinations de la même espèce, sur substrats différents que par les propriétés de ces substrats (voir tableau II.1.17). Les caractères physiques de la surface du sol qui résultent des différences de texture, de compacité et de la présence ou absence de la croûte, déterminent le taux de germination. La couche de 2 cm adoptée pour la détermination de la durée de l'humidité dans le modèle peut être encore assez humide dans les parties inférieures alors qu'il n'y a plus assez d'eau pour une semence maintenu hors du sol par une surface compacte. Ceci explique certainement l'accroissement de la durée d'humidité à 50%, sur sols fins.

Influence des plantes présentes sur la germination. L'influence d'un tapis herbacé sur la germination au même endroit est une idée couramment admise. Les conclusions tirées des expériences analysées plus haut sont que les germinations sont moins nombreuses lorsque le sol est déjà abondamment couvert, mais lorsque le sol est peu couvert, les germinations sont soit faibles soit nombreuses. L'élimination des premières plantules s'est traduite par un nombre plus élevé de nouvelles germina-

tions. Il semble donc que les plantes présentes affectent négativement le déroulement des nouvelles germinations. Cependant, après les premières germinations, les germinations ultérieures devraient être conditionnées principalement par:

- La quantité des semences vivantes restant encore dans le sol. Des germinations abondantes au début réduisent le stock des semences et les germinations ultérieures sont donc faibles. L'existence en elle même d'un tapis herbacé plus ou moins dense est déjà le signe évident d'une réduction du stock des semences.
- Les caractères des semences mêmes, la dormance notamment. En effet, les espèces qui ont germé dans le tapis déjà grand au cours de la "croissance continue" ont été surtout des espèces à germination lente. Ce caractère peut expliquer leur germination dans le tapis en cette période de la saison.

Pour démontrer sans équivoque l'effet inhibiteur des plantes déjà présentes, il sera indispensable de rechercher les substances émises dans le sol par les plantes déjà présentes (CO_2 , exsudats racinaires) et procéder à des mesures micro-climatiques au niveau du lit des semences et vérifier que ces conditions inhibent la germination.

Après la germination, les plantules vont se trouver confronter au problème de la survie durant les périodes sèches entre les pluies. L'étude de ce problème fait l'objet du chapitre suivant: l'Installation. Les conclusions générales à tirer du présent chapitre pour la situation au terrain seront présentées, pour plus de cohésion, à la fin du chapitre II.2 en combinaison avec celles du chapitre Installation.

II.2 INSTALLATION

2.1 Introduction

Les plantules résultant de la germination vont être exposées durant la période A à des moments de sécheresse alternant avec les pluies. Elles meurent totalement ou en partie durant ces moments. Ce chapitre analyse cette phase du développement. On présente pour commencer, des cas divers d'installation sous des conditions pluviométriques et de substrats différentes afin d'exposer dans son ensemble le processus de l'installation sur le terrain en combinaison avec la germination. L'analyse qui suit essaie de mettre en évidence le rôle de l'espèce végétale, de la pluviosité et du substrat dans l'installation, mais aussi de certaines conditions spéciales comme la présence d'une végétation morte (paille) sur le sol. Après une discussion des conclusions, on s'efforcera de dégager les conséquences pour la dynamique du tapis herbacé annuel, de tous les résultats présentés dans les deux chapitres Germination et Installation.

On rappelle ci-après les thèses relatives à l'installation déjà formulées dans le rapport PPS (Penning de Vries et Djitèye, 1982):

- la densité des plantes qui contribuent à la croissance est beaucoup plus limitée que le nombre total des germinations par unité de surface;
- là où les espèces à germination rapide dominant, une mauvaise distribution des pluies provoque une forte réduction du nombre des plantules, il y a plus de plantules là où les espèces à germination lente dominant.

Certains aspects de ces différentes propositions seront précisés à la lumière des résultats expérimentaux exposés ci-dessous.

L'exposé des méthodes précède celui des résultats.

2.2 Les méthodes d'étude

Les études ont été faites au terrain et au laboratoire.

2.2.1 Etude au terrain

Les placettes des relevés et la méthode de dénombrement des plantules sont les mêmes que celles utilisées pour l'étude de la germination (voir chapitre II.1, 2;

tableau II.1.1 et paragraphe 2.3).

Les tableaux synoptiques établis par bande et par an, montrent les fluctuations des nombres des plantules durant la période de germination et d'installation en fonction des séquences pluie - sécheresse. A partir des tableaux sont construites des figures de germination-installation qui présentent les variations du nombre des plantules des espèces principales sur les placettes; ces nombres sont la résultante de la germination et de la mortalité des plantules.

On caractérise l'installation par la détermination des taux de survie des espèces dans les conditions suivantes:

- pendant la période sèche qui suit une pluie;
- à la fin de la période A et au début de la période B (de la croissance continue), après des pluviométries différentes, sur tous les substrats.

Après une pluie, on s'intéresse aux variations du taux de survie en fonction du temps (période sèche). On trace la courbe montrant la relation entre les deux, pour comparer les espèces par leur aptitude à la survie. Les taux de survie en fin de période A et en début de période B sont mis en corrélation avec la vitesse de germination des espèces déterminée dans le chapitre II.1 (tableau II.1.2). Les droites de régression que l'on trace permettent d'analyser les influences combinées de l'espèce par sa vitesse de germination, du substrat et de la pluviométrie sur l'installation pour expliquer l'état du tapis herbacé annuel en début de période de croissance continue.

2.2.2 Expérience au laboratoire

Résistance à la sécheresse. On ne peut pas considérer à priori, le taux de survie calculé au terrain comme une détermination de la résistance à la sécheresse des espèces. En effet l'hétérogénéité du substrat est responsable d'une disponibilité variable de l'eau dans le sol après une même pluie, d'un endroit à un autre; ce qui rend difficile l'interprétation des résultats. Pour éliminer cette hétérogénéité des conditions, des expériences ont été réalisées au laboratoire pour juger si la survie au terrain correspond ou non à la résistance à la sécheresse des espèces.

Les expériences ont été faites en pot, sur sol du Ranch (limon sableux, sable S1), en monoculture et en culture mixte. Les germinations sont simultanées de sorte que les plantules de toutes les espèces ont le même âge dans la même répétition: le temps de germination de chaque espèce étant déterminé au préalable, les semences sont mises à germer successivement de façon à avoir les levées à la même date. Une semaine après la levée on cesse d'arroser. L'arrosage se fait avec des quantités d'eau mesurées, au même moment et de la même manière dans tous les pots d'une même expérience pour avoir une même distribution de l'eau dans le sol de tous les pots. Il y a cinq ou six répétitions par expérience. L'évolution de la quantité d'eau dans les pots est déterminée par pesées successives. Lorsque l'on constate qu'une

certaine fraction des plantules est morte dans les pots, on pèse le pot une dernière fois et on arrose abondamment pour procéder, au moment où les plantules vivantes sont identifiables sans ambiguïté, au dénombrement des plantules mortes et vivantes par espèce. On calcule les taux de survie des plantules pour tracer les courbes représentant les variations du taux de survie de l'espèce en fonction du taux moyen de l'eau dans le pot. Ce taux moyen est exprimé en fonction du poids du sol sec. L'arrosage (quantité d'eau et fréquence) étant variable d'une expérience à une autre, ainsi que les conditions climatiques, le taux moyen d'humidité des pots au moment où les plantules d'une même espèce sont mortes est différent d'une expérience à une autre. Aussi, ne tient-on compte des valeurs absolues des taux d'humidité du sol que pour une même expérience. L'ordre relatif des espèces reste valable d'une expérience à l'autre.

Les différents taux de l'eau correspondant au même taux de survie constituent de bonnes références pour déterminer la résistance d'une espèce par rapport à une autre espèce. Nous avons adopté ici le taux de l'eau correspondant à 50% de survie des plantules.

Effet de la paille sur la germination et l'installation. La méthode de réalisation de cette expérience sera exposée avec la présentation des résultats pour donner plus de cohésion au texte (voir paragraphe 2.3.4).

2.3 Résultats

Après l'étude de quelques cas de germination et installation on s'attachera à analyser la capacité de survie des espèces et les facteurs qui la conditionnent, notamment la pluviosité et le substrat.

2.3.1 Analyse de quelques cas de germination-installation

On présente ici le mécanisme de germination-installation sur quelques-unes des placettes mais sous des conditions pluviométriques différentes pour dégager les facteurs à la base de l'installation. La classification des types de pluviosité adoptée dans le rapport PPS (Penning de Vries et Djitéye, 1982, tableau 4.3.3) sert de base; on se limitera ici aux seuls cas observés: pluies sans sécheresse, grosses pluies avec sécheresse, et petites pluies avec sécheresse.

La figure II.2.1 montre l'évolution du nombre des plantules sur la placette BF2 78 de la station sable S2. Les premières germinations se sont produites au mois de Mai. La période sèche qui a suivi, a provoqué une forte réduction des plantules. Les deux petites pluies de début Juin ont assuré pratiquement la survie durant ce mois. Avant les pluies de la deuxième semaine de Juillet qui entraînent la deuxième vague des germinations, une forte baisse des nombres est enregistrée en début

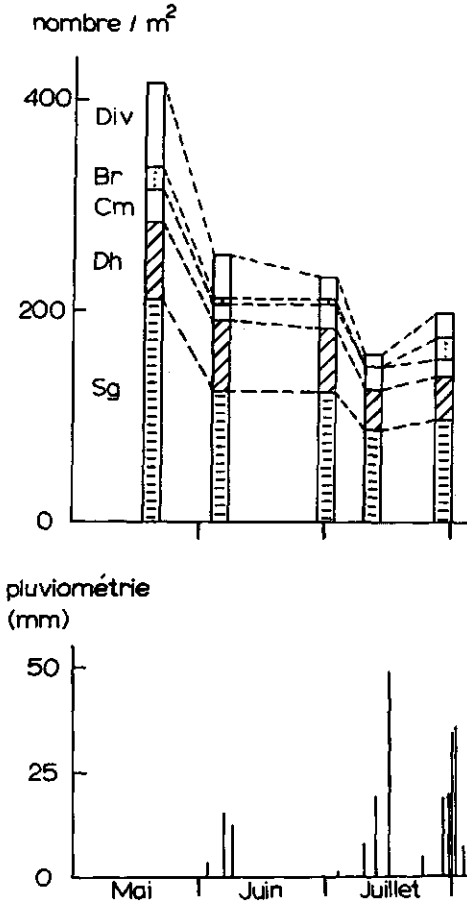


Fig. II.2.1. Pluviométrie, germination et installation des espèces dominantes, bande BF2, 1978, sable S2: plantules vivantes/m² au cours de la période A. Borreria radiata (Br), Cassia mimosoides (Cm), Diheteropogon hagerupii (Dh), Schoenefeldia gracilis (Sg), autres espèces (Div). (Pluviométrie non mesurée en Mai).

Juillet. Le nombre des plantules définitives est environ la moitié des nombres à la première vague de germination. Les variations ne se font pas de la même manière pour toutes les espèces. Les plantules des trois espèces suivantes *Schoenefeldia gracilis*, *Cenchrus biflorus* et *Diheteropogon hagerupii* se réduisent progressivement durant la période sèche. Une fraction importante est encore vivante au moment de la deuxième vague, alors que toutes les plantules de *Borreria radiata* sont par contre sèches.

Les figures II.2.2 et II.2.3 présentent des cas, de grosses pluies suivies de sécheresse à la station sable S1, la période sèche étant plus prolongée en 1979 (fig. II.2.3). Sur la figure II.2.2 on voit que la pluie (pluies groupées) de la

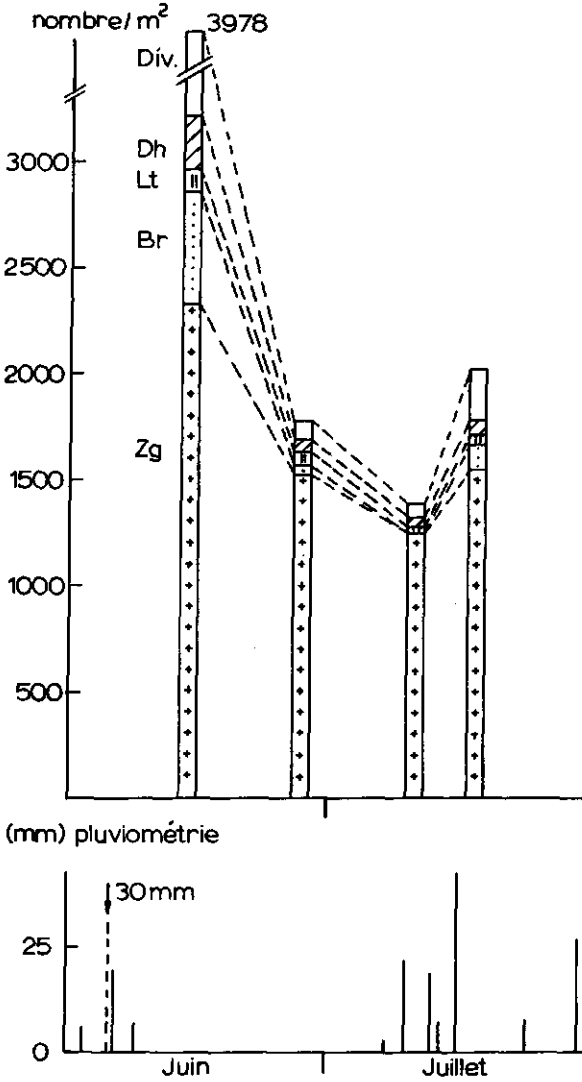


Fig. II.2.2. Pluviométrie, germination et installation des espèces dominantes, bande A, 1978, sable S1: plantules vivantes/m² au cours de la période A. *Diheteropogon hagerupii* (Dh), *Loudetia togoensis* (Lt), *Borreria radiata* (Br), *Zornia glochidiata* (Zg), autres espèces (Div).

première décade de Juin ont provoqué une vague de germination (environ 4000 plantules au m²). La période sèche d'environ 30 jours qui a suivi, a entraîné la mort de près des 2/3 des plantules. Les pluies concentrées en mi-Juillet ont donné la deuxième vague. Les plantules présentes au début de la période B constituent moins de la moitié des germinations totales. L'effet de l'espèce apparaît nettement: alors que *Zornia*, *Diheteropogon* et *Loudetia* gardent encore des plantules vivantes durant toute la période, *Borreria radiata* se dessèche totalement et l'espèce n'est plus représentée en fin Juillet que par les nouvelles germinations.

La figure II.2.3 présente la situation au début de la saison 1979. Les pluies naturelles de la première semaine de Juin et une pluie artificielle de 20 mm ont provoqué des germinations dénombrées le 9 Juin. La période sèche qui a suivi a entraîné la mort de toutes les plantules de toutes les espèces. La deuxième vague en Juillet ne montre que des germinations de *Borreria radiata* et *Zornia glochidiata* parmi les espèces principales. Ce cas indique qu'une longue durée de la période sèche après des pluies abondantes peut provoquer l'élimination des espèces à germination rapide.

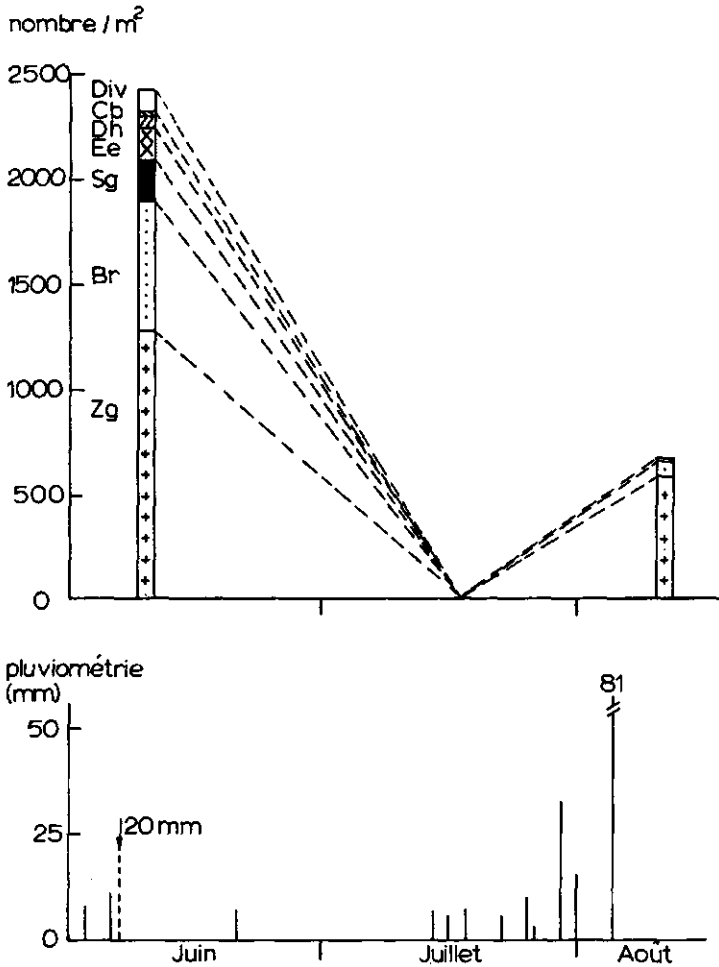


Fig. II.2.3. Pluviométrie, germination et installation des espèces dominantes, bande A, 1979, sable S1: plantules vivantes/m² au cours de la période A. *Zornia glochidiata* (Zg), *Borreria radiata* (Br), *Schoenefeldia gracilis* (Sg), *Eilonurus elegans*, (Ee), *Diheteropogon hagerupii* (Dh), *Cenchrus biflorus* (Cb), autres espèces (Div).

La figure II.2.4 montre un cas de germination-installation sous des pluies élevées, sans période de sécheresse, à la station argile D1 (placette AA). On constate que, les germinations se sont produites massivement dès la première quinzaine de Juin. La pluie artificielle fournie chaque semaine a maintenu les plantules en vie. Les pluies naturelles, abondantes de mi et fin Juillet provoquent peu de nouvelles germinations.

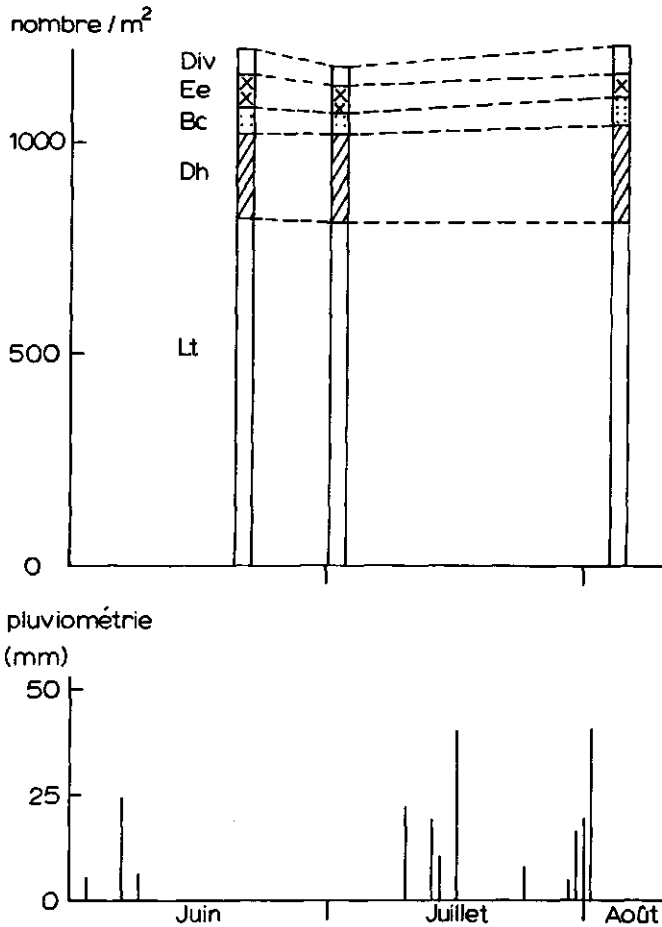


Fig. II.2.4. Pluviométrie, germination et installation des espèces dominantes, bande AA, 1978, argile D1 (20 mm de pluies artificielles chaque semaine en Juin et début Juillet): plantules vivantes/m² au cours de la période A. Borreria chaetocephala (Bc), Borreria stachydea (Bs), Diheteropogon hagerupii (Dh), Loudetia togoensis (Lt), autres espèces (Div).

La figure II.2.5 présente des résultats observés à la station L1. Quelques petites pluies (≤ 10 mm) en Avril et Mai ne produisent que des germinations de l'espèce *Blepharis linariifolia* qui sèchent d'ailleurs avant les pluies plus élevées de début Juin entraînant des levées de *Borreria spp.* et d'espèces diverses. En mi-Juillet, au moment où les pluies reviennent après la période sèche, tous les *Borreria* étaient morts et *Blepharis* avait fortement régressé. Ces pluies sont responsables de la dernière vague des germinations. *Blepharis*, par le fait de la germination rapide, commence à germer tôt pour de petites pluies, il est soumis à

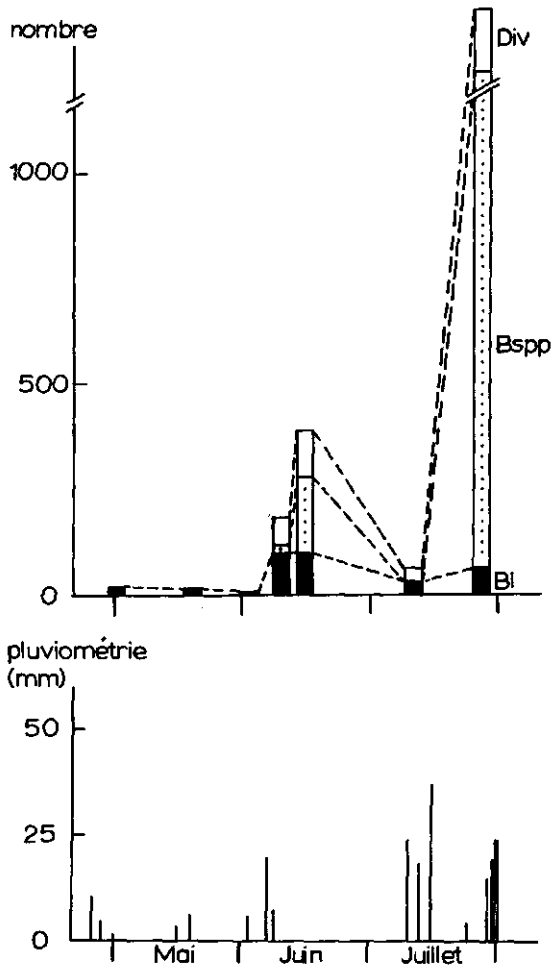


Fig. II.2.5. Pluviométrie, germination et installation des espèces dominantes, bande BF2, 1978, limon L1: plantules vivantes/m² au cours de la période A.
Borreria spp. (Bspp), *Blepharis linariifolia* (Bl), autres espèces (Div).

un plus grand nombre de périodes sèches qui tuent totalement ou partiellement les plantules. Il présente cependant toujours des plantules par sa germination en vagues. Les *Borreria*, espèces à germination lente, ont beaucoup de plantules en début de période humide.

Conclusion. Il ressort de l'analyse des figures que l'installation est liée à l'espèce par sa vitesse de germination et son aptitude à la survie durant les périodes sèches et à la pluviosité par la hauteur et la distribution des pluies responsables de la durée des périodes sèches.

2.3.2 La survie des espèces

La survie désigne le maintien en vie des plantules sur le terrain durant la phase d'installation. L'expression "résistance à la sécheresse" sera réservée au cas où le maintien en vie est lié à une tolérance plus ou moins marquée pour l'insuffisance de l'eau dans le sol.

L'aptitude à la survie des espèces est déterminée par la recherche de la liaison entre la durée de la période sèche et le taux de survie de l'espèce pendant cette période, après un flux de germination, en occurrence le premier flux de germination après la première pluie de la saison. La hauteur de la pluie détermine aussi la durée de la survie. La hauteur de la pluie a été subdivisée en trois classes 0-10 mm, 10-20 mm et supérieure à 20 mm. Seule la classe des pluies supérieures à 20 mm présente assez d'observations pour tracer les courbes. Le calcul des taux de survie en fonction du temps a permis de construire les figures II.2.6 à II.2.8.

Les courbes de la figure II.2.6 se rapportent à des espèces de la station S1. Les courbes des trois espèces *Diheteropogon*, *Zornia* et *Schoenefeldia* ont sensiblement le même tracé qui révèle une survie élevée; par contre *Borreria radiata* présente une mortalité élevée peu de temps après la pluie. Les figures II.2.7 et II.2.8 montrent d'une part la survie élevée de *Blepharis* et basse des *Borreria spp.* sur limon et d'autre part la survie élevée de *Loudetia* et *Diheteropogon* et basse des *Borreria spp.* sur argile. Pour donner une estimation chiffrée de l'aptitude à la survie, on a déterminé à partir des courbes les durées correspondant à 50% de survie. Les résultats sont groupés dans le tableau II.2.1.

Les courbes et en conséquence les résultats que l'on en déduit ne sont pas très précis compte tenu du nombre des observations. Ils donnent cependant une indication utile sur la survie des espèces dans les conditions du terrain. Et elles permettent de subdiviser les espèces en deux groupes à durées de survie bien différentes: les espèces à durées élevées, supérieures à 30 jours: *Zornia*,

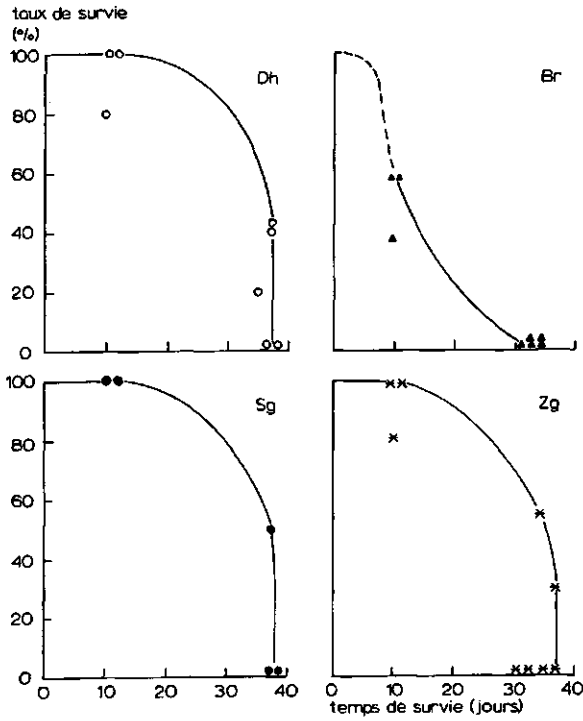


Fig. II.2.6. Courbes de survie des plantules; germination par des pluies supérieures à 20 mm; station S1. *Diheteropogon hagerupii* (Dh), *Borreria radiata* (Br), *Schoenefeldia gracilis* (Sg), *Zornia glochidiata* (Zg).

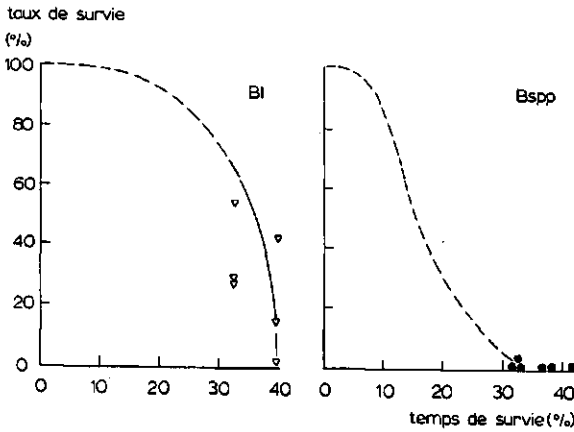


Fig. II.2.7. Courbes de survie des plantules; germination par des pluies supérieures à 20 mm; station L1. *Blepharis linariifolia* (B1), *Borreria spp.* (B spp.).

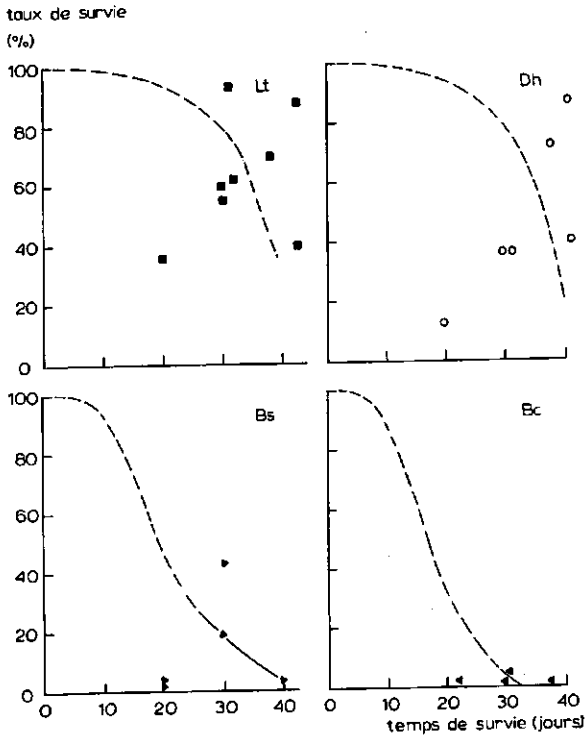


Fig. II.2.8. Courbes de survie des plantules; germination par des pluies supérieures à 20 mm; station D1.
 Loudetia togoensis (Lt), Diheteropogon hagerupii (Dh), Borreria chaetocephala (Bc), Borreria stachydea (Bs).

	S1	L1	D1
Schoenefeldia gracilis	37	-	-
Diheteropogon hagerupii	32	-	36
Blepharis linariifolia	-	36	-
Loudetia togoensis	-	-	36
Zornia glochidiata	35	-	-
Borreria stachydea	-	20	22
Borreria chaetocephala	-	20	18
Borreria radiata	12	20	-

Tableau II.2.1. Durées (en jours) correspondant à 50% du taux de survie des plantules, après des pluies supérieures à 20 mm, stations S1, L1 et D1.

Diheteropogon, *Schoenefeldia*, *Loudetia* et *Blepharis*, et les espèces à durées plus basses, inférieures à 30 jours: les trois espèces du genre *Borreria*.

Ces différences d'aptitude à la survie après une pluie devraient se traduire dans le résultat final de l'installation à la fin de la période des pluies irrégulières. On a procédé à une vérification en calculant les taux moyens de survie à la fin de cette période, à partir des taux observés sur toutes les placettes, toutes les années, sur le même substrat. Les résultats sont groupés dans le tableau II.2.2.

Le tableau montre que les taux de survie sont très variables. Les espèces en haut du tableau ont les taux les plus élevés sur tous les substrats: *Schoenefeldia*, *Diheteropogon* etc., alors que les espèces en bas du tableau ont comparativement des taux plus faibles. Les espèces qui survivent peu sont: *Pennisetum*, *Eragrostis*, *Borreria spp.* etc. Cependant il ne se dégage pas de catégories nettes. Sur chaque substrat les espèces se rangent en série du taux le plus élevée au taux le plus bas. Lorsque l'on compare les substrats, on constate que la survie est plus mauvaise sur sable S1 et sur limon L1 que sur sable S2 et argile D1.

La confrontation des deux tableaux II.2.1 et II.2.2 montre qu'un parallèle existe entre les résultats. La survie après une pluie reflète la survie durant la période des pluies irrégulières (période A).

La survie des espèces est analysée en liaison avec leur vitesse de germination au paragraphe 3.5.

	S2	S1	D1	L1
<i>Indigofera prieureana</i>	20	-	-	-
<i>Cassia mimosoides</i>	25	-	-	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	38	17	-	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	30	4	-	-
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	29	12	44	-
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	-	27
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	-	-	0
<i>Borreria radiata</i>	0	0	-	1
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	51	-
<i>Elionurus elegans</i>	-	0	-	-
<i>Zornia glochidiata</i>	-	8	-	19
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	10	1
<i>Borreria stachydea</i>	-	3	18	1
<i>Eragrostis tremula</i>	5	-	-	-

Tableau II.2.2. Taux moyens de survie des plantules des espèces dominantes à la fin de la période des pluies irrégulières (période A), sur les stations S1, S2, L1 et D1 (avant la dernière vague des germinations qui se produit en début de période de "croissance continue". Les figures II.2.1 à II.2.5 présentent des variations des nombres des plantules durant la période A.

La durée de la survie quelle que soit l'espèce, dépend de l'âge des plantules. On présente ci-après le cas de *Zornia glochidiata*.

2.3.3 Rôle de l'âge des plantules dans l'installation

Chez une même espèce les graines ne germent pas à la même vitesse. Les levées sont étalées dans le temps. Aussi bien au terrain que dans les cultures en pot on observe que la mortalité commence par les dernières levées. Après une pluie, la survie est d'autant plus longue que la germination s'est produite tôt après la pluie. C'est dire que l'âge, enfin de compte les dimensions de la plantule, intervient dans le degré de survie. Une étude a été faite sur l'espèce *Zornia glochidiata* pour quantifier un tel phénomène.

Chez cette espèce, il est aisé de distinguer les jeunes plantes qui ont des feuilles cotylédonaire simples, des plantes plus âgées qui ont des feuilles caulinaires à deux folioles. Des pluies successives ont provoqué deux flux de germination. Il en a résulté un mélange de plantules d'âges différents, soumises ensuite à une période de sécheresse. Les résultats de l'installation sont groupés dans le tableau II.2.3.

On constate que les plantules les plus jeunes meurent les premières et au moment où elles sont mortes à 100%, les plus âgées sont par contre toutes vivantes. L'explication de ces résultats fait appel à la répartition de l'eau dans le sol suivant la profondeur (localisation des racines), à la longueur du système racinaire, à la surface foliaire et au contrôle de la transpiration (voir discussion).

Âge (jours)	plantules âgées (premier flux)		plantules jeunes deuxième flux	
	n	%	n	%
5	472	100	743	100
11		100		2
18		100		0
24		100		0
31		26		0

Tableau II.2.3. Survie des plantules de *Zornia glochidiata* d'âges différents sur la même placette, après deux flux de germination, sable S1, 1980.
n: nombre à la germination (par m²)
%: taux de survie (%)

2.3.4 Rôle de la paille dans la germination et l'installation

La quantité de paille que l'on trouve sur le sol au début de la saison des pluies est variable suivant les endroits et les années. Elle est en général faible et ne paraît pas affecter le développement du nouveau tapis herbacé. Parfois elle est importante (>2 t/ha) au sud Sahel, notamment sur des sols sableux, après quelques années de dominance des graminées. Dans ce cas elle est responsable de variations dans la distribution spatiale du tapis herbacé, la composition floristique et la production. Il est donc utile d'analyser et de discuter l'effet de la paille dans l'étude des variations qui affectent le tapis herbacé annuel.

Deux expériences, une au terrain (étude de l'installation) et l'autre au laboratoire (étude de la germination et de l'installation) ont été faites pour mieux comprendre l'influence de la paille.

L'expérience au terrain a été réalisée à la station sable S2 durant la saison des pluies de 1980. La production herbacée a été de 1,2 t/ha en 1979 à S2. A cette quantité a été ajoutée de la paille de *Schoenefeldia gracilis* (espèce dominante de cette station) de façon à obtenir l'équivalent de 2, 4 et 8 t/ha sur des placettes de 10 m² (en forme de rectangle de 1 x 10 m).

Le dénombrement des plantes définitivement installées (celles qui contribuent à la formation de la biomasse) a donné les résultats du tableau II.1.4. Il ressort du tableau que le nombre des plantes installées varient en sens inverse de la masse de paille présente: la paille réduit le nombre des plantes définitives. L'explication de ces résultats n'est cependant pas simple: par quel mécanisme la paille réduit le nombre des plantes? Est-ce qu'elle inhibe la germination ou est-ce qu'elle provoque la mort des plantules après germination? L'influence de la paille est-elle chimique ou physique, et dans ce dernier cas est-elle directe ou plutôt indirecte, modifiant le bilan de l'eau? L'expérimentation au terrain ne permet pas

quantité de paille (t/ha)	2	4	8
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	526	180	96
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	24	30	1,4
Espèces diverses (<i>Borreria radiata</i> , <i>Indigofera prieureana</i> , <i>Brachiaria</i> spp., etc.)	8	11	7
total/m ²	558	221	104

Tableau II.2.4. Nombre des plantes installées sur des placettes ayant reçu des quantités de paille croissantes, 2, 4 et 8 t/ha, station sable S2, 1980.

de répondre à ces questions. En effet, pour observer la germination et dénombrer les plantules, il aurait fallu soulever la paille (qui ne peut plus être replacée exactement de la même manière), ce qui modifie les conditions. Une expérience a donc été faite dans une chambre climatique en utilisant de la "paille artificielle", du gaze plastique qui a aussi l'avantage d'éliminer les effets éventuels des produits du pourrissement de la paille.

Deux espèces ont été utilisées, l'espèce à germination lente *Eragrostis tremula* et l'espèce à germination rapide *Schoenefeldia gracilis*. Des monocultures et des cultures mixtes ont été étudiées sur deux substrats: du sable grossier et du limon. Et pour chaque combinaison il y a eu des pots avec et sans gaze plastique ("paille"). Les conditions de la chambre climatique approchaient celles de l'hivernage à Niono:

- température: 30°C le jour et 24°C la nuit;
- humidité relative: 60% le jour et 80% la nuit;
- évapotranspiration potentielle: environ 6 mm/jour;
- luminosité: 100 W/m².

Après un seul bon arrosage il a été procédé au dénombrement des plantules après germination et au calcul des pourcentages de germination suivant chaque condition expérimentale. Les cultures ont été alors soumises à une période de sécheresse de 13 jours, période au bout de laquelle, on a procédé au dénombrement des plantules vivantes et des plantules mortes et au calcul des taux correspondants.

Les résultats sur sable et limon, avec et sans paille, sont groupés dans les tableaux II.2.5 et II.2.6. On considère successivement la paille, les espèces et les substrats.

Les taux de germination pour les deux espèces sont plus élevés avec la paille que sans la paille. Les semences provenant d'un même lot, la différence de taux de germination pour la même espèce doit être attribuée à la paille.

Les taux de germination de *Schoenefeldia gracilis* est toujours plus élevé que celui de *Eragrostis tremula*, aussi bien avec paille que sans paille, sur sable comme sur limon. Cette différence entre les espèces est liée à la vitesse de germination. *Schoenefeldia* est une espèce à germination rapide, tandis que *Eragrostis* est une espèce à germination lente. La paille favorise la germination et le taux atteint est d'autant plus élevé que l'espèce est à germination rapide.

Les tableaux montrent que le nombre des germinations de *Eragrostis tremula* dans les pots sans paille est pratiquement nul (<1%). La disponibilité de l'eau en surface a été insuffisante pour faire germer cette espèce, sans paille.

	sable grossier + paille				sable grossier - paille			
	nombre de grains	nombre de germinations	taux de germination (%)	plantules vivantes (%)	nombre de grains	nombre de germinations	taux de germination (%)	plantules vivantes (%)
Schoenefeldia gracilis en monoculture	300	89	30	57	300	24	8	89
Eragrostis tremula en monoculture	1000	36	3	41	1000	2	0,2	0
Schoenefeldia et Eragrostis en culture mixte	150 500	53 26	35 5	58 49	150 500	13 3	9 0,5	94 0

Tableau II.2.5. Germination et installation de Schoenefeldia gracilis et Eragrostis tremula, sur sable grossier, avec et sans paille; germination après un premier arrosage et installation après 13 jours sans arrosage.

	limon + paille				limon - paille			
	nombre de grains	nombre de germinations	taux de germination (%)	plantules vivantes (%)	nombre de grains	nombre de germinations	taux de germinations (%)	plantules vivantes (%)
Schoenefeldia gracilis en monoculture	300	97	32	39	300	71	24	90
Eragrostis tremula en monoculture	1000	24	2	29	1000	1	0,1	0
Schoenefeldia et Eragrostis en culture mixte	150 500	51 34	34 7	33 6	150 500	37 2	24 0,4	74 0

Tableau II.2.6. Germination et installation de Schoenefeldia gracilis et Eragrostis tremula, sur limon, avec et sans paille; germination après un premier arrosage et installation après 13 jours sans arrosage.

Pour la même espèce, on ne constate pas de différences nettes dans la germination suivant le type de sol (limon et sable) là où il y a de la paille. Dans les cas sans paille, les germinations d'*Eragrostis tremula* sont négligeables (1%) sur sable comme sur limon, alors que les germinations de *Schoenefeldia gracilis* sont plus élevées sur limon que sur sable. Ceci indique l'insuffisance de l'eau sur limon comme sur sable pour *Eragrostis tremula*. Cependant le taux de germination plus élevé de *Schoenefeldia* sur limon indique une durée d'humidité plus longue en surface sur ce type de sol.

On peut conclure que d'une façon générale la présence de la paille sur le sol favorise la germination: les taux sont plus élevés que sur le sol sans paille.

Du point de vue de l'installation, il apparaît que la mortalité est beaucoup plus élevée avec la paille que sans la paille. Cela veut dire que la présence de la paille crée des conditions défavorables à la survie des plantules. Là où la paille est présente la mortalité est plus élevée sur limon que sur sable pour *Schoenefeldia* comme *Eragrostis*, en monocultures comme en cultures associées. La mortalité élevée est liée aussi au sol fin (limon).

Les différentes conclusions tirées ici seront discutées au paragraphe 4.

2.3.5 Survie et vitesse de germination

Il est utile de rechercher s'il existe une liaison entre l'aptitude à la survie des espèces et la vitesse de germination déterminée dans le chapitre précédent. Les résultats du tableau II.1.4 (taux de germination) et du tableau II.2.2 (taux de survie) ont servi à dresser la figure II.2.9 qui montre les variations du taux de survie des espèces en fonction du taux de germination à la première vague (taux qui a servi à caractériser les espèces du point de vue de la vitesse de germination). Il ressort de la figure qu'il existe une certaine corrélation entre la survie de l'espèce et sa vitesse de germination. On peut donc tirer la conclusion que les espèces à germination rapide (taux de germination élevé) sont celles qui ont également la survie la plus élevée. Cependant *Pennisetum pedicellatum*, une espèce à germination rapide a un taux de survie faible. Toutes les espèces à germination lente ont montré une mauvaise survie. Une telle liaison des propriétés des espèces aura des conséquences importantes pour les résultats de l'installation des espèces sur le terrain: à la fin de la période A, le pourcentage des plantules installées sera plus faible pour les espèces à germination lente que pour les espèces à germination rapide.

Mais on doit se poser une question: la survie reflète-t-elle la résistance à la sécheresse des espèces? Les études au terrain ne permettent pas de répondre à cette question comme déjà expliqué dans les méthodes d'étude. L'expérience faite au laboratoire apporte quelques précisions. Les résultats sont exposés ci-après.

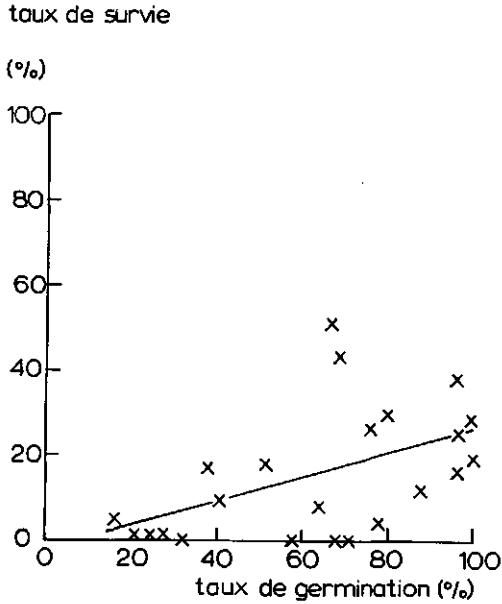


Fig. II.2.9. Relation entre le taux de germination à la première vague et le taux de survie à la fin de la période A (avant les pluies qui marquent le début de la croissance continue).

2.3.6 Résistance à la sécheresse des espèces

On a testé au cours de la même expérience les espèces dominantes d'une même station et quelques espèces importantes du nord Sahel. Les résultats obtenus à partir de cultures en pot en conditions uniformes ont permis de tracer les courbes des figures II.2.10 à II.2.15. On détermine à partir des courbes, les "taux moyens d'humidité" des pots à 50% de survie des plantules, par espèce.

Espèces des stations sable S1 et S2, figures II.2.10 et II.2.11

"taux moyens d'humidité"
(% du poids du sol sec)

- <i>Schoenefeldia gracilis</i>	0,36
- <i>Diheteropogon hagerupii</i>	0,36
- <i>Zornia glochidiata</i>	0,43
- <i>Schoenefeldia gracilis</i>	0,57
- <i>Cenchrus biflorus</i>	0,68

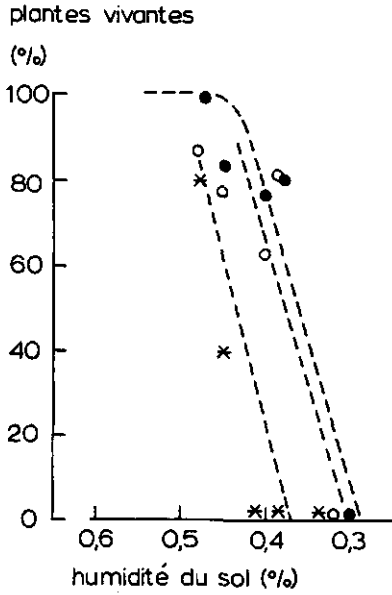


Fig. II.2.10. Taux de survie en fonction du taux d'humidité moyen du sol (pourcentage de poids) des espèces *Zornia glochidiata* (*), *Diheteropogon hagerupii* (o) et *Schoenefeldia gracilis* (●) en cultures mixtes.

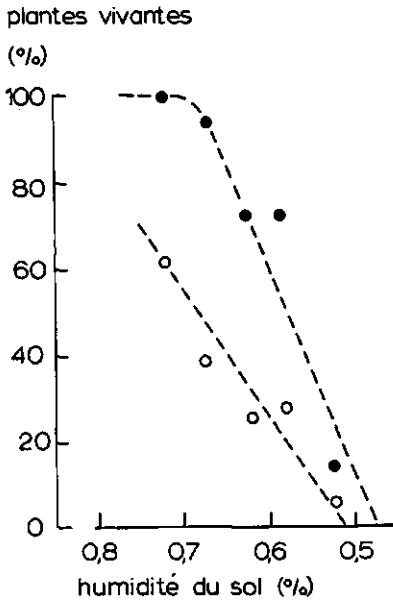


Fig. II.2.11. Taux de survie en fonction du taux d'humidité moyen du sol (pourcentage de poids) des espèces *Schoenefeldia gracilis* (●) et *Cenchrus biflorus* (o).

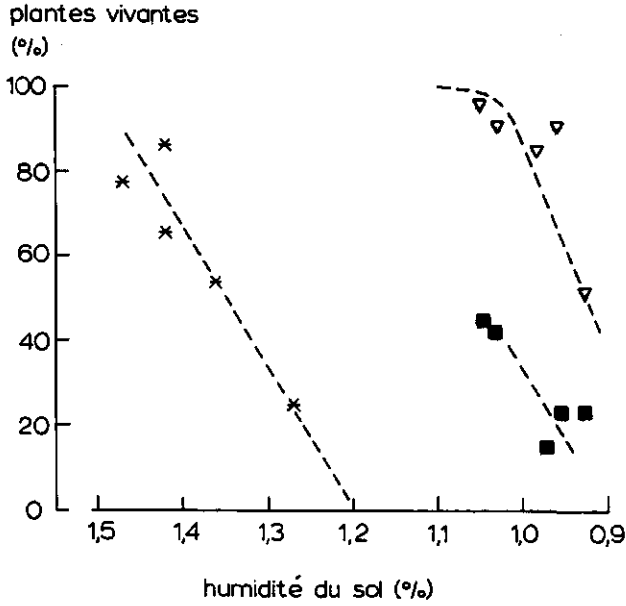


Fig. II.2.12. Taux de survie en fonction du taux d'humidité moyen du sol (pourcentage de poids) des espèces *Zornia glochidiata* (*), *Blepharis linariifolia* (▽) et *Loudetia togoensis* (■).

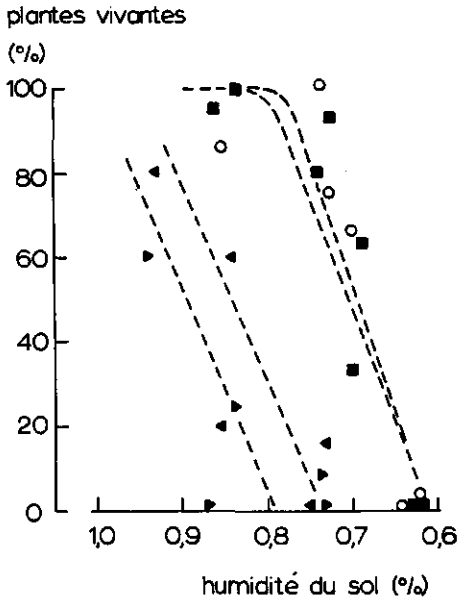


Fig. II.2.13. Taux de survie en fonction du taux d'humidité moyen du sol (pourcentage du poids). Espèces de la station argile D1: *Loudetia togoensis* (■), *Diheteropogon hagerupii* (o), *Borreria stachydea* (●) et *Borreria chaetocephala* (◄).

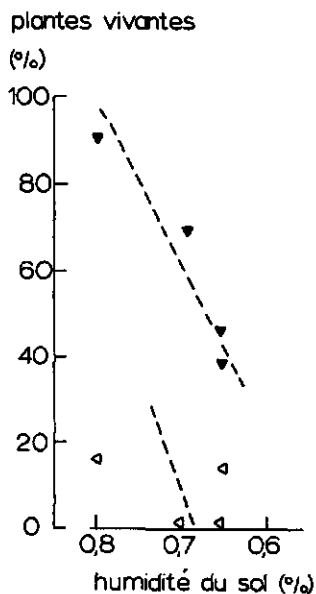


Fig. II.2.14. Taux de survie en fonction du taux d'humidité moyen du sol (pourcentage du poids). Cultures mixtes des deux espèces *Cenchrus biflorus* (▼) et *Alysicarpus ovalifolius* (▲).

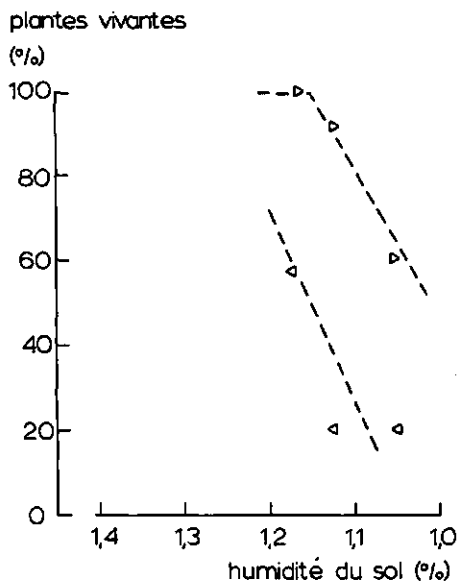


Fig. II.2.15. Taux de survie en fonction du taux d'humidité moyen du sol (pourcentage du poids). Cultures mixtes des deux espèces *Tribulus terrestris* (▼) et *Alysicarpus ovalifolius* (▲).

Les taux moyens d'humidité des pots, au moment où les plantes sèchent, dépendent de la façon dont les pots ont été arrosés. Des différences existent même si elles ne sont pas très marquées, aussi on présente isolément les résultats de chaque expérience. Il faut considérer seulement les valeurs des taux les uns par rapport aux autres et non les valeurs absolues. Les espèces peuvent être ordonnées comme ci-dessus. On peut déduire que *Schoenefeldia* et *Diheteropogon* résistent mieux que *Zornia* et *Schoenefeldia* plus que *Cenchrus*.

Espèces de la station limon L1. A partir de la figure II.2.12 on a l'ordre suivant:

"taux moyens d'humidité"
(% du poids du sol sec)

- <i>Blepharis linariifolia</i>	0,92
- <i>Loudetia togoensis</i>	1,05
- <i>Zornia glochidiata</i>	1,35

Espèces de la station argile D1. La figure II.2.13 présentent les résultats relatifs aux espèces de cette station.

"taux moyens d'humidité"
(% du poids du sol sec)

- <i>Loudetia togoensis</i>	0,70
- <i>Diheteropogon hagerupii</i>	0,70
- <i>Borreria chaetocephala</i>	0,84
- <i>Borreria stachydea</i>	0,89

Il apparaît clairement que les deux graminées *Loudetia* et *Diheteropogon* résistent mieux que les deux *Borreria*, *Borreria stachydea* et *Borreria chaetocephala*. Les deux graminées ont sensiblement la même résistance. Les deux *Borreria* sont aussi peu différents. Toutes les plantules des *Borreria* sont sèches à un moment où celles des graminées sont vivantes à plus de 60%.

Autres espèces Des figures II.2.14 et II.2.15 ont déduit d'une part que *Cenchrus* résiste mieux qu'*Alysicarpus* et d'autre part que *Tribulus* résiste plus qu'*Alysicarpus*.

De l'ensemble de ces résultats on peut établir la classification relative suivante pour les espèces présentes au Ranch:

- | | | |
|----------------------------------|---|--|
| - <i>Blepharis linariifolia</i> | } | sans différence notable dans les conditions de précision de l'expérience |
| - <i>Schoenefeldia gracilis</i> | | |
| - <i>Diheteropogon hagerupii</i> | | |
| - <i>Loudetia togoensis</i> | | |
| - <i>Cenchrus biflorus</i> | | |
| - <i>Zornia glochidiata</i> | | |
| - <i>Borreria chaetocephala</i> | } | sans différence notable dans les conditions de précision de l'expérience |
| - <i>Borreria stachydea</i> | | |

Il est intéressant de comparer ces résultats à ceux de la survie sur le terrain déterminée précédemment (paragraphe 2.3.2).

La confrontation des résultats du tableau II.2.2 avec ceux présentés ici montre trois différences. *Schoenefeldia* a un taux de survie plus élevé que *Diheteropogon* sur sable S2; *Loudetia* a également un taux plus élevé sur argile que *Diheteropogon*. Cependant, dans l'expérience présentée ici, ces trois espèces réagissent de la même façon. *Borreria stachydea* a un taux de survie plus élevé que *Borreria chaetocephala* sans être plus résistant.

Les causes possibles de ces variations, ainsi que le degré d'efficacité de cette expérience à démontrer la résistance à la sécheresse des espèces seront discutées dans la section 4.

Remarque importante. On aura constaté que les valeurs des "taux moyens d'humidité" du sol au moment où les plantules sont en train de sécher sont très basses, nettement en dessous du point de flétrissement des sols (où des espèces). Ceci vient du fait qu'au moment où le sol des pots est sec sur une grande épaisseur, l'humidité est encore très élevée dans le dernier centimètre au fond des pots. Les plantules continuent à vivre en puisant de l'eau dans cette couche humide. La faible quantité d'eau localisée au fond du pot correspond à un taux d'humidité bas lorsque ce taux est calculé en fonction du poids total du sol contenu dans le pot. Vérification en a été faite.

2.3.7 Rôles de la pluie et du substrat dans l'installation

L'analyse de la survie des espèces a déjà montré en partie l'effet de la pluie et du substrat (tableau II.2.2). On se propose ici d'étudier plus en détail leurs rôles particuliers. Ceci sera fait, en ce qui concerne la pluie, sur la base des types de pluviosité déjà utilisées plus haut au paragraphe 3.1: période A avec: 1- petites pluies et sécheresse; 2- grosses pluies et sécheresse; 3- pluies sans sécheresse. On considère qu'il y a eu grosse pluie lorsque la première vague des germinations est provoquée par une pluie ou une série de pluies (si rapprochées que

leurs effets sont confondus) de hauteur ≥ 30 mm (pluie artificielle ou naturelle ou les deux ensemble). Le cas pluie sans sécheresse (placettes AA et T) ne présente pas de phase d'installation; les 2 premiers types seront seuls exposés. On distinguera deux moments: survie juste à la fin de la période A et installation en début de période B (après la dernière vague des germinations qui marque le début de la croissance continue). On calcule les taux de survie (taux de survie pour marquer la référence à la période A sèche) et les taux d'installation (taux d'installation pour marquer le résultat global de tout le mécanisme de l'installation) des espèces. Ce calcul est fait respectivement pour les "petites pluies" et les "grosses pluies" et par substrat (sauf à la station S2 où on a observé que le cas "petites pluies"). Les résultats ont permis de tracer les courbes (droite de régression) des figures II.2.16 à II.2.19 dans les lesquelles les taux de survie ou d'installation sont mis en relation avec la vitesse de germination (exprimée par le taux de germination à la première vague, voir tableau II.1.2), respectivement pour les "petites pluies" et les "grosses pluies", à la fin de la période A (survie) et au début de la période B (installation).

- *Petites pluies, fin de la période A.* Les droites représentant les variations des taux de survie des espèces en fonction de leur taux de germination, pour les "petites pluies", sur les quatre substrats S2, S1, D1 et L1 (figures II.2.16 à II.2.19) indiquent que le taux de survie de l'espèce est d'autant plus élevé que sa vitesse de germination est plus grande. On conclut donc que les chances de survie d'une espèce durant la période des petites pluies irrégulières sont d'autant plus grandes que l'espèce a une germination rapide.
- *Grosses pluies, fin période A.* Les droites représentant les taux de survie en fonction de la vitesse de germination dans les cas des "grosses pluies" sont tracées sur les figures II.2.17 à II.2.19. Contrairement à la situation précédente, il y a une distinction à établir entre la station S1 d'une part et les stations D1 et L1 d'autre part. A S1, les taux avec les "grosses pluies" ne sont pas très sensiblement différents de ceux observés avec les "petites pluies". La survie est basse à S1 s'il y a sécheresse. A D1 et L1 par contre les taux de survie sont plus élevés après les "grosses pluies" que les "petites pluies" et là aussi les taux sont plus bas pour les espèces à germination lente. A limon L1, on constate même que les taux de survie des diverses espèces du genre *Borreria* sont pratiquement nuls dans les deux types de pluviosités, ce qui traduit une forte sensibilité de ces espèces.
- *Petites pluies, début période B.* Les droites représentant les variations du taux d'installation en fonction des taux de germination, pour les "petites pluies", toutes stations (figures II.2.16 à II.2.19) montrent que le taux

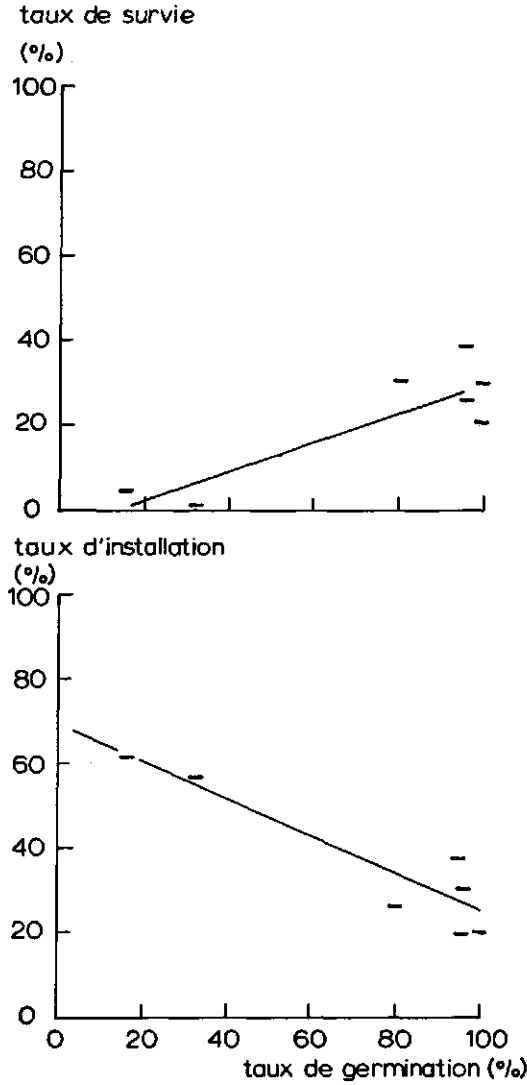


Fig. II.2.16. Relation entre le taux de survie à la fin de la période des pluies irrégulières (période A), le taux d'installation en début de la période B et le taux de germination à la première vague (indication de la vitesse de germination de l'espèce); petites pluies. Station S2.

Nota: Chaque point représente une espèce dont les taux de survie et d'installation portés sur la figure sont des moyennes des taux individuels observés sur plusieurs placettes.

d'installation est en corrélation inverse du taux de germination. Le taux d'installation est d'autant plus élevé que l'espèce est à germination lente et cela sur tous les substrats. Ceci est dû au fait qu'au début de la période B, il y a germination importante des espèces à germination lente qui

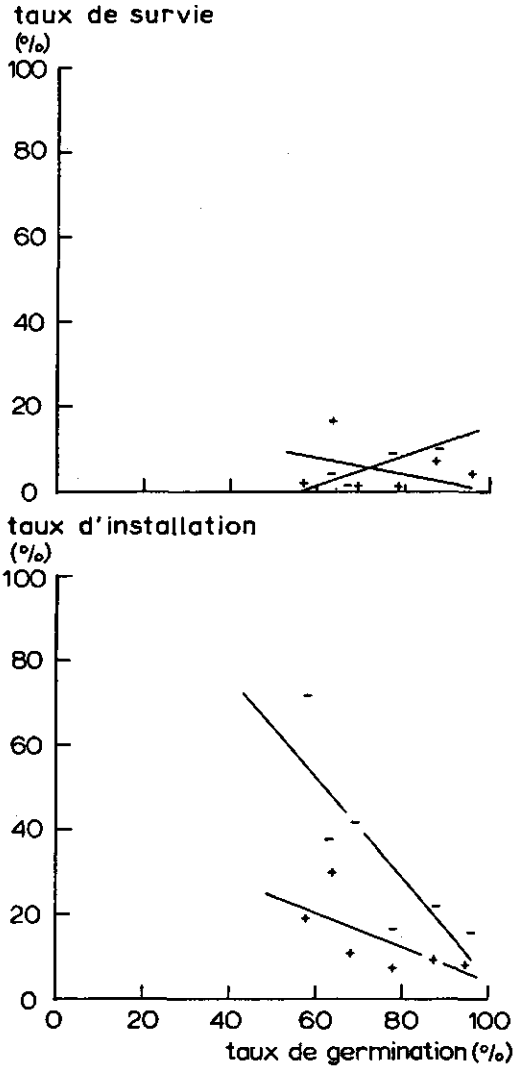


Fig. II.2.17. Relation entre le taux de survie, le taux d'installation et le taux de germination à la première vague; petites pluies (-) et grosses pluies (+). Station sable S1.

Nota: Chaque point représente une espèce dont les taux de survie et d'installation portés sur la figure sont des moyennes des taux individuels observés sur plusieurs placettes.

ont faiblement germé en période A et inversement pour les espèces à germination rapide.

La relation vitesse de germination-taux d'installation avec les "petites pluies" et sécheresse est l'inverse de la relation observée entre taux de germination-taux de survie.

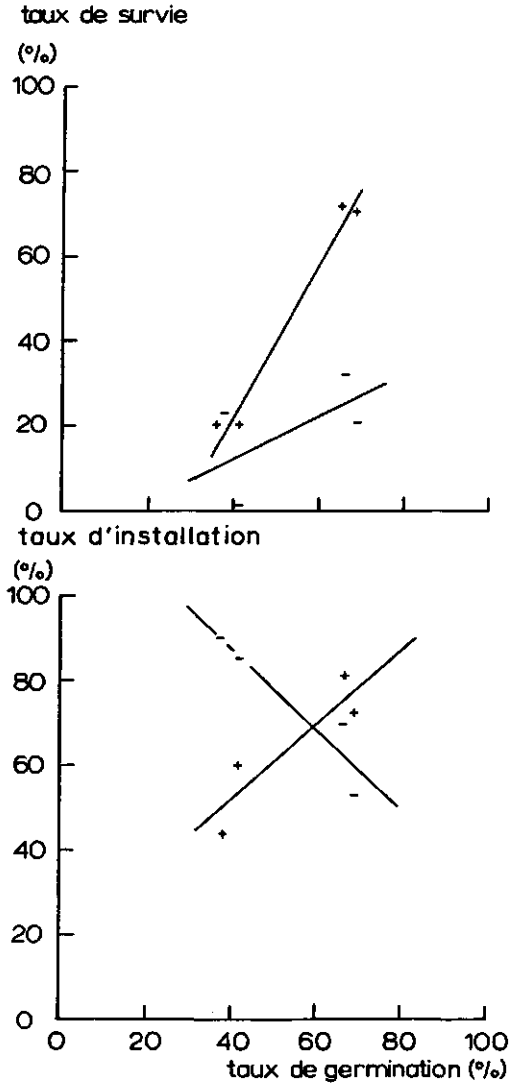


Fig. II.2.18. Relation entre le taux de survie, le taux d'installation et le taux de germination à la première vague; petites pluies (-) et grosses pluies (+). Station argile DL.
Nota: Chaque point représente une espèce dont les taux de survie et d'installation portés sur la figure sont des moyennes des taux individuels observés sur plusieurs placettes.

- *Grosses pluies, début de la période B.* Les droites représentant les taux d'installation en fonction de la vitesse de germination (figures II.2.17 à II.2.19) sous les cas "grosses pluies", montrent qu'il y a lieu de faire une distinction entre S1 d'une part et D1 et L1 d'autre part. A S1, les taux d'installation restent inverses des taux de germination comme dans le cas

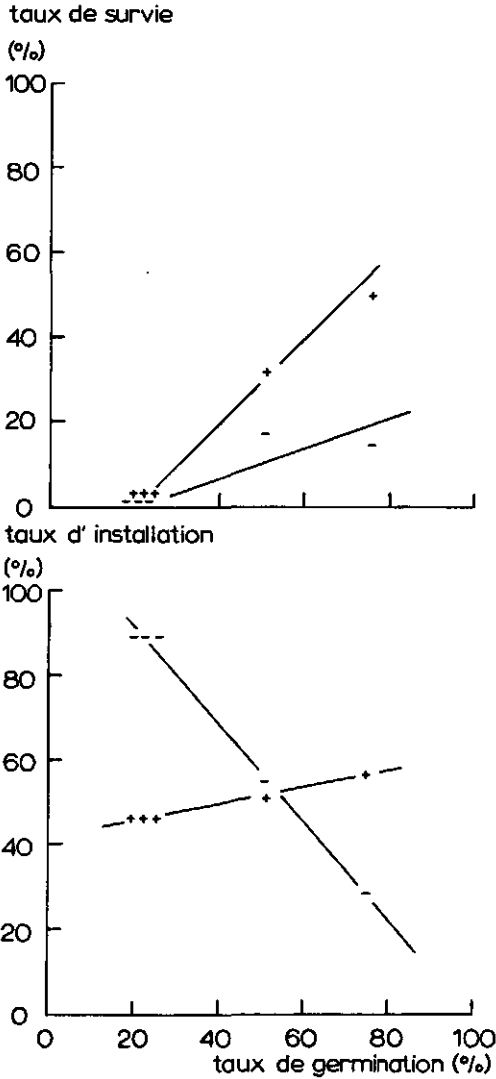


Fig. II.2.19. Relation entre le taux de survie, le taux d'installation et le taux de germination à la première vague; petites pluies (-) et grosses pluies(+). Station limon L1.
Nota: Chaque point représente une espèce dont les taux de survie et d'installation portés sur la figure sont des moyennes des taux individuels observés sur plusieurs placettes.

ci-dessus: les espèces à germination lente ont un taux d'installation plus élevé. Aux stations D1 et L1 les taux d'installation sont d'autant plus élevés que la vitesse de germination de l'espèce est également plus élevée. A S1, tout se passe comme si, des pluies de hauteurs élevées (>30 mm) ne créent pas une situation sensiblement différente du type "petites pluies";

la disponibilité de l'eau dans le sol qui conditionne la survie, reste faible (voir discussion 4). Aux stations D1 et L1, les "grosses pluies" provoquent des germinations abondantes de toutes les espèces. Les espèces à germination lente ont une survie plus faible que les espèces à germination rapide comme montré au paragraphe 3.2, elles meurent en grand nombre. Au début de la période B, il y a peu de germinations de toutes les espèces. Ceci explique le faible taux d'installation des espèces à germination lente.

La meilleure survie sur argile D1 et limon L1 indiquent que ces substrats ont une disponibilité d'eau plus élevée que sable S1 en cas de "grosses pluies".

On souligne que la relation qui est apparue dans les figures II.2.16 à II.2.19 pour les "petites pluies" entre le taux de germination et le taux d'installation pourrait provenir du fait que les deux taux sont calculés à partir des mêmes nombres de germinations totales, ceci dans le cas où il y aurait une corrélation positive entre nombre des germinations et taux de germination de la première vague. Mais rien ne suggère qu'une telle corrélation existe dans les cas présents (voir la comparaison des totaux de germination des figures II.1.2 à II.1.14).

2.4 Discussion - conclusion

L'installation est apparue liée à différents facteurs: l'espèce par sa vitesse de germination et sa résistance à la sécheresse, la *pluviosité* et le substrat.

Les espèces à germination rapide survivent mieux que les espèces à germination lente. Les levées des espèces à germination rapide peuvent se faire à un moment où la quantité d'eau dans le sol est assez élevée, même en surface. Il s'en suit un allongement rapide des racines qui se ramifient dans le sol. La plantule peut ainsi drainer plus d'eau pour assurer l'alimentation d'une partie aérienne peu développée. Les levées de l'espèce à germination lente se produisent alors que le taux d'humidité dans les couches supérieures du sol est plus basse, ce qui entraîne une mort rapide des plantules. De fait on constate que pour la même espèce, les levées les plus éloignées de la pluie meurent à un moment où les premières ne montrent aucun signe de déficit d'eau. Ceci serait comparable à l'effet de l'âge dans l'installation: les jeunes plantules d'une deuxième vague de germination meurent avant celles de la vague précédente.

Les espèces à germination rapide survivent mieux durant les périodes sèches, mais comme on l'a montré, elles perdent plus de plantules que les espèces à germination lente du fait même qu'elles sont plus exposées aux sécheresses et qu'elles

germent peu dans les dernières vagues. Ceci pose le problème de la résistance à la sécheresse des plantules. L'expérience réalisée au laboratoire ne permet pas en fait, comme la survie au terrain, de démontrer la résistance à la sécheresse des espèces, car on ne tient pas compte dans l'expérience de la croissance de l'appareil racinaire. Une vitesse de croissance plus élevée développe un appareil souterrain plus long qui peut assurer un drainage d'une plus grande quantité d'eau, comme dans le cas de la germination rapide. C'est notamment l'idée suggérée dans les thèses PPS d'une plus rapide croissance permettant une durée de vie plus longue des plantules. Cependant les conditions plus ou moins uniformes dans les pots (sol, distribution des plantules dans le pot) permettent une meilleure comparaison des espèces dans une situation de manque d'eau.

Il faut tenir compte non seulement des caractères morphologiques mais aussi des caractères physiologiques des espèces, notamment la régulation stomatique qui influence les pertes d'eau par la plante. Les espèces du lieu d'étude sont peu connues à ce point de vue. Cependant des mesures faites par Van Keulen (1987) ont montré une forte régulation stomatique chez les graminées *Schoenefeldia gracilis*, *Loudetia togoensis* et *Diheteropogon hagerupii* et son absence chez l'espèce *Borreria stachydea*. Nos expériences ont montré que les trois premières espèces sont résistantes à la sécheresse alors que *Borreria stachydea* ne présente pas de résistance face au manque d'eau.

Borreria stachydea ne résiste pas mieux à la sécheresse que *Borreria chaetocephala*, mais présente un taux de survie plus élevé au terrain, au moins à argile D1. Ceci est déterminé semble-il par la germination de *Borreria stachydea*. Cette espèce a une germination lente qui demande plusieurs jours d'humidité à la surface (3-5 jours). Les levées se produisent là où la disponibilité de l'eau est longue, c'est-à-dire dans les endroits où beaucoup d'eau s'infiltré. Les plantules peuvent vivre plus longtemps sans être résistantes. *Borreria chaetocephala* plus répandu et à germination plus rapide perd beaucoup de plantules dans les emplacements plus secs où *Borreria stachydea* n'a pas germé. On doit donc tenir compte d'une relation hauteur de la pluie - infiltration - vitesse de germination pour expliquer certain cas de survie au terrain.

Pour les espèces à germination rapide, il y a un problème de résistance dans tous les cas de sécheresse, aussi bien avec les petites pluies qu'avec les grosses pluies. La résistance est une garantie mais d'efficacité limitée. Germer vite expose toujours au risque d'une forte sécheresse donc d'une mortalité plus ou moins complète. Ceci conduit à penser que dans la région d'étude, pluviosité irrégulière appelle presque toujours la liaison des deux caractères: germination rapide et bonne résistance à la sécheresse. Ceci n'explique pas pourquoi les espèces à germination lente survivent mal, mais il faut dire que le nombre des espèces à

germination lente observé est faible. La résistance est moins déterminante pour les espèces à germination lente.

Il va sans dire que sur un même *substrat* la survie est d'autant plus longue que *la pluie* a été plus élevée. Ce qui est intéressant, c'est l'interdépendance pluie-substrat. La survie des espèces a été mauvaise sur tous les substrats sous des petites pluies. C'est avec les grosses pluies que les différences apparaissent. La sable S1 s'est montré un mauvais substrat pour la survie chaque fois qu'il y a eu une sécheresse marquée même avec de grosses pluies alors que la survie a été meilleure sur argile D1 et limon L1 avec ces mêmes pluies. Les caractères des substrats exposés au chapitre I.3 permettent de comprendre cette situation: le taux de ruissellement est très élevé à S1 alors qu'il est plus faible à L1, et sur D1 il y a même écoulement. La disponibilité de l'eau est plus prolongée sur L1 et D1 après de fortes pluies. Toutes les espèces ne survivent pas de la même façon sur L1 et D1 et là aussi la vitesse de germination introduit une distinction.

Argile D1 et limon L1, sur lesquels l'infiltration est lente, restent fortement humide en surface après de grosses pluies; cette situation est favorable à la germination des espèces à germination rapide comme des espèces à germination lente. Si, après de telles pluies la période sèche est prolongée, les espèces à germination lente meurent dans de plus grandes proportions. Les pluies ultérieures ne produiront plus des levées importantes. Il s'en suit qu'en début de croissance continue, les espèces à germination rapide ont perdu moins de plantules. Les grosses pluies suivies de sécheresse sont plus néfastes pour les espèces à germination lente.

Dans tous les cas de pluie-substrat, lorsqu'il y a période de sécheresse, le nombre des plantules qui participent à la croissance a été plus faible que celui des germinations.

Les observations de terrain ont montré que *la paille* est défavorable à la survie des plantules. Ce même résultat a été obtenu dans l'expérience au laboratoire, qui a par contre montré que la présence de la paille est favorable à la germination. Ces effets de la paille peuvent être liés à des causes diverses. La paille influence l'évolution de l'eau du sol: elle atténue l'intensité de l'évaporation; mais cette évaporation reste prolongée ce qui favorise la remontée capillaire. Le sol reste de ce fait humide en surface plus longtemps. L'humidité prolongée favorise la germination. Ceci pourrait être le cas même avec de petites pluies pour les espèces à germination rapide qui risquent ainsi de germer totalement (et d'épuiser leur stock de semences) dès le début de la saison, avant les grosses pluies qui permettent l'installation. Même avec de grosses pluies, s'il y a de longs moments de sécheresse, la remontée capillaire favorisant l'épuisement de l'eau du sol, les plantules vont mourir pour les espèces à germination rapide comme

les espèces à germination lente qui auront germer avec ce type de pluie. Cependant, en moyenne, les espèces à germination lente qui présentent plusieurs vagues ont plus de chances d'avoir des plantules installées au début de la croissance continue, d'où leur dominance sur des parcelles avec beaucoup de paille. La liaison humidité du sol et vitesse de germination des espèces expliquerait l'effet de la paille sur la germination et l'installation. On ne peut néanmoins pas écarter d'autres arguments, notamment celui de l'intensité de l'éclairement reçu par les plantules à la surface du sol, sous la paille.

La présence de la paille, en réduisant la lumière, empêche ou limite la photosynthèse. La croissance de la plantule est donc faible. Deux éventualités peuvent se présenter. La graine est de petite taille, elle n'a pas assez de réserves pour permettre à la plantule de s'allonger suffisamment pour émerger de la paille et commencer à faire la photosynthèse. La plantule s'étoile et meurt sous la paille même s'il y a assez d'eau. La graine est de grande taille, les réserves permettent un allongement important de la plantule qui émerge de la paille en plein soleil.

De fait, les observations de terrain montrent que les espèces à grosses semences s'installent mieux en présence de paille (*Cenchrus*, *Brachiaria*, *Cassia*, *Cucumis*, *Borreria*, etc.) que les espèces à petites semences (*Schoenefeldia*, *Elionurus*).

Après la description du mode de germination des espèces (II.1) et des mécanismes à la base de l'installation dans le présent chapitre, on établit ci-après une synthèse montrant l'état du tapis herbacé annuel au début de la croissance continue.

2.5 Bilan de la germination et de l'installation

La période de germination-installation s'étend de la première pluie qui a provoqué la première vague de germination aux pluies du début de la croissance continue. Cette période a eu durant les années d'étude, sous pluies naturelles, une durée moyenne de 48 ± 12 jours, marquée par les séquences pluie-sécheresse. Des résultats présentés dans le précédent chapitre (II.1, Germination) et dans le présent chapitre on peut dégager le schéma suivant.

- A la première pluie, les espèces germent, mais avec des taux différents sur le même substrat et sur substrats différents (voir tableau II.1.2). Le nombre des germinations à cette première vague est fonction du stock des semences des espèces, de leur vitesse de germination et de la hauteur de la pluie. On a montré que les espèces à germination rapide ont relativement

plus de plantules que les espèces à germination lente; elles dominent le jeune tapis herbacé après la première pluie.

- Après le premier flux, les autres germinations sont d'autant plus élevées (relativement) que l'espèce a une germination lente. Le stock des semences s'épuisent donc plus rapidement pour les espèces à germination rapide que pour les espèces à germination lente.
- Du point de vue de la survie au terrain, les espèces à germination rapide survivent plus longtemps que les espèces à germination lente durant les périodes sans pluies. Mais en combinant vitesse de germination et survie, le résultat dépend de la pluviosité et du substrat.
- De petites pluies avec sécheresse provoquent la germination des espèces rapides, tôt en début de saison. Les plantules résistent à la sécheresse mais si la période sans pluie est prolongée, elles se dessèchent. Les espèces à germination rapide qui épuisent ainsi leur stock de semences sont éliminées ou fortement réduites. Par contre les espèces à germination lente qui germent peu au début avec ce genre de pluie, meurent également, mais germent beaucoup par la suite (début de croissance continue). Donc les petites pluies avec sécheresse sont moins défavorables pour les espèces à germination lente.
- De grosses pluies avec sécheresse provoquent une germination abondante de toutes les espèces, rapide comme lente. Le stock des semences s'épuisent pour toutes les espèces, dont les plantules vont affronter la sécheresse; il y a alors un problème d'aptitude à la survie de l'espèce. Cette survie dépend de l'espèce mais aussi du substrat par les différences de disponibilité de l'eau. On a montré que la survie est mauvaise pour toutes les espèces pour sable S1; cependant, le taux d'installation est plus élevé pour les espèces à germination lente. C'est dire qu'à sable S1, dans tous les cas de pluviosité, s'il y a sécheresse marquée on aboutit à une dominance des espèces à germination lente. A D1 et L1 par contre, les espèces à germination rapide, survivent mieux sur ces substrats qui ont une meilleure disponibilité de l'eau favorisant les espèces résistantes, après de grosses pluies.
- Lorsque la période A est nulle comme dans les traitements AA et T, toutes les espèces germent dès le début; il n'y a pas de mortalité liée au manque d'eau. Le nombre des plantules de chaque espèce dépend du stock des semences de l'espèce. Les caractères des espèces à la germination et à l'installation n'entraînent donc pas des situations avantageuses pour certaines et désavantageuses pour d'autres.

Ces résultats vérifient deux thèses présentées dans l'introduction: le nombre des plantules qui participent à la croissance est plus faible que celui des germinations, en cas de sécheresse. Si la distribution des pluies a été très mauvaise il y a plus de plantules des espèces à germination lente parmi celles qui contribuent à la croissance. Cette dernière thèse n'est confirmée que partiellement, dans les cas de petites pluies (petites pluies telles que définies dans ce chapitre) ou sur certains substrats (S1) dans les cas de grosses pluies.

Le tableau II.2.7 présente l'installation des espèces en début de la période de croissance continue suivant leur vitesse de germination, le substrat et la hauteur des pluies.

	PPS				GPS		
	S2	S1	D1	L1	S1	D1	L1
<i>Indigofera priureana</i>	+ ?	-	-	-	-	-	-
<i>Cassia mimosoides</i>	++	-	-	-	-	-	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	+	+	-	-	+	-	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	+	+	-	-	+	-	-
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	+	+	+	-	+	++	-
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	-	+	-	-	++
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	-	-	+	+	-	+	+
<i>Borreria radiata</i>	+++	++	-	+++	+	-	+
<i>Loudetia togoensis</i>	-	+	+	-	+	++	-
<i>Elionurus elegans</i>	-	+++	-	-	+	-	-
<i>Zornia glochidiata</i>	-	++	-	++	++	-	++
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	++	+++	-	+	+
<i>Borreria stachydea</i>	-	+++	++	+++	+	+	+
<i>Eragrostis tremula</i>	+++	-	-	-	-	-	-

Tableau II.2.7. Taux d'installation des espèces, suivant les substrats, sous deux types de pluviosités; PPS: petites pluies avec sécheresse; GPS: grosses pluies avec sécheresse. Le type de pluvirosité sans sécheresse ne présente pas de problème d'installation. (Les données sur *Indigofera priureana* ne permettent pas une classification sûre.)
 + : taux d'installation bas
 ++ : taux d'installation élevé
 +++ : taux d'installation très élevé

II.3 CROISSANCE ET PRODUCTION

3.1 Introduction

Dans ce chapitre on présente les résultats se rapportant à la croissance végétative et à la production de biomasse en fin de saison des pluies. On cherche à établir la mesure dans laquelle les variations de la végétation sont conditionnées par des mécanismes qui se déroulent durant la croissance: comment l'état du tapis herbacé décrit à la germination et installation est modifié à l'avantage de certaines espèces pour qu'un nouvel équilibre s'établisse à la fin de la saison? Il y a croissance déjà durant la période A de germination-installation: "croissance discontinue", mais la production de biomasse a lieu surtout durant la période B des pluies régulières: "croissance continue". On analysera ces deux étapes en suivant l'évolution, durant la saison, de la biomasse des espèces sous l'influence des facteurs déterminants qui sont: la pluviosité, la fertilité du sol, la durée de l'éclairement et les espèces végétales.

La pluviosité des terrains d'étude a été présentée en détail dans les chapitres I.3 et II.1. Elle intervient par le total annuel et la distribution dans le temps. C'est sur elle que repose la subdivision de la saison en périodes (A, B, etc.) et la distinction des différents types de saison.

Pendant la période des pluies irrégulières, les espèces à germination rapide peuvent croître pour augmenter leur biomasse initiale B_0 , ce qui leur permet de commencer la période des pluies régulières (croissance continue) avec une biomasse B_1 plus élevée alors que les espèces à germination lente la commencent avec la biomasse B_0 . Le temps d'humidité suffisante dans le sol pour permettre la croissance détermine la durée de la croissance qui est un facteur essentiel de la production. On recherchera le mode de liaisons durée-production suivant les espèces.

La fertilité du sol est une donnée importante pour la production. Les sols des terrains d'étude sont pauvres en général bien que le niveau de fertilité varie avec les sites. Les études du projet PPS (Penning de Vries et Djitéye, 1982) ont montré que les sols du Ranch sont surtout pauvres en azote et en phosphore. La disponibilité de l'azote est variable au cours de la saison des pluies, plus d'azote au début de la saison et de moins en moins par la suite. Les espèces à germination

rapide qui survivent mieux durant les moments de sécheresse de la "croissance discontinue", ont la possibilité d'absorber une fraction plus grande d'azote en comparaison des espèces à germination lente qui n'apparaissent en grand nombre que plus tard, au début de la "croissance continue". Les espèces à germination rapide doivent aussi avoir un avantage dans l'absorption du phosphore. Le P est peu mobile dans le sol; les racines doivent s'allonger pour l'absorber. Les espèces à germination rapide peuvent développer un système racinaire plus important pour prélever le phosphore. Ce système racinaire plus étendu permet aussi au cours de l'hivernage, d'absorber plus de N des couches inférieures du sol avec la minéralisation qui se propage en profondeur par suite de l'infiltration progressive de l'eau. Ces modalités d'absorption du N et du P suivant les espèces influencent le rapport P/N indicateur de l'équilibre entre ces deux éléments durant la croissance.

L'éclairement joue un rôle important par sa durée quotidienne, car la durée de la croissance végétative est fonction de la photopériode (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Dans l'optique de la dynamique on doit s'attendre à ce que les différences des durées de la croissance des espèces créent avantage pour certaines espèces, et désavantage pour d'autres, en combinaison notamment avec la pluviosité qui est un autre facteur déterminant la longueur de la période de croissance. Dans l'étude ci-dessus citée, on a distingué des espèces à cycle du type I et des espèces de type II (I.2.2.2). Suivant les circonstances pluviométriques, l'un ou l'autre type de cycle pourrait être favorisé.

L'espèce végétale intervient de plusieurs manières. Une vitesse relative de croissance (VRC) élevée durant les semaines de croissance discontinue est favorable pour une absorption des éléments nutritifs du sol. Le type de photosynthèse, C₃ ou C₄ est une différence qualitative entre espèces qui se traduit par une efficacité variable de l'utilisation des éléments nutritifs et de l'eau pour la production de biomasse. Le type de photosynthèse constitue donc un facteur de dynamique. La hauteur des plantes (et leur morphologie) risque aussi d'intervenir car la concurrence pour la lumière détermine avec d'autres facteurs, la concurrence pour l'eau et les éléments nutritifs (Penning de Vries et Djitèye, 1982; Spitters, 1984).

La durée du cycle de développement de l'espèce comme les caractères cités ci-dessus contribuent à déterminer sa force de concurrence. La force de concurrence des espèces sera déterminée pour servir à expliquer les fluctuations qui affectent l'espèce.

3.2 Méthodes d'étude.

La croissance a été étudiée sous la pluviosité naturelle mais aussi sous la pluviosité naturelle et artificielle, sur les mêmes placettes que la germination et

l'installation, sauf sur les Bandes Fixes (voir tableau II.1.1).

Calcul de la biomasse au début de la "croissance continue". Les espèces herbacées annuelles commencent la croissance en début de la saison avec la biomasse initiale B_0 . Si les pluies sont régulières la croissance continue commence avec cette biomasse initiale. Mais il y a pratiquement chaque année une période A relativement longue. Les espèces suivant leurs caractères, germination rapide ou lente, résistantes à la sécheresse ou pas, mettront à profit (ou non), les moments d'humidité de la période A pour croître et augmenter leur biomasse B_0 . Cette biomasse B_0 se trouvera multiplier pour certaines espèces par un coefficient plus ou moins élevé qui est désigné ici par "facteur de multiplication". Une biomasse B_1 élevée au début de la croissance continue est un avantage potentiel pour une espèce. Les caractères des espèces mis en évidence dans les chapitres II.1 et II.2 suggèrent que ce sont les espèces à germination rapide et résistantes à la sécheresse qui profitent souvent d'un tel avantage au détriment des espèces à germination lente.

Le calcul de la biomasse au début de la croissance continue nécessite celui du poids des plantules à la germination, de la vitesse relative de croissance (VRC) et de la durée de la croissance pendant la période des pluies irrégulières. Les principes de ces calculs sont expliqués ci-dessous.

On sait que d'une manière générale, *le poids de la plantule à la germination*, représente environ 60 à 70% du poids de la graine (Penning de Vries et Djitéye, 1982). La partie aérienne de la plantule représente elle aussi le même pourcentage par rapport au poids de toute la plantule. Il suffit donc de déterminer par pesée le poids des graines et d'en déduire les valeurs voulues. Nous avons adopté le taux de 60% dans les deux cas, pour tous les calculs.

La vitesse relative de croissance se déduit de la formule permettant de calculer la biomasse durant la phase exponentielle de la croissance.

$$B_1 = B_0 \cdot e^{\alpha t}$$

$$\text{d'où } \alpha = \frac{1}{t} \ln \frac{B_1}{B_0}$$

avec B_1 = biomasse, au temps t ,

B_0 = biomasse à la germination

t = nombre de jours de croissance

α = VRC

Au cours de la saison des pluies de 1977, des relevés de biomasse ont été faits durant la phase de croissance exponentielle; ces relevés ont été utilisés pour

calculer la VRC des espèces dans des situations sans manque d'eau (sauf à la station S2). Les résultats servent aux calculs des biomasses dans les autres situations où l'eau manquant fréquemment, la croissance a été discontinue.

Le temps de croissance. Lorsque les pluies sont régulières et abondantes dès la germination, le temps de croissance discontinue est nul; la biomasse au début de la croissance continue est égale à la biomasse B_0 . Mais il existe comme on vient de le signaler, en général une période A bien nette au début de la saison. Les plantules résultant des premières germinations, lorsqu'elles ne sèchent pas, croissent pendant quelques jours après chaque pluie. Leur biomasse augmente ainsi progressivement.

Les jours de croissance, c'est-à-dire les jours pendant lesquels la disponibilité de l'eau permet une croissance après chaque pluie ont été calculés au moyen d'un modèle de simulation par Van Keulen et al. (1986), sur tous les sites et toutes les années. Les résultats ont servi à calculer la biomasse B_1 .

Les méthodes relatives aux autres aspects de l'étude seront succinctement indiquées lors de l'analyse des résultats.

3.3 Résultats

3.3.1 La croissance discontinue

- *La vitesse relative de croissance (VRC).* Les biomasses ont été régulièrement mesurées seulement au cours de la saison des pluies de 1977. Ces biomasses permettent de calculer la VRC des espèces dominantes dans les conditions naturelles qui ont prévalu au début de cette saison. Le calcul est fait pour des situations où l'eau n'a pas manqué pour la période considérée et en partant des graines pour les stations S1, L1 et D1. La période de croissance est ainsi déterminée par le nombre de jours entre les dates de mesure de la biomasse. A la station sable S2, les germinations ont été provoquées par des pluies de début Juin, suivies d'une période de sécheresse. Le temps pendant lequel le sol est resté assez humide pour permettre la croissance des plantules a été déterminé au moyen du modèle de Van Keulen et al. (1986). Les résultats sont rassemblés dans le tableau II.3.1, par station; ils concernent seulement les parties aériennes des plantules. Ils sont compris entre 0,10 et 0,20, sensiblement. Lorsque l'on considère les groupes d'espèces C_4 et C_3 , les valeurs montrent que les VRC sont légèrement plus élevées chez les espèces C_4 que chez les espèces C_3 , 0,16 contre 0,13.

La figure II.3.1 montre la liaison entre la VRC et la vitesse de germination des espèces. Sans que cette liaison soit très étroite vu le

	S2	S1	I1	D1	type de photosynthèse
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	0,18	-	-	-	C ₄
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	0,18	-	-	0,17	C ₄
<i>Elionurus elegans</i>	-	0,14	-	-	C ₄
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	-	0,15	C ₄
<i>Borreria radiata</i>	-	0,15	0,16	-	C ₃
<i>Zornia glochidiata</i>	-	0,12	-	-	C ₃
<i>Borreria stachydea</i>	-	0,13	0,14	0,09	C ₃
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	0,14	0,10	C ₃
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	0,13	-	C ₄ ?

Tableau II.3.1. Vitesse relative de croissance des espèces dominantes des stations d'étude, au début de la saison de 1977, durant les 3-4 premières semaines de croissance.

VRC moyenne espèces C₄, toutes stations: 0,16

VRC moyenne espèces C₃, toutes stations: 0,13

Nota: les valeurs sur S2 ont été calculées avec le modèle de Van Keulen et al. (1986).

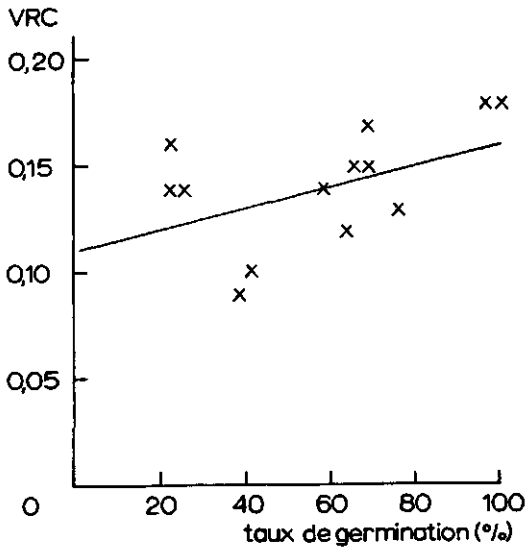


Fig. II.3.1. Relation entre le taux de germination à la première vague et la vitesse relative de croissance (VRC) des espèces dominantes de toutes les stations.

coefficient, $r = 0,50$, il existe une certaine corrélation entre VRC et vitesse de germination: la VRC est plus élevée chez les espèces à germination rapide et basse chez les espèces à germination lente.

- *Calcul de la biomasse au début de la croissance continue et facteur de multiplication (a)*. Pour mettre en évidence l'avantage qu'une espèce peut tirer de la croissance discontinue on a procédé au calcul des biomasses B_0 et B_1 et du facteur de multiplication (a). La biomasse B_0 a été calculée à partir du poids des graines dont le nombre est celui des "germinations efficaces" qui ont réalisé la biomasse à la fin de la saison (biomasse finale). Les calculs intéressent l'année 1978 pour laquelle les individus par espèce ont été dénombrés sur toutes les placettes des différents traitements AA, A, BF et T. Le facteur de multiplication, rapport des biomasses, B_1/B_0 , est une valeur moyenne par espèce. Le tableau II.3.2 rassemble les différents facteurs de multiplication par espèce et station. Le tableau montre aussi le type de photosynthèse C_3 ou C_4 et le taux de germination des espèces à la première vague (indicateur de la vitesse de germination). On constate que le facteur de multiplication diminue des espèces en haut du tableau aux espèces en bas du tableau; c'est dire que les premières espèces tirent plus avantages de la croissance discontinue que les dernières espèces. Aussi, les facteurs sont plus élevés chez les espèces à photosynthèse du type C_4 que chez celles à photosynthèse du type C_3 .

Pour chercher s'il existe une liaison entre vitesse de germination et facteur (a), on a construit la figure II.3.2. Il n'existe pas une corrélation très étroite entre les deux ($r = 0,63$) mais la figure montre que les facteurs de multiplication élevés correspondent à des taux également élevés. On peut conclure que les espèces à germination rapide ont un facteur de multiplication plus élevé que les espèces à germination lente.

Cette étude de la croissance discontinue a montré que ce sont les espèces à germination rapide qui profitent plus de cette période de croissance pour augmenter leur biomasse B_0 ; dans les cas tout ou moins où la rigueur de la sécheresse ne provoquent pas une trop forte mortalité des plantules.

3.3.2 La croissance continue et la compétition interspécifique

La croissance continue se déroule durant la période B des pluies régulières. Les disponibilités hydriques peuvent être parfois momentanément faibles au point de ralentir la croissance mais sans provoquer des mortalités. Les biomasses B_1 calculées au début de cette croissance continue et les biomasses B_t mesurées à la fin de la croissance sont utilisées pour calculer les facteurs de multiplication

	S1		D1		L1		type de photosynthèse
	(a)	%	(a)	%	(a)	%	
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	34	96	-	-	-	-	C ₄
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	34	88	58	69	-	-	C ₄
<i>Cenchrus biflorus</i>	-	78	-	-	-	-	C ₄
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	-	-	5	76	C ₄ ?
<i>Loudetia togoensis</i>	34	-	38	66	-	-	C ₄
<i>Elionurus elegans</i>	26	58	-	-	-	-	C ₄
<i>Borreria radiata</i>	34	68	-	-	1	22	C ₃
<i>Zornia glochidiata</i>	15	64	-	-	-	51	C ₃
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	7	41	1	22	C ₃
<i>Borreria stachydea</i>	20	-	6	38	1	22	C ₃

Tableau II.3.2. Le facteur de multiplication (a) en 1978, le type de photosynthèse et le taux de germination à la première vague (%); stations S1, D1 et L1.

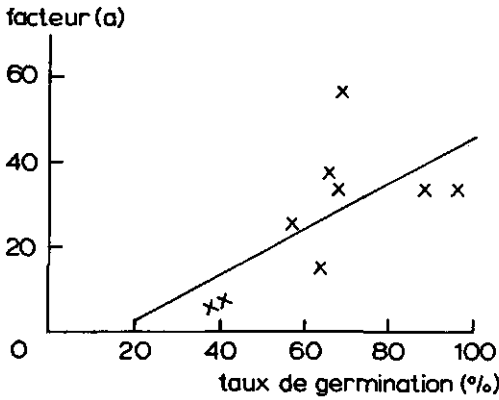


Fig. II.3.2. Relation entre le facteur de multiplication (a) et le taux de germination à la première vague des espèces dominantes des stations S1, D1 et L1.

(b), rapports des biomasses B_t/B_1 . Ces facteurs révèlent l'aptitude des espèces à utiliser plus ou moins efficacement les conditions offertes par le milieu pour accroître leur biomasse B_1 . Les facteurs de multiplication (b) sont rassemblés dans le tableau II.3.3. Les valeurs indiquées sont des moyennes des traitements par station pour 1978. Aux stations S1 et D1, les espèces sont rangées de haut en bas du tableau suivant un ordre décroissant du facteur (b). Les espèces en haut du tableau ont un facteur élevé; elles ont le type de photosynthèse C_4 . Les espèces en bas du tableau ont un facteur plus faible, elles sont du type C_3 . Il y a donc une liaison entre facteur b et type C_4 ou C_3 , le type C_4 étant un caractère favorable pour un accroissement plus rapide de la biomasse B_1 . Il faut cependant souligner le cas de *Loudetia togoensis*, espèce C_4 qui, à S1 comme à D1 montre un facteur faible comme les espèces C_3 . A la station L1, *Blepharis linariifolia*, identifiée comme espèce C_4 a néanmoins un facteur plus faible que les espèces C_3 . Dans le paragraphe II.3.3.1 on a vu que *Loudetia* à S1 comme *Blepharis* à L1 avaient un facteur (a) plus élevé, donc l'avantage acquis durant la période de croissance discontinue ne se prolonge pas durant la croissance continue. Les cas d'*Elionurus* à S1 et de *Blepharis* à L1 suggèrent qu'il n'y a pas de liaison entre vitesse de germination et facteur (b) (au contraire du facteur (a)). En effet *Elionurus* est une espèce à germination lente mais avec un facteur (b) élevé tandis que *Blepharis* est une espèce à germination très rapide mais à facteur plus bas que ceux des espèces à germination lente de la même station. Il est clair que la distinction C_3 - C_4 seule

	S1	D1	L1	type de photosynthèse
	(b)	(b)	(b)	
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	240	97	-	C_4
<i>Elionurus elegans</i>	223	-	-	C_4
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	145	-	-	C_4
<i>Loudetia togoensis</i>	15	12	-	C_4
<i>Blepharis linariifolia</i>	-	-	94	$C_4?$
<i>Borreria radiata</i>	27	-	165	C_3
<i>Borreria stachydea</i>	39	10	131	C_3
<i>Zornia glochidiata</i>	18	-	-	C_3
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	8	138	C_3

Tableau II.3.3. Facteur de multiplication (b), et type de photosynthèse (C_3 ou C_4) des espèces dominantes des stations S1, D1 et L1; 1978.

ne suffit pas pour comprendre la valeur relative du facteur b. On aurait pu trouver d'autres exceptions dans l'ordre des espèces en rapport avec leur type de photosynthèse (tableau II.3.3) par l'analyse d'observations de plusieurs années ou d'autres combinaisons d'espèces par substrat. En effet le facteur b est en réalité une expression de la force de concurrence au cours de la croissance, qui dépendra, pour une espèce, des facteurs signalés en II.3.1 et des espèces avec lesquelles elle est en compétition.

Les mesures des biomasses spécifiques à la fin de la saison et le dénombrement des individus par espèce, permettent de déterminer la force de concurrence de ces espèces vivant ensemble dans une même station. La méthode est celle mise au point par Van den Bergh (1968): on établit la relation entre le pourcentage du poids dans la biomasse et le pourcentage du nombre d'individus de l'espèce dans le nombre total des individus sur la même surface.

Les dénombrements des plantes et les mesures de biomasses effectués en 1977 et 1978 ont permis de tracer les courbes de la figure II.3.3 correspondant aux espèces des stations S1, L1 et D1. La lecture des courbes de bas en haut donne une classification des espèces de la plus faible à la plus forte du point de vue de la concurrence. Une telle classification est présentée dans le tableau II.3.4 ainsi que certains caractères des espèces, par station. On lit sur le tableau que les espèces qui ont la force de concurrence la plus élevée sont des espèces à germination rapide. A limon L1 cependant, *Borreria stachydea*, espèce à germination lente a montré sensiblement la même force de concurrence que *Blepharis linariifolia* à germination rapide. La liaison entre la force de concurrence et le type de photosynthèse est encore plus nette: les espèces à photosynthèse du type C_4 ont une force de concurrence plus grande que les espèces du type C_3 . Par contre une telle liaison est moins nette avec la durée de la phase végétative de la croissance, quoique pour chaque substrat, la durée moyenne des espèces en haut du tableau est plus basse que celle des espèces en bas du tableau. La liaison est cachée par le fait que la durée de la phase végétative est une fraction variable de la période de croissance (arrêt après fructification pour la majorité des graminées, poursuite de la croissance chez les dicotylédones tant qu'il y a de l'eau dans le sol). En plus, les espèces ne tirent pas toujours profit d'une vie active longue, si des facteurs de croissance manquent comme c'est le cas au ranch de Niono où il y a déficit prononcé de l'azote et du phosphore. La force de concurrence paraît nettement liée à la taille des plantes: les espèces les plus compétitives sont, sur toutes les stations, celles qui ont la taille la plus grande.

Il est utile de rappeler que cette classification des espèces est valable pour le groupe d'espèces considérées dans un même endroit. La place d'une espèce peut changer en présence d'autres espèces dans d'autres conditions de milieu. Cependant,

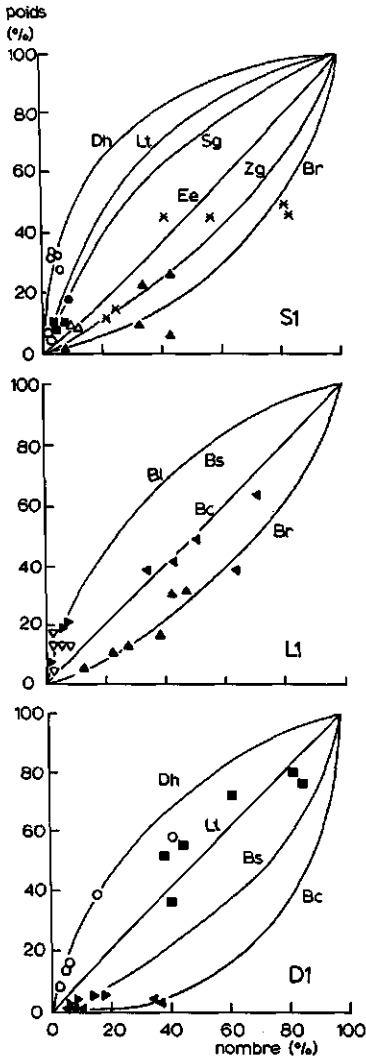


Fig. II.3.3. Relation pourcentage du poids et pourcentage du nombre, espèces dominantes
S1: station sable S1: *Diheteropogon hagerupii* (Dh), *Zornia glochidiata* (Zg), *Borreria radiata* (Br), *Elionurus elegans* (Ee), *Loudetia togoensis* (Lt), *Schoenefeldia gracilis* (Sg).
L1: station limon L1: *Blepharis linariifolia* (Bl), *Borreria stachydea* (Bs), *Borreria chaetocephala* (Bc), *Borreria radiata* (Br).
D1: station argile D1: *Diheteropogon hagerupii* (Dh), *Loudetia togoensis* (Lt), *Borreria stachydea* (Bs), *Borreria chaetocephala* (Bc).

	vitesse de germination	type de photosynthèse	durée de la phase végétative (jours)		type de cycle	taille (cm)
			1/7 mini			
S1						
<i>Borreria radiata</i>	l	C ₃	55	42	I	10- 20
<i>Zornia glochidiata</i>	h	C ₃	36	20	II	10- 25
<i>Elionurus elegans</i>	l	C ₃	47	25	-	20- 50
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	r	C ₄	65	30	II	30- 60
<i>Loudetia togoensis</i>	r	C ₄	58	27	-	30- 60
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	r	C ₄	88	37	I	60-100
D1						
<i>Borreria chaetocephala</i>	l	C ₃	60	29	I	10- 30
<i>Borreria stachydea</i>	l	C ₃	55	34	I	20- 40
<i>Loudetia togoensis</i>	r	C ₄	58	27	-	30- 70
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	r	C ₄	88	37	I	60-100
L1						
<i>Borreria radiata</i>	l	C ₃	55	42	I	10- 20
<i>Borreria chaetocephala</i>	l	C ₃	60	29	I	15- 30
<i>Borreria stachydea</i>	l	C ₃	55	34	I	20- 40
<i>Blepharis linariifolia</i>	r	C ₄	67	37	-	20- 35

Tableau II.3.4. Classification des espèces suivant leur force de concurrence par station de l'espèce qui a la force la plus basse (en haut) à celle qui a la force la plus élevée (en bas), avec indication de la vitesse de germination, du type de photosynthèse C₃ ou C₄, de la durée de la phase végétative et de la taille moyenne des plantes, au ranch de Niono.
 - vitesse de germination: l: lente; h: hétérogène; r: rapide.
 - durée phase végétative: après une germination au premier Juillet et la valeur minimale observée sur terrain irrigué.

la comparaison de ces résultats avec ceux obtenus par Djitéye (1981) à Sabere Haedi (site voisin du Ranch) ou ceux publiés dans le rapport PPS (tableau 4.3.12, page 128) montre qu'au sein d'un même ensemble d'espèces, le changement de site ne modifie pas l'ordre de classification du tableau II.3.4. Les résultats ont donc une assez grande fiabilité pour la zone considérée (Sud-Sahel).

Les caractères qui sont apparus ici comme les plus importants pour déterminer la force de concurrence d'une espèce sont donc la vitesse de germination, le type de photosynthèse et la taille.

Une espèce à germination rapide tire avantage de ce caractère par le fait qu'elle apparaît tôt sur le terrain, profite des moments humides durant la période de croissance discontinue pour absorber les éléments nutritifs, notamment l'azote et croître pour augmenter sa biomasse B₀. Le facteur de multiplication (a), calculé

au paragraphe 3.3.1 met en évidence cet avantage des espèces à germination rapide (et résistantes) au détriment des espèces à germination lente.

les espèces C_4 ont une photosynthèse plus efficace que les espèces C_3 . De plus, lorsque les conditions du milieu permettent une croissance prolongée, les espèces C_4 croissent davantage par leur aptitude à diluer plus les éléments nutritifs absorbés comme on le démontrera ci-après. Les facteurs de multiplication (b) ci-dessus calculés montrent que ce sont les espèces C_4 qui profitent plus des conditions offertes durant la phase de croissance continue pour accroître davantage leur biomasse.

Le rôle de *la taille* qui paraît évident dans les résultats des observations demande cependant une vérification. Une telle vérification n'a pas été entreprise dans ce travail, mais des indications sont données par Spitters et Aerts (1983) sur le rôle de la taille dans la compétition entre deux espèces pour la lumière. Lorsque les conditions de croissance ne sont pas trop défavorables, l'espèce de grande taille est plus compétitive vis à vis de l'espèce de petite taille par l'interception de la lumière.

Une longue durée de la croissance ne semble être un caractère favorable dans la compétition que si elle accompagne, chez la même espèce les autres caractères favorables ci-dessus indiqués, comme c'est le cas chez *Diheteropogon hagerupii*. Les espèces à germination lente, du type C_3 et de petite taille sont faiblement compétitives même avec une longue durée de croissance, comme *Borreria radiata*.

La durée de la croissance dont il est question ici est celle déterminée par la photopériode. Elle est caractéristique de l'espèce. On analyse ci-après la façon dont la photopériode influence le développement des espèces durant la saison de croissance.

3.3.3 Croissance et photopériode

L'exposé introductif fait au chapitre I.2.2.2, présente le problème de la photopériode dans la zone d'étude comme facteur déterminant la durée de la croissance végétative, donc la production. Les expériences dont les conclusions ont été rapportées ont été réalisées sur terrains irrigués à disponibilité continue de l'eau mais dans les conditions naturelles de température et d'éclairement, d'Avril à Octobre. Nous avons fait parallèlement des observations au ranch de Niono, pour rassembler des données sur la durée de la croissance végétative des espèces dominantes en conditions naturelles, donc aussi de pluviosité.

Les résultats des observations faites au terrain ont servi à tracer les courbes de la figure II.3.4.

Les résultats sont groupés indépendamment de l'année (1977 à 1979) ou des stations d'étude. Sur les figures, la durée des phases végétatives est portée à la

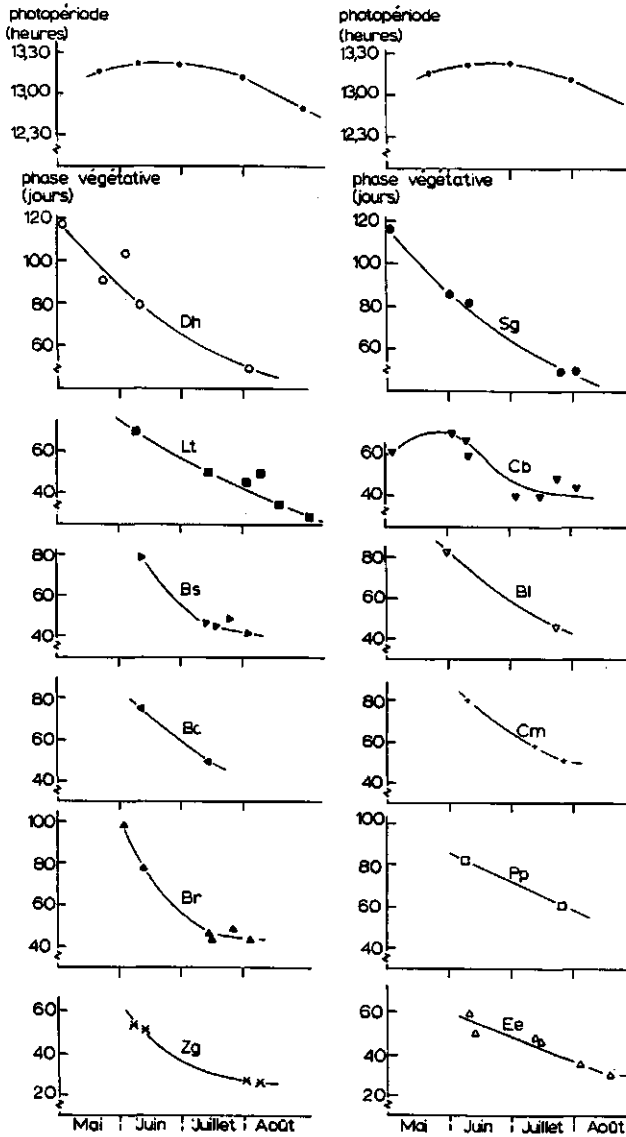


Fig. II.3.4. Durée de la photopériode et de la phase végétative en rapport avec la date de germination au Ranch.
 Diheteropogon hagerupii (Dh), Pennisetum pedicellatum (Pp) et Loudetia togoensis (Lt), Schoenefeldia gracilis (Sg), Elionurus elegans (Ee) et Cenchrus biflorus (Cb), Borreria stachydea (Bs), Borreria chaetocephala (Bc) et Blepharis linarifolia (Bl), Borreria radiata (Br), Zornia glochidiata (Zg), Cassia mimosoides (Cm).

date de la germination et non à celle où la floraison a été observée. Pour la majorité des espèces les premières germinations se sont produites en Juin. Il y a eu ensuite d'autres germinations en Juillet et en Août. C'est seulement à la station sable S2 que des germinations ont eu lieu en fin Avril et Mai, durant les années d'étude.

Les figures montrent que :

- Pour toutes les espèces, la durée de la phase végétative diminue progressivement à partir de début Juin. Le cycle est d'autant plus court que la germination a lieu à une date éloignée de début Juin durant le reste de la saison des pluies (Juin à Août).
- Pour la période pendant laquelle la majorité des germinations a lieu (le mois de Juillet) les courbes indiquent une longueur de la phase végétative qui se rapproche bien en général des données trouvées expérimentalement sur les terrains irrigués à Niono (tableau 4.3.8, Penning de Vries et Djitéye, 1982). Une différence de plus de quelques jours est observée pour *Schoenefeldia gracilis*, *Cassia mimosoides* et *Pennisetum pedicellatum*.
- Sur les trois espèces qui ont pu être observées avant Juin, *Schoenefeldia gracilis* et *Diheteropogon hagerupii* ont eu des durées végétatives plus longues au Ranch que sur les terrains irrigués à la même période de l'année, alors que celle de *Cenchrus biflorus* est égale ou inférieure aux durées de Juin. Pour les deux premières espèces les durées de la phase végétative, très élevées au début (Avril-Mai) décroissent progressivement durant toute la saison des pluies. Chez *Cenchrus biflorus*, la durée du cycle augmente d'abord d'Avril à Juin pour diminuer ensuite. C'est le caractère typique des espèces du type II (I.2.2.2). On s'attendrait également à une courbe semblable à celle de *Cenchrus biflorus* pour *Schoenefeldia gracilis* qui est aussi du type II.

Les durées des phases végétatives peuvent être fortement allongées par les périodes de sécheresse; c'est du moins ce qui a été observé pour *Schoenefeldia gracilis* et *Diheteropogon hagerupii* à la station sable S2 après une germination précoce (Avril-Mai). Mais ceci n'a pas été le cas de *Cenchrus biflorus* qui a germé à la même date. Pour cette espèce dont la phase végétative est plus courte que celle de *Schoenefeldia* et *Diheteropogon*, la période humide des premières pluies a suffi pour permettre la floraison de l'espèce. Il y a eu deux générations de *Cenchrus* pour la même saison; la deuxième génération provenant des graines qui n'avaient pas germé aux premières pluies. Van der Sar (1980) a montré que l'influence d'une sécheresse au début de la croissance varie pour les espèces sahé-liennes. Une variable importante paraît être la période, après la germination, pendant laquelle la longueur de la journée peut encore influencer l'induction de la

floraison. La température peut être un facteur de variation de la durée de la phase végétative. Van der Sar (1980) a montré une augmentation de la longueur du cycle chez *Schoenefeldia gracilis* par suite d'une baisse de la température.

La distribution des pluies et le moment du démarrage de l'hivernage peuvent beaucoup influencer la durée du cycle. Cette influence peut être analysée avec les résultats des différents types de pluviosité expérimentés et la pluviosité naturelle: pluies sans sécheresse depuis la première décade de Juin (traitement AA), pluies sans sécheresse à partir de début Août (traitement T) et pluies avec sécheresse (traitement A et pluviosité naturelle à période A marquée).

Lorsque la saison commence tôt (AA) en début Juin, la photopériode est longue, les espèces présentent les durées de croissance les plus prolongées. Les espèces du type II fleurissent et fructifient alors que celles du type I continuent la croissance végétative et produisent plus de biomasse et de semences. Mais avec la durée de la croissance, il faut aussi considérer la taille des plantes. Les espèces du type I, mais de petite taille, comme *Borreria spp.*, ou rampantes sont vite "couvertes" par les espèces de grande taille comme *Diheteropogon*, *Pennisetum*, etc. et pourraient être défavorisées dans la compétition pour la lumière avec un cycle relativement long. Cependant les espèces de type II, graminées C₄ comme *Eragrostis*, *Aristida*, *Cenchrus*, etc., peuvent terminer leur développement avant d'être "couvertes" par les espèces de type I. Il n'y a donc pas pour ces espèces, désavantage résultant de leur cycle court, car elles ont déjà assuré la production des semences qui est la condition de la régénération dans le tapis herbacé de la saison suivante. Il apparaît donc que sous cette pluviosité, les espèces de type I, érigées et de grande taille sont favorisées alors que les espèces de type I mais de petite taille sont défavorisées.

Sous pluviosité continue mais commençant tard, en début Août, (T), les germinations se produisent à un moment où la photopériode décroît. Les durées de croissance sont limitées pour toutes les espèces. Mais malgré cela, de faibles différences subsistent et ces différences peuvent présenter une certaine importance: il y a toujours un risque d'arrêt précoce des pluies en Septembre; les espèces du type II fleurissent alors que les espèces du type I ne fleurissent pas. Ceci a été notamment le cas en 1979 à la station D1 où *Diheteropogon hagerupii* et *Pennisetum pedicellatum* n'ont pas fleuri dans le traitement T. Egalement à la station S1, en 1978 sous le même traitement, au moment où *Diheteropogon* et *Borreria radiata* fleurissaient en fin Septembre (troisième décade), les autres espèces, *Zornia*, *Elionurus*, *Digitaria longiflora* étaient déjà en période de fructification. Sous pluviosité commençant tardivement, les espèces de type I risquent d'avoir une faible production de semences et de régresser dans le tapis herbacé l'année suivante.

Sous la pluviosité naturelle ou sous traitement A, il y a en général une période A à pluies irrégulières. La situation devient complexe par le fait qu'interviennent simultanément, la vitesse de germination, la résistance à la sécheresse, la distribution des pluies et la photopériode. Les espèces de type I à germination rapide terminent leur développement si elles arrivent à survivre durant les moments de sécheresse de la période A; mais si elles germent tardivement après dessèchement des premières vagues, elles courent le risque de ne pas fructifier avant l'arrêt des pluies. Ceci fut le cas de *Pennisetum pedicellatum* à limon L1 en 1979: les individus résultant de la deuxième vague de germination (mi-Août) n'ont pas fleuri dans la grande majorité (seulement dans les endroits humides). Les espèces du type II sont mieux adaptées aux conditions sahéliennes. Les individus de toutes les vagues de germination fleurissent avant le dessèchement complet du tapis herbacé. En résumé, on peut conclure que la combinaison de la pluviosité et de la photopériode est:

- favorable aux espèces du type I lorsque la période d'humidité est continue dans une saison qui commence tôt (Mai à mi-Juillet).
- favorable aux espèces du type II lorsque la saison est marquée par une longue période A comme c'est en général le cas et lorsque la saison est humide mais courte (Août-Septembre).

Le tableau II.3.4. présente les durées des phases végétatives des espèces dominantes: les durées observées au Ranch pour des germinations au premier Juillet (premier mois humide de la saison) et les durées minimales observées dans l'étude PPS (Penning de Vries et Djitéye, 1982).

Si la floraison marque la fin de la croissance purement végétative et la fin du développement pour plusieurs espèces, notamment les graminées, chez d'autres espèces la croissance accompagnée de floraison se poursuit plusieurs semaines après l'arrêt des pluies tant qu'il y a de l'eau dans le sol. Il s'agit au Ranch de légumineuses comme *Indigofera priureana*, *Cassia mimosoides*, etc. Ces espèces profitent de cette période de croissance pour augmenter leur production de biomasse et de semences. Cependant par d'autres caractères défavorables (vitesse de germination lente et résistance à la sécheresse) leur place reste faible au sein du tapis herbacé.

En définitive, les espèces ont montré des sensibilités différentes à la photopériode qui se traduisent par des durées variables de la période de développement et qui auront des conséquences pour la production et l'aptitude à la compétition.

3.3.4 Production, pluviosité et éléments nutritifs

La croissance a été analysée dans les paragraphes précédents du point de vue de l'espèce. Il s'agit ici de l'étude du résultat de la croissance, la production

totale, pour l'ensemble des espèces, sous les influences combinées de la pluviosité et des éléments nutritifs. Une telle étude est rendue possible par les séries d'expériences faites en 1978 et 1979 sur les différents substrats; expériences qui ont consisté à réaliser différents types de pluviosité: traitements AA, A, BF et T.

Au moyen du modèle de Van Keulen et al. (1986) on a calculé les nombres des jours où le sol est humide durant la période A et ensuite le nombre des jours du début de la croissance continue à la date de récolte des échantillons qui correspond sensiblement à l'arrêt de la croissance des espèces à cycle long. Ces deux nombres correspondent aux durées de la croissance en tant que déterminées par les disponibilités de l'eau dans le sol (par traitement). Les biomasses mesurées à la fin de la saison par espèce ou groupes d'espèces C_3 ou C_4 ont permis de dresser les tableaux II.3.5 et II.3.6 dans lesquels les biomasses des espèces sont exprimées en pourcentage de la biomasse totale du traitement correspondant et la figure II.3.5. qui présente les variations de la production et des quantités d'azote contenues dans cette production en fonction de la durée de la croissance. Les courbes ne sont pas des courbes de croissance. Chaque point représente la récolte finale d'un traitement: de gauche à droite respectivement, traitement T, pluies naturelles (BF), traitements A et AA sur chaque substrat, pour la biomasse et l'azote.

La production totale des différents traitements de la figure II.3.5. ne s'explique qu'en tenant compte de la disponibilité de l'azote (voir figure), de la composition floristique (tableau II.3.5), des différences entre les espèces dominantes en ce qui concerne leur capacité à diluer l'azote pour croître et la durée de la croissance.

Il faut cependant signaler que la réalité est encore plus compliquée, entre autre par le fait que le phosphore aurait pu être encore plus limitatif que l'azote pour les cas de productions basses réalisées en peu de temps (traitement T pour L1, BF pour S1). Nos observations sont conformes aux indications du PPS, que la disponibilité du phosphore augmente parallèlement à la durée que le sol est humide. Une illustration en sera donnée ci-après en figure II.3.6.

Sur la figure II.3.5. l'axe horizontal indique la durée de la croissance. Il s'agit du nombre de jours que les plantes ont pu croître en principe vu la disponibilité de l'eau. Mais plusieurs espèces arrêtent l'absorption de l'azote à la floraison; elles produisent des graines en peu de temps et jaunissent comme *Loudetia togoensis* et *Schoenefeldia gracilis*. C'est vraisemblablement ainsi que sur argile D1, la production est plus basse avec une domination de *Loudetia togoensis* (BF et AA) qu'avec une domination de *Diheteropogon hagerupii* (A), car le cycle de *Loudetia* est court (tableau II.3.4) en comparaison avec la durée de la croissance vu la disponibilité de l'eau.

	T	BF	A	AA
	%	%	%	%
SI				
espèces C ₄				
Diheteropogon hagerupii	13	5	34	40
Loudetia togoensis	4	1	9	15
Schoenefeldia gracilis	11	1	1	14
Elionurus elegans	<u>29</u>	<u>14</u>	<u>2</u>	<u>7</u>
total	58	21	46	77
espèces C ₃				
Zornia glochidiata	34	45	49	12
Borreria radiata	-	25	2	2
Borreria stachydea	1	2	1	2
autres espèces	<u>6</u>	<u>6</u>	<u>2</u>	<u>7</u>
total	42	79	54	23
biomasse totale (g/m ²)	85	150	232	392
durée croissance (jours)	<u>57</u>	<u>88</u>	<u>105</u>	<u>112</u>
LI				
espèces C ₄				
	25	10	13	22
espèces C ₃				
Borreria radiata	10	24	11	10
Borreria chaetocephala	20	44	37	4
Borreria stachydea	22	3	19	30
Blepharis linariifolia	15	7	16	18
autres espèces	<u>8</u>	<u>12</u>	<u>4</u>	<u>6</u>
total	75	90	87	78
biomasse totale (g/m ²)	132	250	307	274
durée croissance (jours)	<u>52</u>	<u>87</u>	<u>103</u>	<u>108</u>
DI				
espèces C ₄				
Loudetia togoensis	17	63	34	58
Diheteropogon hagerupii	73	25	60	34
autres espèces	<u>8</u>	<u>5</u>	<u>4</u>	<u>3</u>
total	98	93	94	95
espèces C ₃				
Borreria chaetocephala	-	2	-	2
Borreria stachydea	<u>2</u>	<u>5</u>	<u>3</u>	<u>3</u>
total	2	7	3	5
biomasse totale (g/m ²)	241	285	357	324
durée croissance (jours)	57	95	106	110

Tableau II.3.5. Biomasses des espèces en pourcentages de la biomasse totale, suivant les différents traitements, sur sable SI, limon LI et argile DI, avec indication des espèces C₃ et C₄ (1978). Les durées de la croissance (jours où le sol est assez humide pour permettre la croissance) ont été calculées avec le modèle de Van Keulen et al. (1986).

	AA	A	BF	T
	(%)	(%)	(%)	(%)
espèces C ₄	72		23	2
espèces C ₃				
Zornia glochidiata	24		68	98
Borreria stachydea	3		9	-
Borreria radiata				
autres espèces	1		-	-
total espèces C ₃	28		77	98
biomasse totale (g/m ²)	493		100	38
durée croissance (jours)	114		98	50

Tableau II.3.6. Biomasse des espèces en pourcentages de la biomasse totale, suivant les différents traitements, sur sable S1 avec distinction des espèces C₄ et C₃, (1979). Les durées de croissance ont été calculées avec le modèle de Van Keulen et al. (1986).

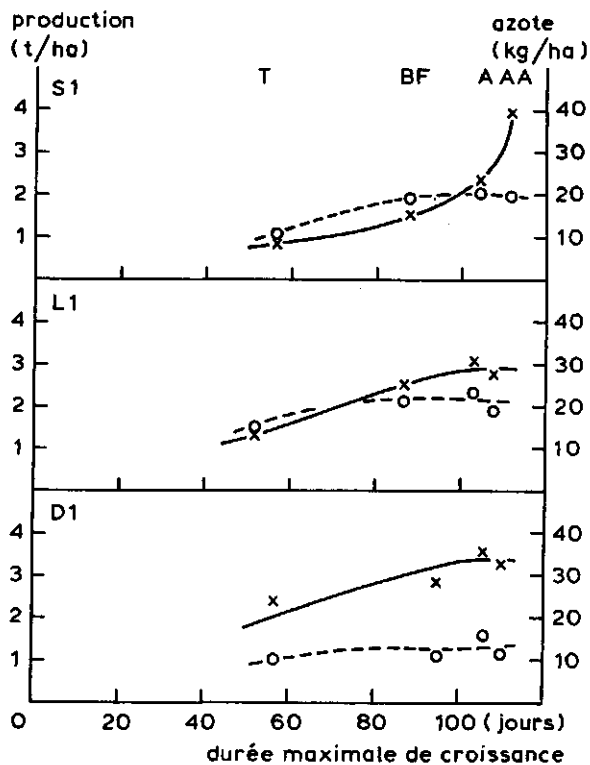


Fig. II.3.5. La production (x) et les quantités de N (o) contenues dans cette production, en fonction de la durée de la croissance, stations S1, L1 et DL.

La quantité maximale d'azote absorbé est atteinte après 90 jours d'humidification du sol, dans les trois cas. Ceci semble être dû à un épuisement du stock d'azote accessible: sur S1 et L1, il y a une contribution suffisamment élevée à la biomasse des espèces qui continuent une croissance active après la phase végétative (*Zornia glochidiata*, *Borreria* spp.); sur D1, on trouve relativement bien représentée, l'espèce *Diheteropogon hagerupii* qui a un cycle végétatif long et une tendance à continuer la croissance si le sol est suffisamment humide. Ceci n'entraîne cependant pas une augmentation de l'azote absorbé.

L'accroissement de la biomasse après 90 jours d'humidification du sol est donc liée à la dilution de l'azote seulement, dilution plus profitable à la production de biomasse qu'à la reproduction. La dilution est beaucoup moins importante pour les espèces C₃ que pour les espèces C₄ (feuilles, respectivement jusqu'à 1 et 0,5% d'azote; Penning de Vries et Djitéye, 1982). La biomasse est relativement restreinte avec la dominance des espèces C₃; c'est le cas à limon L1 où la biomasse augmente à peine après 90 jours et à sable S1 sous traitements BF et A. Sur ce dernier substrat, avec le traitement AA, se sont les espèces C₄ qui dominent et parmi elles l'espèce à cycle long *Diheteropogon hagerupii*, ce qui explique la biomasse élevée. L'espèce *Diheteropogon* est néanmoins bien représentée sur D1 (traitement A) mais avec une biomasse plus basse que sur S1 (traitement AA). La raison pourrait être la disponibilité de l'azote qui est de l'ordre de 12 kg/ha sur D1 contre 20 kg/ha sur S1.

On peut donc conclure que la composition floristique résultant des processus de la germination et de l'installation a de fortes conséquences pour la production totale et pour la contribution des espèces individuelles à cette production.

On constate à partir des tableaux II.3.5 et II.3.6, qu'avec l'augmentation de la durée de la croissance:

- à la station S1, sauf sous traitement 78T, les pourcentages des biomasses des espèces C₄ augmentent dans les biomasses totales des placettes BF à A puis à AA; les pourcentages des espèces C₃ évoluent en sens inverse. A l'intérieur de groupe C₄ une espèce se comporte différemment, *Elionurus elegans*, espèce à germination lente;
- à la station L1 où les espèces à germination lente, étaient largement dominantes durant les années d'étude, on observe une situation comparable à celle de S1 bien que la proportion des espèces C₄ reste toujours faible;
- à la station D1, il y a simplement de faibles fluctuations des pourcentages des biomasses des deux groupes C₃ et C₄, suivant les traitements; ce qui suggère que les conditions réalisées dans cette station sont généralement favorables aux espèces C₄ qui restent toujours dominantes. Mais parallèlement à la distinction C₃ et C₄, on doit faire pour ces espèces, la distinction entre germination lente et germination rapide.

Les modes d'absorption et d'utilisation des éléments nutritifs vont se traduire par des taux différents de ces éléments dans les biomasses de fin de saison. La figure II.3.6. présente les variations de ces taux dans les espèces des types C_3 et C_4 , sur les différents substrats. Les taux de l'azote diminuent avec l'augmentation de la biomasse aussi bien chez les espèces C_3 que C_4 , sur tous les substrats. Par contre les taux du phosphore varient peu avec l'accroissement des biomasses, car le substrat continue à en fournir aussi longtemps que les racines s'allongent,

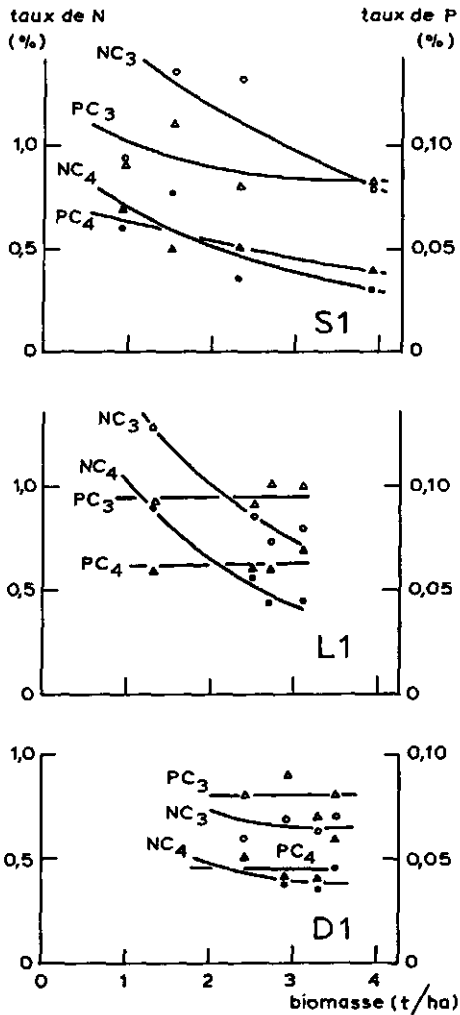


Fig. II.3.6. Taux de N et P des espèces C_3 et C_4 en rapport avec la biomasse totale, S1: station sable S1, L1: station limon L1, D1: station argile D1. (NC_3 (o), NC_4 (●), PC_3 (Δ), PC_4 (▲).)

étant donné que le phosphore est peu mobile (Penning de Vries et Djitéye, 1982). Il existe un "excès" temporaire d'azote au début de la saison: le processus de la minéralisation diminue rapidement avec la durée de l'humidification du substrat; l'efficacité de ce processus diminue aussi avec la profondeur du sol par suite de la réduction du taux de l'azote organique (Van Keulen et al., 1986).

Nos observations sont en accord avec l'analyse ci-dessus. La disponibilité de l'azote n'augmente pas avec la disponibilité de l'eau de BF à A et AA (fig. II.3.5), c'est le cas par contre pour le phosphore.

Dans le cadre de l'étude de la dynamique, ceci est important, car les espèces ont des chances différentes de se procurer les éléments nutritifs. Une espèce (ou groupe d'espèces) aurait avantage dans l'absorption d'azote, si elle pouvait l'absorber au moment où les quantités sont les plus grandes. Pour cela il faut que l'espèce soit déjà présente sur le terrain et qu'elle ait développé un système racinaire assez important. Il faut donc que ce soit une espèce à germination rapide, résistante à la sécheresse. Les espèces à cycle long profitent peu de la disponibilité du P vers la fin de la saison, par manque d'azote. Un cas intéressant est celui des légumineuses qui peuvent fixer l'azote atmosphérique, en cas d'insuffisance dans le sol, grâce à leur association avec les Rhizobium. Les espèces fixatrices, devraient tirer avantage de cette possibilité dans la compétition. Mais ce n'est pas ce que l'on constate sur le terrain. Les légumineuses ont une force de concurrence relativement faible, car elles ont d'autres caractères peu compétitifs. Krul et Breman (Penning de Vries et Djitéye, 1982) écrivent à ce sujet: "... les légumineuses ne profitent pas de leur capacité de fixer du N dans un milieu où cet élément est rare", ce qui s'explique "par le fait qu'elles appartiennent au groupe des espèces C₃ à germination hétérogène ... et par la pauvreté du sol en phosphore". On doit s'attendre à une augmentation de la chance que les légumineuses profitent de leur aptitude à fixer l'azote à la suite d'une meilleure disponibilité de P. Et il est aussi vraisemblable qu'avec une augmentation de la disponibilité de N ou de N et P, les espèces C₄ à germination rapide, à cycle long et de grande taille dominant davantage.

Les différences des taux de N et P conduit à rechercher la façon dont les espèces utilisent les éléments pour produire de la biomasse: efficacité de l'utilisation des éléments nutritifs. Cette recherche a été faite en calculant la quantité d'azote que chaque espèce utilise pour produire un kg de matière sèche, lorsque les espèces sont placées dans les mêmes conditions de sol. Plus cette quantité est basse pour une espèce et plus l'espèce utilise efficacement l'azote (et en conséquence le phosphore, compte tenu du rapport entre les deux). Le calcul est fait de la façon suivante: on détermine le poids d'azote dans les parties aériennes des plantules à la germination à partir du taux de N des semences et du poids de ces

semences (le poids d'une semence est connu; le nombre des semences est celui des "germinations efficaces"). La différence entre la quantité de N des biomasses aériennes à la fin de la saison et la quantité de N des plantules correspond à l'azote absorbé à partir du sol. Le taux de N dans les biomasses en fin de saison permet de calculer la quantité de N dans un kg de matière sèche. Les résultats des calculs pour les trois stations S1, D1 et L1 sont groupées dans le tableau II.3.7 les espèces étant rangées suivant un ordre croissant des quantités d'azote. Les valeurs basses sont trouvées chez les espèces C₄ alors que les valeurs élevées sont celles des espèces C₃, dans tous les traitements de toutes les stations. Ceci montre que placées dans les mêmes conditions de fertilité du sol, les premières espèces produisent avec la même quantité d'éléments nutritifs absorbés plus de biomasse. Le groupe des C₄ devrait de ce fait mieux se développer dans des conditions de pauvreté marquée du sol comme c'est le cas au Ranch. Elles sont alors plus

	AA	A	BF	T	type de photosynthèse
S1					
Loudetia togoensis	2,3	3,0	10,0	4,3	C ₄
Diheteropogon hagerupii	3,0	4,0	7,5	8,2	C ₄
Elionurus elegans	3,2	1,7	5,8	4,3	C ₄
Schoenefeldia gracilis	4,2	5,7	6,8	7,1	C ₄
Borreria stachydea	6,6	14,3	14,5	9,2	C ₃
Borreria radiata	9,0	10,2	12,3	8,6	C ₃
Zornia glochidiata	13,3	14,0	17,0	24,8	C ₃
D1					
Loudetia togoensis	2,3	4,3	2,7	4,0	C ₄
Diheteropogon hagerupii	4,7	4,6	4,6	4,4	C ₄
Borreria chaetocephala	5,7	6,5	5,1	5,6	C ₃
Borreria stachydea	6,4	6,4	6,9	4,6	C ₃
L1					
Borreria chaetocephala	5,8	6,8	8,6	11,2	C ₃
Borreria stachydea	6,7	11,1	9,3	13,6	C ₃
Borreria radiata	7,6	4,7	6,1	11,1	C ₃
Blepharis linariifolia	8,2	9,7	10,4	15,7	C ₄ ?

Tableau II.3.7. Le type de photosynthèse et la quantité d'azote (g) dans un kg de matière sèche de la biomasse à la fin de la saison de croissance, par traitement (AA, A, BF, T), suivant les stations; 1978.

Remarque: On notera la position de Blepharis comme espèce du type C₄.

compétitives et devraient être dominantes. Les résultats montrent qu'il existe des différences marquées dans le même groupe C_4 ou C_3 .

3.4. Conclusion

La croissance a été décrite en se basant sur des éléments qui sont moins liés aux circonstances particulières du moment des observations. Il s'agit de la caractérisation de la croissance des espèces par les facteurs de multiplication (a) et (b), la variation de la durée de la croissance sous l'effet de la photopériode, l'efficacité de l'utilisation des éléments nutritifs et en fin l'influence de divers type de pluviosité sur la production des espèces ou groupes d'espèces. Une corrélation plus ou moins étroite a pu être dégagée entre vitesse de germination et capacité d'installation étudiées dans les chapitres précédents et certains des caractères présentés. L'ensemble de ces données aidera à discuter la place de la phase de croissance dans la synthèse finale.

II.4 LA PRODUCTION DES SEMENCES

Les semences conditionnent le renouvellement du tapis herbacé annuel. Les variations dans la production des semences pourraient se traduire par des variations dans la place de l'espèce dans le groupement. Une production élevée de semences est un avantage potentiel; un avantage potentiel seulement car sa traduction en avantage réel dépendra des différents facteurs du milieu et aussi des caractères des espèces. Parallèlement à la production, on évalue les pertes de semences qui ont lieu en saison sèche et en saison des pluies. On compare les nombres produits en fin de saison des pluies et les nombres des "germinations efficaces" de la saison suivante, pour déterminer la fraction des quantités produites qui a contribué à la formation de la biomasse, globalement (toutes les espèces ensemble) et par espèce. Les semences influencent aussi les fluctuations du tapis herbacé par leur longévité. En effet dans une région à pluviométrie si instable, existe la possibilité de ne pas produire des semences ou d'en produire très peu. La régénération de la végétation herbacée dépendra alors de la survie des graines. Cette aptitude à la survie a été également vérifiée et quantifiée, par espèce. Les trois types de données: 1) quantités des semences produites, 2) quantités des semences correspondant aux germinations efficaces, 3) semences survivant au sol, permettent de faire une synthèse du rôle des semences dans les fluctuations du tapis herbacé.

4.1 Méthodes d'étude

4.1.1 La production des semences

Les quantités des semences peuvent être déterminées par récolte (fauchage) au moment où les fruits arrivent à maturité. Mais ceci est difficile à appliquer à cause du fait que ce moment varie suivant les espèces: les durées des cycles de développement sont variables. Aussi a-t-on adopté deux méthodes fort laborieuses mais qui pourraient donner des résultats plus proches de la réalité. La première méthode a consisté à récolter des échantillons des espèces principales dans des conditions de milieu très diverses: sur terrains irrigués (sans manque d'eau) avec et sans fertilisation, sur terrain ayant reçu les pluies naturelles seules ou

additionnées de pluies artificielles et le long du trajet nord-sud étudié par le projet PPS. Au moment du prélèvement des échantillons on récolte des individus de petite taille et des individus de grande taille de la même espèce (les qualificatifs "petit" et "grand" se rapportent à la population présente). Les échantillons sont soumis à analyse au laboratoire:

- nombre des épis ou fruits par plante,
- nombre des grains par épi ou de graines par fruits et ensuite par plante; correction pour les chutes de grains avant récolte;
- pesée de la partie végétative et des semences par plante;
- expression du poids des semences en pourcentage du poids total de la plante.

Les résultats ainsi obtenus ont été traités de deux façons. On établit une corrélation entre poids des plantes et nombre des graines produites, d'où la figure 4.3.7 du rapport PPS (reproduite en annexe II). Les différentes droites de régression sont utilisées pour estimer le nombre des semences produites en une année quelconque par la même espèce connaissant la biomasse. Les droites ont été établies pour quatre espèces seulement. Les analyses ultérieures ont porté sur d'autres espèces. Pour ces espèces on a exprimé le poids des semences en pourcentages du poids de la plante et établit une moyenne des pourcentages pour tous les échantillons de la même espèce. Cette moyenne sert pour le calcul de la fraction de la biomasse totale qui correspond aux semences dans les récoltes ultérieures. Connaissant le poids d'une semence, on calcule le nombre des semences par espèce. Pour les espèces rares qui sont groupées dans les mesures de la production de biomasse à la fin de la saison de croissance, on calcule un pourcentage moyen pour les dicotylédones d'une part et les monocotylédones d'autre part. Ce pourcentage moyen permet de calculer le nombre des semences des espèces rares à partir de la biomasse et des poids moyen d'une semence (calculé à partir des poids d'une semence des espèces dicotylédones et des poids d'une semence des espèces monocotylédones). En utilisant les droites de régression de la figure ci-dessus indiquée et les taux des semences dans la biomasse on a calculé les nombres des semences produites au Ranch sur les différents terrains au cours des années d'étude.

La deuxième méthode a consisté à rechercher les semences au sol, en début de la saison sèche, après la chute complète des graines de toutes les espèces herbacées. Six prélèvements ont été faits sur des surfaces de 40x40 cm et 2-3 cm de profondeur. On a procédé ensuite à un travail d'identification et de comptage des graines par espèce selon la démarche suivante:

- 3 échantillons sont pris dans chaque prélèvement de sol (ils représentent 1/15 du prélèvement).
- les échantillons sont passés dans des tamis à mailles différentes,
- les graines sont identifiées et comptées sous une loupe,

- les résultats sont rapportés à l'unité de surface et confrontés avec ceux calculés à partir des mesures de biomasse de la même année.

4.1.2 Les germinations efficaces

Les germinations efficaces désignent les plantes présentes à la fin de la saison des pluies, celles qui ont contribué à la réalisation de la biomasse. Leur nombre est déterminé par comptage sur les placettes à la fin de la croissance. Ce nombre est comparé au nombre des semences produites la saison précédente pour déterminer d'une part la fraction des semences qui a réellement contribué à la formation de la biomasse, et d'autre part les pertes de semences (quelle qu'en soit la cause), par espèce. Ceci étant fait durant les années successives, les différences entre espèces et substrats au cours du temps, apparaissent alors.

4.1.3 Survie des semences

On cherche à établir s'il reste ou non, dans le sol, des graines vivantes aptes à germer mais qui ne germent pas effectivement. Cette recherche se fait vers la fin de la saison des pluies, au moment de la floraison des herbes, donc avant la chute des nouvelles graines. On a procédé de deux manières, mais dans tous les cas les objectifs étaient les mêmes: provoquer la germination des graines encore vivantes.

Prélèvement des couches superficielles du sol. On a prélevé dans chaque station, tous les 10 mètres, le long d'une ligne, sur des placettes de 1 m², la couche superficielle du sol jusqu'à une profondeur de 1,5-2 cm sur les sols fins compacts, argile et limon, et jusqu'à 2,5-3 cm sur sols plus grossiers, sables S1 et S2. 3 m² ont été prélevés sur chacun des trois stations S1, D1 et L1 et 4 m² sur sable S2. Les prélèvements ont été immédiatement séchés au soleil et divisés en deux parts. Une part a été traitée en chambre climatique (à Wageningen) et une part en conditions naturelles (à Bamako). Le sol est étalé en couches minces dans des pots et régulièrement arrosé, dans les deux cas, mais les autres conditions sont différentes:

en chambre climatique (Wageningen):

- expérience IA : 3 échantillons de sol sans prétraitement
IB : échantillon de sol traité à températures alternées pendant 55 jours: 20°C la nuit et 50°C le jour;
- expérience IIA: 6 échantillons de sol sans prétraitement
IIB: 6 échantillons de sol sans prétraitement
mais les pots sont couverts avec du plastique

- expérience III: répétition de II.
- température : 31°C le jour et 24°C la nuit
- humidité relative: 60% le jour et 80% la nuit.
- longueur de la journée: 12,5 heures
- luminosité : 100 W/m²

Chaque échantillon est constitué par 200 g de sol étalé sur du sable vierge dans un pot de 314 cm² de surface.

en conditions naturelles (Bamako):

- les essais ont été faits d'Avril à Octobre 1981 (sauf une fraction du sable S1)
- contrairement à la chambre climatique, les conditions climatiques varient durant l'expérience, ce qui a pu influencer les résultats. La période est cependant celle durant laquelle les graines manifestent le moins de dormance.

Dans tous les cas on dénombre les germinations, par espèce. 7,50 m² ont été traités respectivement en chambre climatique et en conditions naturelles.

Les nombres des germinations ont varié, suivant le traitement. On a pour cela retenu de présenter les résultats de deux traitements:

- les nombres obtenus en chambre climatique sans prétraitement et sans plastique. Ces nombres sont les plus élevés; ils donnent une meilleure indication du nombre des graines vivantes;
- les nombres obtenus en conditions naturelles qui donnent une indication sur ce qu'il est possible d'obtenir sur le terrain.

Recherche des graines sur les tiges âgées de Blepharis. La méthode est exposée avec la présentation des résultats au paragraphe 4.2.2.

4.2 Résultats

4.2.1 Production de semences des espèces

La détermination des quantités de semences produites par espèce, sur les échantillons de plantes récoltés aux terrains irrigués, au Ranch et le long du trajet nord-sud a donné les résultats présentés au tableau II.4.1 où à côté des valeurs moyennes sont également indiquées les valeurs maximales du nombre des graines par plante, du poids des graines comme pourcentage de la biomasse totale et du poids de l'azote des graines comme pourcentage du poids de l'azote total. Le tableau montre que les nombres des graines (ou grains) produits au Ranch par espèce

	nombre des graines par plante			poids des graines comme % de la biomasse totale			azote des graines comme % de l'azote total					
	général		Ranch	général		Ranch	général		Ranch			
	moy.	max.		moy.	max.		moy.	max.				
<i>Cenchrus biflorus</i>	46	80	40	2782	7	10	10	18	-	-	25	50
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	1000	1757	350	16670	3	3	6	13	1.6	18	17	34
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	-	-	-	-	-	-	3	-	31(1)	-	-	-
sans fertilisation	-	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-
avec fertilisation	-	-	35	-	-	-	3	5	29	38	-	-
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	120	287	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eilonurus elegans</i>	64	130	20	3198	13	19	14	23	41	50	41	59
<i>Borreria radiata</i>	38	94	-	-	16	19	-	-	-	-	-	-
<i>Borreria stachydea</i>	19	52	10	616	14	21	16	3	41	55	33	55
<i>Zornia glochidiata</i>	18	46	43	723(11)	18	22	16	34	31	46	-	-
<i>Elypharis linariifolia</i>	-	-	445	2408	-	-	9	31	-	-	20	63
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	657	2464	-	-	23	44	-	-	32(11)	44	-	-
<i>Tribulus terrestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau II.4.1. Production des semences des espèces principales au Ranch et pour l'ensemble de la zone d'étude (général); nombre des graines par plante, poids des graines comme pourcentage de la biomasse totale et l'azote des graines comme pourcentage de l'azote total.

- Pourcentage moyen des graminées : 6

- Pourcentage moyen des dicotylédones : 14

(1): moyenne de deux échantillons seulement

(11): il s'agit de fruits et non de graines

(111): valeur extrême de quelques individus géants sur terrains irrigués

Nota: Chez *Zornia* les enveloppes sont comprises dans le poids des semences. Partiellement tableau 4.3.9, PPS (rapport final, page 120).

est plus élevé que le nombre moyen de l'ensemble de la région étudiée (sauf *Blepharis*). Ceci peut être expliqué par la position du Ranch dans la partie sud de cette région qui permet une croissance prolongée et en conséquence une production plus élevée. *Blepharis* paraît faire exception mais ceci se comprend aisément car en dehors du Ranch, les échantillons de cette espèce ont été seulement prélevés aux terrains irrigués où des individus géants se sont développés. Les deux espèces *Schoenefeldia gracilis* et *Eliomurus elegans* ont une production par individu élevée, 350 et 120 en moyenne. Par contre *Zornia* et *Borreria radiata* ont une production faible 10 et 20 graines en moyenne par pied.

Lorsque l'on considère les semences en pourcentages de la biomasse totale, ce qui vient d'être dit pour les nombres est inversé. Les pourcentages observés au Ranch sont plus faibles (pour la même espèce) que les pourcentages moyens de l'ensemble des échantillons étudiés: si le nombre des grains est plus élevé au Ranch (sud Sahel), le poids des semences comme fraction de la biomasse totale est plus faible. Le seul cas observé sous fertilisation est celui de *Diheteropogon hagerupii*. Il n'a pas été possible de récolter les graines de cette espèce dans les conditions de fiabilité nécessaire. Les chiffres donnés au tableau se rapportent à l'ensemble de l'inflorescence de quelques échantillons. Ils suggèrent cependant que la partie de biomasse investie dans l'appareil reproducteur est relativement plus élevée en cas de fertilisation que sans fertilisation. Le tableau montre également que la biomasse des semences en comparaison de la biomasse totale, est plus faible pour les graminées que pour les dicotylédones. Chez les graminées, c'est *Cenchrus* seul qui atteint 10%. Mais on sait que cette espèce continue à fleurir et à fructifier après l'arrêt des pluies comme certaines dicotylédones lorsque le sol renferme de l'eau et des éléments nutritifs. Les faibles différences dans les pourcentages au sein du groupe des graminées d'une part et du groupe des dicotylédones d'autre part permettent de calculer un taux moyen pour chacun des groupes, taux qui sera utilisé dans l'estimation des quantités de semences des espèces diverses qui sont relevées groupées.

Lorsque l'on considère la quantité d'azote des graines comme pourcentage de l'azote total on voit que les taux s'échelonnent de 16% chez *Schoenefeldia gracilis* à 41% chez *Alysicarpus ovalifolius* pour les valeurs moyennes. Certaines valeurs maximales sont même supérieures à 50%. Ceci montre que les plantes investissent une fraction élevée de l'azote absorbé dans les graines en comparaison du pourcentage de biomasse que représentent ces graines. Les taux d'azote sont légèrement plus bas dans l'ensemble chez les graminées que chez les dicotylédones. Ceci pourrait être lié au fait que les graminées, espèces C_4 diluent davantage l'azote dans l'appareil végétatif durant la croissance que les dicotylédones C_3 . Au moment de la floraison elles disposent donc de quantités plus faible de N à utiliser pour former

les graines (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Le taux de N dans le total est moins variable que celui du poids des graines dans la biomasse (De Ridder et al., 1981).

4.2.2 Production des semences et variations de végétation

Analyse des résultats. Les résultats du tableau II.4.1 montrent les capacités des espèces à produire des semences dans les conditions du terrain. Ces données ne se rapportent pas à des groupements végétaux précis. Il faut donc analyser maintenant le rôle de cette production dans les variations des peuplements herbacés des stations d'étude. Pour cela on calcule la production de semences par station, année et espèce pour dégager les variations de cette production au cours du temps. On compare ensuite les quantités produites avec les nombres des plantes qui ont effectivement contribué à la formation de la biomasse en fin de saison: les germinations efficaces. Cette comparaison permet de préciser la fraction des semences qui a été effectivement utile, les pertes globales de semences et les différences entre espèces quant au devenir des graines produites. La capacité intrinsèque de chaque espèce à produire des semences (ci-dessus 4.2.1), les fluctuations de cette production sous l'influence des facteurs du milieu et la contribution effective des semences au développement du tapis herbacé permettront de mieux comprendre le rôle des semences dans la dynamique.

Précision de la méthode de détermination du nombre des semences. Le nombre des semences a été calculé à partir des biomasses mesurées en fin de saison et aussi à partir d'échantillons de sol prélevés en début de saison sèche en 1978 (Décembre). La confrontation des résultats de la production en 1978 calculés suivant ces deux méthodes permet de porter quelques appréciations sur ces calculs. Le tableau II.4.2 présente les comptages de semences faits sur échantillons de sol S1, D1 et L1. Les nombres par la méthode des biomasses sont portés sur les tableaux II.4.3 à II.4.6, production 1978. En comparant seulement les totaux, il apparaît que les nombres déterminés à partir des biomasses sont plus élevés que ceux comptés à partir du sol. Les différences sont d'autant plus grandes que les nombres sont plus élevés: L1 et dans une moindre mesure S1. Les écarts marqués sur S1 et L1 peuvent être liés à la forte hétérogénéité de la strate herbacée entraînant une forte hétérogénéité de répartition spatiale des semences, mais probablement aussi au nombre réduit des répétitions des prélèvements de sol. Les deux séries de résultats montrent tous que les nombres augmentent d'argile D1 à limon L1. On utilisera dans la suite du texte les valeurs obtenus à partir des biomasses qui, calculées à partir d'un grand nombre d'échantillons se rapprocheraient mieux des valeurs réelles.

	sable S1	argile D1	limon L1
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	112	11200
<i>Zornia glochidiata</i>	5880	24	1800
<i>Borreria radiata</i>	2240	-	1500
<i>Elionurus elegans</i>	1320	504	32
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	840	48	3900
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	560	2128	32
<i>Borreria stachydea</i>	120	80	240
<i>Digitaria gayana</i>	56	-	200
<i>Eragrostis tremula</i>	56	-	-
<i>Cassia mimosoides</i>	24	-	-
<i>Chloris pilosa</i>	24	-	32
<i>Loudetia togoensis</i>	-	1544	-
<i>Indigofera priureana</i>	-	-	72
<i>Brachiaria</i> spp.	-	-	100
<i>Andropogon</i> spp.	-	640	-
indéterminées	944	320	2108
total/m ²	12060	5400	21286

Tableau II.4.2. Résultats d'un comptage des semences dans des échantillons de sol prélevés en Décembre 1978 aux stations S1, D1 et L1.
(Comptage réalisé par M. Loria)

Quantité de semences produites et germinations efficaces. On analyse les variations des quantités produites et des germinations efficaces durant les années d'étude.

Les tableaux II.4.3 à II.4.6 présentent les productions de semences et les germinations efficaces sur respectivement les stations S2, S1, D1 et L1.

La station S2 (tableau II.4.3) est dominée très nettement par *Schoenefeldia gracilis*. Les fluctuations de la production des semences de *Schoenefeldia* sont la cause essentielle de celles de la production totale. Les écarts dans la production totale peuvent être très grands, voir 1977 et 1979. Le taux des germinations efficaces est très faible, inférieur à 3%. Sauf en 1977 et 1978 les relevés ont été faits groupés ce qui ne permet pas d'étudier les variations dans les productions par espèce durant les années ultérieures, mais on constate en 1978, une production plus élevée des espèces diverses qui accompagnent les graminées. Ces espèces sont représentées essentiellement par les deux légumineuses *Cassia mimosoides* et *Indigofera priureana*. Discrètes en 1977, ces espèces ont eu une forte explosion en 1978 où elles ont constitué environ 30% de la biomasse. Mais durant les années ultérieures, bien qu'elles aient germé, la très mauvaise pluviométrie de début de saison a entraîné leur régression durant la période A. En fin de compte, *Schoenefeldia* qui produit beaucoup de semences et qui était dominant au début de l'étude est restée l'espèce principale.

Le tableau II.4.4 montre le cas de la station S1. Les variations de la production sont très étendues, 35.000 en 1977 contre seulement 7.000 en 1979. Les taux

	Prod. 1977 n	G.E. 1978 (%)	Prod. 1978 n	G.E. 1979 (%)	Prod. 1979 n	G.E. 1980 (%)	Prod. 1980 n
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	81586	1	} 26040	} 1	} 10000	} 3(')	} 47229
<i>Cenchrus biflorus</i>	355	1					
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	93	20					
espèces diverses	<u>1997</u>	2	<u>3472</u>	1	<u>622</u>	2	<u>1263</u>
total/m ²	84031	1	29512	1	10622	3	49017

Tableau II.4.3. Production des semences par espèce et germinations efficaces en pourcentage de la production de l'espèce; station S2; 1977-1980.

- Prod. = Production en nombre/m²; G.E. = germinations efficaces.

- (') = il s'agit essentiellement de *Schoenefeldia* qui représente 97% des germinations efficaces.

- Les nombres inférieurs à 1 sont arrondis à l'unité.

	Prod. 1977 n	G.E. 1978 (%)	Prod. 1978 n	G.E. 1979 (%)	Prod. 1979 n	G.E. 1980 (%)	Prod. 1980 n
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	12570	1	1080	1	} 634	} 14(')	} 817
<i>Cenchrus biflorus</i>	-	-	-	-			
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	2962	1	305	2			
<i>Loudetia togoensis</i>	182	3	4	-	} 5102	} 11	} 2055
<i>Elionurus elegans</i>	1830	6	1586	1			
<i>Zornia glochidiata</i>	3345	36	4900	6	} 1447	} 8('')	} 2614
<i>Borreria radiata</i>	5590	16	9303	1			
<i>Borreria stachydea</i>	4522	1	370	-			
espèces diverses	<u>3807</u>	2	<u>1720</u>	1	<u>7183</u>		
total/m ²	34808	7	19268	2	7183	10	12650

Tableau II.4.4. Production des semences par espèce et germination efficaces en pourcentage de la production de l'espèce; station S1, 1977-1980.

- Prod. = production; G.E. = germinations efficaces.

(') : surtout l'espèce *Elionurus elegans*: 70% des germinations efficaces du groupe.

('') : surtout *Borreria radiata*: 42% des G.E. du groupe.

Tous les pourcentages inférieurs à 1, ont été arrondis à l'unité.

des germinations efficaces (totaux) sont faibles ($\leq 10\%$) durant toutes les années. En 1978 et 1979 où les relevés ont été faits par espèce, on constate que les taux ont été bas pour les trois graminées: *Schoenefeldia*, *Diheteropogon* et *Loudetia* ($\leq 3\%$), alors que durant les mêmes années les taux sont plus élevés pour *Elionurus*, *Borreria radiata* et *Zornia*. On peut souligner dès à présent que les trois premières espèces sont à germination rapide alors que les trois dernières sont à germination lente. Les risques de perdre des plantules en début de saison sont différents.

La production en 1979 (année sèche) a été faible, particulièrement celle des graminées, alors que celle de *Zornia* est restée élevée (*Zornia* a une production par individu faible, tableau II.4.1). La prédominance de la production de semences de *Zornia* en 1979 est liée à sa prédominance dans la biomasse la même année, due aux conditions pluviométriques. La production de semences en une année donnée est fortement dépendante des conditions de croissance de l'année (pluviosité, etc.)

La production de semences en 1980 est plus élevée qu'en 1979, notamment pour les espèces *Diheteropogon hagerupii*, *Elionurus elegans* et *Zornia glochidiata* qui accroissent ainsi leur production après la très mauvaise année pluviométrique 1979.

La production des semences à la station L1 est présentée au tableau II.4.5. Elle a atteint quelques dizaines de milliers au cours des années d'étude. *Blepharis* a montré une production, relativement stable, de 200-250/m²; les taux des germinations efficaces sont également plus élevés chez cette espèce. Les *Borreria spp.* ont eu un accroissement important de 1977 à 1978, mais durant les années ultérieures, ils ont subi un fort recul et en 1980 ils ne représentent plus que 25% des germinations efficaces (88% en 1978). *Zornia* qui était faiblement représenté en 1977 s'est renforcé en 1979 et 1980. Les espèces groupées sous "espèces diverses" sont

	Prod. 1977 n	G.E. 1978 (%)	Prod. 1978 n	G.E. 1979 (%)	Prod. 1979 n	G.E. 1980 (%)	Prod. 1980 n
<i>Blepharis linariifolia</i>	215	34	208	8	256	15	224
<i>Borreria radiata</i>	5618	36	20420	} 2	} 3388	} 4	} 144
<i>Borreria chaetocephala</i>	10893	20	22120				
<i>Borreria stachydea</i>	214	12	159				60
<i>Zornia glochidiata</i>	-	-	1663	1	8654	1	1267
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	-	-	-	-	} 7709	} 4	} 69759
autres graminées	-	-	-	-			
espèces diverses	<u>1432</u>	10	<u>237</u>	12	<u>1033</u>		<u>1843</u>
total/m ²	18373	26	44807	2	21040	3	73297

Tableau II.4.5. Production des semences par espèce et germinations efficaces en pourcentage de la production de l'espèce ; station L1; 1977-1980.
Prod. = production en nombre/m²; G.E. = germinations efficaces.

très nombreuses à Ll. Parmi elles, les graminées étaient très discrètes en 1977 et 1978, mais à partir de 1979 elles sont devenues plus importantes. Il s'agit essentiellement de *Schoenefeldia gracilis* qui représente pratiquement toute la production des semences des graminées en 1979; environ 34% de toutes les germinations efficaces et plus de 60% de la biomasse totale en 1980.

A la station D1 (tableau II.4.6), la production de semences augmente pour les deux graminées *Diheteropogon* et *Loudetia* alors qu'elle baisse chez les deux *Borreria* durant la période d'étude. Les taux des germinations efficaces baissent cependant, pour toutes les espèces de 1978 à 1979, mais la baisse est plus marquée chez les *Borreria*. Lorsque l'on considère les totaux des germinations efficaces, les pourcentages sur argile sont plus élevés que sur les autres substrats: les pertes de semences, quelle qu'en soit la cause, paraissent moins élevées sur argile.

	Prod. 1977 n	G.E. 1978 (%)	Prod. 1978 n	G.E. 1979 (%)	Prod. 1979 n	G.E. 1980 (%)	Prod. 1980 n
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	1177	17	2702	15			2926
<i>Loudetia togoensis</i>	1458	78	1323	15			1772
<i>Borreria chaetocephala</i>	661	72	824	5			26
<i>Borreria stachydea</i>	181	100	337	7			75
espèces diverses	<u>1305</u>	8	<u>1253</u>	13			<u>806</u>
total/m ²	4782	46	6439	13	9863	23	5665

Tableau II.4.6. Production des semences par espèce et germinations efficaces en pourcentage de la production de l'espèce; station D1; 1977-1980.

Prod. = production de semences en nombre/m²

G.E. = germinations efficaces.

Conclusions. Certaines conclusions se rapportent au stock global des semences et aux substrats, d'autres aux espèces. Les nombres de semences produites varient de plusieurs milliers à quelques dizaines de milliers. La plus grande fraction de ces semences ne participe pas à la production de biomasse récoltée en fin de saison, ce qui dénote une forte perte de semences: les semences sont perdues soit en saison sèche (consommation), soit en début de saison des pluies (mort des plantules), soit pendant la croissance continue. On montrera au paragraphe 4.2.3 que des semences

vivantes restent aussi dans le sol sans germer. Il y a cependant des variations liées au substrat: les pourcentages des germinations efficaces sont plus élevés sur argile et plus bas sur sable S2. On peut lier ce fait aux caractères du sol et aux espèces présentes. Sur argile, compte tenu du point de flétrissement élevé du sol, les germinations se produisent à un moment où des quantités élevées de pluie sont tombées. Ce moment intervient assez proche du début de la période des pluies régulières, ce qui réduit la mortalité des plantules. Sur sable, notamment S2, les petites pluies provoquent des germinations nombreuses des espèces à germination rapide alors que les disponibilités en eau ne permettent pas la survie des plantules. Il faut aussi tenir compte des espèces présentes et des pertes en saison sèche: en effet sur sable, avec des graminées comme *Schoenefeldia* les pertes dues à la consommation par les animaux peuvent être importantes (fourmis). Sur certains substrats, certaines années, les pertes dues à la consommation paraissent limitées: à limon L1 les graines des *Borreria* sont peu sujet à consommation; *Blepharis* aussi dont les semences restent enfermées dans les fruits portés par les tiges mères jusqu'à l'arrivée des pluies.

Les conclusions relatives aux espèces sont diverses. L'explication des résultats fait non seulement appel à la production des semences mais aussi à d'autres caractères des espèces: vitesse de germination et résistance à la sécheresse et au facteur pluviosité.

- Les espèces qui produisent beaucoup de semences se maintiennent dans les groupements où elles sont déjà dominantes: *Schoenefeldia* à S2, *Eliomurus* à S1, et envahissent rapidement d'autres groupements: *Schoenefeldia* est devenue une espèce principale à limon L1 de 1979 à 1980 alors qu'elle était rare les années antérieures.
- La vitesse de germination des espèces est un autre caractère qui influence le taux des germinations efficaces, ceci en liaison avec la pluviosité. Lorsque la période des pluies irrégulières est très déficitaire, les espèces à germination rapide meurent en grand nombre sous forme de plantules, leur pourcentage dans les germinations efficaces est réduit, alors que le taux des espèces à germination lente est relativement plus élevé. C'est ce que l'on peut observer notamment sur sable S1 où les espèces à germination lente: *Borreria radiata*, *Zornia glochidiata* et *Eliomurus elegans* sont devenues relativement plus abondantes au cours des années 1979-1980 à pluviométrie déficitaire (années sèches). Egalement, à limon L1, *Zornia* a fortement progressé. Cependant toujours à L1, *Blepharis* est restée stable durant toutes les années; on peut penser que sa forte résistance à la sécheresse a permis une survie plus ou moins importante après des germinations précoces.

- Le recul des *Borreria* à limon L1 en 1979 et 1980, malgré la forte production des semences en 1978, est due à la faible résistance des plantules au manque d'eau (chapitre II.2). Les pertes ont été élevées durant la période A, les dernières vagues de germination ont fleuri après une croissance limitée sous l'effet de la photopériode, d'où une production basse. Parallèlement, *Schoenefeldia gracilis* qui résiste mieux à la sécheresse et qui produit également beaucoup de semences a envahi la station en 1980.

Une production élevée de semences ne suffit pas à assurer la progression ni même la stabilité d'une espèce au sein d'un peuplement herbacé. Les données ci-dessus démontrent qu'il faut tenir compte de la combinaison nombre des semences, caractères de l'espèce et pluviosité, notamment la distribution des pluies.

4.2.3 La survie des semences

La survie des semences au sol a été toujours invoquée pour expliquer les fluctuations des végétations dans les régions arides et désertiques. Les graines vivantes dans le sol pendant plusieurs années joueraient un rôle important dans la reconstitution de la végétation au cours de chaque saison de croissance, que ces saisons soient annuelles comme en régions semi-arides et arides ou épisodiques comme dans certains déserts chauds. Dans le Sahel également, en 1972, année de plus mauvaise pluviométrie au cours de la grande sécheresse du début des années 1970, il y a eu dans certaines régions une ou seulement quelques pluies, qui ont provoqué des germinations sans permettre la floraison et la fructification. La reconstitution de la végétation herbacée en 1973, était liée à la présence de semences encore vivantes dans le sol, semences produites avant 1972 (Bille, 1977).

Une recherche des semences vivantes au sol a été faite au Ranch au cours de la saison des pluies de 1980. Les prélèvements ont été effectués dans la troisième décennie de mois d'Août au moment de la floraison des herbes, après 265 mm de pluies. On présente au tableau II.4.7 les résultats des germinations obtenus suivant deux des procédés de traitement du sol. Les nombres les plus élevés ont été obtenus en chambre climatique sans traitement particulier; ils donnent donc une meilleure indication des graines encore vivantes. En conditions naturelles, les nombres sont beaucoup plus bas; ils donnent cependant une indication de ce qui pourrait être observé sur le terrain l'année suivante (1981), si la production avait été nulle en 1980, compte non tenu des pertes éventuelles durant la saison sèche. Le tableau montre que les nombres totaux des germinations sont très variables suivant les substrats, de 49/m² sur argile à 338/m² sur sable S1. On constate cependant que les totaux sont plus bas sur sols fins, argile et limon et plus élevés sur sable S1 et S2. Ceci indique donc un effet du substrat sur la survie des graines. Cet effet se superpose néanmoins à celui de l'espèce. Certaines espèces sont bien représentées

	A-chambre climatique				B-conditions naturelles			
	S2	S1	D1	L1	S2	S1	D1	L1
<i>Borreria radiata</i>	112,2	4	-	6,6	3,1	-	-	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	50,6	-	-	10	12,5	-	-	1,5
<i>Polycarpea corymbosa</i>	42,6	8	-	-	4	-	-	-
Cypéracées: (<i>Kyllinga</i> spp., <i>Fimbristylis</i> spp., etc.)	21,9	302,5	12,4	39,6	-	12,6	0,6	7
<i>Loudetia togoensis</i>	-	-	31	-	-	-	32,6	0,6
<i>Aristida</i> spp.	-	8	3	10	-	-	-	-
<i>Zornia glochidiata</i>	-	8	-	10	-	12	-	3,3
<i>Mollugo nudicaulis</i>	3,4	-	-	-	-	-	-	1,3
<i>Alysicarpus ovalifolius</i>	1,5	-	-	-	1	-	-	-
<i>Eragrostis</i> spp.	-	-	-	-	0,5	-	-	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	3,4	4	-	-	1,5	-	-	-
<i>Indigofera prairieana</i>	-	-	-	3,3	-	-	-	-
<i>Borreria chaetocephala</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	-
<i>Cassia mimosoides</i>	-	-	-	-	1	-	-	-
espèces indéterminées	3,4	4	3	-	3	9,2	2,6	-
total/m ²	239	338,5	49,4	79,5	54,5	33,8	36,4	13,5

Tableau II.4.7. Nombres des germinations par m² obtenus à partir de prélèvements du sol effectués sur les quatre substrats, S2, S1, D1 et L1 en 1980 et traités en chambre climatique (A) et en conditions naturelles (B). Le sol n'a subi aucun prétraitement.

au moins sur un des substrats: *Borreria radiata*, *Schoenefeldia gracilis*, *Polycarpea corymbosa*, *Loudetia togoensis*, *Zornia glochidiata*, *Aristida* spp. et *Cenchrus biflorus*. Quelques espèces parmi les plus importantes sont complètement absentes: *Diheteropogon hagerupii*, *Elionurus elegans* et *Borreria stachydea*.

La constatation que les nombres sont faibles sur limon et argile peut conduire à penser que sur les sols fins, l'engorgement temporaire du sol ou même une stagnation plus ou moins prolongée de l'eau après les pluies, provoque une germination plus complète des semences. Sur sable par contre, le drainage interne plus rapide dans un sol plus grossier serait favorable à la survie des semences.

L'effet de l'espèce dans la survie est plus complexe à saisir. On pourrait s'attendre à une survie importante des espèces à germination lente (dureté, inhibition chimique) et faible des espèces à germination rapide, sans dormance. Mais cela ne semble pas être le cas en général. On trouve des espèces à semences dures (*Borreria radiata*) ou hétérogène (*Zornia glochidiata*), comme des espèces à semences sans dureté (*Schoenefeldia*, *Cenchrus*, *Loudetia*, etc.). Par contre *Elionurus elegans*, sans dureté mais qui semble présenter une inhibition chimique est absente. Certaines espèces qui ont été abondamment retrouvées au sol n'ont pas fait l'objet d'observation particulière de leur germination: *Polycarpea corymbosa*, *Fymbristylis* spp. etc., mais elles se sont comportées comme espèces à germination lente. On peut

néanmoins avancer un certain nombre d'arguments:

- *L'hétérogénéité*, notamment dans le cas des légumineuses (*Zornia*). Une fraction des semences est imperméable, la germination ne pouvant intervenir qu'après perte de cette imperméabilité, ce qui se produit progressivement au cours de la saison.
- *la dureté*, cependant *Borreria stachydea* est absente, *Borreria chaetocephala* est peu représentée, alors que *Borreria radiata* qui a la germination la plus rapide des trois *Borreria* (donc plus faible dureté) est abondante sur sable.
- *une production élevée des semences* pourrait être un facteur de survie pour l'espèce. En effet on peut supposer que plus la production est élevée dans un milieu hétérogène plus les chances d'une plus grande hétérogénéité des semences d'une même espèce augmentent, d'où des différences marquées de dormance entre grains. Aussi, un nombre élevé de semences crée la possibilité sur le terrain hétérogène, que plus de semences se trouvent dans des emplacements où les conditions de germination ne sont pas favorables. Ceci pourrait être le cas de *Schoenefeldia* à S2, de *Loudetia* à D1, et de *Zornia* et *Borreria radiata* à S1. Il faut néanmoins souligner que *Diheteropogon hagerupii* à D1, *Elyonurus* à S1 n'ont pas été retrouvés au sol alors qu'ils étaient abondants au terrain, *Cenchrus* plus faiblement représenté a été retrouvé sur sable S1 et S2.
- Il faut aussi penser que la *composition floristique* et la production des semences en 1979 ont fortement influencé ces résultats.

Un cas particulier est celui de *Blepharis linariifolia*. Les semences ne sont libérées qu'au moment de la pluie. Toute semence libérée germe dès qu'elle est suffisamment mouillée. Il n'est pas possible de retrouver les graines de cette espèce au sol, comme c'est le cas pour les autres espèces. A fin de déterminer si des graines vivantes de *Blepharis* restent sur les vieilles tiges à la fin de la saison des pluies (fin Septembre) 5.000 plantes de 1976 ont été récoltés à la fin de la saison de 1977, ce qui correspond à environ 67 m² de surface de terrain. La recherche des graines dans les infructescences a donné 102 graines apparemment vivantes; seulement 10 ont effectivement germé dans les conditions du laboratoire, soit 0,15 graine au m². Les possibilités de survie des graines de *Blepharis* sont donc très faibles sans être totalement nulles.

Quoiqu'il en soit, deux conclusions se dégagent:

- des semences vivantes sont présentes au sol au moment de la floraison des herbes;
- le nombre des semences varie suivant les substrats et les espèces végétales.

Les semences vivantes au sol en 1980 vers la fin de la saison représentent 1 à 5% de la production des semences calculée en 1979. Ce pourcentage est faible, mais

comme on peut le constater, il est dans bien des cas égal aux pourcentages des germinations efficaces (tableaux II.4.3 à II.4.6). Ceci peut conduire à la conclusion que si toutes les germinations obtenues en chambre climatique se produisaient effectivement au terrain, on peut assister à une régénération rapide du tapis herbacé même sans production de semences. Les nombres obtenus en conditions naturelles, quelques dizaines au m², sont moins favorables.

III SYNTHÈSE

1 Introduction

L'accroissement du cheptel a créé un besoin urgent d'une bonne gestion dans l'utilisation des pâturages pour éviter leur dégradation. Ceci exige l'inventaire et la cartographie de ces pâturages. Or les profonds changements dont la végétation sahélienne est le siège rendent rapidement inutilisables les travaux d'inventaire et de cartographie au bout de quelques années. Il est difficile d'interpréter les relevés effectués au cours d'une année comme il est malaisé de distinguer ce qui est modification temporaire de ce qui est modification permanente.

L'étude présentée ici, en analysant simultanément les interactions milieu physique (climat, substrat), milieu biotique (exploitation) et les caractéristiques biologiques des espèces, fournit un outil pour une meilleure compréhension de l'état actuel de la végétation et aussi de ses variations au cours du temps. On peut suivre les étapes de la dégradation (sous déficit pluviométrique ou sous exploitation) et aussi de la régénération naturelle.

La dynamique de la végétation est mieux comprise, car on apprécie l'ampleur des changements. Ceci sera montré, qualitativement, dans l'exposé ci-dessous par la description des actions des variables pluviosité et exploitation sur les espèces composant la strate herbacée du Sud-Sahel en tenant compte des propriétés de ces espèces et des substrats. La description est plus précise et complète parce que fondée sur un plus grand nombre de données que celle présentée il y a quatre ans dans le rapport PPS (Penning de Vries et Djitèye, 1982).

2 Caractérisation et classification des espèces

Le tableau III.1 présente les espèces classées (les onze premières de la liste) suivant leur force de concurrence durant la période de croissance et leurs propriétés essentielles mises en évidence, dans la partie II. A la fin de la liste il y a quatre espèces pour lesquelles la force de concurrence n'est pas bien connue. Elles n'étaient pas fréquentes sur les placettes. On a donné seulement l'ordre de grandeur des propriétés en regroupant les espèces en quelques classes

	germination		installation	croissance végétative			croissance reproductrice		
	vitesse	vague		résistance	photosynthèse	longueur de cycle	taille	% de la biomasse	semence comme 1000 semences
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	r	+	+++	C ₄	L	+++	3	0,8	+
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	r	+	+	C ₄	L	+++	-	0,4	+
<i>Cenchrus biflorus</i>	r	++	+++	C ₄	C	++	10	2,1	+
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	r	+	+++	C ₄	C	++	3	0,2	+
<i>Loudetia togoensis</i>	r	+	+++	C ₄	C	++	3	2,5	+
<i>Blepharis linariifolia</i>	r	+	+++	C ₄	L	++	18	13,9	+
<i>Elionurus elegans</i>	l	+++	++	C ₄	C	++	-	0,4	+
<i>Borreria stachydea</i>	l	+++	+	C ₃	L	++	16	7,0	++
<i>Borreria chaetocephala</i>	l	+++	+	C ₃	L	+	-	1,0	++
<i>Borreria radiata</i>	l	++	+	C ₃	L	+	13	0,7	++
<i>Zornia glochidiata</i>	h	+++	++	C ₃	C	+	14	1,9	++
<i>Indigofera pruriensana</i>	h?	++?	++	C ₃ ?	L	+++	-	+	-
<i>Cassia mimosoides</i>	h	++	++	C ₃ ?	L	++	-	3,6	++
<i>Eragrostis tremula</i>	l	+++	++	C ₃	C	++	-	0,05	++
<i>Tribulus terrestris</i>	r	+	+++	C ₄	C	+	23	1,1	+

Tableau III.1. Classification des espèces suivant leur force de concurrence (onze premières de la liste) avec indication des caractères dominants qui déterminent cette force de concurrence.

germination: r: rapide, l: lente, h: hétérogène;

vague de germination: +: peu de vagues, ++: quelques vagues, +++: plusieurs vagues (en général);

résistance: +: pas résistante, ++: faiblement résistante, +++: résistante;

photosynthèse: type C₃, type C₄;

longueur de cycle: l: cycle long, c: cycle court;

taille: +: petite, ++: moyenne, +++: grande;

durété: +: sans durété, ++: dure.

pour raison de clarté; on se reportera aux différents chapitres de la partie II pour plus de détails, car en fait, on a des séries et non des catégories simples pour la majorité des propriétés. L'importance de chacun des caractères dans le développement du tapis herbacé est discutée ci-après.

La vitesse de germination des espèces (lente, hétérogène, rapide) est déterminante du point de vue des variations du peuplement végétal. Elle indique quelles espèces occupent l'espace aérien et souterrain les premières, détermine en partie le mode de germination en vagues successives et l'évolution du stock des semences de l'espèce. En effet les espèces à germination rapide germent en grand nombre au tout début de la saison humide. Il en résulte une réduction rapide du stock des semences qui pourrait s'épuiser plus ou moins complètement avant que les pluies ne deviennent assez régulières pour assurer la survie des plantules. Les espèces à germination lente et hétérogène, qui présentent des levées massives au moment où les pluies deviennent régulières, ont de ce point de vue un avantage certain. C'est ce qui se produit lors du début de la saison des pluies est marqué par de longues périodes sèches. Mais, les espèces à germination rapide peuvent avoir l'avantage de commencer la croissance plus tôt en profitant de l'eau des pluies de la première phase (perturbée) de la saison et des éléments nutritifs alors abondants et ceci d'autant plus que ce sont en majorité des espèces résistantes à la sécheresse.

Les espèces à germination hétérogène (légumineuses) tirent avantage, par la fraction des semences à germination rapide d'un bon démarrage de la saison des pluies et par la fraction des semences à germination lente d'une mauvaise période A avec la présence en début de période B d'une quantité plus ou moins élevée de graines pouvant assurer la régénération de l'espèce.

La vitesse de germination se combine donc avec les types de saison des pluies pour donner avantage à l'un ou l'autre groupe d'espèces, mais il faut tenir compte du caractère résistance à la sécheresse qui joue aussi un rôle durant la phase de germination-installation.

L'installation est liée à l'espèce et à la disponibilité de l'eau. L'espèce intervient par la vitesse de germination et la résistance à la sécheresse. Les plantules des différentes espèces ont montré des degrés différents de résistance: certaines sont résistantes d'autres supportent peu le manque d'eau. Les plantules des espèces à germination rapide sont exposées aux périodes sèches en début de saison, celles des espèces à germination lente et hétérogène, ont moins ce risque. Une résistance élevée à la sécheresse est donc surtout nécessaire aux espèces à germination rapide, elle réduit les risques d'une mortalité totale des plantules. De fait, les résultats du terrain comme ceux obtenus au laboratoire ont montré que les espèces les plus résistantes sont des espèces à germination rapide (tableau

II.2.2), bien que toutes les espèces à germination rapide ne soient pas résistantes. Les espèces à germination lente et hétérogène ont montré une faible résistance. Cependant les espèces à germination rapide perdent plus de plantules lorsque l'on établit un bilan pour toute la période des pluies irrégulières en début de saison (tableau II.2.7).

La situation est moins désavantageuse pour les espèces à germination lente lorsque l'on compare les biomasses B_1 du début de la croissance continue. Les espèces à germination rapide sont représentées, il est vrai, par des individus plus grands, mais en nombre parfois réduit, alors que les espèces à germination lente dont le stock de semences n'a été que peu entamé durant la période A, sont souvent représentées par un grand nombre d'individus pouvant constituer globalement une biomasse relativement élevée, d'autant plus que leurs semences sont en général de grande taille (pour nos espèces du moins).

Le démarrage de la saison peut néanmoins se faire de manière très diverse; on doit donc distinguer plusieurs cas possibles en fonction des différentes combinaisons de la vitesse de germination, de la résistance à la sécheresse et de la distribution des pluies, voir ci-après III.3.

Le type de photosynthèse, la durée du cycle de développement et la taille des plantes sont des facteurs déterminants durant la croissance. Les espèces de grande taille à cycle long et de type C_4 sont plus compétitives pour la recherche de la lumière (taille), de l'eau et des éléments nutritifs (systèmes racinaires plus développés). Ce qui se traduit par une biomasse plus élevée (tableaux II.3.5 et II.3.6, traitement AA). Cependant cette biomasse plus élevée est en partie liée à la possibilité pour les espèces du type C_4 à cycle long de diluer fortement l'azote dans la dernière période de la croissance, au moment où elles m'absorbent pratiquement plus d'azote du sol alors que le phosphore est disponible. Cette dilution, qui permet de produire davantage de biomasse végétative est défavorable pour la production des semences qui conditionne la régénération durant les années ultérieures (un pourcentage plus faible de la biomasse est converti en semences, tableau II.4.1). Cependant les espèces C_3 à cycle long ou court, de petite ou de grande taille tirent profit de leur aptitude à continuer la croissance après le début de la floraison (parfois dans un tapis de graminées déjà sec, à la fin de la saison) et convertissent une fraction plus élevée de la biomasse en semences (pourcentage élevé chez les dicotylédones C_3 , tableau II.4.1). L'avantage des espèces C_4 est aussi perdu lorsque la croissance se déroule dans une courte période, sans manque d'eau, à un moment où la photopériode réduit tous les cycles et les plantes restant de petite taille (tableaux II.3.5 et II.3.6, traitement T).

La somme des processus des phases de vie traitées est telle que pour le Sud Sahel:

- Lorsque la disponibilité de l'eau est élevée (eau suffisante pendant un temps long), les graminées C_4 à germination rapide et de grande taille croissent longuement et produisent beaucoup de biomasse. La biomasse totale est plus élevée et la fraction des graminées C_4 dans cette biomasse augmente également. Dans les mêmes conditions la production des dicotylédones C_3 à germination lente et de petite taille augmente aussi, exprimée en poids brut, mais diminue comme pourcentage de la biomasse totale.
- Lorsque la durée de la croissance est réduite par suite d'une distribution irrégulière des pluies, la production en fin de saison est faible (total), mais dans cette production le pourcentage des dicotylédones est plus élevé. Le pourcentage augmente sans que ce groupe soit nécessairement dominant, cela dépend de la station.
- Lorsque la disponibilité de l'eau est suffisante mais sur une courte période (milieu et fin d'une saison des pluies normale), il n'apparaît pas une dominance nette de l'un des groupes sur l'autre (le nombre de cas observés est cependant faible; expériences "T").

Des années humides (pluviométrie normale ou excédentaire) sont plus favorables aux graminées C_4 décrites ci-dessus, qui deviennent de plus en plus dominantes. Par contre, des années déficitaires et à pluies irrégulières accroissent la contribution des espèces dicotylédones C_3 .

La détermination de la production des semences a montré qu'il existe de grandes différences entre les espèces. Les espèces telles que *Schoenefeldia gracilis*, *Elionurus elegans* et *Alysicarpus ovalifolius* peuvent produire beaucoup de semences par individu (quelques centaines) alors que la production de *Zornia glochidiata* et de *Borreria radiata* est faible (quelques dizaines de graines). Mais ce qui est important, c'est la quantité totale de graines formées par l'espèce; cette quantité dépend de l'abondance et de la biomasse de l'espèce considérée. Néanmoins une quantité élevée de semences n'est qu'un avantage potentiel dans la compétition; les conditions du milieu doivent être favorables à l'expansion de l'espèce. Sa forte production de semences a probablement contribué à l'envahissement du Ranch par *Schoenefeldia gracilis* depuis le début de la sécheresse actuelle. Cependant *Zornia glochidiata* qui produit moins de semences est largement dominante au point de former des peuplements purs sous exploitation intense par la pâture en zone sud-sahélienne.

Les variations pluviométriques sont si grandes que la production des semences peut être faible et même nulle certaines années. La survie au sol des graines durant plus d'une année peut limiter les conséquences d'une telle situation. Au Ranch, les recherches des semences vivantes au sol après une saison des pluies a montré que 30 à 70 graines au m^2 (graines qui germent effectivement) peuvent

survivre, suivant les substrats. Cette quantité pourrait être le point de départ d'un nouveau tapis herbacé après une année sans production.

Le rapprochement du nombre des semences produites de celui des graines vivantes trouvées au sol après une saison suggère qu'un nombre élevé de semences produites favorise la survie d'un plus grand nombre au sol: les semences dormantes ou dans des sites inaptés à la germination seraient en plus grandes quantités. C'est ainsi que l'on peut expliquer la survie au sol d'une certaine quantité des semences des espèces: *Borreria radiata*, *Borreria stachydea*, *Zornia glochidiata* qui ont des graines dures, mais aussi celle des graines de *Schoenefeldia gracilis*, et *Loudetia togoensis*, sans dureté, qui sont formées en grand nombre aux stations sable S2 et argile D1 où ces espèces sont respectivement dominantes. Un nombre élevé des semences joint à certains caractères des semences (dormance d'origine diverse) et du milieu (substrat hétérogène), entraînent la survie d'une fraction des semences au sol et influencent l'évolution des groupements, au moins durant les années où la production a été nulle après germination. En année normale le nombre élevé des germinations (malgré les pertes en saison sèche) indique que ce sont les semences de l'année précédente qui forment l'essentiel du tapis herbacé.

3 Pluviosité et dynamique

Le développement de la végétation en une année donnée est fonction de la pluviosité, facteur primordial. Aussi présentera-t-on les éléments du bilan, selon les types de pluviosité. La distinction est faite suivant la présence ou non d'une période A avec des pluies irrégulières (Juin-Juillet), sur la base de la hauteur moyenne des pluies individuelles, du moment de démarrage de la croissance et selon la durée de la saison humide. De nombreuses combinaisons sont possibles; quelques-unes ont été sélectionnées pour une brève synthèse des liaisons pluviosité et dynamique. Le choix des cas présentés est fait de façon que différentes combinaisons des propriétés des espèces sont favorables sous les types de pluviosités en question (tableau III.2):

- une période A présente (Juin-Juillet) avec des petites pluies (cas 1) ou des grosses pluies (cas 2) irrégulières; le mois d'Août seulement humide (cas 1 et 2) ou une saison de croissance qui peut aussi continuer en Septembre (cas 2);
- les pluies sont suffisamment régulières pour que la croissance soit continue (cas 3); la saison humide peut commencer tard et s'arrêter tôt (mois d'Août seul humide), elle peut aussi commencer déjà en Juin et continuer jusqu'en fin Septembre (toute la période est humide).

Le tableau III.2 présente à côté des types de pluviosité les caractères des espèces déterminants pour la compétition durant les différentes phases du développement des plantes. On s'est limité au cas de la station sable S1, sans ou avec faible exploitation. Le rôle des variables substrat et exploitation est traité ci-dessous (III.4 et III.5). Pour la majorité des propriétés, le tableau ne présente qu'une possibilité, comme peu de vagues, résistance, photosynthèse de type C_4 , etc. Les propriétés contraires (plusieurs vagues, peu résistante, type C_3 , etc.) auront une liaison contraire avec les pluviosités présentées dans le tableau. Cependant pour la vitesse de germination, plusieurs possibilités sont présentées, notamment pour la raison qu'il faut distinguer trois groupes.

3.1 Période A avec petites pluies et sécheresse

Le cas 1 du tableau III.2 concerne une année sèche extrême: les plantules qui apparaissent en période A ont peu de chance de survivre; la période de croissance qui suit est également défavorable. Les germinations observées sont celles d'espèces à germination rapide et de la fraction à germination rapide du stock des espèces à germination hétérogène. Les moments de sécheresse provoquent la mort totale ou partielle des plantules suivant la durée de ces moments (nombre de jours) et l'évolution du stock de l'eau du sol (quantité d'eau et vitesse de l'évaporation). Les séquences pluie-sécheresse et germination-mortalité peuvent se répéter un certain nombre de fois. A la fin de la période A, les germinations qui se produisent sont celles d'espèces à germination lente, de la fraction des semences à dureté élevée des espèces à germination hétérogène et une faible proportion des espèces (ou de certaines espèces seulement) à germination rapide. Si on établit un parallèle entre les stocks des semences au moment de la première pluie et les nombres des plantules qui composent le jeune tapis herbacé au début de la croissance continue, on constate un recul des espèces à germination rapide et dans une moindre mesure des espèces à germination hétérogène au profit des espèces à germination lente. La situation au terrain n'est cependant pas aussi simple, car la vitesse de germination des espèces est différente aussi bien parmi les espèces dites à germination rapide que parmi celles dites à germination lente ou hétérogène. Ces différences vont entraîner des variations liées au cas particulier de chaque espèce et qui rendent la situation plus complexe que présentée ici où on trace le sens général de ces variations. Aussi, durant les moments de sécheresse, les plantules des espèces ne meurent pas à la même vitesse, leur résistance est différente. Les taux de survie seront variables, ce qui modifiera l'équilibre entre espèces dans la même catégorie de vitesse de germination. Dans le cas de sécheresse

types de pluviométrie				propriétés des espèces						
période A		période B et C		germination-installation		croissance végétative		reproduction		
pluies	sécheresse pluies	démarrage	longueur	vitesse		photosynthèse C ₄	photopériodisme		taille avec continuation de production	
				rapide hétérogène	lente		type II cycle court	haute		
1. petites	prononcée	petites	tard	courte	-	+	+	+	0	0
2. grosses	prononcée	petites	tard	courte	++	+	+	+	0	0
		grosses	tard	longue	++	-	++	0	-	++
3. période A	absente	petites	tard	courte	++	+	+	0	+	0
		petites	tôt	longue	++	-	+	-	-	+
		grosses	tard	longue	+	-	+	0	-	++
		grosses	tôt	longue	+	-	+	0	-	++

Tableau III.2. Indications globales des interférences entre la pluviométrie et les propriétés des plantes ayant un rôle dans la dynamique; (pour le substrat sableux, sans ou avec faible exploitation).

(+, ++ : indique un rapport favorable ou très favorable pour l'espèce ayant le caractère correspondant pour la production;

- : indique un rapport défavorable pour l'espèce ayant le caractère correspondant pour la production;

0 : indique un caractère indifférent sous la pluviométrie considérée).

très prolongée toutes les plantules de toutes les espèces se dessèchent; c'est alors la présence au sol d'une certaine fraction de son stock qui permettra à une espèce d'être représentée dans le tapis herbacé définitif: ce sera alors des espèces à germination lente et hétérogène.

En définitive, sous ce type de pluviosité, la vitesse de germination (une longue série) et l'aptitude à la survie durant la période sèche se combinent pour donner un jeune tapis herbacé dans lequel les espèces à germination hétérogène et de plus en plus lente sont relativement favorisées du point de vue nombre des plantules.

Durant la période suivante de la croissance continue (B et C) les espèces profitent peu des caractères qui sont à la base d'une force élevée de concurrence pour produire de la biomasse. C'est la production rapide de semences qui est plutôt favorable, donc un cycle court. Ce sont les espèces dont des plantules ont pu survivre en période A qui tirent profit d'une telle situation si elles sont du type II.

3.2 Période A avec grosses pluies et sécheresse

Quand de grosses pluies suivies de sécheresse marquent la période A (cas 2 du tableau III.2) la germination se fait de façon abondante quelle que soit la vitesse de germination. Durant les moments de sécheresse qui suivent, c'est l'aptitude des plantules des diverses espèces à tolérer un manque d'eau plus ou moins prononcé qui va être déterminante: les espèces faiblement résistantes meurent en plus grand nombre. Le degré de résistance des espèces à germination rapide étant plus élevée (sans que toutes les espèces à germination rapide soient résistantes) que celui des espèces à germination lente et hétérogène, ce sont elles qui seront relativement plus abondantes à la fin de la période A. Au début de la croissance continue, les premières espèces dominent le jeune tapis herbacé du point de vue du nombre des plantules, et auront tiré plus d'avantages de la croissance discontinue de point de vue des biomasses.

La période A est celle de la croissance discontinue. Les espèces à germination rapide et résistantes à la sécheresse dont des plantules vivantes sont présentes durant cette période, accroissent leur biomasse initiale B_0 en la multipliant par un facteur (a) plus ou moins élevé suivant les espèces, mais dans tous les cas plus élevé que celui des espèces à germination lente ou hétérogène. Cet accroissement de la biomasse initiale est également favorisé par la vitesse relative de croissance (VRC) élevée et le type de photosynthèse C_4 de la majorité des espèces à germination rapide et résistantes à la sécheresse. Cette situation présente cependant deux

variantes. Si la mortalité a été très élevée durant la période A, les espèces à germination rapide résistantes ne sont favorisées que dans la compétition interindividuelle par des individus plus grands; par contre si la mortalité a été faible il y a aussi avantage dans la compétition interspécifique par une biomasse en valeur absolue relativement plus importante.

Les conséquences de la période A sont variables suivant les caractères de la période de croissance continue. La germination rapide est plus favorable quand les plantules installées ont une chance de profiter de l'avance acquise en période A par une longue période de croissance rendue possible par une saison longue à grosses pluies. Ceci, d'autant plus que les espèces concernées sont du type de photosynthèse C_4 à cycle long et de haute taille. Ces espèces sont en général des graminées. Elles pourraient en principe éliminer les autres espèces qui sont à germination lente, de type C_3 , de petite taille et à cycle court. Ces dernières espèces ont cependant l'avantage d'une poursuite de la production de biomasse pendant la phase reproductrice.

3.3 Saison des pluies à croissance continue

Lorsque la saison des pluies commence par des pluies régulières, petites ou grosses, la période A est nulle et la croissance continue commence dès l'arrivée des premières pluies (cas 3 du tableau III.2). Les propriétés jouant un rôle au cours de la période de germination-installation sont beaucoup moins décisives que dans les cas précédents; ici ce sont plutôt les propriétés qui déterminent la croissance végétative et la reproduction qui comptent.

Les cas "petites pluies" se distinguent des deux cas "grosses pluies" par la durée et la profondeur de l'humidification du sol, ce qui impliquera que la disponibilité des éléments nutritifs sera moins élevée dans le premier cas. Ceci veut dire que les propriétés qui déterminent la concurrence au cours de la croissance (C_4 , cycle long et haute taille) ont moins de chance de jouer un rôle important avec des petites pluies qu'avec des grosses pluies.

Pour que des espèces avec la photosynthèse C_4 profitent vraiment des avantages de la photosynthèse efficace, de l'utilisation économique d'eau et de la dilution forte de l'azote pour produire beaucoup de biomasse, il faut une période de croissance longue et l'absence des espèces à photosynthèse C_3 , qui profiteraient de l'eau économisée par les espèces C_4 .

Dans le cas précédent (III.3.2) les trois avantages se sont rejoints pour les grosses pluies (++) dans le tableau III.2). Ici il y aura plus de plantes des espèces C_3 (germination hétérogènes ou lente), mais s'il n'y a pas un déficit d'eau

et la saison est très longue (grosses pluies, démarrage tôt), les espèces C_4 exploiteront leurs avantages. Il faut également la saison de croissance "tôt et longue" pour que les espèces avec un photopériodisme du type II soient surpasser par celles du type I. Pour profiter d'une taille potentielle haute il faut suffisamment d'éléments nutritifs pour que la biomasse soit telle que la compétition pour la lumière joue un rôle important. Les grosses pluies sont ainsi plus favorables que les petites.

La reproduction est bien entendu la condition du maintien et de l'expansion de l'espèce dans le milieu. Une longue saison humide permet la reproduction de toutes les plantes indifféremment de leurs propriétés; il y a cependant des différences marquées entre les espèces en liaison avec ces propriétés. Les espèces C_4 à cycle long, de haute taille croissent en diluant fortement l'azote, ce qui se traduit par une quantité de semences relativement plus faible (en rapport avec la biomasse totale). Chez ces espèces la floraison marque, pour la majorité, la fin de la croissance végétative comme reproductrice. Par contre la possibilité d'une poursuite de croissance (végétative comme reproductrice) est favorable sous le type de pluviosité en question. Les espèces C_3 qui présentent cette propriété (avec des C_4 comme *Cenchrus*) en tirent un profit certain. Ceci pourrait être une des causes principales de leur maintien dans les groupements herbacés malgré une faible force de concurrence (voir tableau III.1).

4 Rôle du substrat

Le substrat joue un rôle important par plusieurs aspects: la topographie et la texture qui déterminent l'infiltration et le ruissellement, le point de flétrissement des sols, la capacité de stocker l'eau des pluies, la structure de la couche superficielle et la fertilité du sol.

Suivant la texture du sol et la topographie, on peut avoir trois situations:

- toute l'eau de la pluie s'infiltré: l'infiltration (I) est égale à la hauteur de la pluie (P), $I = P$;
- il y a ruissellement: l'infiltration est inférieure à la hauteur de la pluie, $I < P$;
- il y a écoulement: l'infiltration est supérieure à la hauteur de la pluie, $I > P$.

La structure de la végétation est fortement influencée par le rapport entre I et P, une influence qui peut être comprise avec l'aide du tableau III.2: les grosses pluies deviennent plus "petites" par le ruissellement, les sécheresses plus

prononcées, les saisons plus tardives et plus courtes quand $I < P$ (suite à des pentes mêmes très légères, notamment quand il s'agit des substrats sablo-limoneux); des changements en sens inverse se produisent quand $I > P$ (dépressions). Sur substrat à fort ruissellement comme à la station S1 ou à dessèchement rapide par évaporation comme à la station limon L1 (remontée capillaire forte), les fortes pluies en début de saison entraînent des germinations abondantes, mais le manque rapide d'eau dans le sol provoque des mortalités très élevées. Les germinations qui ont lieu en début de croissance contiennent plus de plantules des espèces à germination hétérogène et lente qui domineront ainsi le tapis herbacé. Sur substrat à bonne infiltration comme à la station sable S2 ou à écoulement comme argile D1, la quantité d'eau du sol permet, après une grosse pluie suivie de germinations nombreuses, la survie pendant une longue période des espèces à germination rapide qui sont résistantes à la sécheresse alors que les espèces à germination lente et hétérogène (qui ont également germé) peu résistantes, meurent.

Le point de flétrissement élevé du substrat argileux (100 à 150 ml/l contre 20 à 50 ml/l pour S1 et S2) explique probablement le fait que les germinations sont plus précoces sur sable que sur argile (II.1.3.3). Une autre différence entre l'argile d'un côté et les substrats sableux de l'autre côté est la capacité à stocker l'eau de pluie: respectivement 210 à 230 ml/l et 100 à 120 ml/l. Cette différence seule ne permet pas de comprendre pourquoi la croissance s'étale en général sur une période plus longue sur D1 (*Diheteropogon hagerupii* etc.) que sur sable et limon. Car il y a aussi une différence prononcée entre S1 et S2.

Sur ce dernier substrat des légumineuses et *Cenchrus biflorus* continuent de croître après l'entrée en floraison durant un temps plus ou moins long. Le bilan hydrique devrait être considéré de près pour une meilleure compréhension.

A l'opposé du sable S1, le limon L1, le sable S2 et l'argile D1 ont montré de grandes capacités à stocker l'eau du sol. Les espèces à cycle long ou à cycle court mais capables de continuer la croissance après l'entrée en floraison utilisent l'eau ainsi mise en réserve pour la poursuivre durant un temps plus ou moins long après l'arrêt des pluies. C'est le cas des légumineuses et de *Cenchrus* sur sable, de *Diheteropogon hagerupii* et d'autres graminées sur argile D1.

D'une façon générale, l'effet du substrat sur la redistribution de l'eau au sol se traduit par une localisation des espèces à cycle long dans les dépressions et des espèces à cycle court sur les pentes et en haut de topographie.

Les caractères physiques de la surface du sol sont importants au moment de la germination. Les semences de grande taille ne sont pas ou sont peu enterrées et germent peu ou pas sur sol compact, comme l'argile. Mais la faible perméabilité de la surface du sol maintient l'eau stagnante localement pendant quelques jours (ou

le sol fortement engorgé) après de grosses pluies. Les graines de certaines espèces (*Borreria stachydea*, par exemple), après une bonne imbibition par le séjour dans l'eau, germent au moment où l'eau s'assèche avant le dessèchement de la surface du sol. Si cette situation favorise la germination de *Borreria stachydea*, espèce à graine dure et à germination lente, elle ne semble pas propice à l'espèce à graine tendre et à germination rapide *Cenchrus biflorus*.

La présentation du rôle des propriétés en rapport avec la pluviosité (III.2) permet de comprendre que la disponibilité des éléments nutritifs (= fertilité) du substrat est aussi en jeu. Le manque d'observations personnelles ne nous permet pas de nous prononcer. Cependant certaines spéculations sont possibles avec le tableau III.2.

Malgré tout ce qui vient d'être dit, on constate que la force de concurrence relative des espèces au cours de la croissance n'est pas modifiée par les substrats, car la position d'une espèce par rapport aux autres espèces ne change pas (tableau II.3.4).

La composition floristique diffère bien cependant pour les quatre substrats, comme montré par le tableau II.3.4 et en partie I (tableau I.3.3). Pour le comprendre il faut penser que la force de concurrence n'a été exprimée que par sa valeur relative:

- la force de concurrence a été estimée sur la base de la biomasse aérienne, sans tenir compte de la production des semences;
- la force de concurrence ne dit rien des pertes de semences en saison sèche et au cours de la période de germination-installation.

En d'autres termes, la force de concurrence au cours de la croissance ne suffit pas pour décrire la dynamique, notamment la dynamique pluriannuelle. Il faut aussi tenir compte de la dynamique des populations des espèces.

La coexistence de plusieurs espèces à force de concurrence et autres propriétés différentes sur un substrat donné est aussi favorisée par la (micro)hétérogénéité de la surface, faibles ondulations du terrain sur sable, microdunes et microdépressions sur limon, surface de ruissellement autour des termitières, des bosquets et des grands arbres sur argile.

Ceci explique la stabilité relative de la végétation d'un même substrat: un changement n'est pas facilement irréversible; il y a des refuges diverses pour des espèces dont les propriétés sont défavorables pour la combinaison pluviosité-substrat d'une année donnée.

5 Rôle de l'exploitation

Plusieurs études décrivent les variations de la végétation sous pâture (voir chapitre I.2). L'objectif est moins de répéter ces études que d'en expliquer les résultats par les conclusions de l'analyse faite ici, pour montrer certains des mécanismes par lesquels l'exploitation provoque la dynamique du tapis herbacé. Ceci sera fait cependant en partant d'un exemple.

5.1 Le ranch de Niono

La végétation du Ranch a été décrite en 1975 (Bremant et Cissé, 1977), pour faire ressortir les effets de la sécheresse du début des années 1970 et ceux de l'exploitation. Les résultats de cette étude sont succinctement rappelés ici en ce qui concerne le dernier facteur.

L'étude a été menée en 1975 avec référence à une description faite en 1969 (Boudet et Leclercq, 1970).

Le Ranch est exploité toute l'année, saison sèche et saison des pluies, mais l'exploitation n'est intense qu'autour de l'unique point d'abreuvement.

L'abondance des différentes espèces herbacées a été appréciée par le nombre moyen des individus par m², à grande distance du point d'eau et près du point d'eau. Une différence importante apparaît dans la composition floristique. L'espèce *Zornia glochidiata* est abondante près du point d'eau, ainsi que *Elyonurus elegans*, une graminée non appâtée. *Microchloa indica*, petite graminée qui pousse en zone ouverte, sur sol peu épais, au milieu de la saison (période la plus humide), semble stimulée; son abondance révèle une réduction du couvert herbacé haut.

La pâture affecte aussi les espèces ligneuses, mais dans une moindre mesure. Seules les deux espèces, *Acacia seyal* et *Guiera senegalensis* présentent des variations d'abondance près et loin du point d'eau. *Acacia seyal* régresse près du point d'eau alors que *Guiera* est plus abondant.

En zone fortement exploitée, la biomasse varie de 0,7 à 1,8 t/ha, tandis qu'en zone peu exploitée, elle est comprise entre 1,6 et 2,2 t/ha. La biomasse est plus faible en zone fortement exploitée, sa distribution spatiale est plus hétérogène.

Le recouvrement du sol a été également déterminé, pour la strate herbacée et la strate ligneuse. Le recouvrement de la strate herbacée est deux fois plus élevé dans la zone non exploitée (25%) que dans la zone exploitée.

Le pourcentage de recouvrement de la strate ligneuse montre également des différences nettes: 10-15% près du point d'eau contre 25-30% en zone peu exploitée. Cependant, la réduction de la couverture ligneuse en zone intensivement exploitée est plus liée à des activités humaines qu'à l'action directe du bétail. Il semble néanmoins que la mort des individus de l'espèce *Pterocarpus lucens* dans la zone fortement exploitée ait été favorisée par la pâture: l'augmentation du ruissellement consécutive à l'altération de la structure du sol aggrave les effets du déficit pluviométrique. Ceci aurait entraîné un début de dessèchement des plantes en zone exploitée, quelques années avant que leur dessèchement ne commence en zone non exploitée, par suite de la grande sécheresse (Togola et al., 1975).

5.2 Caractéristiques des espèces des lieux surexploités

Les herbacées dominantes du Ranch sont groupées dans le tableau III.3 qui montre aussi leur répartition spatiale suivant l'exploitation par la pâture. Pour ce qui concerne la répartition on se base sur la fréquence et la biomasse des espèces. En bas du tableau se trouvent les espèces dominantes des lieux surexploités alors qu'en haut du tableau il y a les espèces faiblement représentées ou absentes de ces lieux. Les causes possibles de cette différence de répartition des espèces sont recherchées ci-dessous avec référence au tableau III.1 (propriétés des espèces et au tableau III.2 (les types de pluviosité).

Du point de vue de leur vitesse de germination, on rencontre en lieu surexploité aussi bien des espèces à germination rapide (*Cenchrus*, *Tribulus*) que des espèces à germination lente et hétérogène. Les espèces à germination rapide sont cependant des espèces qui montrent plusieurs vagues comme les espèces à germination lente et hétérogène. Une germination fractionnée dans le temps est donc une des conditions du maintien en terrain surexploité (voir ci-après la disponibilité de l'eau).

Les espèces pour lesquelles une étude expérimentale a été faite pour la détermination de leur résistance à la sécheresse ont montré une résistance moyenne à élevée: *Zornia*, *Cenchrus*, *Tribulus*. On ne peut pas en conclure que toutes les espèces des lieux surexploités sont résistantes, car les espèces à germination lente ont moins besoin d'une résistance élevée (ci-dessus en III.2). Cependant, la fréquence des périodes de mauvaise disponibilité de l'eau peut suggérer une telle conclusion.

Le cycle de développement des espèces est court eu général. La brièveté de la phase végétative des plantes est certainement une des conditions du maintien des espèces, ceci en liaison avec la courte période de disponibilité de l'eau dans le

sol. Les espèces sont du type II de cycle (lorsque ce type est connu). Un cycle court de type II garantit une certaine production de semences malgré le broutage.

Le phénomène de poursuite de la croissance après l'entrée en floraison s'observe chez plusieurs des espèces dominantes des terrains surexploités: *Cenchrus*, *Zornia*, *Tribulus*. Il renforce l'effort de reproduction de ces espèces. *Cenchrus biflorus* et *Eragrostis tremula* développent sous broutage de nombreux talles capables de fleurir après une courte période végétative. Certaines espèces ne sont intensément broutées qu'à la fin du cycle (*Zornia*) ou évitées par les animaux au moment de la fructification à cause des semences vulnérantes (*Cenchrus biflorus*), *Tribulus terrestris*).

Tous ces mécanismes contribuent à assurer une production de semences aussi élevée que possible, base indispensable d'une régénération des herbes dans un milieu si fortement perturbé.

La propriété taille des espèces a été présentée au tableau III.1 pour aider à discuter la force de concurrence. Le tableau III.3 montre que les espèces des lieux surexploités sont des espèces de taille moyenne à petite. Les plantes de grande taille ont aussi un cycle long, ce qui les rend très sensibles au broutage. Elles régressent et disparaissent probablement par absence de reproduction. En fait la

	lieu		vitesse de germination			cycle	
	non exploité	exploité	rapide	hétérogène	lente	long	court
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	++	0	x	-	-	x	-
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	++	0	x	-	-	x	-
<i>Elepharis linariifolia</i>	++	+	x	-	-	x	-
<i>Cassia mimosoides</i>	++	0	-	x	-	x	-
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	++	+	x	-	-	-	x
<i>Loudetia togoensis</i>	++	+	x	-	-	-	x
<i>Borreria chaetocephala</i>	++	+	-	-	x	-	x
<i>Borreria stachydea</i>	++	+	-	-	x	x	-
<i>Borreria radiata</i>	++	+	-	-	x	x	-
<i>Cenchrus biflorus</i>	++	+++	x	-	-	-	x
<i>Elionurus elegans</i>	++	++	-	-	x	-	x
<i>Zornia glochidiata</i>	+	+++	-	x	-	-	x
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	+	+++	?	-	-	-	x
<i>Chloris prieriif</i>	+	+++	?	-	-	-	x
<i>Eragrostis tremula</i>	+	+++	-	-	x	-	x
<i>Tribulus terrestris</i>	+	+++	x	-	-	-	x

Tableau III.3. Classification des espèces suivant la vitesse de germination et la durée du cycle de développement, avec indication de leur distribution spatiale en fonction du degré d'exploitation par la pâture; les signes indiquent pour le lieu exploité:

- 0: espèce pratiquement absente;
- +: espèce faiblement présente;
- +++ : espèce dominante.

concurrence pour la lumière qui est liée à la taille doit être faible dans les lieux considérés en raison de la faible densité des plantes ou de la taille basse de tout le tapis herbacé.

La confrontation de la liste des espèces du tableau III.3 avec le tableau III.2 des types de pluviosité, montre que les espèces des lieux surexploités ont les caractères favorables pour la vie sous une saison des pluies courte. Cela veut dire qu'il n'y a pas beaucoup d'alternatives en fonction des différents types de pluviosité. Ceci se comprend lorsque l'on considère la disponibilité de l'eau dans le sol qui est fonction des caractères du substrat et de l'intensité de l'exploitation. Notamment sur sol à texture très hétérogène, limoneux, la pâture provoque une dégradation de la structure de la surface se traduisant par une augmentation du taux de ruissellement d'autant plus que cette dégradation est accompagnée de la réduction de la couverture végétale (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Ceci conduit à une faible disponibilité de l'eau dans le sol. La période de croissance est plus ou moins limitée à la période B durant laquelle les pluies sont régulières. Le maintien dans le milieu dépendra alors d'une germination en vagues d'une certaine résistance à la sécheresse, d'un cycle court et d'une petite taille. Cependant les sous-types "grosses pluies" permettent une croissance reproductrice plus longue de certaines des espèces après l'arrêt des pluies par l'utilisation de l'eau encore présente dans le sol. Les trois facteurs, eau, sol et pâture sont étroitement imbriqués dans leurs effets.

La pâture a cependant un effet direct. Le broutage et le piétinement réduisent la production aussi bien de biomasse que de semences. Les espèces à cycle long appétibles régressent rapidement comme souligné plus haut. Même parmi les espèces qui se maintiennent sous pâture, l'appétibilité est variable et aussi en fonction des phases de développement pour la même espèce. Le broutage est surtout important par son action sur la production des semences. Les espèces qui sont peu broutées avant la fin du cycle (*Zornia*) ou qui ne sont pas broutées pendant la fructification (*Cenchrus*) devraient être favorisées.

La force de concurrence des espèces déterminée dans des végétations non ou peu exploitées n'apparaît pas comme une donnée permettant d'expliquer la distribution des espèces des lieux pâturés. Ceci se comprend car les propriétés pour faire face aux conditions créées par la pâture sont plus déterminantes que la force de concurrence absolue de l'espèce.

6 Dynamique pluriannuelle

Il a été signalé en III.4 et III.5 qu'une force de concurrence élevée au cours de la croissance ne suffit pas pour éliminer des espèces avec force de concurrence faible; elle ne garantit même pas une dominance dans toutes les conditions. Deux explications principales ont été avancées (III.4):

- plusieurs propriétés interfèrent et contrebalancent la force de concurrence durant la croissance;
- l'hétérogénéité d'un substrat donné.

Malgré ces mécanismes nous avons constaté qu'une végétation change profondément quand elle est exposée d'année en année à l'exploitation par le bétail (tableau III.3). On pourrait s'attendre également à des modifications notables après plusieurs années d'un même type de pluviosité: des périodes sèches ou des périodes humides par exemple.

L'étude des conséquences de la sécheresse exceptionnelle du début des années 1970 fournit des informations complémentaires sur les variations de la végétation sous l'effet des fluctuations pluviométriques. Les conséquences de cette sécheresse sur la végétation du ranch de Niono ont été étudiées en 1975 (Bremant et Cissé, 1977). Les conclusions générales ont été résumées dans le chapitre I.2, elles sont analysées ci-dessous. On peut distinguer les effets sur la physionomie de la végétation et ceux sur la flore.

Avant la sécheresse, la végétation du Ranch était une savane boisée dont le tapis herbacé comprenait deux niveaux: un niveau supérieur formé par la graminée vivace *Andropogon gayanus* et un niveau inférieur comprenant les espèces annuelles. La strate ligneuse était plus dense dans les dépressions argileuses et les couloirs interdunaires (recouvrement 25%) et plus ouverte sur les dunes (5%). La sécheresse a entraîné la destruction du peuplement de la graminée vivace *Andropogon gayanus*, dont il ne subsiste que quelques plages dans de petites dépressions sur limon ou sable et dans les couloirs interdunaires. Les espèces annuelles sont partout dominantes. Le pourcentage de recouvrement de la strate herbacée a diminué en moyenne de 40% à 25%. Par contre, la strate arborescente est devenue plus dense durant la même période (1969-1975) en raison de la protection du Ranch. L'effet de la protection a été plus important que celui, destructeur, de la sécheresse. Le recouvrement de la strate ligneuse atteint 25 à 35% en positions topographiques basses et 10 à 20% sur les dunes. L'action défavorable de la sécheresse s'est surtout manifestée par la destruction d'une partie du peuplement de certaines espèces ligneuses. (La situation actuelle, après la sécheresse de 1983 et 1984, semble être plus néfaste. Hiernaux (1985) signale une diminution du recouvrement moyen de 23% en 1976 à 8% en fin 1984.)

Effet sur la flore. L'effet de la sécheresse sur les espèces herbacées s'est manifesté par:

- Un recul de l'espèce vivace *Andropogon gayanus* et des espèces annuelles à habitat typiquement soudanien. Les espèces peuvent être résistantes à la sécheresse (*Diheteropogon hagerupii*) et peu résistantes (*Indigofera prioureana*, *Pennisetum pedicellatum*); mais on a vu en chapitre II.2, que la résistance est un caractère à efficacité limitée en cas de forte sécheresse. Des propriétés communes plus décisives sont vraisemblablement leur photopériodisme du type I et le cycle long, aussi bien que la germination rapide (tableau III.1). De telles espèces sont favorisées par une période B et C humide et longue (tableau III.2).
- Une extension de plusieurs espèces annuelles, soit d'origine sahélienne, soit des zones de transition sahélo-soudanienne et soudanienne. Ce sont des espèces à germination rapide ou lente, résistantes ou non-résistantes à la sécheresse mais toutes à cycle court: *Digitaria velutina*, *Pandiaka heudelotii*, *Eragrostis tremula*, *Microchloa indica*, etc. Lorsque le cycle est long, les espèces sont restées dans les dépressions à écoulement: *Borreria* spp. sur argile et limon, *Blepharis linariifolia* sur limon et sable. *Schoenefeldia gracilis* a par la suite remplacé les *Borreria* spp. à limon.

En ce qui concerne les espèces ligneuses, beaucoup d'arbres et arbustes sont morts par suite de la sécheresse. Il s'agit d'individus des espèces suivantes: *Pterocarpus lucens*, *Guiera senegalensis*, *Bombax costatum*, *Acacia seyal*. Des individus morts de *Sclerocarya birrea* et *Ziziphus mauritiana* ont été observés mais leur fréquence faible ne permet pas de lier ces morts à la sécheresse.

Les espèces présentant des individus desséchés ont soit un habitat méridional plus humide (*Bombax costatum*), soit un habitat sahélien ou de la zone de transition (*Pterocarpus lucens*, *Guiera senegalensis*). La mort des espèces ligneuses est liée à la disponibilité de l'eau d'abord, ensuite à l'espèce. En effet c'est en position topographique haute (dunes) et sur les terrains limoneux à fort ruissellement (associé à la surexploitation) que l'on trouve des plantes mortes, quelle que soit l'espèce. L'effet de l'espèce est manifeste surtout pour *Bombax costatum* qui s'est desséché presque totalement dans certains sites. Il est resté vivant dans les dépressions.

On peut reconnaître dans les variations pluviométriques du Sahel, des périodes humides et des périodes sèches sans qu'une fréquence déterminée puisse être établie à la répétition de ces périodes (Boudet, 1971 dans Trochain, 1980; Bille, 1977, etc.). En plus des modifications de la végétation qui se produisent d'une année à l'autre, d'autres plus marquées sont liées aux périodes sèches et aux périodes

humides et qu'une sécheresse exceptionnelle comme celle du début des années 1970 introduit des variations brutales plus destructrices. Lorsque l'on considère les vingt dernières années on constate que les années 1970 ont été sèches et les années 1960 humides (relativement). Les modifications de la végétation consécutives à la sécheresse des années 1970 ont été décrites ci-dessus; elles se sont traduites par une mortalité des espèces vivaces, herbacées et ligneuses. Les espèces à habitat plus méridional ont été surtout affectées dans la partie nord de leur aire de distribution. Mais dans l'ensemble la mortalité a été sévère dans les positions topographiques hautes avec infiltration plus ou moins régulière (sensiblement égale à la pluviométrie) ou sur les surfaces à ruissellement (infiltration inférieure à la pluviométrie). Les espèces herbacées annuelles à cycle long et à germination rapide ont également régressé. Une période humide de plusieurs années entraîne la régénération en sens inverse (fig. I.2.I).

On peut établir le tableau III.4 des modifications de la végétation en se basant sur les facteurs exploitation, pluviométrie, substrat et espèces végétales; au ranch de Niono et pour le Sud-Sahel.

L'étude présentée montre l'évolution de la végétation durant les années d'étude et analyse les facteurs à la base de cette évolution. Depuis la fin des années soixante il y a eu des changements importants de la composition floristique accompagnés d'une diminution de la biomasse produite. Les espèces dont la contribution numérique et pondérale a diminué beaucoup, la graminée pérenne *Andropogon gayanus* et des espèces à caractère soudanien, étaient cependant toutes encore présentes à la fin de nos expériences sur le terrain. Il n'est donc pas possible de

exploitation	pluviométrie	végétation
sans exploitation	élevée à normale	<ul style="list-style-type: none"> - herbes vivaces - herbes annuelles de haute taille, à cycle long, C₄ et à germination rapide - extension des espèces ligneuses sur tous les substrats (positions topographiques hautes comme basses)
	déficitaire	<ul style="list-style-type: none"> - herbes annuelles de petite taille, à cycle court, C₃ ou C₄ à germination lente et hétérogène ou rapide avec flux - recul des espèces ligneuses des positions topographiques hautes vers les positions topographiques basses
exploitation	élevée à normale	<ul style="list-style-type: none"> - herbes annuelles de petite taille, à cycle court, C₃ ou C₄ à germination lente et hétérogène ou rapide avec flux - recul des espèces ligneuses des positions topographiques hautes vers les positions topographiques basses
	déficitaire	

Tableau III.4. Variations interannuelles de la végétation sous les effets de la pluviosité, de l'exploitation et du substrat (Ranch et Sud Sahel).

conclure que les changements sont permanents. Le tableau III.2 présente des situations pluvieuses qui permettraient leur retour en position dominante. Des peuplements végétaux nouveaux (différence de la composition floristique) ne sont pas apparus sous seules variations pluviométriques. La surexploitation provoque cependant la formation et le maintien de groupements nouveaux. Des périodes sèches et humides de longues durées sont certainement nécessaires pour que l'on assiste à des changements profonds de la composition des végétations au Sud-Sahel.

7 Perspective

La combinaison des tableaux III.1 et III.2 se présente à première vue comme un outil utile pour se prononcer sur l'influence de plusieurs variables naturelles et artificielles sur la végétation d'un certain endroit pour une année donnée. Les paragraphes III.3 à III.5 ont montré cependant qu'il reste difficile de prévoir le bilan annuel. Il y a trop d'espèces et trop de processus en jeu dans les phases de vie successives, tandis que la mesure dans lequel les processus s'influencent d'une façon positive ou négative, dépend de la combinaison des espèces et de la situation.

La situation est plus complexe lorsqu'il s'agit de se prononcer d'avance sur plusieurs années consécutives. On se limitera donc à indiquer des tendances qualitatives, comme cela a été fait par exemple par la figure I.2.1 et par le tableau III.4. Les résultats présentés montrent que cette possibilité devient un outil plus précis.

Deux aspects de l'utilisation de l'analyse de la dynamique des végétations seront soulignés pour finir:

- les perspectives pour l'amélioration de la précision;
- l'utilité malgré le caractère qualitatif de l'analyse.

7.1 La simulation

La seule possibilité de se prononcer quantitativement sur la dynamique d'une façon rétrospective, mais surtout comme prévision semble être le développement des modèles de simulation et l'utilisation d'un ordinateur. Des modèles intégrés pratiques pour décrire quantitativement les changements multiples des végétations complexes n'existent pas encore pour autant que nous sachions. Cependant les éléments de tels modèles existent, pour des mélanges de quelques espèces, notamment des modèles de compétition qui simulent la dynamique de la biomasse et ceux qui traitent la dynamique du nombre (plantes et graines).

Un exemple récent des premiers est le modèle de Spitters et Aerts (1983) pour la simulation de la compétition pour la lumière et l'eau dans l'association culture - mauvaises herbes. Ce qui est prometteur c'est que les propriétés qui sont en jeu dans la situation relativement simple qu'ils décrivent (deux espèces, éléments nutritifs non restrictifs) ne semblent pas différentes de celles que nous avons découvertes pour des végétations complètes sur sols pauvres. Ils signalent l'importance primordiale de la hauteur des plantes et leur position de démarrage (nombre de plantules par m², taille initiale des plantules et moment de germination). La position de démarrage reflète l'importance de la dynamique des populations de semences et la stratégie de germination, traduites ensuite en matière sèche au cours de la croissance. La photosynthèse C₄ donne en général un avantage dans la compétition sur C₃. La longueur de la période de croissance (végétative) jouerait un rôle important.

Il semble ainsi possible de prendre le modèle ci-dessus comme le point de départ pour développer un modèle pour décrire la dynamique des végétations sahé-liennes. Le présent travail et le rapport du projet PPS contiennent déjà une description quantitative de la majorité des paramètres. Une analyse quantitative devrait être possible dans l'avenir, ce qui créerait en même temps des possibilités de prévision.

7.2 L'évaluation des pâturages

L'impression qui pourrait être créée par le paragraphe précédent est que l'utilité de l'étude dépendra encore d'une suite pour la rendre plus quantitative. Ceci ne serait pas juste. La prévision aura une valeur restreinte aussi longtemps qu'il s'agira de l'indication qualitative des tendances, c'est vrai. Mais les interactions découvertes entre le milieu physique (climat, substrat), le milieu biotique (exploitation) et les caractéristiques biologiques des espèces, fournissent un outil pour une meilleure compréhension de l'état actuel de la végétation et aussi de ses variations au cours du temps. Ceci permettra une meilleure évaluation et gestion de ces ressources naturelles.

Les résultats d'une campagne de relevés de végétation effectuée à la fin de la saison des pluies peuvent être mieux compris en s'intéressant plus aux propriétés des espèces concernées qu'à leurs noms scientifiques. Lorsque ce sont des espèces à germination rapide, à cycle long du type C₄ et peu sensibles à la photopériode qui dominent ou lorsque ce sont des espèces à germination lente, à cycle long ou court, du type C₄ ou C₃ et très sensibles à la photopériode qui dominent, on peut tirer une conclusion sur la façon dont les plantes ont apprécié les conditions du déve-

loppement durant la saison humide. Ce qui permet de mieux juger de l'efficacité des pluies, notamment des liaisons entre total annuel des pluies et développement du tapis herbacé. Un total annuel égal ou supérieur à la normale pluviométrique ne signifie pas une forte production comme un total inférieur à cette normale ne signifie pas toujours une faible production. Egalement, une abondance des espèces des lieux surexploités indique que l'exploitation a été le facteur dominant au moment de l'étude ou dans un passé récent. Un mélange des espèces des lieux non ou peu exploités avec celles des lieux surexploités révèlent des degrés de l'exploitation c'est-à-dire les stades de la modification du pâturage sous exploitation.

Ce qui vient d'être dit sur la compréhension de l'état de la végétation à un moment donné est encore renforcé lorsqu'il s'agit du "*suivi de la végétation*" au cours duquel on procède à des observations répétées aux mêmes endroits. En effet on peut mettre aisément en évidence les significations des modifications que l'on observe dans la végétation, c'est-à-dire leurs causes et leurs conséquences. Le suivi peut devenir un outil moins cher avec l'approche présentée, car la fréquence des observations pourrait être moindre. Notamment pour le Sud Sahel, la région étudiée, on devrait se limiter à la mise en évidence des changements profonds, dans un certain sens au cours de plusieurs années au lieu de s'engager dans l'étude de la dynamique annuelle.

Comme cela a été fait au ranch de Niono, on peut établir pour les types de pâturage et les propriétés des espèces, la liste des espèces indicatrices de l'intensité de la pâture; rechercher la cause de la présence de ces espèces (eau, durée du cycle, etc.), leur dispersion spatiale suivant le gradient croissant de l'exploitation. On tire de ceci des conséquences pour la réduction de la production, la variation de la qualité, l'état d'altération ou la fertilité du sol, la disponibilité de l'eau, etc. Une prise de décision peut alors intervenir au moment opportun. Les résultats seront variables suivant la période de l'exploitation: toute l'année, en saison sèche, en saison des pluies (début de la saison ou toute la saison).

Les cartes de la végétation basées sur le tapis herbacé ne donnent que l'état de la végétation au moment des observations. Or l'étude présentée ici a montré les grandes fluctuations qui peuvent rapidement intervenir et qui modifient la valeur du pâturage. Il est possible d'améliorer la cartographie des pâturages en représentant non seulement l'état de la végétation au moment des observations mais aussi d'y adjoindre les groupes écologiques qui pourraient se substituer aux espèces observées selon que les facteurs deviennent favorables ou défavorables au développement de la végétation. Ces données sur les espèces peuvent être complétées par des indications sur le niveau de la production et la qualité du fourrage; des

indications qui sans être très précises dégagent le sens des variations (augmentation, etc.)

Une telle démarche pourrait rendre la cartographie plus efficace, en permettant une utilisation prolongée des documents

Les études de la végétation sahélienne ont été conduites en général sous une forme essentiellement descriptive. Elles présentent l'état de la végétation à un moment donné en considérant les facteurs et les espèces. Mais si les facteurs sont connus parce qu'ils peuvent être mesurés les espèces ne sont connues que par leur présence-absence et leur abondance-dominance. Il est estimé ici que dans le Sahel, ce niveau d'étude est insuffisant pour rendre compte de l'évolution de la végétation, qui est sujette à des variations de fortes amplitudes.

L'étude de la végétation sous la forme classique (phytosociologique, ou phytécologique) doit toujours être faite, bien qu'elle puisse être fortement simplifiée. Cette étude aboutira à la définition d'unités comme les groupements végétaux.

A cette étude sera couplé un second volet portant sur les espèces végétales, au moins quand il s'agit de l'évaluation des parcours pour la planification et la gestion de leur exploitation. On déterminera pour la région considérée, les propriétés biologiques des principales espèces herbacées. Ces informations donnent, assurément, une dimension nouvelle aux études de la végétation. Il ne s'agit pas d'entreprendre une répétition du travail fait, mais plutôt une extension vers des zones écologiques et des espèces non ou insuffisamment décrites ici. C'est dire qu'avec un certain nombre d'études tout au long du gradient pluviométrique nord-sud et compte tenu du fait que les espèces sont en nombre relativement restreint, on disposera rapidement d'une masse d'informations de base.

L'étude présentée ici et le rapport final du projet PPS, fournissent déjà beaucoup de données non seulement pour le Sud-Sahel mais aussi dans une certaine mesure pour tout le reste du Sahel.

ANNEXE I

Listes des espèces rencontrées sur les placettes, suivant les stations

Station S2

Alysicarpus ovalifolius (Schum. et Thonn.) J. Léonard

Aristida mutabilis Trin. et Rupr.

Borreria radiata DC.

Borreria stachydea (DC.) Hutch et Dalz.

Elepharis linariifolia Pers.

Brachiaria distichophylla (Trin.) Stapf

Cassia mimosoides Linn.

Cenchrus biflorus Roxb.

Chloris prieuri Kunth

Commelina forskalaei Vahl

Conchorus tridens Linn.

Cucumis melo Linn. Var. *agrestis* Naud.

Dactyloctenium aegyptium (Linn.) P. Beauv.

Digitaria gayana (Kunth) Stapf ex A. Chev.

Digitaria ciliaris (Retz.) Koel.

Diheteropogon hagerupii Hitchc.

Elionurus elegans Kunth

Eragrostis tremula Hochst. ex Steud.

Fimbristylis hispidula (Vahl) Kunth

Giseka pharnacioides Linn.

Indigofera aspera Perr. ex DC.

Indigofera prieureana Guill. et Perr.

Indigofera strobilifera (Hochst.) Hochst. ex Bak.

Ipomoea coscinosperma Hochst. ex Choisy

Monechma ciliatum (Jacq.) Milne - Redhead

Mollugo cerviana (Linn.) Seringe

Polycarpea corymbosa (Linn.) Lam.

Schoenefeldia gracilis Kunth

Station S1

Alysicarpus ovalifolius (Schum. et Thonn.) J. Léonard
Andropogon pseudapricus Stapf
Aristida mutabilis Trin. et Rupr.
Aristida adscencionis Linn.
Borreria radiata DC.
Borreria stachydea (DC.) Hutch et Dalz.
Blepharis linariifolia Pers.
Brachiaria distichophylla (Trin.) Stapf
Cassia mimosoides Linn.
Cenchrus biflorus Roxb.
Cenchrus prieuri (Kunth) Maire
Chloris prieuri Kunth
Commelina forskalaei Vahl
Conchorus tridens Linn.
Cucumis melo Linn. Var. *agrestis* Naud.
Dactyloctenium aegyptium (Linn.) P. Beauv.
Digitaria gayana (Kunth) Stapf ex A. Chev.
Diheteropogon hagerupii Hitchc.
Elionurus elegans Kunth
Eragrostis tremula Hochst. ex Steud.
Euphorbia convolvuloides Hochst. ex Benth.
Fimbristylis hispidula (Vahl) Kunth
Gynandropsis monophylla
Hibiscus asper Hook. f.
Indigofera aspera Perr. ex DC.
Indigofera prieureana Guill. et Perr.
Ipomoea coscinosperma Hochst. ex Choisy
Kyllinga welwitschii Ridley
Loudetia togoensis (Pilger) C.E. Hubbard
Microchloa indica (Linn. f.) P. Beauv.
Mollugo nudicaulis Lam.
Pandiaka heudelotii (Moq.) Hook. f.
Polycarpea corymbosa (Linn.) Lam.
Schoenefeldia gracilis Kunth
Sporobolus festivus Hochst. ex Rich.
Zornia glochidiata Reichb. ex DC.

Station L1

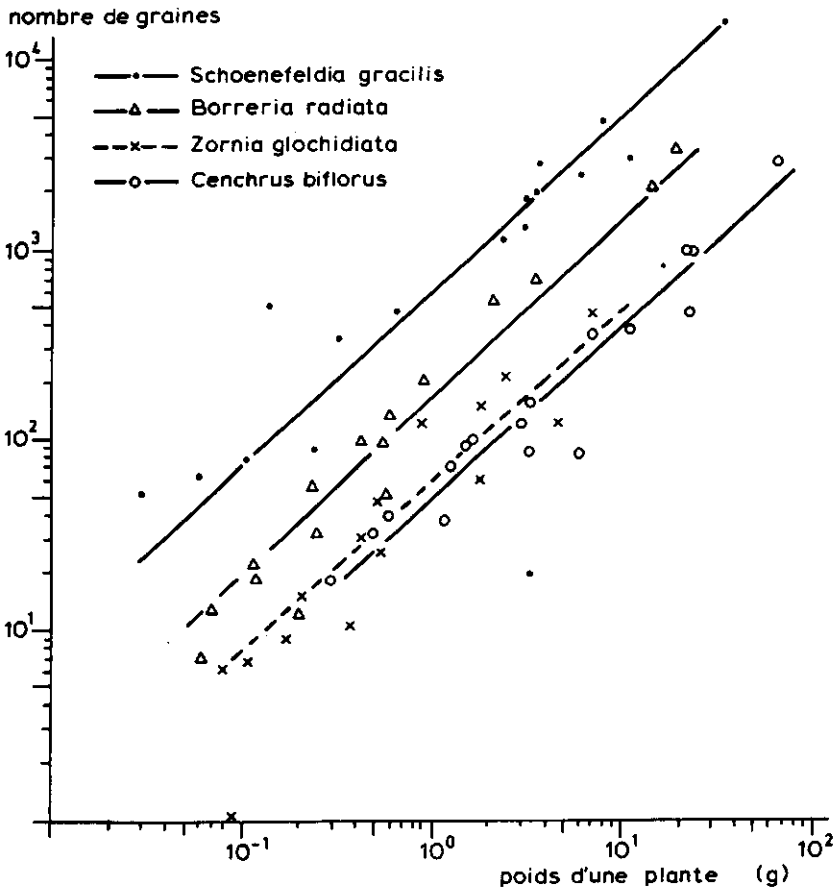
Aristida adscencionis Linn.
Borreria chaetocephala (DC.) Hepper
Borreria radiata DC.
Borreria stachydea (DC.) Hutch et Dalz.
Blepharis linariifolia Pers.
Brachiaria distichophylla (Trin.) Stapf
Brachiaria xantholeuca (Hack. ex Schinz) Stapf
Brachiaria ramosa (Linn.) Stapf
Bulbostylis sp.
Cassia mimosoides Linn.
Cenchrus biflorus Roxb.
Commelina forskalaei Vahl
Conchorus tridens Linn.
Cyanotis sp.
Cyperus sp.
Dactyloctenium aegyptium (Linn.) P. Beauv.
Digitaria ciliaris (Retz.) Koel
Diheteropogon hagerupii Hitchc.
Elionurus elegans Kunth
Fimbristylis hispidula (Vahl) Kunth
Gynandropsis monophylla
Hackelochloa granularis (Linn.) O. Ktze.
Hybanthus thesiifolius (Juss. ex Poir.) Hutch et Dalz.
Indigofera prieureana Guill. et Perr.
Ipomoea coscinosperma Hochst. ex Choisy
Kyllinga welwitschii Ridley
Loudetia togoensis (Pilger) C.E. Hubbard
Microchloa indica (Linn. f.) P. Beauv.
Mollugo nudicaulis Lam.
Monechma ciliatum (Jacq.) Milne - Redhead
Pandiaka heudelotii (Moq.) Hook. f.
Pennisetum pedicellatum Trin.
Schoenefeldia gracilis Kunth
Sporobolus festivus Hochst. ex Rich.
Tripogon minimus Hochst. ex Steud.
Zornia glochidiata Reichb. ex DC.

Station D1

Andropogon pseudapricus Stapf
Aristida adscencionis Linn.
Borreria chaetocephala (DC.) Hepper
Borreria filifolia (Schum. et Thonn.) K. Schum
Borreria radiata DC.
Borreria stachydea (DC.) Hutch et Dalz.
Brachiaria sp.
Cassia mimosoides Linn.
Dactyloctenium aegyptium (Linn.) P. Beauv.
Diheteropogon hagerupii Hitchc.
Elionurus elegans Kunth
Eragrostis tremula Hochst. ex Steud.
Fimbristylis hispidula (Vahl) Kunth
Indigofera sp.
Ipomoea coscinosperma Hochst. ex Choisy
Loudetia togoensis (Pilger) C.E. Hubbard
Microchloa indica (Linn. f.) P. Beauv.
Mollugo nudicaulis Lam.
Monechma ciliatum (Jacq.) Milne - Redhead
Pennisetum pedicellatum Trin.
Schoenefeldia gracilis Kunth
Vigna sp.
Zornia glochidiata Reichb. ex DC.

ANNEXE II

La figure ci-jointe, reproduction de la figure 4.3.7 du rapport final PPS (Penning de Vries et Djitèye, 1982) a été utilisée pour calculer la production des semences des quatre espèces mentionnées (voir chapitre II.4; tableau II.4.1)



Le rapport entre le nombre des graines par plante et le poids des plantes individuelles pour quatre espèces sahéliennes.

RESUME

L'état actuel des pâturages sahéliens et leur surexploitation créent le besoin d'un aménagement, qui est devenu très urgent à cause de la sécheresse des quinze dernières années. Un aménagement efficace ne peut se faire que sur la base d'une connaissance approfondie du milieu considéré. Le présent travail se propose de contribuer à une meilleure compréhension des transformations de la végétation au Sahel, particulièrement au Sud-Sahel.

Des études ont été faites dans les principaux groupements végétaux du ranch de Niono (Mali) afin de comprendre l'influence des variations pluviométriques, du substrat, de l'exploitation et des espèces végétales dans les fluctuations de la végétation herbacée des pâturages naturels.

La présentation des résultats (partie II) est précédée par celle en partie I, des études antérieures qui ont été menées dans la même région, de la description du cadre physique (climat et substrat) et de la végétation des terrains d'étude. On procède ensuite en partie III à une synthèse dans laquelle on souligne les conclusions essentielles de l'étude.

Les études antérieures ont décrit les changements qui se sont produits dans la végétation du ranch sous l'effet des facteurs sécheresse et exploitation par la pâture: une forte baisse de la production végétale mais aussi des modifications profondes de la composition floristique des végétations notamment par des changements parmi les espèces herbacées dominantes. Cependant ces études n'expliquent que peu les différents mécanismes qui sont à la base des changements, c'est-à-dire l'interaction facteur-processus biologique déterminant la production et le maintien ou la disparition des espèces.

Une étude plus analytique a été cependant celle qui a résulté des travaux du projet Production Primaire au Sahel (Penning de Vries et Djitèye, 1982). Le présent travail qui a été partie de ceux du projet a poursuivi l'expérimentation à la fin du projet pour fournir une analyse plus approfondie des liaisons milieux-végétaux.

Le climat, les sols et la végétation sont décrits au chapitre I.3 pour tracer le contexte dans lequel les travaux ont été menés.

Le climat est un climat tropical sec sahélo-soudanais (Aubréville) avec 6 à 8 mois secs recevant moins de 30 mm chacun et 2 mois recevant plus de 100 mm. Les pluies tombent de Juin à Septembre. Les mois importants pour la croissance sont

Juillet, Août et Septembre. La pluviosité est surtout caractérisée par sa forte variabilité interannuelle et sa distribution irrégulière durant la même année. La saison des pluies a été subdivisée en trois périodes en fonction de la distribution des pluies et de la disponibilité de l'eau dans le sol: période A (pluies irrégulières en début de saison), période B (pluies régulières ou eau disponible dans le sol), période C (eau disponible dans le sol, pas de pluies).

L'humidité relative basse, et l'intensité du rayonnement élevée au début de la saison humide, provoquent une forte évapotranspiration, qui peut agir défavorablement sur la disponibilité de l'eau pendant les mois de Juin et Juillet.

Les sols sont sableux, limoneux ou argileux. Les sols sableux se présentent sous forme de dunes prononcées à taux de ruissellement élevé ou de dunes aplanies à bonne infiltration. Les terrains limoneux ont généralement une faible pente vers des dépressions argileuses plus ou moins étendues qui occupent les positions basses du substrat.

Parce que située au Sud-Sahel et présentant des aspects de la savane soudanienne, comme la présence de la graminée pérenne *Andropogon gayanus*, la végétation du Ranch a été définie comme une savane dans le passé. Sous l'effet de la sécheresse, la végétation actuelle a une physionomie de steppe dominée par les espèces annuelles.

Les caractères des espèces végétales ont particulièrement fait objet d'étude pour déterminer l'importance de ces caractères dans les phases de développement successives en liaison avec la pluviosité, le substrat et l'exploitation. Les caractères des espèces qui se sont montrés déterminants dans les conditions du milieu d'étude sont: la vitesse de germination, le degré de résistance à la sécheresse, le type de photosynthèse, la taille, la durée du cycle de développement, le mode d'utilisation des éléments nutritifs et la production des semences.

Le chapitre II.1 expose comment la germination a été analysée. On a essayé de mettre en lumière les différentes modalités du déroulement de la germination suivant la pluviosité et le substrat pour caractériser les espèces par les différences dans leur vitesse de germination. La détermination de cette vitesse sur le terrain a été réalisée à partir du comptage du nombre total des plantules qui apparaissent après une pluie, par espèce. En se limitant aux premières pluies, qui varient par an et par site, et en estimant la durée que la surface du sol reste humide après des pluies différentes, il est apparu possible de déterminer pour plusieurs espèces le nombre de jours que la surface doit être humide pour provoquer 50% des levées. Pour plusieurs espèces le nombre d'observations était trop limité pour une détermination très précise. Dans la suite du texte on utilisera pour cela comme vitesse de germination la fraction moyenne de la totalité des germinations visibles de toute la saison qui germe à la première pluie.

L'analyse de la germination a abouti ainsi à une classification en fonction de la vitesse de germination, de l'espèce qui germe le plus rapidement à l'espèce qui germe le plus lentement. En fin de compte il est apparu que la vitesse de germination des espèces est bien variable et se présente en une longue série, dans laquelle les différences, même limitées, ont des conséquences importantes pour la suite du développement.

La différence de vitesse de germination est liée à des causes diverses: dureté et hétérogénéité des semences ou présence éventuelle d'inhibiteurs chimiques soit contenus dans la graine soit dans le milieu extérieur.

Les variations de la vitesse de germination se traduisent dans les conditions du terrain (pluviosité et substrat) par une germination en vagues successives rythmées par les pluies. Ces vagues jouent un rôle essentiel dans la composition du tapis herbacé mis en place au début de la saison.

La hauteur et la distribution des pluies sont déterminantes pour le nombre des germinations à chaque vague et du nombre des vagues. Mais en général les levées des espèces à germination rapide se font plus vers le début de la saison et celles des espèces à germination lente au cours et à la fin de la période des pluies irrégulières, les espèces à germination hétérogène occupant une position intermédiaire.

L'efficacité d'une pluie dépend du substrat par la vitesse de l'infiltration et le taux de ruissellement. Le sol intervient aussi par la texture, la compacité et le point de flétrissement. De ce fait les germinations ne se produisent pas de la même façon sur les différents substrats (dans des conditions de pluviosité semblables). Elles se font tard et les vagues sont relativement nombreuses en général sur les sols fins compacts (limon, argile). Elles se font plus tôt en début de saison et le nombre des vagues est plus lié à l'espèce sur sable (quand il n'est pas très fin).

Il semble que la couverture végétale exerce une influence négative sur les germinations; mais une démonstration évidente n'en a pas été donnée.

Après la germination, les plantules sont exposées aux périodes sèches qui séparent les pluies. Il se pose alors le problème de leur survie. L'étude de cette phase fait l'objet du chapitre II.2, installation.

L'installation est apparue liée à différents facteurs: l'espèce par sa vitesse de germination et sa résistance à la sécheresse, la pluviosité et le substrat.

Les levées des espèces à germination rapide peuvent se faire à un moment où la quantité d'eau dans le sol est assez élevée, même en surface. Il s'en suit un allongement rapide des racines qui se ramifient dans le sol. La plantule peut ainsi drainer de l'eau pour assurer l'alimentation d'une partie aérienne peu développée. Les levées de l'espèce à germination lente se produisent alors que le taux d'humidité dans les couches supérieures du sol est faible, ce qui entraîne une mort

rapide des plantules. De fait on constate que pour la même espèce, les levées les plus éloignées de la pluie meurent à un moment où les premières ne montrent aucun signe de déficit d'eau.

Un phénomène comparable peut se présenter dans le cas de deux vagues successives d'une même espèce, avec peu d'intervalle, suivies d'une longue sécheresse. La deuxième vague meurt avant la première.

Les espèces à germination rapide survivent mieux durant les périodes sèches, mais elles perdent plus de plantules que les espèces à germination lente durant la période des pluies irrégulières du fait même qu'elles sont plus exposées aux sécheresses et qu'elles germent peu dans les dernières vagues, contrairement aux espèces à germination lente.

Pour les espèces à germination rapide, il y a un problème de résistance dans tous les cas de sécheresse, aussi bien avec les petites pluies qu'avec les grosses pluies. La résistance est une garantie mais d'efficacité limitée. Germer vite risque toujours d'exposer à une forte sécheresse donc d'une mortalité plus ou moins complète. Ceci conduit à penser que dans la région d'étude, pluviosité irrégulière appelle presque toujours la liaison des deux caractères: germination rapide et bonne résistance à sécheresse. La résistance est moins déterminante pour les espèces à germination lente.

La situation est néfaste pour des espèces à germination lente, sans résistance à la sécheresse, lorsque la surface du sol reste humide durant de longues périodes, très tôt dans la période de pluviosité irrégulière. Une telle situation peut se produire après de grosses pluies, dans les dépressions argileuses et localement sur limon. Cette situation est favorable à la germination des espèces à germination rapide comme des espèces à germination lente. Si, après de telles pluies la période sèche est prolongée, les espèces à germination lente meurent dans de plus grandes proportions. Les pluies ultérieures ne produiront plus des levées importantes. Il s'en suit qu'en début de croissance continue, les espèces à germination rapide ont perdu moins de plantules. Les grosses pluies suivies de sécheresse sont plus néfastes pour les espèces à germination lente.

Sur un même substrat la survie est d'autant plus longue que la pluie a été plus élevée. La survie des espèces a été mauvaise sur tous les substrats sous des petites pluies. C'est avec les grosses pluies que les différences apparaissent. Le substrat limon-sableux (S1) avec fort ruissellement s'est montré un mauvais substrat pour la survie chaque fois qu'il y a eu une sécheresse marquée même avec de grosses pluies, alors que la survie a été meilleure notamment sur argile (sans ruissellement) avec ces mêmes pluies. La disponibilité de l'eau y est plus prolongée.

Le site limoneux (L1) présente une position intermédiaire. La majorité des plantules sont d'espèces à germination lente, et la mortalité y était souvent presque aussi élevée que sur S1. Mais le peu de plantules des espèces à germination rapide montrait une survie bien plus élevée que sur ce dernier substrat.

Le substrat sableux S2 n'a pas pu être observé après des grosses pluies au début de la saison. Le ruissellement faible et la croissance prolongée à la fin de la saison, après l'arrêt des pluies, font supposer que les conditions de survie des espèces à germination rapide seront relativement favorables.

La phase de la croissance a été étudiée durant la période de croissance discontinue et durant les périodes de croissance continue et de maturation. Les espèces à germination rapide et résistantes à la sécheresse mettent à profit les moments où la croissance est possible durant la période A pour augmenter leur biomasse initiale B_0 alors que les levées des espèces à germination lente se font surtout en début de la période de croissance continue. Le fait que beaucoup de plantules des espèces à germination lente apparaissent en début de croissance continue réduit l'avantage des espèces à germination rapide, par suite de la mortalité des plantules durant la période de pluviosité irrégulière, là où il y a suffisamment de semences des espèces à germination lente.

La force de concurrence des espèces durant la croissance a été déterminée et les espèces classées en fonction de cette propriété. La liaison de cette force de concurrence avec les autres caractères des espèces a été recherchée et discutée. La combinaison qui donne la force de concurrence la plus élevée est: germination rapide, résistance élevée à la sécheresse, type C_4 , croissance longue déterminée par la sensibilité à la photopériode et haute taille.

La production varie suivant les types de pluviosité et les quantités des éléments nutritifs présentes. Parallèlement à la pluviosité naturelle, des types de pluviosité ont été créés artificiellement pour étendre la gamme des observations. Une saison des pluies longue qui commence tôt permet une production plus élevée dans laquelle les espèces à force de concurrence élevée (qui ont les caractères ci-dessus signalés) constituent une fraction plus importante. L'avantage de ces espèces se réduit et la production est plus faible lorsque les pluies sont irrégulières ou lorsque la saison de croissance est courte (même avec une humidité continue).

La durée de la croissance n'est pas seulement déterminée par le temps durant lequel le sol est humide. Elle dépend aussi de l'espèce et de la date à partir de laquelle le sol est humide. Ceci est lié au photopériodisme; la longueur de la journée à la germination et pendant les semaines qui suivent cette germination détermine la longueur de la phase végétative. Deux types d'espèces peuvent être distingués: un type dont la longueur du cycle se raccourcit quand la germination a

lieu de plus en plus tard dans l'année (plusieurs des espèces méridionales) et un type dont la longueur augmente lorsque l'on s'approche de la journée la plus longue, mais se raccourcit lorsque l'on s'éloigne de cette journée (plusieurs des espèces septentrionales). Dans les deux types il y a encore une grande variation de la longueur du cycle. Une autre différence entre les espèces est le fait que certaines continuent à croître végétativement après le démarrage de la floraison (les dicotylédones étudiées) tandis que d'autres cessent de croître; elles peuvent encore augmenter la biomasse seulement par une dilution des éléments nutritifs déjà absorbés (la majorité des graminées).

L'action de la pluviosité ne peut être comprise que si elle est combinée avec celle des éléments nutritifs. En effet les éléments nutritifs jouent un rôle majeur même si leur utilisation par les plantes est liée à la présence de l'eau.

Les sols du Sahel en général et du Ranch en particulier sont peu fertiles: peu d'azote et de phosphore. L'azote est surtout disponible au début de la saison. Le phosphore est disponible de façon plus prolongée durant toute la saison avec l'humidification de couches de plus en plus profondes du sol. Mais pour le prélever les racines doivent s'allonger pour l'atteindre vu sa faible mobilité.

La photosynthèse C_3 ou C_4 a un grand rôle en rapport avec les éléments nutritifs. Les espèces du type C_4 sont beaucoup plus capables que les espèces C_3 de diluer fortement ces éléments pour produire plus de biomasse lorsque les autres conditions de la croissance le permettent.

Diluer l'azote a des conséquences importantes pour la phase suivante du développement, la production des semences. Cette production est faible relativement (en fonction de la biomasse) en cas de forte dilution et plus élevée en cas de faible dilution; car la quantité de graines formée est fonction de l'azote qui peut être remobilisé pour être transporté dans les graines. L'importance de cette remobilisation est fonction du taux de N dans la plante.

La fraction de la production totale que les espèces transforment en semences a été déterminée aussi. Les espèces C_3 investissent plus dans la production des semences que les espèces C_4 . Ceci est semble-t-il une des raisons qui permettent le maintien des espèces C_3 dans les groupements herbacés malgré leur faible force de concurrence durant la croissance.

Une synthèse de l'ensemble des données expérimentales (Partie III) a permis de discuter le problème fondamental des modalités des variations de la végétation en liaison avec les facteurs espèce, pluviosité, substrat et exploitation.

Il est apparu que la composition floristique des végétations est dans l'ensemble le siège de très fortes fluctuations. Il y a lieu cependant de distinguer le cas d'une situation sans ou avec peu d'exploitation de celui d'une situation avec surexploitation. Dans le premier cas les variations de la pluviosité entraînent des

variations dans la dominance et l'abondance des espèces: certaines régressent alors que d'autres s'étendent. Les périodes sèches, comme celle des dernières quinze années, montrent une extension des espèces à affinités nord-sahéliennes déjà présentes dans la zone.

Il semble pourtant que le changement est réversible si la pluviométrie s'améliore de nouveau durant une longue série d'années puisque les espèces qui régressent et qui sont des espèces à affinités soudaniennes (graminées principalement) se rencontrent encore dans des stations localisées, à partir desquelles elles pourraient reconquérir le terrain.

La surexploitation entraîne une forte dynamique de la strate herbacée sous tous les types de pluviosité et sur tous les substrats. On assiste non seulement à une régression de la végétation (diminution de la biomasse et appauvrissement floristique) mais aussi à une érosion du sol. Le tapis herbacé est profondément différent du tapis herbacé originel et la régénération de la végétation, si elle n'est pas devenue irréversible, demandera un temps prolongé; encore faudra-t-il que l'exploitation cesse.

L'évaluation des végétations des pâturages naturels en vue d'améliorer leur utilisation et leur gestion peut avoir une valeur permanente malgré les changements qui se produisent si l'interprétation des relevés botaniques est faite en tenant compte des rapports plantes-milieu présentés dans ce texte.

SAMENVATTING

De dynamiek van de kruidlaag van weidegronden in de Zuid-Sahel

De huidige staat van de Sahelweiden en hun overexploitatie leiden tot de behoefte aan een beheersregulatie, welke door de droogte van de laatste 15 jaar zeer urgent is geworden. Een dergelijke regulatie is ondoenlijk zonder diepgaande milieukennis. De onderhavige studie denkt bij te dragen aan een beter inzicht in de veranderingen van de Sahelvegetatie, met name die van de zuidelijke helft.

Studies zijn uitgevoerd met betrekking tot de belangrijkste plantengemeenschappen van de ranch van Niono (Mali) om de invloed te begrijpen van regenvalvariaties, bodem, beweiding en plantensoorten op de veranderingen van de kruidlaag van de natuurlijke weiden.

De presentatie van de resultaten (deel II) wordt voorafgegaan (deel I) door een overzicht van vroegere studies in de regio en van een beschrijving van het klimaat, de bodem en de vegetatie van de studieterreinen. Deel III geeft vervolgens een synthese, waarin de belangrijkste conclusies worden onderstreept.

Vroegere studies beschreven de veranderingen die zich hebben voorgedaan in de vegetatie van de ranch onder invloed van regenval en beweiding: een sterke daling van de produktie en diepgaande modificaties van de vegetatiesamenstelling, met name ten aanzien van de dominante soorten. Deze studies verklaren echter nauwelijks de mechanismen aan de basis van de veranderingen, dat wil zeggen de interacties tussen factor en biologisch proces die bepalend is voor de produktie en voor het verdwijnen of het zich handhaven van soorten.

Meer analytisch was echter de studie in het kader van het project "Primaire Produktie in de Sahel (Penning de Vries en Djitèye, 1982). Het hier gepresenteerde werk vormde er een onderdeel van. Na de beëindiging van dat project werden experimenten echter voortgezet om tot een diepgaander analyse te komen van de relatie milieu - vegetatie.

Klimaat, bodems en vegetatie worden beschreven in hoofdstuk I.3 om de context te schetsen waarin het werk is uitgevoerd.

Het klimaat is droog, tropisch ("sahélo-soudanais", Aubrèville), met 6 tot 8 maanden waarin minder dan 30 mm regen per maand valt, en met 2 maanden van meer dan 100 mm. De regens vallen van juni tot september. Belangrijk voor de groei zijn

juli, augustus en september. De regenval wordt vooral gekenmerkt door de sterke jaar-op-jaar-variatie en door de onregelmatige spreiding over het jaar. Het regenseizoen is in drie periodes verdeeld, als functie van de regendistributie en van de beschikbaarheid van water in de bodem:

- periode A, die van de onregelmatige regens, waarmee het seizoen begint;
- periode B, regelmatige regens en voldoende water in de bodem;
- periode C, nog wel water in de bodem, geen regen meer.

De lage relatieve luchtvochtigheid en de hoge stralingsintensiteit gedurende het begin van de regentijd veroorzaken een sterke evapotranspiratie. Als zodanig beïnvloeden ze de waterbeschikbaarheid negatief, met name gedurende de hete maanden juni en juli.

De bodems zijn zandig, lemig of kleilig. De zandige bodems zijn aanwezig ofwel als geprononceerde duinen met sterke afstroming, ofwel als afgeplatte duinen met goede waterinfiltratie. De lemige terreinen zijn in het algemeen slechts zwak hellend, naar min of meer uitgestrekte kleidepressies, de laagst liggende substraten.

Door de ligging in de zuidelijke Sahel en door kenmerken van de soedan-savanne, zoals het belang van de meerjarige gras *Andropogon gayanus*, is de vegetatie van de ranch in het verleden gedefinieerd als een savanne. Onder invloed van de droogte heeft de vegetatie thans het aanzien van een steppe, gedomineerd door eenjarige soorten.

De eigenschappen van de plantensoorten hebben bijzondere aandacht gekregen om hun belang in opvolgende ontwikkelingsfasen vast te stellen, in relatie tot regenval, bodem en beweiding. Belangrijke eigenschappen bleken onder de gegeven condities kiemsnelheid, droogteresistentie, het type fotosynthese, de hoogte, de ontwikkelingsduur, het gebruik van voedingsstoffen en de zaadproduktie.

Hoofdstuk II.1 zet uiteen hoe de kieming is geanalyseerd. Er is gepoogd aan het licht te brengen hoe de kieming kan verlopen in relatie tot regenval en substraat, om te komen tot een karakterisering van de soorten. De kiemsnelheid is in het terrein bepaald via telling van het totale aantal kiemplanten per soort, die na een bui verschijnen. Door alleen de eerste buien in beschouwing te nemen, in grootte variërend per jaar en per veldje, en de duur te schatten dat de vier substraten vochtig bleven na de verschillende buien, bleek het mogelijk voor enkele soorten vast te stellen hoeveel dagen het oppervlak vochtig moet zijn om 50% van de kiemingen van een seizoen te bewerkstelligen. Voor nogal wat soorten was het aantal waarnemingen te beperkt voor een nauwkeurige bepaling. Daarom wordt in het proefschrift als maat voor de kiemsnelheid gehanteerd de gemiddelde fraktie van het totaal aantal zichtbare kiemingen dat bij de eerste bui al kiemt.

De analyse van de kieming heeft geleid tot een classificatie als functie van de kiemsnelheid van soorten met de snelste kieming tot de langzaamste. Het is gebleken dat de kiemsnelheid erg variabel is, en zich presenteert als een lange serie, waarin zelfs beperkte verschillen belangrijke consequenties kunnen hebben voor het vervolg van de ontwikkeling.

Het verschil in kiemsnelheid heeft diverse oorzaken: hardheid en heterogeniteit van het zaad of de eventuele aanwezigheid van chemische remstoffen in het zaad of in het milieu.

Variaties in kiemsnelheid vertalen zich onder de terreincondities (regenval en substraat) door een kieming in golven, gerelateerd aan de regenbuien. Deze golven spelen een essentiële rol bij het tot stand komen van de kruidlaag in het begin van het seizoen.

Grootte en verdeling van de buien zijn bepalend voor het aantal kiemingen per golf en voor het aantal golven. In het algemeen komen de snelle kiemers op in het begin van het seizoen, de langzame tegen het einde van de periode van de onregelmatige regens; de heterogene kiemers nemen een intermediaire plaats in.

De efficiëntie van een bui hangt af van het substraat, via de snelheid van infiltratie en de mate van afstroming. De bodem speelt eveneens een rol via de textuur, de compactheid en het verwelkingspunt. Op die manier verloopt de kieming niet hetzelfde op de verschillende bodems onder vergelijkbare regenomstandigheden. Op fijne compacte gronden (leem, klei) is ze relatief laat en is er in het algemeen sprake van veel kiemgolven. Op niet te fijn zand is ze vroeger, terwijl het aantal golven sterker soortgebonden is.

De kiemplantjes worden blootgesteld aan periodes van droogte tussen opeenvolgende buien. Het probleem van overleven gedurende die fase is het onderwerp van hoofdstuk II.2, de vestiging.

Het lijkt erop dat een vegetatiedek de kieming negatief beïnvloedt. Onomstotelijke bewijzen zijn er echter niet voor gevonden.

De vestiging blijkt afhankelijk van verschillende factoren: de soortafhankelijke kiemsnelheid en droogteresistentie, de regenval en het substraat.

De snelkiemende soorten kunnen opkomen op een moment dat de grond nog relatief vochtig is, ook aan het oppervlak. Een snelle wortelgroei (lengte, vertakking) is mogelijk. De kiemplant kan zo goed water opzuigen voor de nog weinig ontwikkelde bovengrondse delen. De langzame kiemers komen echter op als het vochtgehalte aan de oppervlakte al laag aan het worden is, waardoor een snelle sterfte kan optreden. Zo wordt ook waargenomen, dat voor één en dezelfde soort de kiemplantjes die het langst na een bui tevoorschijn komen doorgaan, terwijl de eerst verschenen plantjes nog geen enkel watertekort tonen.

Een vergelijkbaar verschijnsel doet zich voor bij twee opvolgende kiemgolven, gevolgd door langdurige droogte. De tweede golf sterft eerder dan de eerste.

De snelkiemende soorten overleven weliswaar het beste in droge perioden, maar absoluut gezien verliezen ze meer kiemplanten dan de langzame kiemers gedurende de aanloopfase van het regenseizoen, omdat ze al in grotere aantallen tevoorschijn zijn gekomen dan de soorten met langzame kieming.

Voor snelkiemende soorten is er een droogteprobleem, of het seizoen nu met kleine, danwel met grote buien start. Droogteresistentie vormt een zekere garantie, maar van beperkte effectiviteit. Snelkiemen draagt steeds het risico in zich van blootstaan aan ernstige droogteperiodes, dus van een min of meer complete sterfte. Dit leidt tot de gedachte, dat voor de bestudeerde regio onregelmatige regenval vraagt om de koppeling van snelle kieming en goede droogteresistentie. Voor langzame kiemers is deze laatste eigenschap van minder belang.

De situatie is schadelijk voor soorten van langzame kieming, zonder droogteresistentie, wanneer het grondoppervlak langdurig vochtig blijft erg vroeg in de periode van onregelmatige regenval. Zo'n situatie kan zich voordoen na grote buien, in kleidepressies en plaatselijk op leemgronden. Deze situatie is in het algemeen gunstig voor soorten met een snelle, zowel als met een langzame kieming. Doet er zich echter daarna een langdurige droogte voor, dan sterven met name kiemplanten van de langzame kiemers af, terwijl latere regens geen kieming van betekenis meer geven. Bij het begin van de continue groei zijn de snelle kiemers dan het best vertegenwoordigd.

Op een gegeven substraat is de overleving beter naarmate de bui, die doet kiemen, groter is. Na kleine buien is de overleving slecht op alle bodems. Grote buien geven echter verschillen te zien. Het zandige-leem (S1) is ook dan nog een risico-vol substraat, terwijl de overleving beduidend beter is op klei (zonder afstroming).

De bestudeerde plaats op leem (L1) vertegenwoordigt een intermediaire situatie. De meerderheid van de kiemplanten zijn er van soorten met langzame kieming, en de sterfte is er vaak bijna even groot als op S1. Maar de weinige kiemplanten van snelkiemende soorten overleven er beduidend beter dan op dit laatste substraat.

Het zandige substraat (S2) kon niet bestudeerd worden na grote regens in het begin van het seizoen tijdens de studieperiode. De zwakke afstroming en de waargenomen relatieve lange groeiduur van vegetaties na het stoppen van de regenval, doen vermoeden dat de overlevingscondities van kiemplanten van snelkiemende soorten er relatief gunstig zijn.

De groeifase is bestudeerd gedurende de periode van discontinue groei en de perioden van continue groei en afrijping. De soorten met een snelle kieming en een zekere droogteresistentie profiteren van de korte momenten dat er groei mogelijk

is, gedurende de periode van discontinue groei, om hun initiële biomassa te vergroten, terwijl de opkomst van langzame kiemers pas plaats vindt aan het begin van de periode van continue groei. Maar het feit dat er zoveel kiemplanten verschijnen, verkleint het voordeel van de snelle kiemers, die veel kiemplanten verliezen gedurende de periode van onregelmatige regenval, daar waar er voldoende zaad van langzaamkiemende soorten aanwezig is.

De concurrentiekracht van de soorten gedurende de groei is bepaald en de soorten zijn gerangschikt in relatie met deze eigenschap. De relatie tussen de concurrentiekracht en andere plantkarakteristieken is bestudeerd. De grootste concurrentiekracht wordt gevonden voor de combinatie snelle kieming, droogteresistent, C_4 -fotosynthese, lange cyclus (door daglengtegevoeligheid bepaald) en grote potentiële lengte.

De produktie varieert afhankelijk van het regenvaltype en van de beschikbaarheid van nutriënten. Naast de natuurlijke regenval zijn kunstmatige regens via begieten gegeven om het gamma aan waarnemingen te verbreden. Een vroeg startend en langdurend regenseizoen maakt een relatief hoge produktie mogelijk, waaraan soorten met een grote concurrentiekracht (zie boven) een belangrijke bijdrage leveren. Het voordeel van deze soorten wordt minder en de produktie daalt door onregelmatige regenval, of door verkorting van de natte tijd (zelfs bij een continue bevochtiging).

De groeiduur wordt niet alleen bepaald door de tijd dat de grond vochtig is. Ze hangt ook af van de soort en van de datum waar vanaf de grond vochtig is. Dit hangt samen met de daglengtegevoeligheid; de daglengte bij de kieming en gedurende de weken erop volgend, bepaalt de lengte van de vegetatieve fase. Twee typen soorten kunnen worden onderscheiden: een type waarbij de cycluslengte steeds korter wordt naarmate het moment van kieming later in het jaar valt (verscheidene zuidelijke soorten) en een type waarvan de cycluslengte toeneemt bij kieming dichterbij de langste dag, maar weer korter wordt bij latere kieming (verscheidene noordelijke soorten). Bij beide typen komen soorten voor met onderling sterk verschillende cycluslengte. Een ander verschil tussen de soorten is het feit dat sommige vegetatief doorgroeien na het beginnen van de bloei (veel dicotylen), terwijl anderen daarna stoppen; hun biomassa kan dan nog slechts toenemen door verdunning van de reeds opgenomen nutriënten.

De rol van de regen kan slechts worden begrepen in combinatie met die van de nutriënten. In werkelijkheid spelen de voedingsstoffen een overheersende rol, ook al is hun benutting afhankelijk van de aanwezigheid van water.

De bodems van de Sahel in het algemeen en de Ranch in het bijzonder zijn erg arm; er is een groot tekort aan stikstof en fosfor. De stikstof is met name beschikbaar gedurende het eerste deel van de groei. Fosfor kan ook later in het

seizoen beschikbaar komen, zelfs in toenemende mate door een toenemende beworteling (fosfor is veel minder mobiel dan stikstof).

De fotosynthese C_3 of C_4 speelt een belangrijke rol in relatie tot de nutriënten. De C_4 -soorten zijn veel meer dan de C_3 -soorten in staat de nutriënten sterk uit te verdunnen teneinde meer biomassa te produceren, indien de condities dit toelaten.

De verdunning van stikstof heeft belangrijke consequenties voor de volgende ontwikkelingsfase, de zaadproduktie. Deze produktie is als percentage van de biomassa relatief laag bij een sterke verdunning, en relatief hoog bij zwakke verdunning. Dit hangt samen met de hoeveelheid zaad die kan worden gevormd als functie van de hoeveelheid stikstof die kan worden geremobiliseerd om te worden getransporteerd naar de zaden. De grootte van deze remobilisatie is een functie van het stikstofgehalte van de plant.

De fraktie van de totale biomassa, die soorten vastleggen in zaad, is ook bepaald. De C_3 -soorten investeren meer in de zaadproduktie dan de C_4 -soorten. Dit lijkt één van de redenen die het de eerstgenoemde soorten mogelijk maakt zich te handhaven in de plantengemeenschappen, ondanks hun zwakke concurrentiekracht gedurende de groei.

Een synthese van het geheel aan experimentele gegevens (deel III) heeft het mogelijk gemaakt het fundamentele probleem te bespreken van de diverse vormen van veranderingen in de vegetatie in relatie tot soort, regenval, substraat en beweiding.

Het is gebleken dat de soortsaanstelling van vegetaties in het algemeen erg fluctueert. Het is nodig onderscheid te maken tussen situaties met geen of slechts lichte beweiding en die met overbeweiding. In het eerste geval veroorzaken regenvalvariatiës fluctuatiës in frequentie van soorten en in hun bijdrage aan de biomassa: soorten nemen in betekenis af, anderen worden belangrijk. Droogte-periodes, zoals die van de laatste vijftien jaren, laten een uitbreiding zien van soorten die weliswaar voorkomen in de regio, maar die hun voornaamste verspreiding in de Noord-Sahel hebben.

Het lijkt er echter op dat de verandering reversibel is, indien de regenval weer zou verbeteren gedurende een lange serie van jaren. Immers de soorten die in betekenis afnamen (soorten, vooral grassen, met affiniteit voor de soedan-savanne) zijn nog plaatselijk te vinden en ze zouden dus het terrein kunnen heroveren.

Overbeweiding veroorzaakt veranderingen van de kruidlaag op elk substraat, "onafhankelijk" van de regenval. Er is niet slechts sprake van een regressie van de vegetatie (biomassa-afname en floristische verarming), maar ook van bodemerosie. De kruidlaag wordt sterk verschillend van de oorspronkelijke en regeneratie, als ze al niet irreversibel is, zal veel tijd vergen; en dan moet de beweiding wel stoppen.

Evaluaties van weidevegetaties, gericht op verbetering van gebruik en beheer, zijn van permanentere waarde, ondanks de sterke veranderingen die zich voordoen wanneer bij interpretatie van de vegetatieopnamen de in dit proefschrift gepresenteerde relaties tussen plantensoorten en milieufactoren worden verdisconteerd.

ABSTRACT

Herbage dynamics of the South-Sahelian rangelands

Keywords: degradation, natural pastures, management, rangeland, resource evaluation, Sahel, vegetation dynamics.

The present state of the Sahelian rangelands and their overexploitation requires control of their use and the development of other management practices. This is the more so, because of the devastating effects of the droughts during the last 15 years. For this purpose description and evaluation of the species composition of the herbage vegetation is needed, which is especially difficult because the predominance of annuals contributes to large differences from year and from place to place.

The present thesis concerns research on the interaction between the properties of species, rainfall, substrate and way of exploitation, as reflected in the dynamics of the rangeland vegetation. This research was executed in Niono in Mali in the South of the Sahel at an average rainfall of 600 mm per year. Experiments were done on sand, loam and clay soils. Natural rainfall was varied by shielding against rain and additional sprinkling.

The main annual species were studied throughout the growing season from germination to seed production. Auto-ecological experiments in the field and under controlled conditions provided additional information about the species response to environmental differences. The observed changes in the absolute and relative contribution of the species in terms of number and biomass clarified the role of various plant properties in conjunction with rainfall amount and distribution, substrate properties and management.

Important properties of the species that govern the dynamics of the vegetation are germination rate, drought resistance of the young seedlings, type of photosynthesis (C_3 or C_4), day length, length of the growing cycle, degree in which the plants continue vegetative growth after the onset of flowering and the production of seeds. The main effect of the substrate is its influence on the rain-dependent availability of water throughout the growing season, as affected by physical soil properties and topography. Exploitation by grazing adversely affects this rain-dependent availability of water, but also has a direct effect on height, length of the growing cycle and seed production of the species. Rapid germination, drought resistance of seedlings, C_4 -photosynthesis, a long growing cycle and extension in height are in general advantageous properties to survive, but plants can neither have it all ways. Moreover, slow germination and a short growing cycle are apparently advantageous in long periods of drought, whether these are due to irregular rainfall as such or to substrate properties or overexploitation.

Vegetation surveys to support the improvement of rangeland use are of more lasting value, if the dynamics of the herbage cover is interpreted against the background of the results that are presented in this study.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- Andela, S., 1980. Een simulatiemodel voor de kieming van éénjarige Sahelsoorten, bij een afwisselend vochtige een droge bodem. CABO, Wageningen.
- Aubréville, A., 1949. Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Soc. Ed. géogr. marit. colon., 351p., Paris.
- Audry, P. et Ch. Rossetti, 1962. Prospection écologique. Etudes en Afrique occidentale. Observations sur les sols et la végétation en Mauritanie du sud-est et sur la bordure adjacente du Mali (1959 et 1961). F.A.O., Rome.
- Bergh, J.P. van den, 1968. An analysis of yields of grasses in mixed and pure stands. Thèse, Université agronomique, Wageningen. Pudoc, Wageningen.
- Bille, J.C., 1977. Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. Travaux et documents de l'O.R.S.T.O.M. no. 65, O.R.S.T.O.M., Paris.
- Boudet, G., 1975. Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères. Série Manuels et précis d'élevage no. 4. I.E.M.V.T., Ministère de la Coopération, Paris.
- Boudet, G., 1977. Contribution au contrôle continu des pâturages tropicaux en Afrique Occidentale, Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop. 30(4): 387-406.
- Boudet, G., 1977. Désertification ou remontée biologique au Sahel. Cah. ORSTOM, sér. Biol., vol. XII, 4: 293-300.
- Boudet, G., 1979. Quelques observations sur les fluctuations du couvert végétal sahélien au Gourma malien et leurs conséquences pour une stratégie de gestion sylvo-pastorale. Bois et Forêts des Tropiques, no. 184, Mara-Avril, p. 31-44.
- Boudet, G. et P. Leclercq, 1970. Etude agrostologique pour la création d'une station d'embouche dans la région de Niono. Etude agrostologique no. 29. I.E.M.V.T. Maisons-Alfort (Val-de-Marne).
- Breman, H. et A.M. Cissé, 1977. Dynamics of Sahelian pastures in relation to drought and grazing. Oecologia (Berl.) (28): 301-315.
- Breman, H., A.M. Cissé, M.A. Djitéye et W.Th. Elberse, 1980. Pasture dynamics and forage availability in the Sahel. Isr. J. Bot. 28:227-251.
- Chaussat, R., et J. Le Deunff, 1975. La germination des semences. Gauthier-Villars éd. 1 vol., Paris.
- Cissé, M.I., 1976. Influence de l'exploitation sur la qualité d'un pâturage soudano-sahélien. Thèse. Centre Pédagogique Supérieur, Bamako.
- Clos-Arceuduc, M., 1956. Etude sur photographie aérienne d'une formation végétale sahélienne: la brousse tigrée. Bull. I.F.A.N., XVIII(3) ser. A: 677-684.
- Cochemé, J. et P. Franquin, 1967. Une étude d'agroclimatologie de l'Afrique sèche au sud du Sahara en Afrique occidentale. World Meteorological Organisation. Technical Report no. 86, 136 p.
- Côme, D., 1970. Les obstacles à la germination. Masson et Cie. éd. 1 vol., Paris.
- Cornet, A., et H. Poupou, 1977. Description des facteurs du milieu et de la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. Bull IFAN, sér. A., 39(2): 242-302.
- Delwaulle, J.C., 1973. Désertification de l'Afrique au sud du Sahara. Bois For. Trop. 149:3-20.
- Diallo, A., 1978. Transhumance: comportement, nutrition et production d'un troupeau de zébus de Diafarabé. Thèse. Centre Pédagogique Supérieur, Bamako.
- Diarra, L., 1976. Composition floristique et productivité des pâturages soudano-sahéliens sous une pluviosité annuelle moyenne de 1.100 à 400 mm. Thèse. Centre Pédagogique Supérieur, Bamako.

- Djitèye, M., 1981. Influence de l'exploitation sur un pâturage sahélien à annuelles (Niono-Mali). Diplôme d'Etudes Approfondies. Orsay, Paris.
- Godron, M., et al., 1968. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. CNRS, Paris. 292 p.
- Gounot, M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie., Paris. 314 p.
- Granier, P., 1975. Note sur les interactions plante/animal en zone sahélienne. Dans: Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux Africains. Actes du colloque. Bamako-Mali, 3-8 mars 1975. I.L.C.A., Addis Ababa. p. 225-228.
- Granier, P. et J. Cabanis, 1974. Etude de la germination de quelques graminées de savane et de ses rapports avec leur répartition. Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop., 27(3): 363-369.
- Guinochet, M., 1973. Phytosociologie. Masson et Cie., Paris. 227 p.
- Harper, J.L., 1977. Population Biology of plants. Academic press. 1 vol., 892 p.
- Hiernaux, P. et col., 1979. Rapport annuel d'activités de la section écologie-pâturages naturels du projet CIPEA-Mali pour la période Juillet à Juin 1979, multigr., 104 p.
- Hiernaux, P., 1984. Distribution des pluies et production herbacée au Sahel: une méthode empirique pour caractériser la distribution des précipitations journalières et ses effets sur la production herbacée. Premiers résultats acquis dans le Sahel malien. Document du programme no. AZ 98, CIPEA, Bamako.
- Hiernaux, P., 1985. Encore une saison des pluies très déficitaire sur le ranch de Niono (Sud-Sahel, Mali). Evolution de la végétation d'un cinquantaine de sites suivis depuis 1976. Doc. de programme no. 141. CIPEA, Bamako.
- Keulen, H. van, 1987. Measurement of stomatal resistance in sahelian plant species in the field.
- Keulen, H. van, et al., 1986. Prediction of actual primary production under nitrogen limitation. Dans: N. de Ridder et al., (Eds). Modelling of extensive livestock production systems. Proc. Workshop held at ARO, Bet Dagan, 5-9 febr. 1985. ILCA, Addis Ababa.
- Le Grand, E., 1979. Etude expérimentale des propriétés germinatives de quelques semences sahéliennes. ORSTOM, DGRST.
- Le Houérou, H.N. et C.H. Hoste, 1977. Rangeland production and annual rainfall relations in the mediterranean basin and in the African sahelo-sudanian zone. J. Range Manage. 30(3): 181-189.
- Lemee, G., 1967. Précis de biogéographie. Masson et cie. 1 vol., 358 p., Paris.
- Levang, P. et Grouzis, M., 1980. Méthodes d'étude de la biomasse herbacée des formations sahéliennes: application à la Mare d'Oursi, Haute Volta. Acta Oecologica, Oecol. Plant. 1(15): 231-244.
- Loria, M. and I. Noy-Meir, 1980. Dynamics of some annual populations in a desert loess plain. Isr. J. Bot. 28: 211-255.
- Merlier, H., 1972. Etudes phénologiques des espèces de jachère du Centre-Sénégal. Agron. trop. 12: 1229-1252.
- Miège, J. et M. Tchoumé, 1963. Influence d'arrosages régulièrement répétés sur la germination des graines en saison sèche à Dakar (Sénégal). Annales Faculté Sciences Dakar, 9: 81-109.
- Monod, T., 1974. Fruits et graines de Mauritanie, Bull. du Museum Nat. d'Hist. Nat., 3e série, no. 273.
- Penning de Vries, F.W.T. et M.A. Djitéye (Eds.), 1982. La productivité des pâturages sahéliens - Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Agric. Res. Rep. (Versl. Landbouwk. Onderz.) 918, 525 p.
- Rapp, A., H.N. Le Houérou, et B. Lundholm, 1976. Peut-on arrêter l'extension des déserts? Une étude plus particulièrement axée sur l'Afrique. Ecol. Bull. (Stockholm), vol. 24.
- Ridder, N. de, N.G. Seligman et H. van Keulen, 1981. Analysis of environmental and species effects on the magnitude of biomass investment in the reproductive effort of annual pasture plants. Oecologia (Berl.) 49(2): 263-271.

- Sar, D. van der, 1980. Influence d'une sécheresse pendant la phase juvénile de quelques graminées et dicotylédones sahéliennes, en combinaison avec une longueur de journée variable, sur la croissance et le développement. Mémoire de fin d'étude. Univ. Agronomique/CABO, Wageningen.
- Schnell, R., 1970. Introduction à la phytogéographie des Pays tropicaux. Vol. II: Les milieux, les groupements végétaux. p. 503-951.
- Sidibé, M., 1978. Contribution à l'étude du phosphore dans le cadre de l'amélioration des pâturages naturels sahéliens. Thèse, Centre Pédagogique Supérieur, Bamako.
- Spitters, C.J.T., 1980. Simulating the vegetation dynamics in Sahelian pastures. Workshop of European Population Biologists, 9 May 1980, School of plant biology, Bangor, U.K. Department of Theoretical Production Ecology, Agric. Univ., Wageningen.
- Spitters, C.J.T., 1984. A simple simulation model for crop-weed competition. 7th International Symposium on Weed Biology, Ecology and Systematics. COLUMA-EWRS, Paris.
- Spitters, C.J.T. et R. Aerts, 1983. Simulation of competition for light and water in crop-weed associations. Aspects of Applied Biology 4: 467-483.
- Stroosnijder, L., S. Diarra et P. Buringh, 1977. Carte pédologique semi-détaillée d'un ranch sahélien: Niono, République du Mali. Projet Production Primaire au Sahel.
- Togola, M., M.I. Cissé et H. Breman, 1975. Evolution de la végétation du ranch de Niono depuis 1969. Dans: Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux Africains. Actes de colloque. Bamako-Mali, 3-8 mars 1975. I.L.C.A., Addis Abeba. p. 195-201.
- Trochain, J.L., 1957. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. Bull. Inst. Etud. Centrafr., Brazzaville 13, 14: 55-93.
- Trochain, J.L., 1980. Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique, I vol, 468 p, Toulouse.
- Traoré, G., 1978. Evolution de la disponibilité et de la qualité du fourrage du cours de la transhumance de Diarafabé. Thèse, Centre Pédagogique Supérieur, Bamako.
- Valenza, J., 1970. Survey of different types of natural pasture land in the Senegal Republic. Proc. XI. Intern. Grassland Congress, p. 78-82.
- Westboy, M., 1980. Elements of a theory of vegetation dynamics in arid rangelands. Isr. J. Bot. 28: 169-194.
- Wit, C.T. de, 1960. On competition. Agric. Res. Rep. 66.8, Pudoc, Wageningen.
- Wit, C.T. de, 1975. Etudes au moyen de modèles sur la production réelle et la production possible des pâturages dans les régions arides. Dans: Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux Africains. Actes du colloque. Bamako-Mali, 3-8 mars 1975. I.L.C.A., Addis Abeba. p. 329-331.

REMERCIEMENTS

Il nous est agréable, à la fin de ce travail, d'adresser nos sincères remerciements à dr.ir. C.T. de Wit. Cet éminent professeur qui a bien voulu accepter de diriger nos recherches malgré ses multiples occupations. Qu'il trouve ici l'expression de notre profonde gratitude.

Nos remerciements vont également au dr. H. Breman pour les efforts inlassables qu'il n'a cessé de déployer aussi bien durant la phase de réalisation des expériences que celle de l'élaboration du texte définitif pour la réussite de ce travail. Qu'il trouve ici la juste récompense de sa volonté soutenue de conduire le travail à son terme.

Nous présentons nos vifs remerciements à ing. P.W.J. Uithol pour l'énorme travail qu'il a accompli pour la mise en page correcte de ce texte. La présentation irréprochable est le fruit de ses efforts.

Que mesdames E.A. Sinnecker, M.L. Holleman et C.F.M. Gase et messieurs W.Th. Elberse, dr.ir. H. van Keulen, H.E. de Ruiter, J. Engelsman, C.A. Hoveyn, M. Loria M.Sc., R.H. Wiemer et tous les collaborateurs de l'ex-projet Production Primaire au Sahel (Wageningen, Niono) trouvent ici l'expression de nos sincères remerciements pour l'aide qu'ils ont apporté sous des formes diverses, à l'exécution correcte de ce travail.

Le travail dont les résultats sont présentés n'a été possible qu'avec l'obligance des responsables du projet Production Primaire au Sahel qui ont bien voulu fournir les moyens logistiques nécessaires à la réalisation des études sur le terrain. Il a été mené à terme grâce à une bourse du Directoraat Generaal Internationale Samenwerking (DGIS) du Ministère de la Coopération des Pays-Bas. Nous leur exprimons notre profonde gratitude.

Nous remercions vivement les différents Directeurs de l'Ecole Normale Supérieure de Bamako, notamment messieurs Adama Sissoko et Alfamoye Sonfo et madame Keïta Rokiatou dont la bienveillante compréhension a beaucoup facilité l'exécution de ce travail.

Nous saisissons l'occasion pour remercier tous les professeurs du Département d'Enseignement et de Recherche de l'Ecole Normale Supérieure pour les encouragements qu'ils n'ont cessé de nous prodiguer.

CURRICULUM VITAE

Alassane M. Cissé est né en 1939 à Kondi, cercle de Goundam (Mali). Après des études primaires à l'école régionale de Diré (1948-1953), il fit des études secondaires au Lycée Terrasson de Fougère à Bamako (1953-1960) sanctionnées par le Baccalauréat Sciences Expérimentales. Après des études universitaires à la Faculté des Sciences de Besançon (France) où il obtint la licence es Sciences, il entreprit une formation post-universitaire à la Faculté des Sciences de Paris pour obtenir en 1970 le doctorat de 3e cycle de Biologie végétale, option botanique tropicale. Depuis cette date il exerce des fonctions de professeur à l'Ecole Normale Supérieure de Bamako. Le présent travail a été mené parallèlement aux activités d'enseignement.