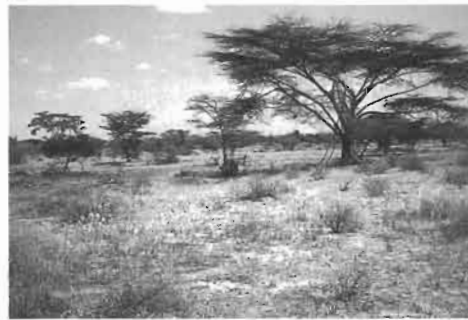


Influence d'*Acacia raddiana* sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée dans le Ferlo sénégalais

M. GROUZIS
L. E. AKPO



Résumé

Les observations réalisées sur les interactions arbre/herbe dans le Sahel sénégalais (Ferlo, 280 mm de précipitations annuelles) montrent qu'*Acacia raddiana* augmente la richesse floristique, modifie le cycle phénologique et accroît la production et l'immobilisation minérale de la strate herbacée située sous son couvert. L'impact positif de l'arbre sur la strate herbacée est principalement dû à l'amélioration des disponibilités en eau et à l'augmentation de la fertilité du sol.

Mots-clés :

STRUCTURE SPÉCIFIQUE, PHYTOMASSE, COMPOSITION MINÉRALE, RÉGÉNÉRATION,
STRATE HERBACÉE, SAHEL, SÉNÉGAL.

Abstract

*Studies on tree and grass interactions in the Sahelian zone of Senegal (Ferlo, 280 mm of annual rainfall) show that *Acacia raddiana* increases the floristic richness, modifies the phenological cycle and improves the phytomass and the inorganic status of the understory herbaceous layer. These benefic effects are mainly due to the soil enrichment (water balance and fertility).*

Keywords:

FLORISTIC COMPOSITION, PHENOLOGY, PHYTOMASS, INORGANIC STATUS, RECRUITMENT,
HERBACEOUS LAYER, SAHEL, SENEGAL.

Introduction

Les relations de compétition entre les composantes arbre et herbe ont très souvent été évoquées dans les modèles de fonctionnement et d'aménagement des savanes (WALKER et NOY-MEIR, 1982 ; KNOOP et WALKER, 1985 ; FOWLER, 1986 ; WALKER, 1987 ; BELSKY, 1990). Pourtant, de nombreux auteurs ont montré que dans les milieux semi-arides, les arbres favorisent non seulement les facteurs microclimatiques (TIEDEMAN et KLEMMEDSON, 1977 ; KELLMAN, 1979 ; BERNHARD-REVERSAT, 1982 ; OVALLE et AVENDANO, 1988), mais augmentent aussi la diversité et la production de la strate herbacée (OVALLE et AVENDANO, 1987 ; COUGHENOUR et al., 1990 ; VETAAS, 1992). On peut donc considérer que les arbres augmentent la production des cultures et des herbages à travers les pratiques agroforestières et sylvo-pastorales (KESSLER et BREMAN, 1991). En Afrique, de nombreux travaux ont été conduits dans les zones sub-humides (moyennes des précipitations annuelles entre 500 et 1 500 mm : SANFORD et al., 1982 ; GEORGIADIS, 1989 ; BELSKY et al., 1989 ; WELTZIN et COUGHENOUR, 1990 ; CÉSAR, 1991), mais les interactions arbre-herbe ont été peu étudiées dans les zones plus arides (précipitations annuelles inférieures à 300 mm).

Ce travail conduit dans un écosystème sahélien du nord du Sénégal a eu pour but de définir, d'une part, l'influence de l'arbre sur la structure spécifique de la strate herbacée et, d'autre part, sur la phytomasse épigée et hypogée, le déroulement des cycles de vie des espèces herbacées, et sur la composition minérale de la strate herbacée. Dans cette étude sont plus spécifiquement présentés les résultats relatifs à l'influence d'*Acacia raddiana*.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Cette étude a été réalisée dans les steppes d'épineux du Ferlo sénégalais, à proximité du lieu-dit Souilène (16° 21' N et 15° 26' W). Cette zone est soumise à un climat tropical sec de type sahélien. Les précipitations annuelles moyennes, distribuées sur 16 à 25 jours de pluies s'élèvent à 282 mm (AKPO, 1993). La variabilité interannuelle est forte (coefficient de variation de la période 1918-1990 = 37 % à Dagana, station synoptique située à 20 km au nord de Souilène). La saison des pluies s'étend en général du mois de juin au mois d'octobre, mais près de 90 % des précipitations ont lieu en juillet, août et septembre. Le paysage se caractérise par des formations dunaires de faible amplitude, non orientées, délimitant de petites dépressions fermées. Ce relief, bien que faible, joue un rôle déterminant dans la répartition des sols et des unités de végétation. Les

observations ont été principalement effectuées sur la formation à *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. (38 individus.ha⁻¹, recouvrement 12,5 %), *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan (27 individus.ha⁻¹, recouvrement : 23,5 %) et *Boscia senegalensis* (54 individus.ha⁻¹, recouvrement : 1,6 %). Cette unité de végétation correspond au PA4 de VALENZA et DIALLO (1972). La densité par hectare est en moyenne de 128 individus représentant un recouvrement ligneux de 38 %. Cette unité de végétation correspond à un sol ferrugineux peu lessivé localisé sur des formations dunaires récentes.

Méthodes

L'analyse de l'influence d'*Acacia raddiana* sur la structure spécifique de la végétation herbacée a été réalisée à partir de 33 relevés phytocécologiques de 50 m² chacun (20 sous couvert et 13 hors couvert). La surface ainsi délimitée est largement supérieure à l'aire minimale (16 m²) recommandée par POISSONET et CÉSAR (1972) pour l'étude des végétations herbacées tropicales. Pour chaque relevé, la liste est établie et le recouvrement de chaque espèce estimé. Les levées des espèces ligneuses sont inventoriées. La détermination des taxons a été effectuée à l'aide de la *Flore du Sénégal* (BERHAUT, 1967). Les synonymes ont été actualisés et normalisés sur la base de l'*Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale* (LEBRUN et STORK, 1992).

La phytomasse épigée a été évaluée par la méthode de la récolte intégrale, qui consiste à récolter toute la matière végétale sur pied (coupe à ras du sol) sur des placeaux de 0,25 m² sous et en dehors de l'aire de projection de la couronne de l'arbre. L'effectif de l'échantillonnage est de 106 (53 sous couvert et 53 hors couvert ligneux).

La méthode des carottages (BÖHM, 1979) a été retenue pour évaluer la phytomasse hypogée. Le diamètre intérieur de la sonde est de 57 mm, ce qui est nettement supérieur à la limite de 40 mm rapportée par SCHUURMAN et GOEDEWAGEN (1971) cité par GROUZIS (1988). Sous le couvert d'*Acacia raddiana* et à 3 m du tronc, 16 profils (4 dans chacun des points cardinaux) ont été échantillonnés. La zone de prélèvement hors couvert se situe à 35 m de l'arbre, c'est-à-dire à la limite de l'extension horizontale des racines actives de cette espèce (FOURNIER, 1995). Douze profils ont été prélevés pour ce témoin. Les prélèvements ont été effectués tous les 10 cm jusqu'à 50 cm et tous les 25 cm de 50 à 250 cm. Les racines sont récupérées au jet d'eau au travers de deux tamis superposés de 1 mm et de 0,50 mm. Après élimination des impuretés (sables, brindilles, semences...) les racines sont rincées, séchées à 85 °C jusqu'à poids constant.

À chaque récolte de phytomasse au cours du cycle de végétation et à partir d'un échantillon de 10 prélèvements sous *Acacia* et de 15 prélèvements hors couvert, nous avons procédé à la détermination de la teneur en N, P, K, Ca, Mg et Na des parties aériennes de la strate herbacée par des analyses chimiques au laboratoire.

Résultats

Influence de l'arbre sur la structure et la phénologie de la strate herbacée

En considérant le nombre moyen d'espèces par relevé, il apparaît que la richesse floristique sous couvert d'*Acacia raddiana* est significativement plus élevée que celle hors couvert ($17,7 > 15$ avec un $t_{\text{calculé}} = 2,46 > t_{0,05} = 2,048$ pour un $ddl = 38$).

Les espèces caractéristiques du couvert ligneux, généralement des sciaphytes et des hygrophytes, sont dans leur grande majorité des dicotylédones (*Amaranthaceae*, *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*) ou des monocotylédones à feuilles larges (*Brachiaria* [*Poaceae*], *Commelina* [*Commelinaceae*], *Stylochiton* [*Araceae*]). Les espèces caractéristiques des milieux découverts, généralement des xérophytes, appartiennent dans leur majorité à la famille des *Poaceae* à feuilles étroites plus ou moins enroulées (*Eragrostis*, *Leptothrium*...).

Les listes du tableau I renseignent sur le cortège floristique hors et sous couvert.

∇ Tableau I – Espèces herbacées caractéristiques des biotopes sous et hors couvert d'*Acacia raddiana* (ensemble des relevés).

Espèces sous couvert (n = 16)	<i>Achyranthes sicula</i> , <i>Cleome monophylla</i> , <i>Mukia maderaspatana</i> , <i>Ipomoea kostchiana</i> , <i>Ipomoea hederifolia</i> , <i>Brachiaria lata</i> , <i>Citrullus colocynthis</i> , <i>Cucumis melo</i> , <i>Jacquemontia tamnifolia</i> , <i>Ipomoea pes-tigridis</i> , <i>Ipomoea argenteaurea</i> , <i>Brachiaria ramosa</i> , <i>Dipcadi longifolium</i> , <i>Stylochiton hypogaeus</i> , <i>Aerva javanica</i> , <i>Commelina benghalensis</i>
Espèces hors couvert (n = 7)	<i>Chloris prierurii</i> , <i>Mollugo nudicaulis</i> , <i>Heliotropium strigosum</i> , <i>Leptothrium senegalense</i> , <i>Cleome viscosa</i> , <i>Mollugo cerviana</i> , <i>Eragrostis tremula</i>
Espèces indifférentes (n = 42)	<i>Digitaria horizontalis</i> , <i>Dactyloctenium aegyptium</i> , <i>Cassia obtusifolia</i> , <i>Tribulus terrestris</i> , <i>Zornia glochidiata</i> , <i>Alysicarpus ovalifolius</i> ...

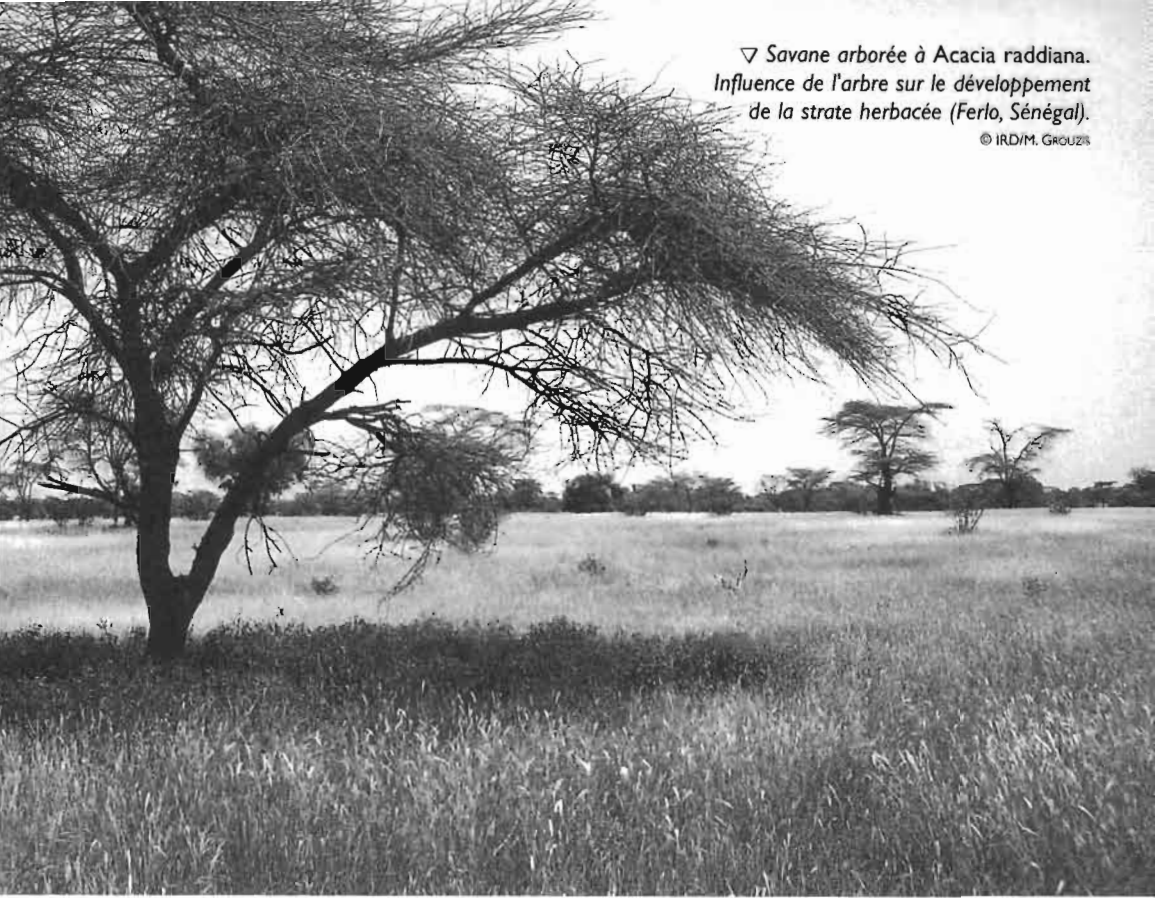
Les cycles phénologiques des espèces caractéristiques des biotopes hors et sous couvert montrent une différence fondamentale. Le cycle phénologique des espèces hors couvert est plus précoce et se caractérise par une durée plus courte (25 jours en moins) (AKPO et GROUZIS, 1993).

Influence de l'arbre sur la production

Il apparaît tout d'abord que la teneur en matières sèches est constamment plus élevée hors couvert que sous ombrage (45 et 28 % en début de cycle ; 77 et 70 % en fin de cycle), ce qui indique que le biotope sous couvert offre des conditions plus favorables à l'alimentation hydrique des plantes.

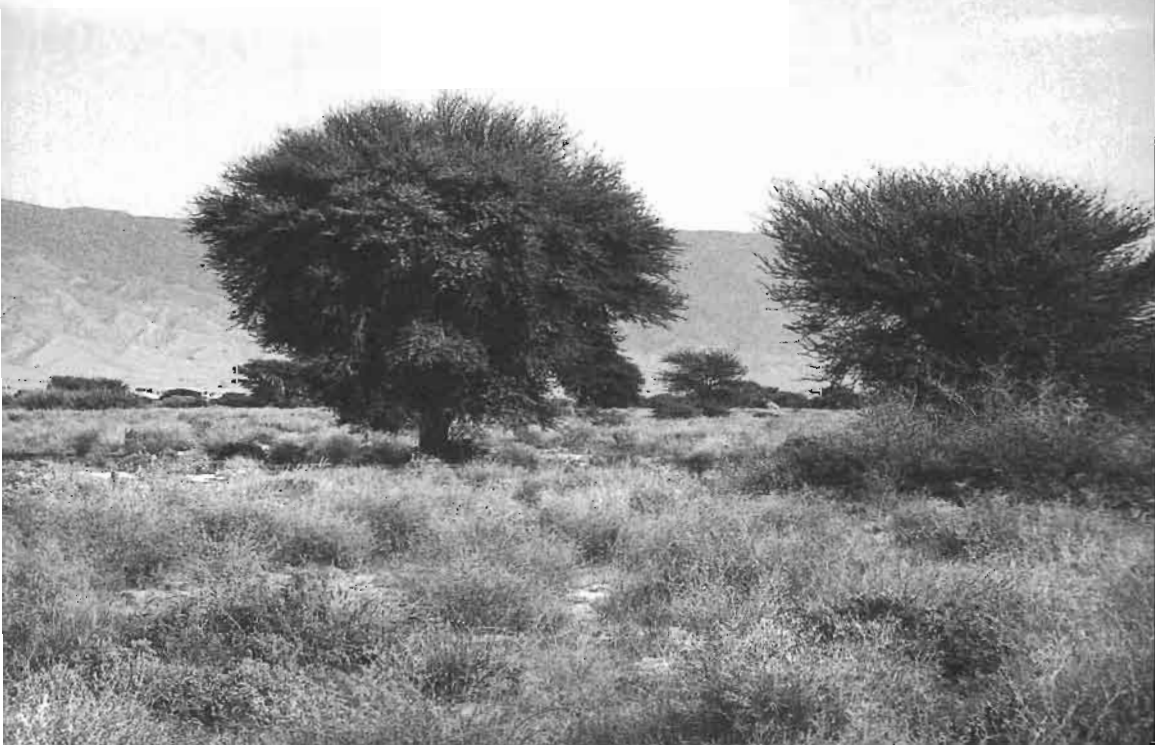
▽ Savane arborée à *Acacia raddiana*.
Influence de l'arbre sur le développement
de la strate herbacée (Ferlo, Sénégal).

© IRD/M. GROUZIS



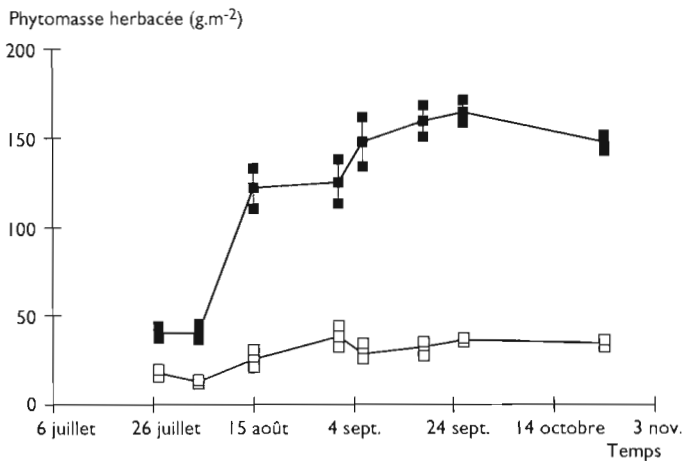
▽ Formation de steppe arborée à *Acacia raddiana*
(Bled Talah, Tunisie, avril 2003).

© E. LE FLOCH



Durant la période de croissance, la productivité moyenne atteint $2,7 \text{ g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ sous couvert d'*Acacia raddiana* et seulement $1 \text{ g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ hors couvert. Le déficit hydrique qui a été enregistré au cours de la seconde décennie de septembre a provoqué une chute de la production hors couvert ($12 \text{ g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2}$ [fig. 1]). Cette diminution n'est pas observable sous couvert d'*Acacia*, ce qui montre que celui-ci peut atténuer les effets de déficits pluviométriques. La phytomasse maximum observée au cours du cycle est de $165 \pm 6,4 \text{ g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2}$ sous l'ombrage d'*Acacia raddiana*, et de $38,6 \pm 4,1 \text{ g}_{\text{MS}} \cdot \text{m}^{-2}$ hors couvert, soit un rapport de 4,3.

La distribution racinaire s'ajuste bien à une fonction exponentielle aussi bien sous couvert qu'à l'extérieur du couvert (GROUZIS et AKPO, 1997). Si on utilise la formulation de Gerwitz et Page (1974) qui exprime les variations du pourcentage de racines contenu dans une tranche de sol en fonction de la profondeur par la relation : $R(\%) = 100 (1 - e^{-bD})$, il apparaît que 62,7 % et 56,4 % de la masse racinaire respectivement hors et sous couvert d'*Acacia* se situent dans les 50 premiers centimètres du sol. Il faut atteindre respectivement 125 et 150 cm de profondeur pour avoir 90 % du système racinaire.



▽ Fig. 1
 Variations saisonnières de la phytomasse herbacée épigée
 (\pm intervalle de confiance, $p = 0,05$) durant le cycle de végétation
 sous *Acacia raddiana* (■) et hors couvert (□).

Le couvert ligneux favorise aussi la phytomasse racinaire : celle-ci est 1,7 plus élevée sous couvert que hors ombrage (tabl. II). Le rapport entre la phytomasse hypogée et la phytomasse épigée est de 1,6 sous *Acacia*. Il est 2,5 fois plus élevé à l'extérieur, indiquant ainsi des conditions plus xériques et de faibles conditions de nutrition au niveau de ce biotope.

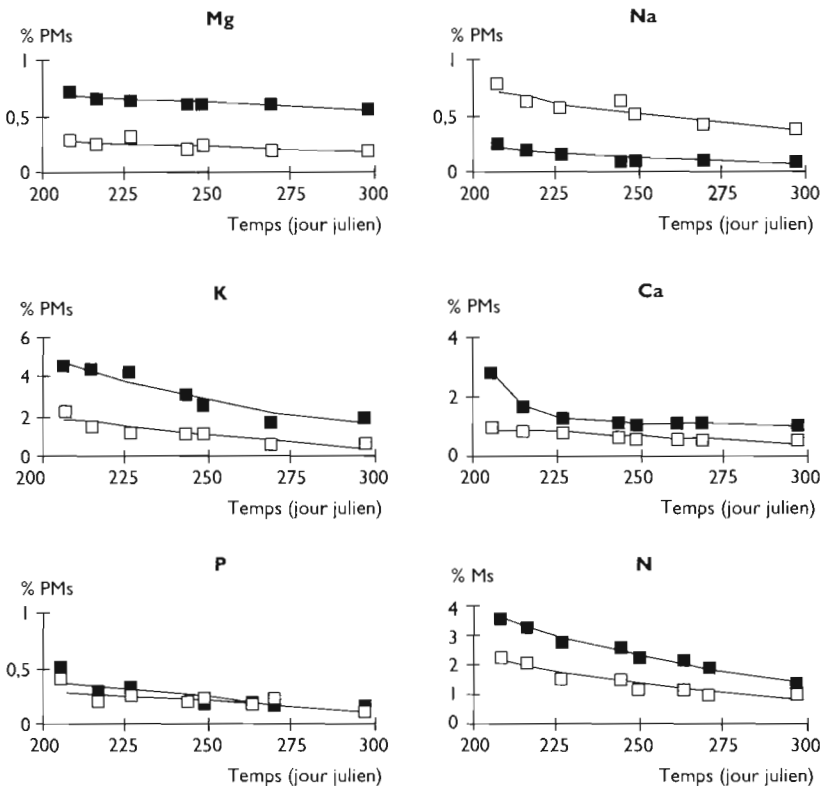
▽ Tableau II – Phytomasse épigée et hypogée sous et hors couvert d'Acacia raddiana et rapport parties souterraines-parties aériennes.

	Phytomasse épigée $g_{MS} \cdot m^{-2}$	Phytomasse hypogée $g_{MS} \cdot m^{-2}$	P. souterraines / P. aériennes
Sous Acacia	165 ± 6.4	261,2 ± 27.4	1,6
Hors Acacia	38,6 ± 4.1	154,6 ± 14.5	4
Sous/Hors	4,3	1,7	

Influence de l'arbre sur la composition minérale de la strate herbacée

La figure 2 représente l'évolution saisonnière des teneurs de quelques éléments minéraux de la matière sèche de la strate herbacée épigée.

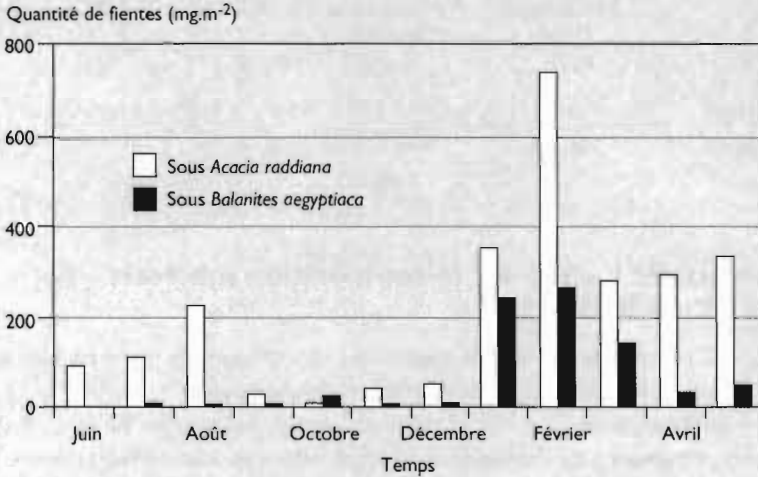
Ces résultats montrent que les teneurs en cations majeurs, en N et en P sont toujours nettement plus élevées dans la strate herbacée sous couvert ligneux. Par



▽ Fig. 2

Variations saisonnières (cycle 1990) de la teneur en éléments minéraux (% MS) de la strate herbacée épigée sous (■) et hors couvert (□) d'Acacia raddiana.

La fertilisation par les oiseaux sous couvert ligneux en milieu sahélien



En zone sahélienne, TRÉCA et *al.* (1996) ont démontré que l'avifaune jouait un rôle important sur les apports en azote et en phosphore en relation avec les déjections.

Malgré de fortes variations saisonnières, environ 500 fois plus de fientes sont recueillies annuellement sous les arbres qu'à l'extérieur du couvert. Il existe une corrélation hautement significative entre la biomasse des oiseaux et les quantités de fientes recueillies par échantillonnage.

Les quantités de déjections collectées sous la couronne des arbres varient en fonction de l'espèce ligneuse servant de perchoir.

La figure ci-dessus présente les variations mensuelles des quantités de fientes collectées sous *Acacia raddiana* et sous *Balanites aegyptiaca* dans la station expérimentale de Souilène. À l'exception de la période allant de septembre à décembre, les

différences sont notables. La moyenne annuelle de fientes collectées sous *Acacia raddiana* est environ 3 fois plus élevée que celle sous *Balanites aegyptiaca* ($215,5 \text{ mg.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ contre $64,7 \text{ mg.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$).

Sous *Balanites aegyptiaca*, l'apport moyen d'azote total est de $3,6 \pm 2,8 \text{ mg.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, ce qui correspond à $1,6 \pm 1,3 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ si l'on tient compte du recouvrement de cette espèce. Sous *Acacia raddiana* l'azote apporté par les fientes est de $12,9 \pm 6,8 \text{ mg.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, soit $11,1 \pm 5,9 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ compte tenu de son recouvrement.

Hors couvert, les quantités d'azote déposées par les oiseaux sont estimées à $0,032 \pm 0,013 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. De même, l'apport de phosphore peut être estimé à $926,4 \pm 523,9 \text{ g.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ sous les *Acacia*, $27,4 \pm 25,2 \text{ g.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ sous les *Balanites* et $2,5 \text{ g.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ hors couvert.

ailleurs, on peut noter que le K est l'élément le plus abondant dans les parties aériennes de la strate herbacée sous couvert, suivi par N, Ca, Mg, P. Il en est de même hors ombrage à l'exception du Na pour lequel la teneur hors ombrage est plus élevée. Ces résultats suggèrent de meilleures conditions trophiques sous ombrage. L'enrichissement des tissus des herbacées en cations majeurs et en N et P, toujours plus important sous l'ombrage, entraîne des restitutions plus importantes (AKPO, 1993 ; AKPO *et al.*, 1995). Cela explique que les flux d'éléments minéraux entre le sol et la végétation passent essentiellement par la strate herbacée.

Influence de l'arbre sur la régénération

AKPO et GROUZIS (1996) ont montré que l'arbre améliore la régénération de certaines espèces ligneuses : globalement, les sites sous couvert présentent près de 7 fois plus de levées que les sites hors couvert. Il y a lieu de noter cependant que la régénération varie en fonction de l'espèce ligneuse assurant le couvert. Elle est plus importante sous *Acacia raddiana* (64 % des individus abritent des levées) et *Balanites aegyptiaca* (52 %) que sous *Ziziphus mauritiana* (4 %). Ce caractère s'explique par le port de ces deux espèces, qui en font des lieux privilégiés de repos pour les ruminants et des bons perchoirs pour les oiseaux, ce qui favorise la dissémination.

Discussion

Dans la zone sahélienne située au nord du Sénégal, nous avons précédemment montré que l'arbre améliore à la fois les conditions climatiques et édaphiques (AKPO, 1993 ; GROUZIS et AKPO, 1993).

Sur le plan climatique, le couvert ligneux réduit le rayonnement solaire, la température de l'air et la vitesse du vent, ce qui a pour effet de réduire l'ETP. En effet, la réduction de la température maximum de la journée de 2,5 °C correspondrait à une diminution d'environ 147 mm.an⁻¹ de l'ETP au niveau du sol (LE HOUÉROU et POPOV, 1981). Des résultats allant dans le même sens ont été rapportés par OVALLE et AVENDANO (1988), BELSKY *et al.* (1989), COUGHENOUR *et al.* (1990) et LE HOUÉROU (1993).

Sur le plan édaphique, il apparaît que l'arbre augmente la fertilité des sols, tout au moins dans les horizons de surface. En effet, la matière organique est 2 à 5 fois plus élevée en surface (0 à 10 cm) et 1,5 fois pour l'horizon plus profond (50 cm) sous l'ombrage que dans la zone découverte. Sous couvert, les teneurs en N sont 2 fois plus élevées en surface. Par ailleurs, nous avons montré, sous ombrage, l'importance de l'avifaune sur les apports en N et en P (TRÉCA *et al.*, 1996 : cf. encadré). Des résultats similaires ont été obtenus par BERNHARD-REVERSAT (1982), LISICHI et MUOGHALU (1992).

Sous le couvert de l'arbre, la quantité de précipitations arrivant au sol est plus faible de 13 % par rapport à l'extérieur en raison de l'interception par le feuillage. Mais du fait de l'écoulement le long du tronc, la pénétration est meilleure et le sol reste sensiblement plus humide. Il présente par ailleurs un dessèchement ascendant. Hors couvert, la réhumectation est plus précoce ; l'assèchement se fait de manière descendante (NIZINSKI *et al.*, 1992).

Dans les zones sahéliennes, caractérisées par des conditions d'aridité et de pauvreté en N et en P, l'amélioration des conditions écologiques sous couvert est donc très favorable au développement de la strate herbacée. C'est pourquoi la production herbacée y est largement supérieure à celle observée hors couvert. Ces résultats corroborent ceux obtenus par WELTZIN et COUGHENOUR (1990) et COUGHENOUR *et al.* (1990). Ils s'opposent cependant à ceux rapportés par KESSLER (1992), KATER *et al.* (1992), MORDELET et MENAUT (1995) et AKPO (1998) pour des zones écologiques plus humides et où la densité des ligneux est plus élevée. AKPO (1998) situe les seuils pluviométriques et de recouvrement des ligneux respectivement à 700-800 mm.an⁻¹ et à 60 %.

Bien qu'il soit difficile de séparer les racines des espèces ligneuses et herbacées sous ombrage, il apparaît que la phytomasse sous couvert est environ 2 fois plus importante. Cette diminution de la phytomasse hors couvert est associée à une augmentation du rapport parties souterraines/parties aériennes (2,5 plus élevé hors couvert que sous ombrage). Ce résultat suggère que les plantes investissent plus de photosynthétats dans les parties souterraines dans des conditions de plus grand déficit hydrique et nutritionnel telles que celles rencontrées hors du couvert ligneux.

Dans les conditions sahéliennes, l'impact positif de l'arbre et, plus spécifiquement d'*Acacia raddiana*, sur la strate herbacée est principalement dû à l'amélioration des disponibilités en eau et en nutriments du sol.

L'amélioration des conditions hydriques sous ombrage est imputable aussi bien à la réduction de l'ETP (SCHOCH, 1966 ; LE HOUÉROU, 1980) qu'à une meilleure infiltration (TIEDEMAN et KLEMMEDSON, 1977 ; KESSLER et BREMAN, 1991).

L'augmentation de la fertilité du sol sous couvert ligneux est largement due à la chute du feuillage des arbres (BELSKY *et al.*, 1989 ; CLAUDE *et al.*, 1991). BERNHARD-REVERSAT et POUPON (1980) pensent cependant que l'enrichissement du sol sous ombrage serait plus dû à la décomposition de la végétation herbacée qu'à la litière des arbres, tandis que MENAUT *et al.* (1985) rapportent que le *turn-over* des racines est probablement plus important que l'accumulation de la litière épigée. L'aptitude de certaines espèces, notamment les légumineuses et plus particulièrement les *Acacia* (CAMPA *et al.*, 1998), à fixer l'azote atmosphérique de l'air a aussi été évoquée pour expliquer le relèvement du niveau de fertilité du sol sous ombrage (GÉRAKIS et TSANGARAKIS, 1970 ; SHEARER *et al.*, 1983). Bien que ce mécanisme soit possible, diverses raisons telles l'amélioration de la teneur en azote sous des espèces non légumineuses comme *Balanites* et *Adansonia* (BERNHARD-REVERSAT, 1982), la limitation de la fixation de l'azote dans les conditions sahéliennes en raison du faible niveau de phosphore et des sévères conditions d'alimentation en eau (HÖGBERG, 1986) conduisent à limiter son effet.

Conclusion

Dans les conditions sahéliennes du Ferlo sénégalais, l'arbre, et plus particulièrement *Acacia raddiana* dans le cadre de ce travail, en améliorant les conditions édapho-climatiques sous ombrage, favorise le développement de la strate herbacée. Celui-ci se traduit par l'augmentation significative de la richesse floristique, de la phytomasse épigée et hypogée et de la composition minérale. Cette action positive se répercute au niveau du système d'exploitation par une amélioration des conditions d'élevage, d'une part par son action à travers la strate herbacée (production, matières azotées digestibles, énergie) et, d'autre part, par son action propre (production de feuilles, apport de matière verte pendant 9 mois de l'année).

L'étude conduite sur l'influence de l'arbre sur le fonctionnement de la strate herbacée a donc montré un effet bénéfique de l'arbre en zone sahélienne. Des travaux réalisés en zones plus humides du Sénégal (800 à 1 200 mm de précipitations annuelles) montrent que ces résultats ne sont pas généralisables et qu'il existe des seuils de pluviosité et de recouvrement des arbres au-delà desquels l'effet bénéfique de l'arbre ne se manifeste plus.

Auteurs

M. Grouzis
IRD, BP 434,
101 Antananarivo, Madagascar

L. E. Akpo
UCAD, BP 5005,
Dakar, Sénégal

Références bibliographiques

AKPO L. E.,
1993 – *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques.* Orstom, TDM n° 93, 174 p.

AKPO L. E.,
1998 – *Effet de l'arbre sur la végétation herbacée dans quelques phytocénoses au Sénégal. Variation selon un gradient climatique.* Thèse doct. d'État, UCAD Dakar, 133 p.

AKPO L. E., GROUZIS M.,
1993 – Étude comparée de la phénologie de la végétation herbacée sous et hors couvert ligneux en milieu sahélien. *Webbia*, 47 (2) : 1-15.

AKPO L. E., GROUZIS M.,
1996 – Influence du couvert sur la régénération de quelques espèces ligneuses sahéliennes (Nord-Sénégal, Afrique occidentale). *Webbia*, 50 (2) : 247-263.

AKPO L. E., GROUZIS M., BA T.A.,
1995 – L'arbre et l'herbe au Sahel :
effets de l'arbre sur la composition
chimique des pâturages naturels
du Nord-Sénégal (Afrique de l'Ouest).
Revue Méd.Vét., 146 (10) : 663-670.

BELSKY A. J.,
1990 – Tree/grass ratios in East African
savannas: a comparison of existing models.
Journal of Biogeography, 17 : 483-489.

**BELSKY A. J., AMUNDSON R. G.,
DUXBURY J. M., RIHA S. J., ALI A. R.,
MWONGA S. M.,**
1989 – The effects of trees on their physical,
chemical and biological environments
in a semi-arid savanna in Kenya.
Journal of Applied Ecology, 26 : 1005-1024.

BERHAUT J.,
1967 – *Flore du Sénégal*.
Dakar. Clairafrique, 485 p.

BERNHARD-REVERSAT F.,
1982 – Biogeochemical cycle of nitrogen
in a semi-arid savanna. *Oikos*, 38 : 321-332.

BERNHARD-REVERSAT F., POUAPON H.,
1980 – « Nitrogen cycling in a soil-tree
system in a Sahelian savanna, example
of *Acacia senegal* ». In Rooswal T., ed. :
Nitrogen cycling in West African ecosystem,
Stockholm, SCOPE/UNEP, RSAS : 363-369.

BÖHM W.,
1979 – *Methods of studying root systems*.
Berlin, Springer-Verlag, Ecological studies 33,
188 p.

**CAMPA C., GRIGNON C.,
GUEYE M., HAMON S.,**
1998 – *L'acacia au Sénégal*. Paris, Orstom,
coll. Colloque et Séminaires, 476 p.

CÉSAR J.,
1991 – *Les facteurs de production herbacée
des savanes humides d'Afrique tropicale*.
IV^e Congrès international des terres
de parcours, Montpellier, France, 4 p.

CLAUDE J., GROUZIS M., MILLEVILLE P.,
1991 – *Un espace sahélien : la Mare d'Oursi*.
Burkina Faso. Paris, Orstom, 241 p.

**COUGHENOUR M. B.,
DELTING J. K., BAMBERG I. E.,
MUGAMBI M. M.,**
1990 – Production and nitrogen responses
of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa*
to defoliation and water limitation.
Oecologia, 83 : 546-552.

FOURNIER C.,
1995 – *Fonctionnement hydrique
de six espèces ligneuses coexistant
dans une savane sahélienne (Région du Ferlo,
Nord-Sénégal)*. Paris, Orstom, TDM, 165 p.

FOWLER N.,
1986 – The role of competition in plant
communities in arid and semi-arid regions.
Ann. Rev. Ecol. Syst., 17 : 89-110.

GEORGIADIS N. J.,
1989 – Microhabitat variation
in an African savanna: effects
of woody cover and herbivores in Kenya.
Journal of Tropical Ecology, 5 : 93-108.

GÉRAKIS P.A., TSANGARAKIS C. E.,
1970 – The influence of *Acacia senegal*
on fertility of sand sheet « Goz » soil
in the central Sudan. *Plant Soil*, 33 : 81-86.

GROUZIS M.,
1988 – *Structure, productivité et dynamique
des systèmes écologiques sahéliens
(Mare d'Oursi, Burkina Faso)*. Paris,
Orstom, coll. Études et Thèses, 336 p.

GROUZIS M., AKPO L. E.,
1993 – « Tree and grass interactions
in Sahelian zone (Ferlo, Senegal) ». In :
*Sustainable Development for our Common
Future*, International Conference on Desert
Development, Mexico City, July 25-30, 20 p.

GROUZIS M., AKPO L. E.,
1997 – Influence of tree cover
on herbaceous above- and below-ground
phytomass in the Sahelian zone of Senegal.
Journal of Arid Environments, 35 : 285-296.

HÖGBERG P.,
1986 – Soil nutrient availability, root
symbioses and tree species composition
in tropical Africa: a review.
J. Trop. Ecology, 2 : 359-372.

ISICHEI A. O., MUOGHALU J. I.,

1992 – The effects of tree canopy cover on soil fertility in a Nigerian savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 8 : 329-338.

KATER L. J. M., KANTE S., BUDELMAN A.,
1992 – Karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) associated with crops in South Mali. *Agroforestry Systems*, 18 : 89-106.

KELLMAN M.,

1979 – Soil enrichment by neo-tropical savanna trees. *J. Ecol.*, 67 : 565-577.

KESSLER J. J.,

1992 – The influence of Karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) trees on sorghum production in Burkina Faso. *Agroforestry Systems*, 17 : 97-118.

KESSLER J. J., BREMAN H.,

1991 – The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agroforestry Systems*, 13 : 41-62.

KNOOP W. T., WALKER B. H.,

1985 – Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology*, 73 : 235-253.

LE HOUÉROU H. N.,

1980 – The role of browse in the Sahelian and Sudanian zones. In : Le Houérou H. N., ed.: *Browse in Africa. The current state of knowledge*, Addis Abeba, ILCA : 83-100.

LE HOUÉROU H. N.,

1993 – « Environmental aspects of fodder trees and shrubs plantation in the Mediterranean basin ». In Papanastasis V., ed. : *Fodder trees and shrubs in the Mediterranean Production Systems: objectives and expected results of the EC research contract*, Brussels, Commission of the European Communities, EUR 14459, v-205 : 11-34.

LE HOUÉROU H. N., POPOV G. F.,

1981 – *An ecoclimatic classification of intertropical Africa*. Rome, FAO, Plant Production and Protection Paper, n° 31, 40 p.

LEBRUN J. P., STORK A. L.,

1992 – *Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. Genève, Conservatoire et Jardin botaniques, vol. I, 249 p., vol. II, 257 p.

MENAUT J. C., BARBAULT R.,

LAVELLE P., LEPAGE M.,
1985 – « African savannas: biological systems of humification and mineralisation ». In Tothill J. C., Mott J. C., eds : *Ecology and management of the world savanna* Aust., Cambera, Acad. Sci. : 14-32.

MORDELET P., MENAUT J. C.,

1995 – Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science*, 6 : 223-228.

NIZINSKI J., MORAND D., FOURNIER C.,

1992 – Le rôle du couvert ligneux sur le bilan hydrique d'une steppe (nord du Sénégal). *Cah. Orstom, sér. Pédol.*, 27 (2) : 225-236.

OVALLE C., AVENDANO J.,

1987 – Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. 1. Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 8 (4) : 385-404.

OVALLE C., AVENDANO J.,

1988 – Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. 2. Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 9 (2) : 113-134.

POISSONET J., CÉSAR J.,

1972 – Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier ronier de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E*, 5 : 577-601.

SANFORD W. W., USMAN S.,

OBOT E. O., ISICHEI A. O., WARI M.,
1982 – Relationship of woody plants to herbaceous production in Nigerian savanna. *Trop. Agric.*, 59 (4) : 315-318.

SCHOCH P. G.,

1966 – Influence sur l'évaporation potentielle d'une strate arborée au Sénégal et conséquences agronomiques. *Agronomie tropicale*, 11 : 1283-1290.

SCHURMAN J. J.,

GOEDEWAGEN M. A. J.,

1971 – *Methods for the examination of roots systems and roots*. Wageningen, Centre for Agri. Pub. Doc., 86 p.

SHEARER G., KOHL D. H., VIRGINIA R. A., BRYAN B. A., SKEETENS J. L., NILSEN E. T., SHARIFI M. R., RUNDEL P. W.,

1983 – Estimates of N₂-fixation from variations in the natural abundance of ¹⁵N in Sonoran desert ecosystems. *Oecologia*, 56 : 365-373.

TIEDEMAN A. R., KLEMMEDSON J. O.,

1977 – Effect of Mesquite trees on vegetation and soils in the desert grassland. *J. Range Manag.*, 30 : 361-367.

TRÉCA B., TAMBA S.,

AKPO L. E., GROUZIS M.,

1996 – Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du Nord-Sénégal. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51 : 259-373.

VALENZA J.,

DIALLO K.,

1972 – *Étude des pâturages du Nord-Sénégal. Études agrostologiques*. IEMVT, Maisons-Alfort, 311 p.

VETAAS O. R.,

1992 – Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science*, 3 : 337-344.

WALKER B. H. (éd.),

1987 – *Determinants of tropical savannas*. Oxford, IRL Press, IUBS Monograph series, n° 3, 155 p.

WALKER B. H.,

NOY-MEIR I.,

1982 – « Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems ». In Huntley B. J., Walker B. H., eds : *Ecology of tropical savannas*, Berlin, Springer Verlag : 556-590.

WELTZIN J. F.,

COUGHENOUR M. B.,

1990 – Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *Journal of Vegetation Science*, 1 : 325-334.