

**RECHERCHES ÉCOLOGIQUES SUR
UNE SAVANE SAHÉLIENNE DU
FERLO SEPTENTRIONAL, SÉNÉGAL**

Introduction	F. Bourlière
Année sèche au Sahel	J.C. Bille
La régénération de la strate herbacée	J.C. Bille, H. Poupon
Influences de la sécheresse sur la strate ligneuse	H. Poupon, J.C. Bille
Influence de la sécheresse sur le peuplement en termites	M. Lepage
Influence de la sécheresse sur l'avifaune	G. Morel, M.Y. Morel
Influence de la sécheresse sur le peuplement mammalien	A.R. Poulet

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ET TECHNIQUE OUTRE-MER



PROGRAMME ORSTOM/SAHEL

Participation Française au Programme Biologique International (I.C.S.U.)
Section Productivité Terrestre

**RECHERCHES ÉCOLOGIQUES SUR UNE SAVANE
SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL, SÉNÉGAL**

Mémoires 9 à 15

Extrait de la Terre et la Vie, Revue d'Ecologie Appliquée



LA SECHERESSE AU SAHEL

C'est en 1973 que le monde industrialisé a pris conscience des conséquences dramatiques de trois années « à pluviométrie déficitaire » sur l'économie des pays situés immédiatement au Sud du Sahara. Presse, radio et télévision ont multiplié les reportages et tout dernièrement un premier bilan était publié : pour les six pays de l'Afrique francophone (Sénégal, Mauritanie, Mali, Haute-Volta, Niger et Tchad), le déficit en produits céréaliers atteindrait 600 000 tonnes et la mortalité du bétail se chiffrerait par millions de têtes.

Sur les causes de cette situation catastrophique, les journaux ou les ondes se montraient par contre fort discrets. Certains la présentaient timidement comme la conséquence d'un mystérieux phénomène cosmique, d'autres y voyaient la preuve d'une aridification progressive du continent africain, d'autres enfin la conséquence d'une utilisation contraire aux lois de l'écologie des ressources naturelles des marges sahariennes. Sur les modalités même de cette vague de sécheresse, pas un mot ou presque.

Il nous a donc semblé utile de réunir dans ce fascicule de notre revue une série d'articles décrivant d'une façon objective ce qui s'est passé réellement au Sahel de 1969 à 1973. Par un heureux hasard, en effet, une équipe d'écologistes a pu suivre au jour le jour les réactions de la flore et de la faune sauvages à la diminution progressive des pluies. Il s'agit de l'équipe française du Programme Biologique International qui, dans le cadre du programme ORSTOM/SAHEL, étudie la structure et le fonctionnement de l'écosystème de Fété-Olé, au Ferlo, dans le Nord du Sénégal. Grâce aux travaux de ces chercheurs nous disposons maintenant d'indications précieuses sur le régime des pluies dans cette région, les réactions des strates herbacée et arbustive à la sécheresse, ainsi que leurs conséquences sur les populations de termites, d'oiseaux et de mammifères. Ces premiers travaux nous montrent aussi comment les végétaux et animaux sahéliens autochtones s'adaptent au manque d'eau prolongé ; ils nous font entrevoir également comment la Nature reprend ses droits quand les pluies deviennent plus abondantes.

Ces recherches se continuent en 1974 et l'on peut raisonnablement en attendre de précieuses indications qui permettront peut-être d'éviter à l'avenir certaines erreurs qui ont considérablement aggravé un phénomène qui a dû se produire déjà un certain nombre de fois dans le passé.

F. BOURLIÈRE.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
1972, ANNEE SECHE AU SAHEL

par J.C. BILLE

Station d'Ecologie ORSTOM, B.P. 20 Richard Toll, Sénégal.

En 1972, le nord du Sénégal a connu une année climatiquement sèche succédant à deux années faiblement arrosées, comme en témoignent les précipitations enregistrés sur le quadrat P.B.I. de Fété-Olé :

Mois :	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Année
1970 ...	9,3	63,3	65,2	69,2	0	208,7
1971 ...	0	20,5	102,9	73,8	0	202,2
1972 ...	4,5	0	13,1	2,7	13,0	33,3

Cette situation, de par ses conséquences économiques, a attiré l'attention sur le Sahel, et on peut se demander d'une part si le climat de cette zone manifeste une certaine tendance à l'assèchement, entraînant une progressive désertification, et si d'autre part les études biologiques réalisées en 1972 conservent une valeur générale en dépit de circonstances si particulières.

L'hypothèse d'une désertification du Sahel est souvent appuyée par des récits de voyages ou des données pluviométriques concernant deux ou trois dizaines d'années (C.T.F.T., 1973 ; Winstanley, 1973). Le terrain expérimental de Fété Olé étant relativement proche de la ville de Saint-Louis du Sénégal, il paraît souhaitable de faire état des archives météorologiques de cette ville, port ouvert à l'Europe depuis le XVII^e siècle et où, dès 1860, un religieux, le Frère Constantin (1930), se passionnait pour les variations constatées dans les pluies.

Par la suite, en dehors de quelques années où une épidémie de fièvre jaune coupa littéralement Saint-Louis du reste du monde, la tradition se maintint et nous pouvons penser que le siècle de mesures pluviométriques qui y furent effectuées (Chudreau, 1916 ; Service Météorologique du Sénégal, 1964) constitue une information rare en milieu tropical.

HISTORIQUE DES PLUIES AU SAHEL SENEGALAIS

Meilleure probabilité de pluies pour l'année. — On a regroupé sur la figure 1 la fréquence des quantités annuelles d'eau tombée à Saint-Louis par classes de 50 millimètres (126 à 175, 176 à 225, etc.) et pour les périodes 1871 à 1920, 1921 à 1970 et enfin 1871 à 1970. Un certain nombre de constatations s'imposent :

a) les quantités annuelles de pluie sont très variables : de 144 mm en 1877 à 691,5 mm en 1927. Chudreau (1916) cite même pour extrêmes de la période 1848-1913 les valeurs 141 et 799 mm, sans malheureusement préciser plus exactement les années en cause. On pouvait, avant 1972, proposer comme record de sécheresse la valeur 98 mm enregistrée à la station de Podor, située à 40 kilomètres de Fété Olé, en 1942 ;

b) les années extrêmes sont assez nombreuses : sèches comme 1877 (144 mm), 1896 (169 mm), 1913 (150 mm), 1942 (173 mm), 1959 (174 mm) ou 1970 (180 mm) ; humides comme 1869 (649 mm), 1881 (673 mm), 1912 (675 mm), 1918 (663 mm), 1927 (691 mm) et 1930 (614 mm) ;

c) les années très sèches sont plus nombreuses après 1920, et les années très humides plus rares après 1920 également, mais les années moyennement sèches se rencontrent plus souvent au cours de la première moitié du siècle d'observations, et les années moyennement humides existent surtout au cours de la période récente ;

d) il semble étonnant que les biologistes, qui sont particulièrement circonspects en ce qui touche à leurs propres mesures, utilisent sans précaution des moyennes climatiques dont ils évoquent à peine la dispersion : si on espère ici une distribution normale des précipitations, il faudrait énoncer la moyenne avec son intervalle de confiance : 370 ± 45 mm, c'est-à-dire de 325 à 415 mm ;

e) mais, et ceci est évident sur le graphique commenté, la courbe de fréquence est nettement dissymétrique, et il ne s'agit pas d'une répartition normale. Par suite, la moyenne arithmétique n'a qu'une signification très relative ;

f) de même, le nombre d'années utilisées est trop faible :

rareté des pluies comprises entre 376 et 422 mm, par rapport à l'abondance dans les deux classes immédiatement inférieure et supérieure ;

g) il est donc préférable de considérer la valeur modale, c'est-

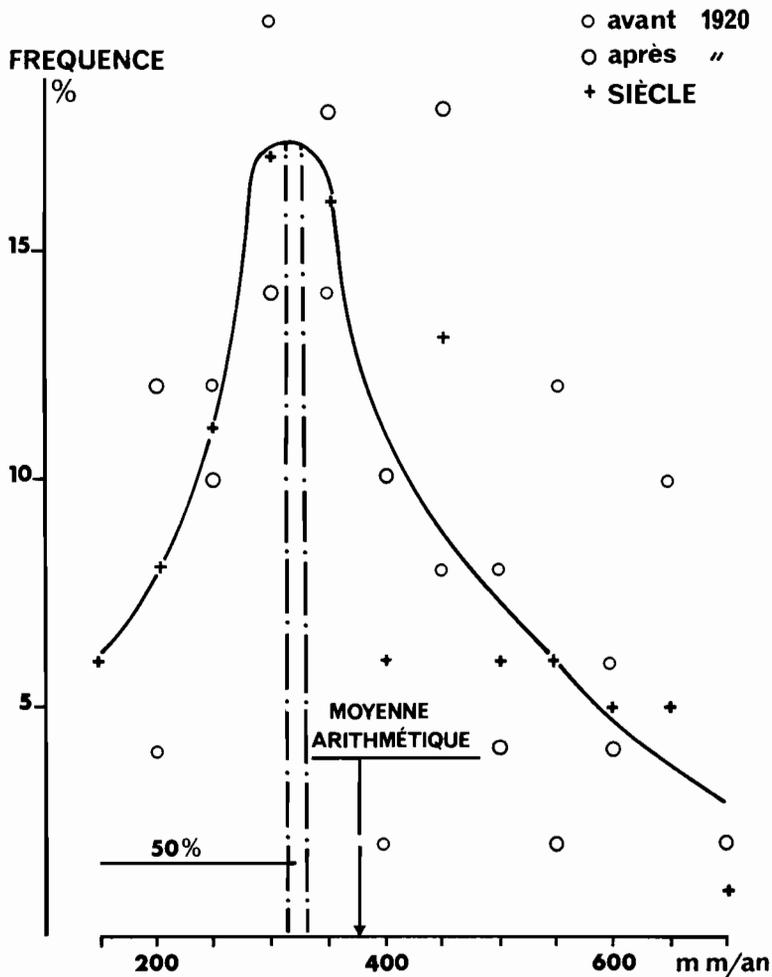


Figure 1. — Fréquence des quantités annuelles de pluie reçues à Saint-Louis du Sénégal pendant la période 1871-1970.

à-dire la plus fréquente, qui est également celle qui divise les pluies en deux ensemble numériquement égaux, soit : 330 mm. Les valeurs inférieures à cette quantité représentent la même proportion avant et après 1920.

Il s'ensuit une modification de la notion qu'on peut avoir d'une année normale ou « anormale ». Ainsi, il est exceptionnel d'avoir plus de 625 mm d'eau dans l'année, ou moins de 175 mm (6 % des cas) ; il est rare d'avoir plus de 525 ou moins de 225 mm (respectivement 11 et 14 années sur 100) ; mais il n'est pas anormal de constater de 225 à 325 mm d'eau, puisque cela se produit presque une année sur trois. En fait, toute quantité d'eau comprise entre 225 et 425 mm est normale, c'est la règle une année sur deux ; pour le reste, il est deux fois plus fréquent d'avoir plus de 425 mm que moins de 250.

Répartition des pluies dans l'espace. — Si l'on compare la pluviométrie de deux stations (figure 2), on constate que l'écart entre les deux valeurs est d'autant plus élevée que l'une des stations a été plus arrosée. Ainsi, pour Dagana et Saint-Louis dont

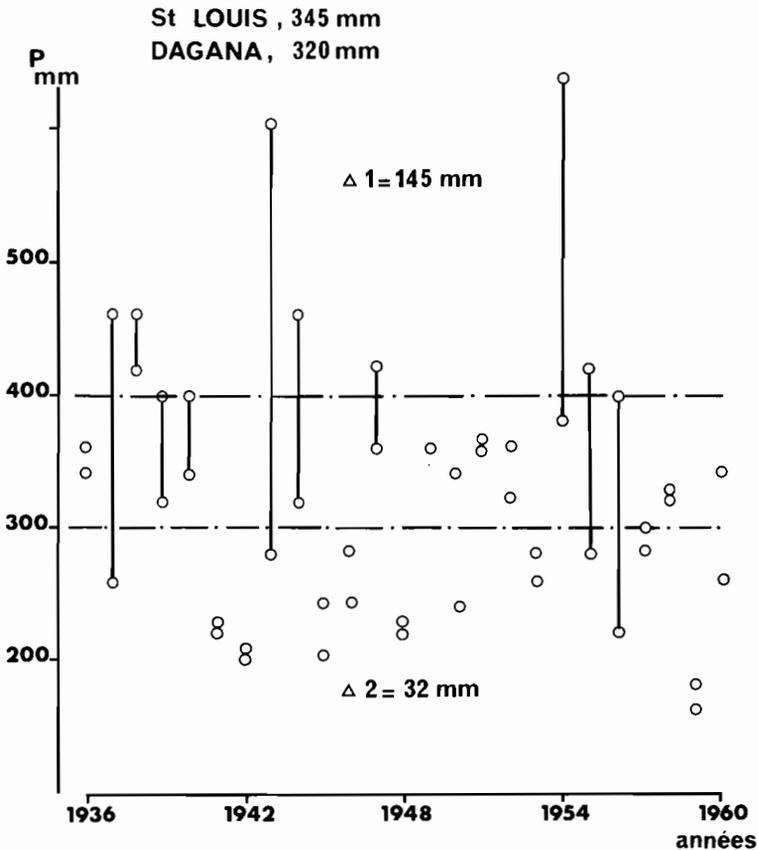


Figure 2. — Comparaison des précipitations à Dagana et Saint-Louis (période 1936-1960).

les moyennes pour la période considérée sont voisines, l'écart moyen entre les pluviosités est de 145 mm si l'une des valeurs est égale ou supérieure à 400 mm ; il n'est plus que de 32 mm en cas contraire.

En outre, l'écart entre les stations est faible deux années sur trois : si la pluviométrie a été faible pour une année déterminée en un point du territoire, il y a donc une forte probabilité pour qu'elle ait été faible presque partout. La réciproque est souvent fausse.

La justification des observations précédentes semble avoir été donnée par Brunet-Moret (1964). Cet auteur a calculé qu'à Rcsso, sur la rive droite du fleuve en face de Richard-Toll, où la moyenne des pluies est de 318 mm, les probabilités de grosses averses sont les suivantes : 46 mm 1 fois par an ; 71 mm 1 fois pour 5 ans ; 87 mm 1 fois pour 10 ans, et 143 mm 1 fois par siècle.

Ces probabilités étant indépendantes, un écart annuel de 100 mm d'eau pour une même station au cours d'années consécutives, ou entre deux stations pour une même année, est parfaitement justifié ; il pourrait atteindre une valeur triple. De plus, la combinaison de ces averses dites exceptionnelles justifie :

- le décalage observé entre la moyenne arithmétique des pluies et la valeur la plus fréquente ;
- la meilleure concordance des années sèches en plusieurs stations, puisque la probabilité simultanée de deux averses de 70 mm, par exemple, n'est plus que d'une année sur 25 (voir sur la figure 2, année 1938).

Répartition annuelle des pluies. — Le tableau ci-après indique les valeurs mensuelles extrêmes relevées pour la période 1848-1970, toujours à Saint-Louis :

	Minimum	Maximum		Minimum	Maximum
Janvier	0	48	Juillet	5	211
Février	0	14	Août	26	477
Mars	0	25	Septembre	5	312
Avril	0	1	Octobre	0	136
Mai	0	27	Novembre	0	35
Juin	0	95	Décembre	0	67

Parallèlement, les moyennes pour la dernière décennie et pour la période 1901 à 1960 sont de :

	1963-72	1901-60		1963-72	1901-60
Janvier	1,2 ± 2,5	1,9	Juillet	53,0 ± 38,5	53,0
Février	1,7 ± 3,5	2,3	Août	110,0 ± 61,0	157,9
Mars	0	0,7	Septembre	94,0 ± 39,0	107,0
Avril	0	0,1	Octobre	58,2 ± 81,0	24,4
Mai	0	1,6	Novembre	0	2,0
Juin	6,9 ± 7,0	14,2	Décembre	0,2 ± 0,7	3,9

S'il pleut chaque année en juillet, août et septembre, il n'y a plus que 75 % de chances pour que des averses se produisent en juin ou octobre, et 25 % pour des précipitations d'hiver, d'ailleurs sans intérêt vis-à-vis de la croissance des plantes. Une année sur deux connaît des pluies étalées sur plus de 100 jours à Saint-Louis ; à Dagana et à Podor, cette espérance est légèrement inférieure avec respectivement 23 et 28 averses supérieures à 1 mm contre 30 à Saint-Louis.

Hypothèse d'une évolution du climat. — On a porté sur la figure 3 les moyennes de précipitations de 5 années consécutives depuis un siècle à Saint-Louis, les valeurs placées entre parenthèses étant incertaines soit parce que les diverses sources ne concordent pas, soit parce qu'il manque une année d'observations.

**précipitations
moyennes pour 5 ans**

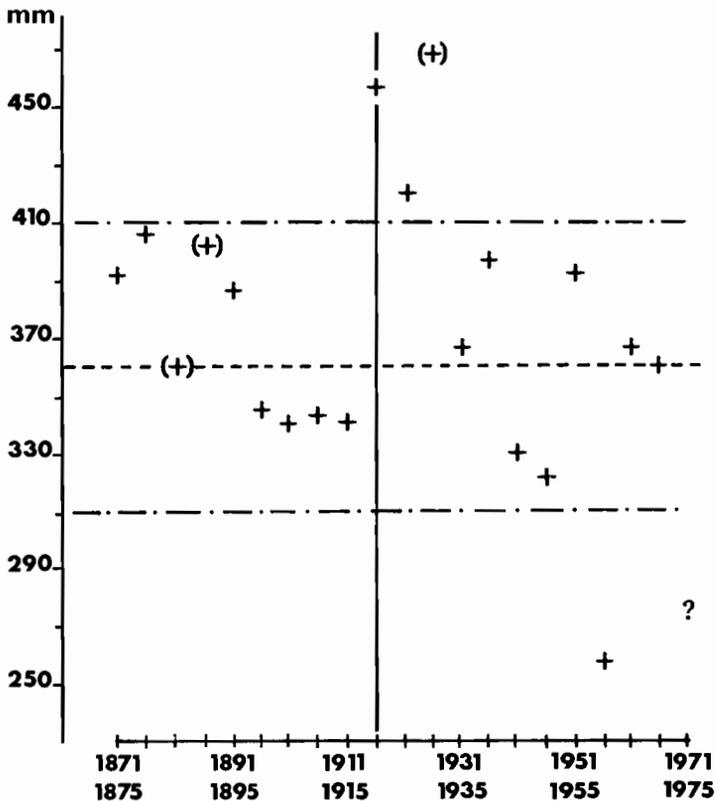


Figure 3. — Moyennes pluviométriques quinquennales à Saint-Louis du Sénégal (période 1871-1970).

La deuxième moitié du siècle se distingue par une plus grande variabilité de ces moyennes, mais il n'apparaît pas de tendance manifeste à une plus grande ou plus faible pluviosité. Cependant, et c'est le point le plus important, le schéma montre une période très arrosée entre 1916 et 1930, époque à laquelle furent mis en place les réseaux d'observations météorologiques d'Afrique. Ainsi, en de nombreux lieux, on devait s'étonner ensuite de n'enregistrer que des pluies très inférieures à ces « normes » très suspectes d'une période exceptionnelle.

Nous nous sommes efforcé de remonter plus avant dans le temps : l'examen des cernes d'accroissement de vieux arbres semble indiquer qu'il y eut une autre époque humide de 1850 à 1860 et le docteur Barte (1858) aurait ainsi pu observer un Sahel plus verdoyant et plus favorable à l'homme qu'il ne l'est souvent, pour autant que les conditions du Sénégal aient été générales à tous les confins du désert.

Par contre, on a gardé peu de souvenir d'une période quinquennale (1956-60) pourtant récente et bien plus sèche que les années 1960 à 70 ; il y eut aussi, de 1896 à 1915, près de vingt années consécutives de pluies médiocres et il paraît donc pour le moins prématuré de parler d'un assèchement actuel du Sahel.

En réalité, la végétation sahélienne est certainement adaptée à une pluviosité annuelle inférieure à la moyenne « classique » et peut sans doute supporter l'absence presque totale de pluies pendant une année. Cependant, la succession de trois années inférieures à 200 mm ne devrait théoriquement être possible que tous les millénaires, et ce dernier point ajoute une valeur particulière aux études conduites au Sénégal dans le cadre du P.B.I.

ACTION DES PLUIES SUR LA VEGETATION HERBACEE

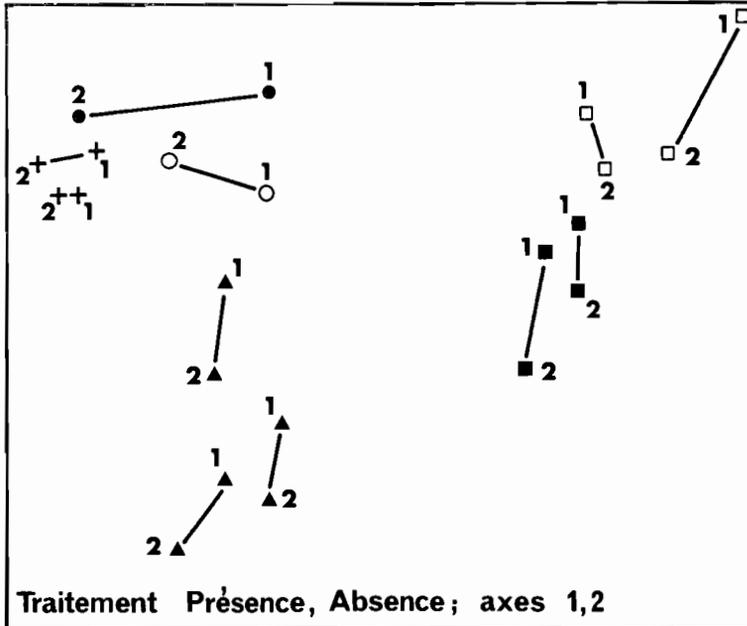
Dans le cas de la strate herbacée, ce ne sont pas les conditions extrêmes de 1972 à Fété Olé qui présentent le plus d'intérêt puisque, les germinations de plantes annuelles ayant rarement eu lieu, la végétation herbacée ne se développa presque pas. Mais il est intéressant de voir comment cette même végétation réagit habituellement à la quantité d'eau reçue.

Action sur la structure des groupements végétaux. — Les groupements herbacés de la région de Fété Olé avaient été définis à partir de l'analyse factorielle des correspondances des relevés botaniques (Bille et Poupon, 1972) qui mettait en évidence sept unités :

- groupement 1 sur dune, avec *Aristida mutabilis* et *Schoenefeldia gracilis* ;
- groupement 2 en replat, avec *Ctenium elegans* et *Cenchrus* spp. ;

- groupement 3 de bas de pente, à *Diheteropogon hagerupii* ;
- groupement 4 sciaphile, sous les arbres des dunes ;
- groupement 5 graminéen, sous les arbres des dépressions ;
- groupement 6 localisé comme le précédent, mais non graminéen ;
- groupement 7 héliophile des dépressions inondables.

La figure 4 présente le déplacement des points représentatifs des relevés effectués au même point d'une année humide à une année plus sèche. On remarque que :



+	groupement	1	▲	groupement	4
●	"	2	□	"	5
○	"	3	■	"	6

Figure 4. — Influence de la sécheresse sur la structure des groupements herbacés.

a) le groupement 1 est le moins affecté, puisque ses projections mathématiques sur le plan choisi ici restent proches : les projections s'éloignent légèrement de la zone correspondant aux dépressions, soit en pratique une xérophilie un peu plus accentuée ;

b) les groupements sous ombrage marquent une nette ten-

dance à une individualisation plus forte : migration des points à l'opposé de la partie héliophile du graphique, partie occupée par les groupements 1, 2, 3 et 7. L'influence des arbustes est donc plus grande en année sèche ;

c) par contre, les groupements 2, 3 et 7 perdent de leur individualisation : le groupement 3 devient voisin des formations de dune, et le centre de dépression 7 se distingue moins bien de sa couronne arbustive. Quant au groupement 2, il disparaît, dernier point tout à fait visible sur le terrain puisque, en année sèche, la principale espèce caractéristique du groupement (*Ctenium*) est rare ou inexistante.

La méthode de traitement mathématique de Roux et Roux (1957) se révèle ainsi très adaptée à une analyse des variations d'un ensemble complexe de conditions écologiques puisqu'elle classe les relevés floristiques en fonction de toutes leurs composantes et permet de raisonner sur les modifications d'affinités entre ces relevés.

Action sur la phénologie et la biomasse. — En 1972, des formes naines ont existé pour des *Panicum laetum*, *Blepharis* et *Borreria* qui ont réussi à effectuer un cycle complet en conditions édaphiques favorables (bas de pente), bien que n'ayant bénéficié d'une alimentation en eau que pendant trois ou quatre semaines. Ces plantes avaient germé fin octobre et ont donné des graines fin décembre, soit après 50 ou 60 jours.

De même, on observe classiquement chaque année certains secteurs défavorisés par les orages et où existent des plantes herbacées de taille réduite qui ont été décrites par de nombreux auteurs. Ceux-ci semblent les justifier par la pauvreté des sols, explication qui n'est pas fautive dans la mesure où la pauvreté en matière organique du substrat implique une faible capacité de rétention en eau.

Enfin, des plantules obtenues en bacs en mars 1972 ont été repiquées et conservées jusqu'à la fin du mois de mai. La fructification a été obtenue en 45 jours pour *Chloris plicurva*, 55 jours pour les *Aristida* et 60 jours pour *Zornia glochidiata*, bien qu'aucune des plantes n'ait à cette époque dépassé 10 centimètres de hauteur. Or il faut admettre que ces plantules n'ont pas manqué d'eau, puisqu'elles vivaient dans des récipients possédant une réserve d'eau, et qu'elles ont poussé dans un milieu normal, identique à ce qu'il fut quelques mois plus tard.

Le seul point commun aux trois formes de nanisme était pourtant un déficit en eau, ou plus exactement un déséquilibre entre l'alimentation et les besoins de la plante, l'évapo-transpiration intense en liaison avec la sécheresse de l'atmosphère n'ayant pu, dans le dernier cas, être compensée par la mise à disposition d'eau



Figure 5. — Le terrain expérimental de Fété-Olé en septembre 1969 (en haut) et septembre 1972 (au-dessous) : en 1972, le sol est resté nu et de nombreux arbres sont défeuillés ou partiellement morts.

à volonté. Il semble qu'il se produise une réaction physiologique qui se traduit par :

- un raccourcissement du cycle végétatif (50 jours au lieu de 70 à 90 jours) ;
- une diminution de la taille des végétaux qui se traduira évidemment, même en année moins sévère, par une diminution de production nette. La fructification mobilise alors une fraction relativement plus importante de cette production.

La figure 6 présente l'évolution des biomasses aériennes de trois groupements herbacés en 1969 et 1970. On constate tout d'abord que le maximum de biomasse sur pied, situé en octobre pour l'année 1970, est retardé en moyenne d'un mois pour 1969, en rapport avec l'allongement de la durée de la période de croissance active. Par ailleurs, les biomasses sont les suivantes :

Standing-crop maximum, g de matière sèche par m ²	Groupements :		
	1	4	7
1969	98	260	410
1970	67	180	360
Réduction de la biomasse en 1970 par rapport à 1969. pour cent	31,6	30,8	12,2

Le groupement 7 se distingue par une sensibilité beaucoup plus faible aux variations de pluviosité, puisqu'on le trouve en terrain inondable. Les groupements 1 et 4 enregistrent la même diminution relative de productivité.

Notion de « Pluies Utiles ». — La « Saison des pluies utiles » sera par définition la période de croissance active des végétaux herbacés annuels (thérophytes), donc la période pendant laquelle la teneur en eau du sol est comprise entre les deux valeurs correspondant aux pF 4, 2 et 3. Ainsi, en 1970, le contrôle des profils hydriques dans les sols a attribué une croissance de 70 jours au groupement 1, 60 jours au groupement 4 et 100 jours au groupement 7.

Si on envisage les rapports entre l'hydratation des sols et la répartition des pluies, il apparaît que la Saison Utile commence le plus souvent à partir du moment où il est déjà tombé environ 60 millimètres de pluie en 15 jours, ou une quantité comprise entre 30 et 60 mm en un laps de temps plus réduit. L'échéance intervient, à Fété Olé, tantôt fin juillet, tantôt début août.

La période de végétation active commence avec les germina-

tions, se poursuit tant que l'apport mensuel est supérieur à 40 mm, et se termine en octobre ou en novembre. En fin de saison, le sol restitue à la végétation la différence d'hydratation entre les valeurs de pF 3 et 4,2 : à peu près 20 mm, et durant toute la période de croissance de l'herbe l'évapo-transpiration réelle est de l'ordre de 60 mm par mois au minimum — plus de 60 mm s'il y a un excédent d'eau disponible. Par conséquent, la saison des pluies utiles se prolonge de 10 jours après la dernière grosse pluie.

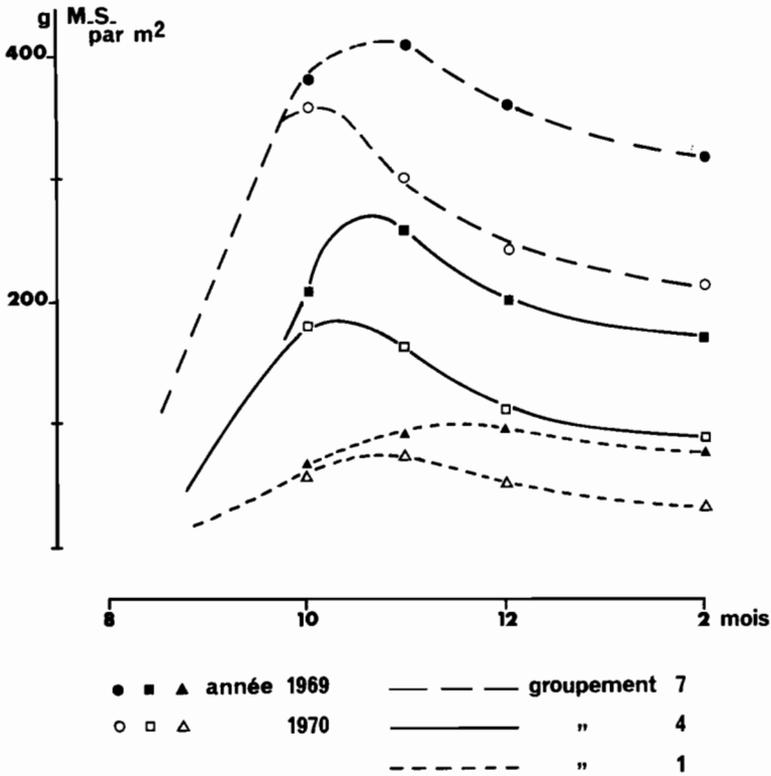


Figure 6. — Comparaison des biomasses aériennes de trois groupements végétaux herbacés en 1969 et 1970, d'août à février.

Ces renseignements ont été utilisés pour tracer l'abaque reproduit par la figure 7 et qui concerne les années 1963 à 1972 pour Saint-Louis, puis Fété Olé, en fonction des valeurs disponibles. On a porté :

a) en juillet et août les précipitations mensuelles en fonction de leur rythme exprimé par la pente de la droite représentative, et avec cumul lorsque les précipitations de juillet ont été insuffisantes (1966, 1967, 1968 et 1971). L'intersection avec la droite

d'ordonnée $p = 60$ mm est considérée comme l'origine de la « Saison Utile » ;

b) en octobre et novembre, les précipitations mensuelles augmentées de 20 mm ; l'intersection avec la droite de pente 2 mm par jour marque la fin de la saison utile.

Pour Dagana où les valeurs retenues sont les moyennes, la

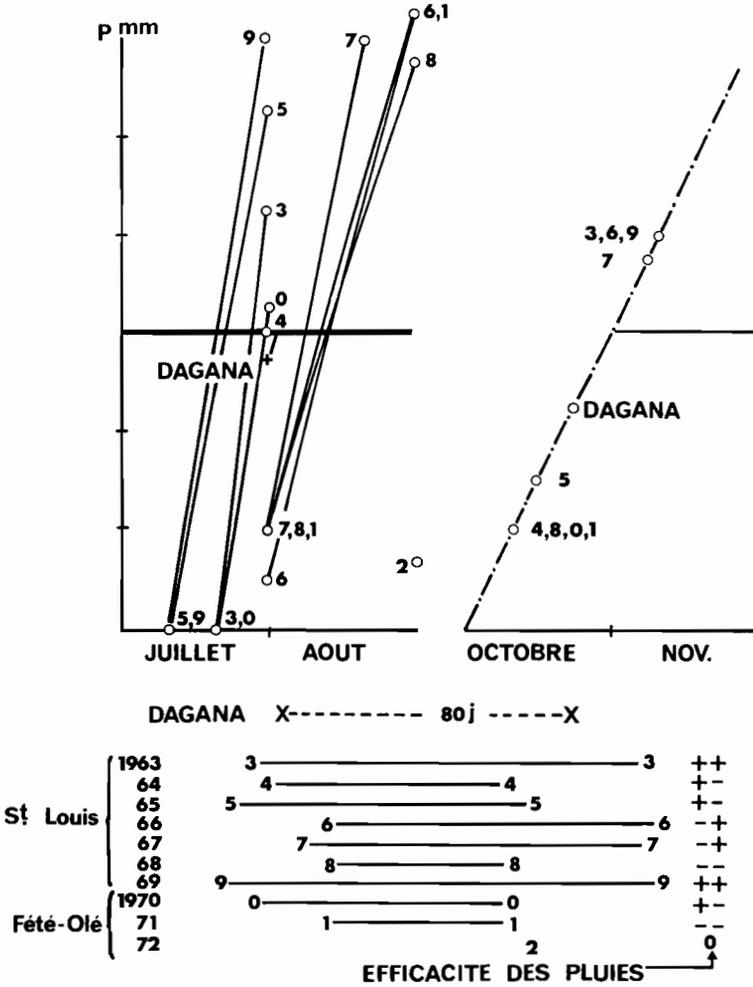


Figure 7. — Saison des pluies utiles.

L'intersection de la droite d'ordonnée $P = 60$ mm avec celle qui représente la pluviométrie cumulée du lieu considéré fournit, en abscisse, la date du début de la « saison utile » ; cette saison s'achève lorsque les pluies d'octobre, augmentées des 20 mm d'eau stockés dans le sol, ont été épuisées à raison de 2 mm par jour.

saison utile dure ainsi 80 jours, du 1^{er} août au 20 octobre. A Saint-Louis, elle a duré de 1963 à 1969 respectivement 105, 70, 80, 85, 90, 55 et 110 jours ; à Fété Olé, on trouve 70 et 55 jours pour les années 1970 et 1971. Il existe des années précoces (1963, 1965, 1969, 1970), et des années où la végétation s'est maintenue tardivement (1963, 1966, 1967 et 1969) ; ne peuvent être considérées que comme plus favorables que la moyenne les années 1963 et 1969 ; défavorables : 1968, 1971 et évidemment 1972.

Cette durée de la saison des pluies utiles pourrait être pour le développement de la strate herbacée un paramètre plus satisfaisant que la pluviosité annuelle. Par exemple, ce terme justifie une production d'herbe plus faible en 1971 (202 mm de pluie) qu'en 1970 (209 mm) dans une proportion que ne justifie pas la faible différence de précipitations.

Prédiction de la production herbacée. — Si on associe les informations précédentes à ce que l'on sait des exigences des espèces, on peut formuler des pronostics floristiques en fonction des hypothèses climatiques :

- Pluies de juillet, engorgement précoce :
 - Groupement 1 : flore riche, jusqu'à 6 % de *Zornia*, quelques Panicées, abondance de *Cenchrus*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Eragrostis tremula*, *Ctenium* et *Schoenefeldia* ;
 - Groupement 4 : dominance des Panicées ;
 - Groupement 7 : abondance de *Panicum humile* et *Eragrostis* spp. aux dépens d'*Echinochloa colona*.
- Pluies tardives (15 août) :
 - Groupement 1 : dominance des *Aristida* et des *Dicotylédones*, flore graminéenne pauvre ;
 - Groupement 4 : presque exclusivement *Chloris prierii* ;
 - Groupement 7 : *Zornia* et *Echinochloa*.

En outre, on peut calculer les productivités apparentes par jour de « Pluies efficaces » (en g de M.S. par m²) :

Groupements :	1	4	7
Année 1969	0,84	2,4	3,7
Année 1970	0,96	2,5	4,3
Moyenne :	0,9	2,5	4,0

Ces valeurs sont assez voisines, en tenant compte du fait que

les durées des saisons utiles calculées sur abaque ne sont pas rigoureusement exactes. Les groupements 1, 4 et 7 occupant respectivement 85, 12 et 3 % de la surface du territoire, la production journalière apparente serait de 11,8 kg de matière sèche par hectare, soit :

Durée de saison des pluies utiles, jours	50	70	90	110
Standing-crop maximum, kg de M.S./ha	590	825	1 060	1 300

De même que la pluviométrie annuelle peut couramment varier de 200 à plus de 400 mm, la production herbacée peut passer du simple au double en zone sahélicienne. Cette constatation, outre le fait qu'elle constitue une mise en garde contre une simplification excessive du potentiel économique de ces régions, explique la variabilité des autres phénomènes biologiques liés à la production primaire : fluctuation des populations animales, déplacements des hommes, intensité des feux incontrôlés, etc.

RESUME

L'étude des précipitations au cours du dernier siècle à Saint-Louis du Sénégal montre une énorme variabilité des phénomènes et une plus grande fréquence de quantités annuelles d'eau inférieures à la moyenne arithmétique. Ces particularités pourraient être dues à l'existence de grosses averses qui se produisent occasionnellement et irrégulièrement. Aucune tendance certaine n'a pu être décelée quant à une évolution du climat depuis cent ans.

La pluviosité intervient à la fois sur la structure des groupements végétaux herbacés et sur la croissance des plantes qui peuvent adopter des formes naines en cas de déficit hydrique, d'où une diminution de production nette. Il est possible d'établir un paramètre du climat (saison des pluies utiles) qui rend compte de la croissance herbacée. Cette production peut varier de zéro (en 1972) à plus d'une tonne de matière sèche par hectare.

SUMMARY

The yearly variations of rainfall for the period 1871-1970 at Saint-Louis (Sénégal) are reviewed. The figures range widely from 144 to 691 mm per year ; the modal value is 330 mm and the mean 370 mm. No definite change in climate during the past hundred years is noticeable in this area.

Rainfall influences both the structure and the productivity of the savana grasslands. At the IBP Study Site of Fété-Olé, above ground production varies « normally » from 590 to 1300 kg/ha (dry weight) ; it appears to be proportional to the duration of the period during which ground water is available to plants (50 to 110 days per year). During 1972, the above ground production of the grass layer on the IBP Study Site was practically nil.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTH, H. (1858). — *Travels and discoveries in North and Central Africa*. London, 5 vol.
- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.
- BRUNET MORET, V. (1964). — *Etude générale des averses exceptionnelles en Mauritanie*. Rapport ORSTOM, Dakar.
- CHUDREAU, R. (1916). — *Le climat de l'A.O.F. et de l'A.E.F.* Paris, A. Collin.
- CONSTANTIN, F. (1930). — Observations météorologiques moyennes conclues de 23 années d'observation. *Bull. Com. Etudes Hist. Sci. A.O.F.*, 14 : 18-33.
- C.T.F.T. (1973). — Contributions à l'étude de la désertification de l'Afrique tropicale sèche. In : *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 148-150.
- FRANQUIN, P. (1973). — Analyse agroclimatique en régions tropicales. Méthode des intersections et période fréquentielle de végétation. *Agronomie Tropicale*, 28 : 665-682.
- ROUX, G. et ROUX, M. (1973). — A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Rev. Stat. Appl.*, 14 : 59-72.
- SERVICES MÉTÉOROLOGIQUES DU SÉNÉGAL (1960). — *Le climat du Sénégal, données statistiques*. Dakar.
- WINSTANLEY, D. (1973). — Recent rainfall trends in Africa, the Middle-East and India. *Nature*, 243 : 464-465.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
LA REGENERATION DE LA STRATE HERBACEE

par J.C. BILLE et H. POUPON

Station d'Ecologie ORSTOM, B.P. 20, Richard-Toll, Sénégal.

La végétation herbacée sahélienne comprend presque exclusivement des plantes annuelles parmi lesquelles les graminées sont prépondérantes, sinon en nombre d'espèces, du moins en biomasse. En 80 jours en moyenne, ces plantes germent, croissent et donnent des graines ; le reste du temps, plus de neuf mois chaque année, seules ces diaspores assureront la pérennité des espèces, et sur elles seulement repose le maintien du tapis herbacé.

Pendant neuf mois donc, les graines sont soumises aux agents de destruction, aux prédateurs, aux aléas du climat ; elles meurent ou survivent discrètement, mêlées à la couche superficielle du sol et invisibles en apparence, entraînées par les vents, dispersées par les insectes, si ténues parfois que les plus petites d'entre elles pèsent moins d'un dixième de milligrammes. Elles comprennent souvent, outre la graine proprement dite, des éléments annexes qui en favorisent la dissémination ou le maintien : arêtes des *Aristida*, enveloppe barbelée des *Cenchrus*, plumets des *Pennisetum*.

Ce stade de la diaspore, à la fois fragile et primordial, a fait l'objet de recherches en rapport avec son importance pour les trois groupements végétaux les plus caractéristiques de Fété Olé : groupement 1 à *Aristida* spp. et *Schoenefeldia gracilis* des dunes, groupement 4 à Panicées sous les arbustes, et groupement 7 des dépressions. On s'est attaché dans chaque cas à retracer la vie des graines de leur production aux germinations, malgré les difficultés évidentes qui expliquent que de telles études aient été rarement entreprises :

— mauvaise connaissance de l'aspect de ces diaspores, ayant entraîné des travaux descriptifs préalables (Bille, 1972) ;

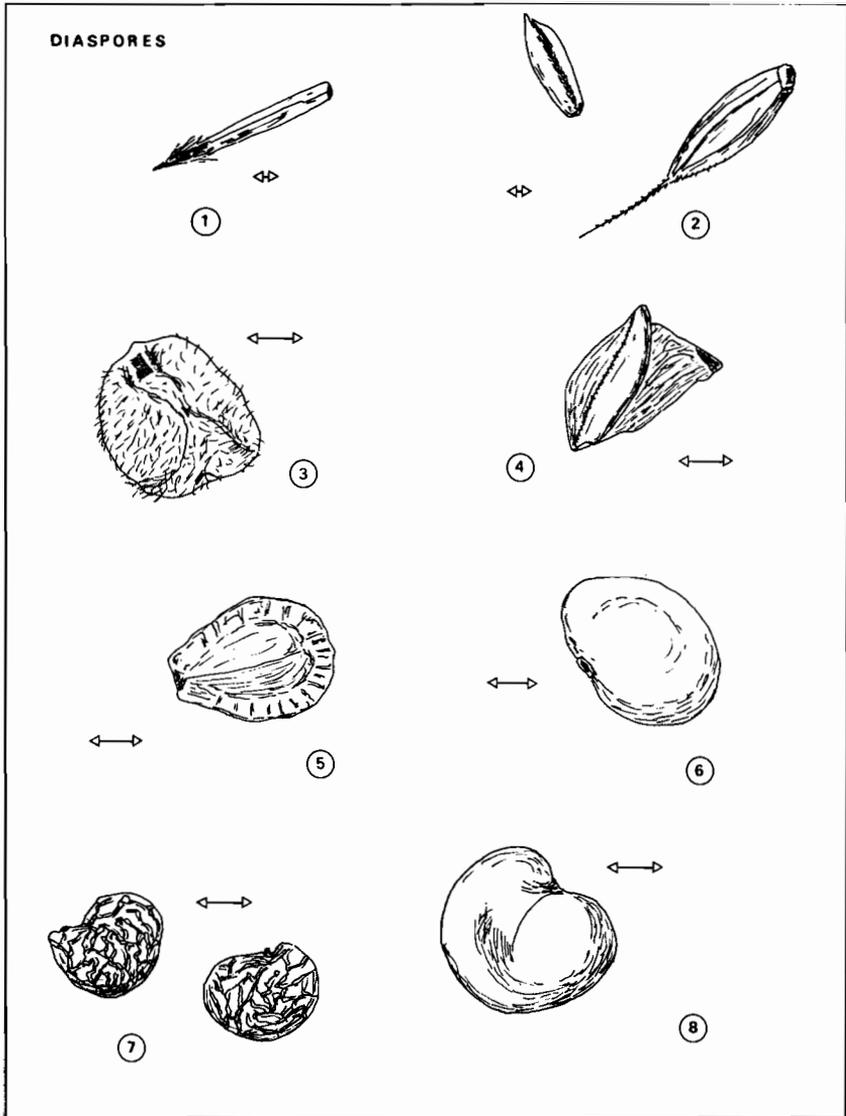


Figure 1. — Représentation de quelques diaspores communes de Fété-Olé :
 1 : *Aristida funiculata* ; 2 : *Andropogon pinguipes* ; 3 : *Ipomoea coptica* ;
 4 : *Chloris pilosa* ; 5 : *Ceratotheca sesamoides* ; 6 : *Alysicarpus vaginalis* ;
 7 : *Trianthema portulacastrum* ; 8 : *Crotalaria perottetii* (la ligne figurant
 à côté de chaque croquis représente 1 mm à l'échelle de la diaspore).

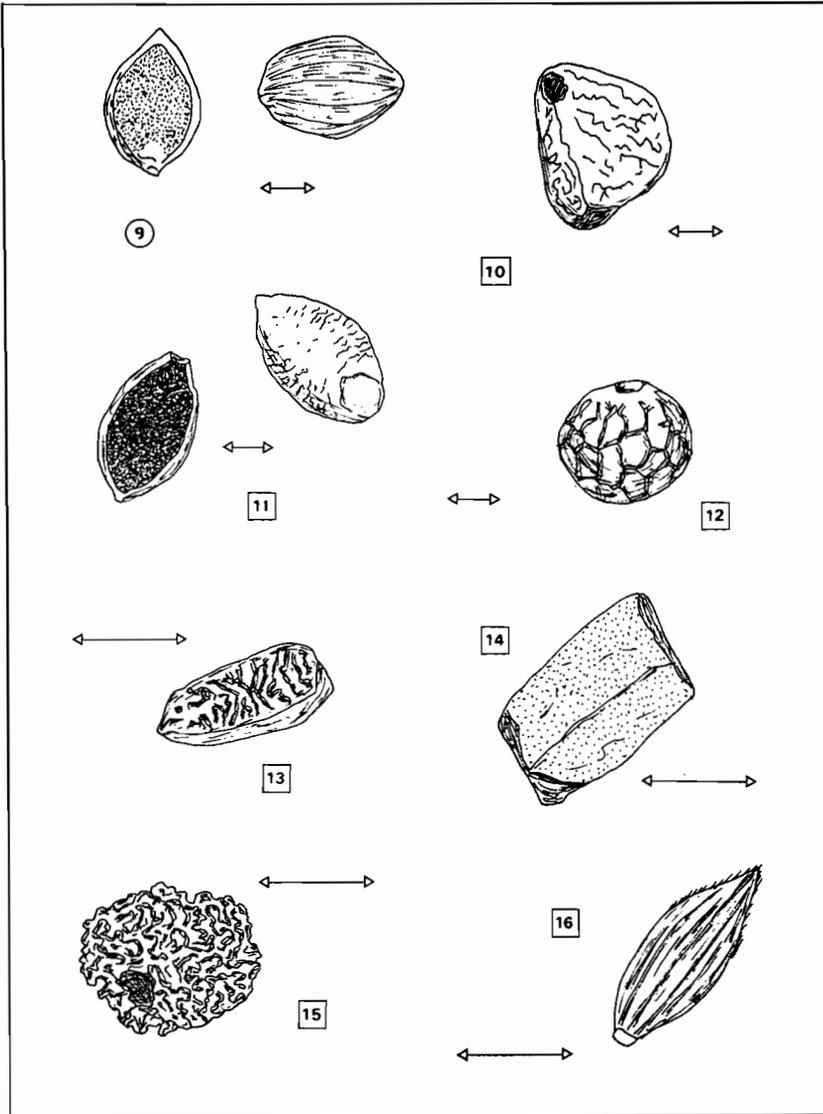


Figure 2. — Représentation de quelques diaspores communes de Fété Olé (suite) :
 9 : *Echinochloa colona* ; 10 : *Merremia pinnata* ; 11 : *Brachiaria hagerupii* ;
 12 : *Commelina forskalaei* ; 13 : *Euphorbia aegyptiaca* ; 14 : *Corchorus tridens* ;
 15 : *Kohautia senegalensis* ; 16 : *Digitaria longiflora*.

- grande variabilité physiologique des espèces qui, selon les conditions climatiques de l'année, produisent plus ou moins de graines ;
- problèmes techniques d'isolement des diaspores au sol, celles-ci étant toujours obtenues en mélange avec de la matière organique en voie de décomposition et des fragments ténus de végétaux ; en outre, chaque série de 60 prélèvements amenait à extraire le matériel végétal de près d'une demi-tonne de terre ;
- répartition très irrégulière des diaspores au sol, chaque accident du microrelief contribuant à l'hétérogénéité des mesures ;
- variabilité dans la taille et le poids des graines, de même que dans leur viabilité, leur âge et leur aptitude à la germination.

C'est pourquoi il est nécessaire d'exprimer des réserves sur une généralisation des résultats qui suivent : ceux-ci ont été obtenus de 1970 à 1972, ils concernent un territoire restreint, et ne sont pas obligatoirement l'expression de normes sahéliennes. Il faudra n'en retenir que les conclusions générales et l'ordre de grandeur des phénomènes.

LA PRODUCTION DE GRAINES

La production de diaspores peut être mesurée soit à partir du nombre d'individus présents au moment de la fructification et de leur rendement moyen en graines, soit au sol après libération totale des diaspores, chaque méthode comportant un risque d'erreur : la première, parce qu'on y additionne les erreurs relatives sur deux termes, la seconde parce que la maturation des graines est très étagée d'une espèce à une autre, d'un individu à un autre, et même pour un seul individu.

Dans le premier cas, il est en outre nécessaire de connaître la composition précise des groupements, et en particulier leur arrangement, c'est-à-dire la manière dont sont quantitativement combinées les différentes espèces constitutrices de la strate herbacée. Il définit donc en nombre et en poids l'intervention de chaque espèce au sein du groupement.

ANALYSE QUANTITATIVE DES GROUPEMENTS. — Trois difficultés apparaissent dès ce premier stade de calcul : a) il est délicat d'attribuer des valeurs d'intervention en nombre pour les espèces les plus rares, qui ne sont qu'occasionnellement présentes sur les surfaces de mesure qui ici, pour des raisons pratiques, ont été limitées à 1 m². Pour de telles espèces, l'arrangement a été déterminé sur des transects de 20 mètres de longueur et on a atténué la variabilité des résultats en regroupant plusieurs espèces en une même rubrique ;

b) le poids unitaire d'une plante varie aussi en fonction du lieu où elle pousse lorsque son amplitude écologique est élevée ;

c) enfin, l'arrangement a été calculé à une époque voisine du standing-crop maximum, mais ce stade est fugace et les sondages ont duré au-delà de cette période. Ce fait, joint à une productivité moindre en 1971, explique que les biomasses totales des groupements soient inférieures à celles de 1970 (Bille et Poupon, 1972).

Arrangement du groupement 1 :

On a retenu 9 éléments constitutifs : *Aristida funiculata* et *A. mutabilis*, *Schoenefeldia*, *Cenchrus* spp., Cypéracées, Papilionacées, le groupe *Blepharis* et *Polycarphaea*, les autres Graminées et des Dicotylédones diverses. La masse aérienne d'un individu (en g de matière sèche) est la suivante :

<i>Aristida funiculata</i>	0,5	<i>Aristida mutabilis</i>	0,8
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	0,95	<i>Cenchrus</i> spp.	1,7
<i>Chloris pilosa</i>	0,6	<i>Ctenium elegans</i>	1,1
<i>Digitaria gayana</i>	0,3	<i>Elionurus elegans</i>	0,3
<i>Eragrostis tremula</i>	0,7	<i>Blepharis linearifolia</i>	1,8
<i>Bulbostylis barbata</i>	0,1	<i>Polycarphaea linariifolia</i>	0,6
<i>Fimbristylis hispidula</i>	0,15	<i>Alysicarpus vaginalis</i>	4,0
<i>Indigofera diphylla</i>	1,9	<i>Borreria radiata</i>	1,3
<i>Cleome tenella</i>	0,15	<i>Gisekia pharmacioides</i>	1,0
<i>Heliotropium strigosum</i>	0,55	<i>Kohautia senegalensis</i>	0,9
<i>Mollugo nudicaulis</i>	0,2	<i>Monsonia senegalensis</i>	1,45

Le tableau I résume l'arrangement du groupement 1 :

Tableau I. Arrangement des espèces constituant le groupement 1.

	Nombre par m ²	Poids unit. moyen	Poids par m ²	%
<i>Aristida funiculata</i>	19,8	0,5	9,9	17
<i>A. mutabilis</i>	18,6	0,8	16,8	28
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	12,4	0,95	12,8	21
<i>Cenchrus</i> spp.	0,6	1,7	1,0	2
Autres Graminées	9,4	0,6	5,7	10
Cypéracées	4,0	0,15	0,6	1
<i>Blepharis</i> + <i>Polycarphaea</i>	5,2	1,2	6,3	11
Papilionacées	1,0	2,0	2,0	3
Autres Dicotylédones	5,2	0,8	4,1	7
TOTAUX	76,2		59,2	100

Arrangement du groupement 4 :

De nouvelles espèces interviennent dont le poids sec d'un individu (g) est le suivant :

<i>Brachiaria hagerupii</i>	1,6	<i>Indigofera astragalina</i> et	
<i>Chloris prieurii</i>	0,85	<i>I. secundiflora</i>	2,6
<i>Digitaria velutina</i>	1,9	<i>Achyranthes aspera</i>	2,3
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	3,1	<i>Cleome viscosa</i>	0,95
<i>Panicum laetum</i>	1,3	<i>Commelina forskalaei</i>	0,35
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	1,2	<i>Gynandropsis gynandra</i>	2,1
	<i>Tribulus terrestris</i>		1,55

Ces espèces ont en moyenne un poids unitaire plus élevé que les précédentes et le rapport biomasse/nombre de plantes passe de 0,78 à 1,24 ainsi qu'il apparaît dans le tableau II résumant l'arrangement du groupement 4.

L'essentiel de la végétation est constitué par des Panicées, presque inexistantes dans le groupement 1, et les Graminées interviennent comme précédemment pour quatre cinquièmes de la biomasse.

Tableau II. Arrangement des espèces constituant le groupement 4.

	Nombre	Poids unit.	Poids par m ²	%
<i>Aristida</i> spp.	14,4	0,8	11,6	6
<i>Schoenefeldia</i>	8,2	0,95	7,8	4
<i>Brachiaria hagerupii</i>	17,8	1,6	28,5	16
<i>Chloris prieurii</i>	25,0	0,85	21,3	12
<i>Digitaria velutina</i>	8,4	1,9	16,0	9
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	6,6	3,1	20,5	11
<i>Panicum laetum</i>	24,6	1,3	32,0	18
Autres Graminées	7,4	1,0	7,4	4
Cypéracées	12,8	0,25		2
<i>Blepharis</i> + <i>Polycarpha</i>	5,4	1,2	6,5	4
<i>Indigofera</i> spp.	4,4	2,6	11,3	6
Autres Dicotylédones	10,4	1,95	15,2	8
TOTAUX	145,4		181,3	100

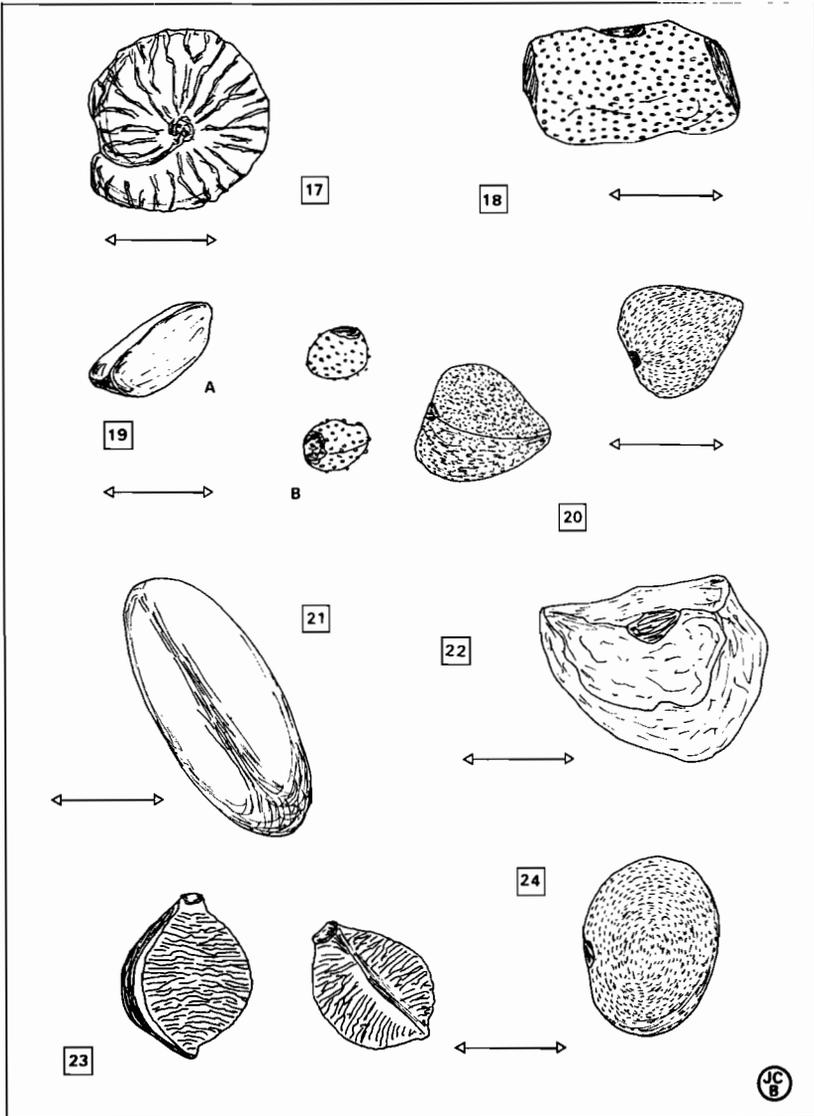


Figure 3. — Représentation de quelques diaspores communes de Fété Olé (suite) :
 17 : *Cleome viscosa*; 18 : *Indigofera aspera*; 19 : *Eragrostis* (A) *pilosa*, (B) *tremula*;
 20 : *Bulbostylis coleotricha*; 21 : *Borreria stachydea*; 22 : *Heliotropium ovalifolium*;
 23 : *Fimbristylis quinquangularis*; 24 : *Indigofera diphylla*.

Arrangement du groupement 7 :

On a assimilé ici au groupement 7 les groupements à *Pennisetum pedicellatum* et *Andropogon spp.* (le plus souvent *A. pinguipes*). Le poids des individus, en g de matière sèche, des principales espèces est le suivant :

<i>Zornia glochidiata</i>	1,05
<i>Echinochloa colonum</i>	1,85
<i>Brachiaria ramosa</i>	1,3
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	4,25
<i>Eragrostis spp.</i>	0,4
<i>Panicum humile</i>	0,8
<i>Andropogon spp.</i>	3,3
<i>Pycnus macrostachyus</i>	0,8
<i>Schizachyrium exile</i>	0,4
<i>Blainvillea gayana</i>	1,4

Le rapport biomasse/nombre de plantes avoisine 1,34, car dans l'ensemble les espèces sont assez feuillues. On peut établir le tableau d'arrangement comme précédemment (Tableau III) :

Tableau III. Arrangement des espèces constituant le groupement 7.

	Nombre	Poids unit.	Poids par m ²	%
<i>Aristida spp.</i>	9,4	0,8	7,5	2
<i>Brachiaria ramosa</i>	14,2	1,3	18,6	6
<i>Diheteropogon + Andropogon</i>	11,2	3,2	36,0	12
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	6,8	4,25	29,2	9
<i>Echinochloa colonum</i>	27,4	1,85	50,7	15
<i>Eragrostis spp.</i>	12,8	0,5	6,4	4
<i>Panicum humile</i>	30,6	0,8	24,5	8
Autres Graminées	11,4	0,7	8,0	3
Cypéracées	10,4	0,8	8,4	3
<i>Indigofera spp.</i>	3,6	2,6	9,2	3
<i>Zornia glochidiata</i>	70,4	1,05	74,0	
Autres Dicotylédones	21,0	1,55	32,6	11
TOTAUX	229,4		305,9	

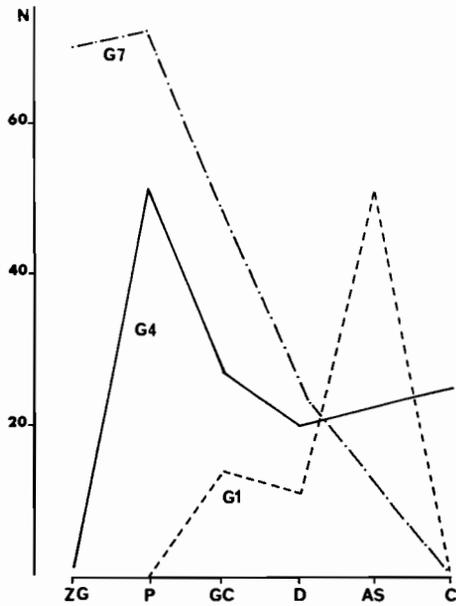


Figure 4. — Nombre de plantes par mètre carré.

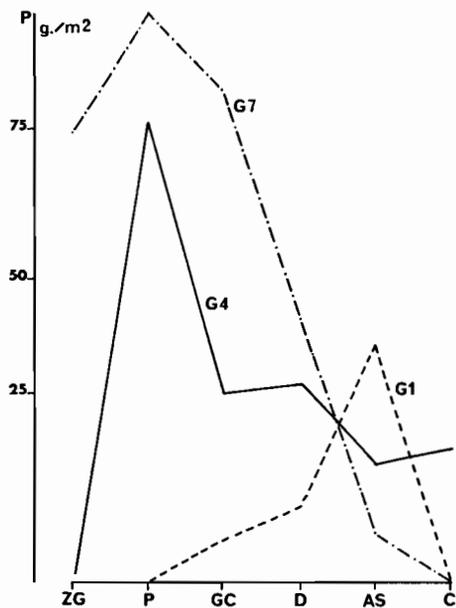


Figure 5. — Analyse de la biomasse herbacée ; voir le texte pour l'explication des abréviations.

Les figures 4 et 5 résument les données pour les trois groupements considérés, mais on y a regroupé les plantes en 6 catégories portées en abscisses :

- ZG, *Zornia glochidiata* qui représente le quart de la biomasse 7 et la caractérise ;
- P, Panicées, absentes de 1, mais dominantes en 4 et 7 ;
- C, *Chloris prierii* exclusive du groupement 4 ;
- AS, *Aristida* spp. et *Schoenefeldia gracilis*, toujours présentes ;
- D, Dicotylédones diverses, dont aucun élément autre que *Zornia* ne constitue plus de 5 % de la biomasse ;
- GC, Cypéracées et autres Graminées.

Ce choix a été fait de façon à individualiser de façon très nette chacun des groupes par rapport aux autres, et il sera maintenu dans les schémas ultérieurs de sorte que tous ces graphiques puissent être comparés entre eux et en particulier rapprochés des deux premiers, assez voisins.

CALCUL DE LA PRODUCTION DE GRAINES. — Des mesures effectuées sur les 50 espèces les plus communes de Fété Olé, on a retenu comme nombre de diaspores produites et poids unitaires des diaspores les valeurs regroupées dans le tableau IV.

A partir des données précédentes, on peut calculer la production de graines en nombre et en poids par m² (Tableau V).

Les résultats en poids ont été reportés sur la figure 6 qui ne diffère de la figure 4 qu'en raison du faible poids des graines de Cypéracées avec, à l'opposé, un poids élevé pour celles des Dicotylédones dans les groupements 4 et 7. L'intervention des diaspores dans la biomasse est de 6 % dans le groupement 1, de 3,4 % dans le groupement 4 et de 3,9 % dans le groupement 7.

Pour un hectare comprenant 8 500 m² de groupements de type 1, 1 200 m² de groupements sous ombrages et 300 m² du groupement 7, il a donc été produit :

$31,9 + 10,5 + 3,0 = 45,4$ millions de graines
représentant $19,7 + 7,4 + 3,6 = 30,7$ kg (en poids sec).

LES GRAINES AU SOL

Les diaspores produites tombent donc au sol. Les mesures qui en ont été faites ont eu lieu pour la première fois en novembre 1971, mais avec une technique encore incomplète, la seconde fois en août 1972 de façon approfondie et la troisième fois en janvier 1973 plus superficiellement. L'extraction des graines a été effectuée,

Tableau IV. Nombre de graines produites et poids moyen de chaque graine.

Espèce	Nombre de graines par plante	Poids d'une graine (mg)
<i>Achyranthes aspera</i>	42	1,50
<i>Alysicarpus vaginalis</i>	24	2,83
<i>Aristida funiculata</i>	21	2,33
<i>A. mutabilis</i>	59	0,64
<i>Blainvillea gayana</i>	12	4,30
<i>Blepharis linarifolia</i>	2,1	37,0
<i>Borreria radiata</i>	47	0,69
<i>Brachiaria hagerupii</i>	39	2,20
<i>B. ramosa</i>	25	1,20
<i>Bulbostylis barbata</i>	50	0,16
<i>Cassia tora</i>	15	19,00
<i>Cenchrus</i> spp.	20	3,45
<i>Chloris pilosa</i>	48	0,51
<i>C. prieurii</i>	74	0,37
<i>Cleome tenella</i>	30	0,11
<i>C. viscosa</i>	22	0,30
<i>Commelina forskalaei</i>	3,2	0,12
<i>Crotalaria</i> spp.	19	2,98
<i>Ctenium elegans</i>	62	0,22
<i>Cyperus</i> spp.	87	0,16
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	81	0,25
<i>Digitaria gayana</i>	30	0,30
<i>D. velutina</i>	86	0,20
<i>Diheteropogon hagerupii</i>	16	0,68
<i>Echinochloa colona</i>	55	1,94
<i>Elionurus elegans</i>	11	0,32
<i>Eragrostis ciliaris</i>	96	0,14
<i>E. tremula</i>	58	0,33
<i>Fimbristylis hispidula</i>	83	0,22
<i>Gisekia pharmacioides</i>	69	0,26
<i>Gynandropsis gynandra</i>	31	0,55
<i>Heliotropium strigosum</i>	11	3,00
<i>Indigofera astragalina</i>	39	4,35
<i>I. aphylla</i>	73	0,78
<i>I. secundiflora</i>	90	1,26
<i>Kouluia senegalensis</i>	2,5	0,33
<i>Limeum viscosum</i>	6	2,54
<i>Mollugo nudicaulis</i>	40	0,09
<i>Monsonia senegalensis</i>	2,7	2,70
<i>Panicum humile</i>	83	0,18
<i>P. laetum</i>	68	0,1
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	50	2,30
<i>Polycarpha linearifolia</i>	85	0,28
<i>Pycereus macrostachyus</i>	16	1,44
<i>Schizachyrium exile</i>	9	0,23
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	93	0,11
<i>Tragus racemosus</i>	39	0,32
<i>Tribulus terrestris</i>	8	6,40
<i>Triumfetta pentandra</i>	17	0,96
<i>Zornia glochidiata</i>	23	1,92

Tableau V. Production de graines dans les trois principaux groupements, en nombre (N) et en grammes par m² (P) poids sec.

GROUPEMENT 1 :	N	P
<i>Aristida funiculata</i>	395	0,89
<i>A. mutabilis</i>	1 120	0,65
<i>Cenchrus</i>	15	0,05
<i>Schoenefeldia</i>	1 115	0,12
<i>Blepharis</i> + <i>Polycarpaea</i>	260	0,30
Cyperacées	260	0,04
Papilionactes	45	0,06
Autres Graminées	410	0,14
Dicotylédones diverses	130	0,07
Total	3 750	2,32
GROUPEMENT 4 :	N	P
<i>Aristida</i> spp.	575	0,57
<i>Schoenefeldia</i>	700	0,08
<i>Blepharis</i> + <i>Polycarpaea</i>	270	0,31
Cyperacées	1 085	0,19
Papilionactes	285	0,60
<i>Panicum laetum</i>	1 620	1,54
<i>Diheteropogon</i>	100	0,08
<i>Digitaria velutina</i>	710	0,15
<i>Chloris prieurii</i>	1 880	0,62
<i>Brachiaria hagerupii</i>	715	1,56
Autres Graminées	590	0,15
Divers Dicotylédones	210	0,29
Total	8 740	6,14
GROUPEMENT 7 :	N	P
<i>Aristida</i> spp.	375	0,37
<i>Brachiaria ramosa</i>	355	0,42
<i>Andropogon</i> + <i>Diheteropogon</i>	170	0,14
<i>Pennisetum</i>	340	0,78
<i>Echinochloa</i>	1 500	2,88
<i>Eragrostis</i> spp.	1 280	0,19
Autres Graminées	685	0,14
<i>Panicum humile</i>	2 040	0,46
<i>Zornia</i>	2 120	4,05
Cyperacées	310	0,05
Papilionacées diverses	235	0,49
Divers Dicotylédones	630	2,00
Total	10 040	11,97

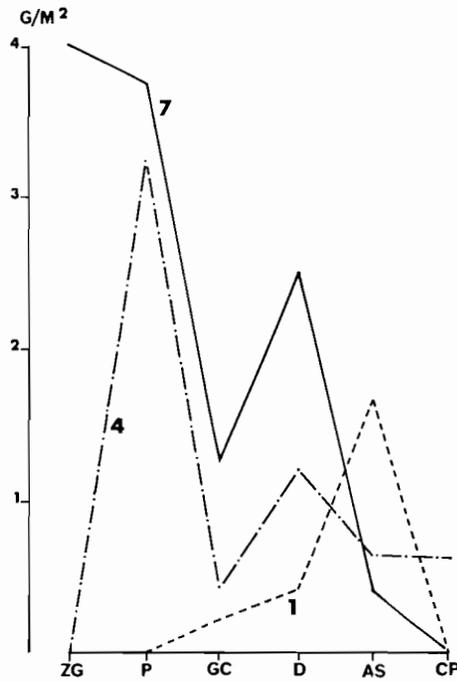


Figure 6. — Production de graines, en grammes par mètre carré.

comme celle des racines fines, par tri dans des échantillons de sol de surface connue prélevés dans les divers groupements végétaux.

Résultats : En novembre 1971 les sondages réalisés sur les groupements 1 et 4 avaient donné les résultats suivants :

Groupement 1		Groupement 4	
	g/m ²		g/m ²
<i>Zornia</i>	0,03	<i>Zornia</i>	0,05
Panicées	0,07	Panicées	5,29
G + C	0,39	G. C.	0,64
Dicotylédones	0,59	Dicotylédones	1,73
<i>Aristida + Schoenefeldia</i>	2,26	<i>Aristida + Schoenefeldia</i>	0,97
Chloridées	0,11	<i>Chloris</i>	0,92
	<hr/>		<hr/>
	3,45		9,60

En affectant ces groupements des proportions spatiales 3/4 et 1/4, la quantité de graines au sol avait été estimée à $26 + 24 = 50$ kg par hectare.

Si l'on compare ces résultats à la production calculée, deux conséquences se dégagent :

- on trouve plus de graines au sol qu'il n'en a été produites, même en tenant compte des possibilités d'erreurs dans les mesures (production calculée : 25 à 35 kg/ha, graines au sol 40 à 60 kg/ha). Donc une partie des graines trouvées en novembre 1971 avait été produite *avant* la saison des pluies de cette même année. En gros, on peut estimer qu'un tiers des graines trouvées au sol sont le reliquat des années antérieures ;
- on trouve dans les groupements 1 et 4 des graines qui n'ont pas été produites sur place : *Zornia* dans les deux cas, des Panicées et *Chloris prierii* dans le premier : il y a donc dispersion des diaspores produites par les pluies, le vent, ou les animaux, ou plusieurs de ces facteurs conjointement.

Les sondages ultérieurs, outre la mesure de la consommation, devaient donc permettre de préciser l'intensité du brassage des graines au cours de l'année, donc être plus précis en multipliant les échantillons et en identifiant mieux les diaspores. Il parut également indispensable de compter les graines, ce qui n'avait pas été fait.

En août 1972, les résultats, en graines par m², furent ceux présentes dans le tableau VI.

Tableau VI. *Graines présentes au sol dans les trois groupements en août 1972.*

	Groupement 1	Groupement 4	Groupement 7
<i>Zornia glochidiata</i>	5	70	2 450
Panicées	120	3 220	5 020
Graminées diverses et Cypéracées ..	580	1 840	1 800
Dicotylédones	560	1 060	1 480
<i>Aristida</i> et <i>Schoenefeldia</i>	2 100	1 085	990
<i>Chloris prierii</i>	50	2 050	200
Totaux	3 315	9 325	11 940

Sachant que les graines se sont déplacées, il importe d'effectuer pour chaque catégorie un bilan par unité de surface, et de comparer ce bilan à celui de la production (tableau VIII).

Tableau VIII. *Comparaison du nombre de graines produites et présentes au sol.*

	en millions par hectare	
	Production	Au sol
Z. G.	0,64	0,04 + 0,08 + 0,74
P.	4,82	1,02 + 3,86 + 1,51
G. C.	8,60	4,93 + 2,21 + 0,54
D.	4,97	4,76 + 1,27 + 0,44
A. S.	24,09	17,85 + 1,31 + 0,30
C. P.	2,26	0,42 + 2,46 + 0,06

Les graines au sol sont plus nombreuses que les graines produites de 34,4 % pour *Zornia* ; 32,6 % pour les Panicées ; 10,7 % pour les Graminées diverses ; 28,2 % pour les Dicotylédones autres que *Zornia* ; 30,1 % pour *Chloris prierii*. Il manque 19,2 % de la production du groupe *Aristida* + *Schoenefeldia*. Or, l'examen des résultats bruts des comptages montre que *Schoenefeldia*, *Eragrostis*, les plus petites des Cypéracées, *Cleome tenella* et d'autres espèces dont les diaspores se confondent aisément avec des grains de sable ne sont pour ainsi dire jamais mentionnées. Il faut admettre qu'on n'a pas su les trouver bien qu'elles représentent 17,7 millions de graines par hectare.

Il semble bien que la quantité de graines-reliques des années antérieures s'exprime par les quatre excédents concordants trouvés, soit en moyenne 31,3 %, avec sans doute de légères variations spécifiques. On constate en outre que, si l'on supprime de la production les espèces non retrouvées au sol (environ 12,8 millions), on arrive à des excédents de même ordre dans tous les cas.

C'est pourquoi on a reporté sur les graphiques des valeurs corrigées de production, valeurs qui font intervenir cette absence de petites graines dans les recherches au sol. Cette erreur influe moins sur les calculs en poids : 2,5 kg par hectare qui, répartis surtout dans le groupement 1, ne correspondraient qu'à une majoration de 0,3 g par m².

Enfin, on a une indication sur le bilan du brassage des graines : leur nombre a augmenté dans les groupements 4 et 7 pour diminuer dans le groupement 1, et les échanges les plus importants ont lieu entre groupements 1 et 4 ; ces échanges se font en tous sens et sont d'autant plus intenses que les graines ont une plus grande surface par rapport à leur poids : 15 % de *Zornia*, 20 % de *Chloris prierii* par exemple.

En août 1972 et janvier 1973, on a pu effectuer des pesées et les diaspores trouvées à ces deux dates représentaient globalement, en g par m² :

	Août 1972	Janvier 1973
Groupe 1	2,4	2,1
Groupe 4	10,3	9,2
Groupe 7	17,1	14,2

En tenant compte des remarques du paragraphe précédent, il faut majorer de 0,3 g les valeurs correspondant au groupement 1, soit 2,7 et 2,4 g/m². Pour un hectare, ces quantités représentent 40,4 et 35,7 kg.

La différence de 4,7 kg/ha entre les deux résultats représente la consommation entre les deux dates, soit 940 g par mois. Pour qu'une consommation de même ordre ait été possible avant août, il eut fallu qu'il y ait en novembre $40,4 + 7,5 = 47,9$ kg/ha de graines au sol. L'excédent en poids des graines au sol par rapport à la production est d'environ 34 %.

Dans ces conditions, il y avait en novembre 1971, 3,5 g/m² de graines dans le groupement 1, 9,2 g/m² dans le groupement 4 et 17,9 g/m² dans le groupement 7. Or la consommation s'exerce tout particulièrement dans les groupements 4 et 7 où l'on trouve les termitières et fourmilières, la plupart des oiseaux, etc. Si l'on admet que le quart de la consommation concerne le groupement 1, on aurait dû y trouver au mois d'août 3,2 g de graines par m² : la différence s'explique par un déplacement, et on peut proposer le schéma du tableau IX.

Pourtant, et quoique les déplacements de graines soient une certitude, ce schéma séduisant reste hypothétique et les quantités mises en jeu ne sont pas mesurables : elles auraient parfois représenté moins de 1 cg par prélèvement échantillon.

LE « SPECTRE-GRAINES ». — Les diaspores présentes en un point déterminé du terrain en début de saison des pluies présentent

Tableau IX.

	Novembre	Consom- mation	Déplace- ment	Août
Groupement 1 (g/m ²)	3,5	— 0,3	— 0,5	2,7
Groupement 4 —	9,2	— 4,0	+ 3,1	10,3
Groupement 7 —	17,9	— 3,0	+ 2,2	17,1
ou, en kg/ha				
Groupement 1		2,5	— 4,2	
Groupement 4		4,8	+ 3,6	
Groupement 7		0,9	+ 0,6	
Totaux		8,2	0	
De même, au cours de la seconde période :				
	Août	Consom- mation	Déplace- ment	Janvier
Groupement 1	2,7	— 0,17	— 0,13	2,4
Groupement 4	10,3	— 2,0	+ 0,9	9,2
Groupement 7	17,1	— 2,9	—	14,2
Bilan par ha		4,6	0	

un spectre floristique différent de celui de la strate herbacée au même point. C'est à cet assemblage particulier, présenté figure 7, que nous avons donné le nom de « spectre-graines ».

Si l'on compare le nouveau diagramme à celui de la figure 4, on voit que la combinaison des divers éléments est beaucoup plus nuancée dans le cas des diaspores :

- *Zornia* n'est plus l'apanage du seul groupement 7, de même que *Chloris prieurii* qui est très disséminé, notamment vers les points bas ;
- les Graminées diverses et les Cypéracées sont assez régulièrement présentes sur toutes les surfaces qui pourront se diversifier plus ou moins selon les circonstances : c'est dans ce groupe qu'on rencontre de nombreuses caractéristiques comme *Ctenium*, les *Eragrostis*, *Bulbostylis*, etc. ;
- les Dicotylédones autres que *Zornia* sont très bien représentées dans le groupement 1, et leur potentiel s'exprimera tout particulièrement en année climatiquement défavorable ;

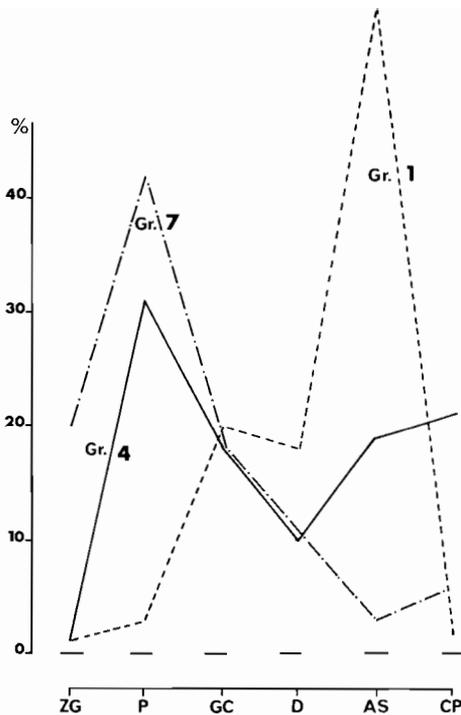


Figure 7. — Le « spectre graines » :
Diaspores présentes au sol en début de saison des pluies.

- les diaspores des Panicées sont peu mobiles, sans doute plus en raison de leur forme que de leur poids, et aussi à cause de leurs lieux de production bien abrités ;
- les espèces du groupement 1 sont les plus touchées par le remaniement, ce qui était déjà apparu dans le bilan des déplacements.

LES GERMINATIONS

Il importe maintenant de comprendre comment, à partir des éléments précédents, s'établit la végétation d'une année donnée et quels phénomènes président à la germination des graines et au déterminisme des formations végétales. *In situ*, tout se passe en quelques jours pendant lesquels la fugacité et la variabilité des observations déroutent l'examineur. C'est pourquoi il sera fait appel aussi souvent que nécessaire à des résultats expérimen-

taux, obtenus au cours d'essais répétés jusqu'à ce que s'en dégagent des informations interprétables.

En outre, les observations de terrain ont été partiellement réalisées et transmises par MM. Bocoum et Lepage qui ont bien voulu suivre les phénomènes en 1971 et à qui nous avons plaisir à exprimer des remerciements pour leur aide précieuse en de multiples circonstances.

LES CONDITIONS DE GERMINATION. — Les germinations expérimentales ont été obtenues dans des bacs à réserve d'eau. Le sol, placé sur une toile, est alimenté en eau par l'intermédiaire d'une mèche plongeant dans le liquide, de sorte qu'on évite aussi bien l'engorgement et l'asphyxie qu'un assèchement incontrôlable.

La consommation d'eau moyenne par jour a été de 2 à 4 dg par cm² de surface, équivalent à une hauteur de 2 à 4 mm, bien qu'on ait été placé dans les conditions d'évapo-transpiration maximum qui, mesurées à Richard-Toll (Rijks, 1971-72), en cuves lysimétriques, prend habituellement des valeurs de 5 à 9 mm par jour.

La terre utilisée dans les bacs était celle des horizons supérieurs, fidèlement reconstitués, de deux types de sols de Fété Olé : sol pauvre de dune et sol relativement humifère sous les arbres. Aucune différence n'a jamais été constatée entre les deux séries d'essais au cours des premiers stades de végétation.

Enfin, cause certaine d'erreur, mais nécessité pratique, les expériences ont été conduites à Saint-Louis sous un climat sensiblement différent de celui de Fété Olé, avec une humidité relative plus élevée et une température plus basse que sur le terrain. Il est possible, en particulier, d'y voir la cause, ou l'une des causes, d'une évapo-transpiration plus faible.

Des échecs en début d'expérimentation (décembre 1971) amenèrent à utiliser le mode opératoire suivant :

- densité de semis : 50 graines par bac (830 par m²) ;
- bac couvert pendant les 4 premiers jours.

Les essais ont eu lieu au rythme d'un tous les 15 jours durant l'année 1972 et le début de 1973 ; ils ont porté sur 4 espèces : *Aristida funiculata*, *A. mutabilis*, *Chloris prieurii* et *Zornia glochidiata* de façon à ce que tous les groupements soient représentés. Ces espèces ont été choisies en raison des facilités de collecte au sol des diaspores en décembre 1971.

Température de germination. — La figure 8 donne les moyennes mensuelles de température de l'air et du sol à diverses profondeurs d'après les mesures de D. Rijkes (1971-72). Sauf pour la

profondeur — 50 cm où la température est pratiquement constante au cours de la journée, on a porté les moyennes mensuelles des maxima et minima.

On remarque que, pendant la période de végétation active, la température de l'air reste comprise entre 23 et 37 °C et que celle

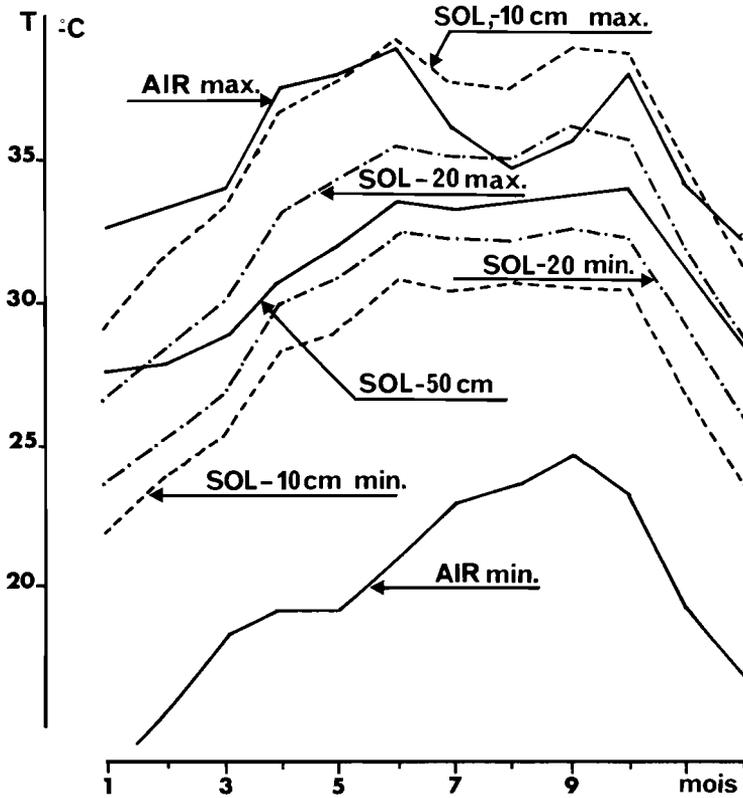


Figure 8. — Températures de l'air et du sol au cours de l'année 1971.

du sol à — 10 cm ne varie que de 30 à 35 °C. Au moment où elles germent habituellement, les graines sont donc placées à une température de l'ordre de 30 °C, condition réalisée dès le mois de juin.

Expérimentalement, les meilleurs résultats ont été effectivement obtenus à l'étuve entre 30 et 40 °C, mais il n'a pas été possible de déceler un seuil inférieur rigoureux de température ; au-dessous de 20 °C seulement, les germinations sont très compromises. Par conséquent, une température élevée fait partie des

conditions requises au moment de la germination, mais une telle condition est très généralement réalisée *in natura* au moment voulu et a peu de chances d'être déterminante.

Eclairement et photopériodisme. — Pendant la période humide, la durée d'insolation reste toujours supérieure à 9 heures par jour, et de février à septembre le rayonnement dépasse 500 langleys par jour. Des essais ont été menés en couvrant les bacs soit avec une plaque de verre, soit avec une feuille opaque : aucune différence significative n'a été enregistrée au cours des différentes périodes de l'année et les germinations seraient indépendantes, ou peu dépendantes des conditions lumineuses.

Conditions hydriques. — Il est très difficile de produire expérimentalement dans le sol des déficits hydriques calculés et de longue durée, à tout le moins sans moyens matériels puissants. Par contre, nous disposons des observations de terrain pour une année moyenne (1970) et des observations de 1972 où les germinations ont été très rares.

En 1970, les germinations se sont produites à partir du 25 juillet après des précipitations de 60 mm environ ; en 1971, il a fallu attendre le 10 août, et les pluies atteignaient à nouveau 60 mm. Dans les deux cas, les germinations ont coïncidé avec le comblement total du déficit en eau des 20 à 30 premiers centimètres de sol, les horizons inférieurs n'ayant récupéré que la moitié de l'eau nécessaire pour atteindre au point de flétrissement.

Cependant, il est peu probable que l'état d'hydratation du sol soit la cause déterminante des germinations, et on peut penser ici, comme pour d'autres régions arides (Went, 1948-49) à l'élimination progressive d'une substance inhibitrice.

On a également enregistré l'humidité relative à 2 cm au-dessus du sol. Cette humidité reste comprise entre 60 et 95 % au moment des germinations, et on peut considérer que l'atmosphère est saturée au niveau du lit de semences : ceci justifie la nécessité de couvrir les bacs à germinations expérimentales à certaines époques où l'atmosphère n'a qu'une trop faible humidité relative.

En 1972, on a mesuré dans les 20 premiers centimètres de sol les teneurs en eau suivantes, en % :

Date	Milieu 1	Milieu 7
1-06	0,2	1,0
30-08	1,2	2,2
30-09	0,4	1,2
30-10	0,8	9,1
15-11	0,4	2,0
pF 4,2	1,3	2,6

Dans le groupement 1, le point de flétrissement n'a jamais été atteint et il n'y a eu aucune germination. Dans le groupement 7, le sol a été saturé quelques jours, très exactement du 22 octobre (date de la pluie déterminante) au 10 novembre, et on a pu y observer de rares germinations concernant des espèces telles que *Borreria*, *Blepharis* et Panicées sans doute moins sensibles à la sécheresse atmosphérique.

En dehors d'une température supérieure à 30 °C, les germinations exigeraient donc une certaine quantité d'eau et une hygrométrie élevée, ces dernières conditions étant beaucoup plus rigoureuses que la première.

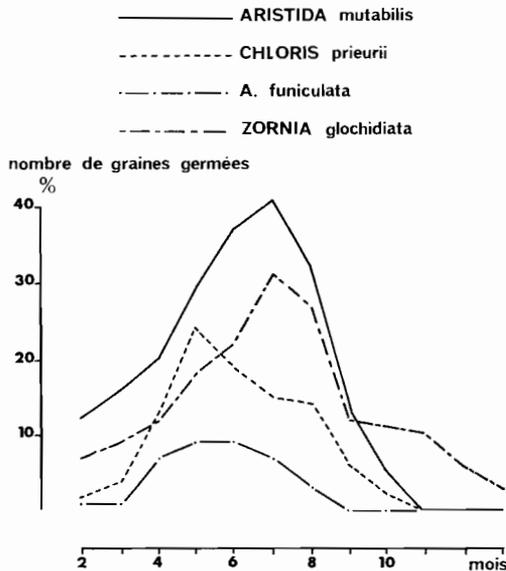


Figure 9. — Pourcentage de graines germées en fonction de l'époque de semis.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX. — Les résultats ont été consignés sur la figure 9, et sont exprimés en graines germées pour 100 de février 1972 à janvier 1973, chaque point étant la moyenne de deux essais. On ne peut donc attribuer à un point isolé la valeur d'une certitude, faute de répétitions. Cependant en juin et juillet où des répétitions ont pu être faites, la concordance des résultats a été satisfaisante.

Les courbes passent toutes par un maximum entre mai et juillet et le coefficient de germination a été très faible à partir d'octobre. L'intensité du maximum est variable :

- 40 % pour *Aristida mutabilis* dont plus de 20 % des graines ont germé d'avril à août ;
- 30 % pour *Zornia glochidiata* qui germe pratiquement toujours, mais dont il a fallu éliminer les graines brunes, stériles, pour ne conserver que celles de couleur claire qui représentent les deux tiers des graines au sol — de sorte qu'on peut considérer aussi que les valeurs du graphique doivent être réduites de moitié ;
- 20 % pour *Chloris prierii* et 10 % pour *Aristida funiculata*.

Dans le cas de Aristidées, la présence ou l'absence de l'ensemble arête et glume ne paraît pas avoir d'influence sur la réussite des semis. Le temps nécessaire à la germination est de l'ordre de 48 heures pour *Chloris*, 72 heures pour *Zornia* et 4 jours en moyenne pour *Aristida*.

La figure 9 traduit en particulier l'influence de la température et les coefficients de germination obtenus à l'étuve sont, à 5 % près, identiques aux maximums en bacs : c'est une confirmation d'une inhibition de la germination par les températures faibles, en particulier pour *Aristida funiculata*, mais il n'y a pas de seuil tranché et le résultat est progressivement atteint.

En outre, ces résultats confirment ceux de Miège (1963) qui distingue parmi les plantes herbacées des espèces capables de germer toute l'année et d'autres dont le développement ne peut avoir lieu que pendant une période plus ou moins courte. Comme lui, on a très souvent assisté à des germinations différées : les semis des espèces ayant été régulièrement alternés dans les bacs, il était habituel de trouver au cours d'une expérience et mêlées aux plantules de l'espèce testée quelques plants provenant du semis précédent. Ces germinations différées peuvent concerner 4 à 6 % des graines introduites pour toutes les espèces.

Cependant, les différentes espèces ne se comportent pas de façon rigoureusement semblable. Des essais exploratoires concernant une quarantaine d'autres espèces (dont 12 Graminées, 4 Cypé- racées, 6 Papilionacées) ont montré des pourcentages de réussite étagés de 2 ou 3 % jusqu'à près de 50 %. Les Papilionacées ont souvent un pouvoir germinatif élevé, alors que les plus petites des semences germent généralement mal.

Enfin, la plupart des plantules ont fait preuve d'une remarquable résistance à la sécheresse et, sauf *Zornia*, restent en vie tant que leur teneur en eau est supérieure à 60 % du poids frais. Dans les conditions optimales de germination, on peut estimer que 20 % des graines sont aptes à se développer et la dormance est inexistante ou levée dès que la dessiccation a été totale. La faculté germinative se maintient bien : deux années au moins dans tous les cas et certainement souvent plus longtemps, une partie des graines testées ayant été récoltée trois ou quatre ans plus tôt.

Germination in natura. — Des comptages ont fourni les valeurs suivantes :

Tableau X. *Nombre de germinations par m² observées in natura dans les trois principaux groupements.*

	Groupement 1	Groupement 4	Groupement 7
Juillet 1970	423 ± 51	976 ± 204	2 312 ± 320
Août 1971 :			
(Lepage)	404 ± 52	944 ± 112	env. 2 200
(Bocoum)	358	860	1 750
Octobre 1972	—	122 ± 70	340 ± 167

Si on se réfère aux productions de graines correspondantes, les germinations ont intéressé de l'ordre de 11 % du stock disponible, sauf en milieu 7 où elles dépassent 20 %. Si on poursuit les comptages au cours de la croissance des plantes, on assiste à une réduction constante du nombre d'individus. Ainsi, fin août 1971 (quinze jours après le premier sondage), on ne trouve plus que 288 individus par m² dans le milieu 1, 532 dans le milieu 4 et \approx 1 600 dans le milieu 7.

De même, en bacs expérimentaux, de nombreuses plantules meurent en cours de croissance, bien que l'alimentation en eau soit satisfaisante et quel que soit le traitement qui leur est appliqué : on a par exemple essayé sans succès de les isoler, de les repiquer ou de les abriter ; le taux de mortalité reste le même en population monospécifique et dans un mélange d'espèces.

La synthèse des renseignements obtenus sur la survie des plantules a été réalisée sur la figure 11. En fin de croissance, il ne reste plus que 12 % des individus germés dans le groupement 7, 15 % de ceux du groupement 4 et 19 % de ceux du groupement 1, si bien que la nouvelle strate herbacée correspond finalement à 2 % en moyenne des graines produites l'année précédente.

CONCLUSIONS

Nous sommes maintenant à même de dresser un bilan du devenir des graines plus exact que celui qui avait été esquissé précédemment (Bille et Poupon, 1972). Si on adopte pour les pourcentages de germination la valeur moyenne de 11 %, le poids de graines germées par hectare s'établit à 3,3 kg et la connais-

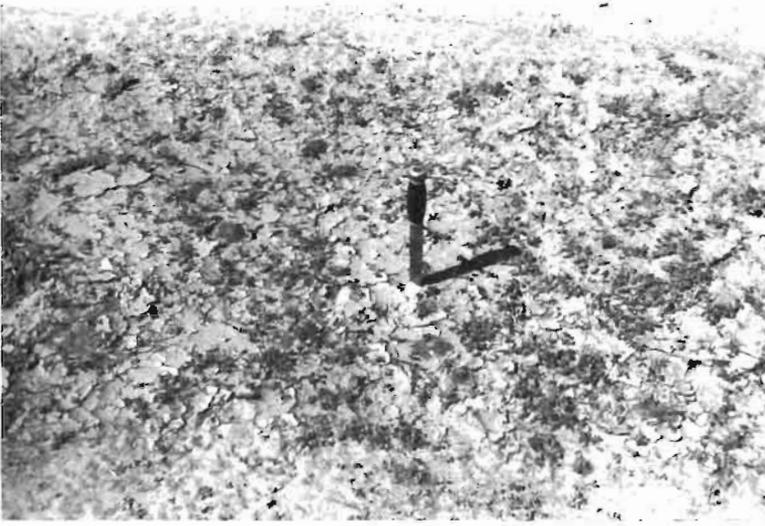


Figure 10. — En 1972, quelques plantules se sont développées dans les zones basses du terrain.

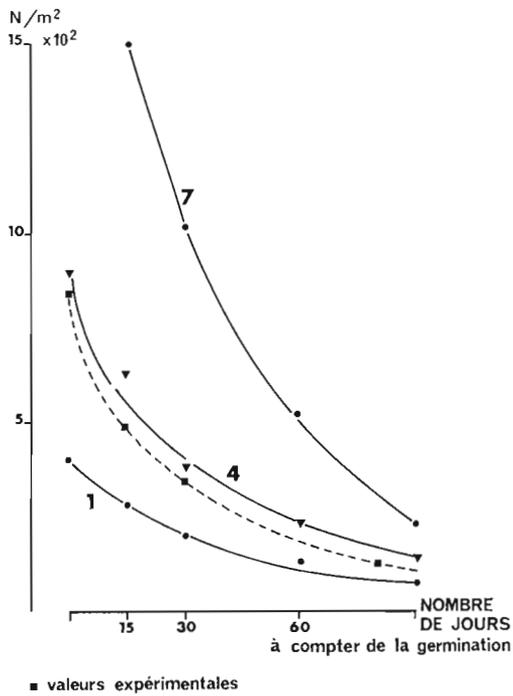


Figure 11. — Evolution du nombre d'individus vivants par m² en fonction de l'âge des plantules.

sance de cette valeur permet de raisonner à partir des autres mesures pour déterminer le reliquat avec une meilleure certitude.

En effet, la production P d'une année déterminée n'a que trois destinations : la germination G , la consommations C et le reliquat R que l'on retrouvera l'année suivante :

$$P = G + C + R$$

en supposant que le système soit en équilibre, c'est-à-dire que le reliquat se maintienne d'une année sur l'autre et soit par suite équivalent à la destruction organique de diaspores au cours de l'année.

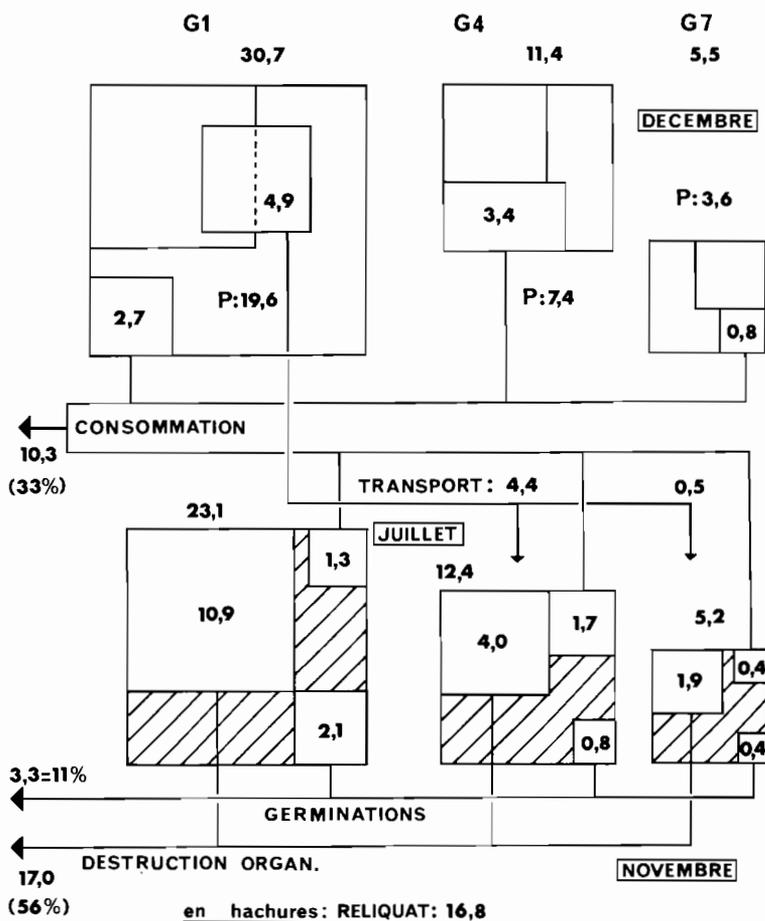


Figure 12. — Bilan graines : Devenir des graines produites en 1971 sur 1 hectare du quadrat de référence du PBI à Fété Olé, Sénégal.

On déduit $R = 30,6 - (10,3 + 3,3) = 17$ kg/ha, valeur proche de notre première estimation. La figure 12 récapitule l'ensemble des valeurs déterminées pour chacun des groupements : les surfaces sont proportionnelles aux poids de graines concernés et on a figuré les quantités de graines consommées, transportées et germées. On voit que la consommation représente environ un tiers de la production et les germinations un dixième, de sorte que plus de la moitié de cette production est simplement détruite au cours des années successives.

Si, comme en 1972, il existe une année à production nulle, la consommation et le transport doubleront approximativement, mais la destruction organique n'aura pas eu lieu :

Tableau XI. *Bilan des graines produites sur 1 hectare.*

(en kg/ha)	Gr. 1	Gr. 4	Gr. 7
Quantité de graines présentes en décembre 1971	30,7	11,4	5,5
Bilan des transports (2 ans)	— 9,8	+ 8,8	+ 1,0
Consommation (2 ans)	— 6,7	— 8,5	— 2,0
Quantité de graines présentes en juillet 1973	14,1	11,7	4,5
Germinations possibles, maximum ..	1,5	1,3	0,5

Ainsi, seul le groupement 1 est amoindri dans ses possibilités et ne dispose plus d'un stock de semences assez élevé : la densité des plantules devrait y être beaucoup plus faible en 1973 que d'habitude. Les mesures actuellement en cours à Fété Olé semblent confirmer ces calculs théoriques.

RESUME

La production de diaspores a été calculée sur la zone de référence de Fété Olé en 1970 et 1971 à partir de la structure des trois formations herbacées les plus importantes et des productions unitaires des espèces qui les constituent. Cette production s'établit aux environs de 30,6 kg/ha. Lorsque les graines ont été libérées, elles sont soumises à des déplacements par les agents atmosphériques et éventuellement les animaux, cependant qu'une fraction est consommée (10,3 kg/ha). Des études de germination en précisent les conditions et l'importance : 3,3 kg/ha. En ce qui concerne

les graines résiduelles, les mesures démontrent qu'une fraction seulement de la production est détruite chaque année et que des graines reliques des années précédentes (environ 17 kg/ha) se retrouvent au sol à l'issue de la saison de production.

SUMMARY

The production of seeds by the grass layer of a dry thornbush savana has been estimated for 1970 and 1971, at the IBP site of Fété-Olé, Sénégal. The total seed production averages 30.6 kg/ha, dry weight. A third of this yearly production (10.3 kg/ha) is consumed locally by various animals, whereas another part is dispersed by wind, rain and animals. However the major part of the seed production of a year remains on the ground and can last for over one year. Most of these seeds are later destroyed by decomposers. Those surviving (3.3 kg/ha) are sufficient to ensure the perenniality of the grass cover. Most of the seeds are able to retain their germinative power for two years at least.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLE, J.C. (1972). — *Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel : Description*. Rapport O.R.S.T.O.M. Dakar, 50 pages, roncoté.
- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Biomasse végétale et production primaire nette. *La Terre et la Vie*, 26 : 366-382.
- MIÈGE, J. et TCHOUME, M. (1963). — Influence d'arrosages régulièrement répétés sur la germination des graines en saison sèche à Dakar (Sénégal). *Ann. Fac. Sc. Univ. Dakar*, 9 : 81-109.
- RIJKS, D. (1971-72). — *Données météorologiques recueillies à Richard-Toll, Guédé, Kaédi et Samé de juin 1970 à mai 1972*. F.A.O. Saint-Louis, 2 fasc. saisons 1970-71 et 1971-72.
- WENT, F.W. (1948). — Ecology of desert plants : Observations on germination in the Joshua Tree National Monument, California. *Ecology*, 29 : 242-253.
- WENT, F.W. (1949 a). — Ecology of desert plants : The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology* 30 : 1-13.
- WENT, F.W. (1949 b). — Development of plants in the Death Valley National Monument, California. *Ecology* 30 : 26-38.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
INFLUENCE DE LA SECHERESSE DE L'ANNEE 1972-1973
SUR LA STRATE LIGNEUSE

par H. POUPON et J.C. BILLE

Station d'Ecologie ORSTOM, B.P. 20, Richard-Toll, Sénégal

Il faut remonter à l'année 1913 pour trouver en zone sahé-lienne, une sécheresse aussi exceptionnelle que celle qui a sévi en 1972. Cette année-ci, les pluies furent rares aussi bien en nombre de jours qu'en quantité d'eau tombée.

De telles conditions climatiques n'allèrent pas sans entraîner au niveau de la végétation d'abord, de la faune et des populations ensuite de profonds bouleversements. Ainsi, à Fété Olé où se situe notre zone d'étude, la strate herbacée a été totalement absente : aucune germination, aucune croissance, un sol désespérément nu. Par contre, les effets de cette sécheresse sur la strate ligneuse furent divers et feront l'objet de la présente étude.

Le peulh nomade avec ses troupeaux n'a pas occupé la région sylvo-pastorale des six forages dans laquelle se trouve notre campement. Il n'a fait que passer, fuyant vers le Sud à la recherche de pâturages. Cependant, comme nous le verrons, au cours de sa rapide transhumance il n'a pas hésité à détruire ou à détériorer de nombreux arbres, afin de nourrir son bétail affamé, ce qui a augmenté les effets déjà néfastes de la sécheresse.

Après avoir rappelé les méthodes de travail employées et donné rapidement les caractéristiques climatiques des années considérées, nous tenterons de dégager l'influence de cet exceptionnel manque d'eau sur la strate ligneuse au niveau de la feuillaison d'une part, de la floraison et de la fructification d'autre part. Nous terminerons en évaluant le taux de mortalité des principales espèces arbustives présentes sur le quadrat expérimental de 25 hectares, entièrement soustrait à l'action de l'homme et des animaux.

MATERIEL ET METHODES

La zone d'étude de Fété Olé a fait l'objet de diverses publications décrivant soit le milieu naturel et les conditions climatiques (Bille et al., 1972 a et 1972 b), soit la végétation, et plus particulièrement la strate arborée ou arbustive qui nous intéresse ici (Bille, 1971 ; Bille et Poupon, 1972).

Rappelons que la région de Fété Olé se présente comme un système dunaire fortement érodé. Nos études ont été conduites en distinguant cinq formes de relief (Lepage, 1972) : sommet de dune (représentant 17 % du quadrat expérimental soit 4,25 hectares) ; versant de dune : 46 % soit 11,50 ha ; replat : 14 % soit 3,50 ha ; bas de versant : 18 % soit 4,50 ha, et dépression : 5 % soit 1,25 ha.

Dans ce quadrat, nous avons décompté quinze espèces végétales ligneuses mais six d'entre elles constituent 98 % de cette strate (Bille et Poupon, 1972 a) :

- *Acacia senegal* (L.) Willd. représentant 7 % de l'effectif global ;
- *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. : 13 % ;
- *Boscia senegalensis* Lam. : 7 % ;
- *Commiphora africana* Engl. : 8 % ;
- *Grewia bicolor* Juss. : 10 % ;
- *Guiera senegalensis* Lam. : 53 %.

Les 2 % restant comprennent : *Sclerocarya birrea* Hochst., *Ziziphus mauritiana* Lam., *Euphorbia balsamifera* Ait., *Feretia apodonthera* A. Chev., *Grewia tenax* (Forsk) Fiori, *Combretum aculeatum* Vent., *Combretum micranthum* G. Don., *Adenium obaesium* (Forsk) Roem et Schult., *Cadaba farinosa* Forsk.

Dans nos relevés phénologiques, nous considérons également deux arbres qui, absents du quadrat, se trouvent aux proches abords : *Adansonia digitata* L. (le Baobab) et *Sterculia setigera* Del.

Des relevés phénologiques dressés systématiquement tous les quinze jours depuis octobre 1970 ont permis l'établissement d'un calendrier descriptif précis donné en annexe. Dans l'exposé suivant, nous ferons débiter l'année au premier mai. De nombreuses observations prouvent qu'à partir de cette date se développent les premiers stades d'activité végétale : gonflement et éclatement des bourgeons pour de nombreuses espèces.

Nous nous sommes continuellement référés aux travaux de Pinthus (1959) sur la phénologie de plusieurs céréales (blé, orge, et avoine) et de Lord Medway (1972). Le premier définit différentes phases : feuillaison, floraison, maturation des fruits, chan-

gement de couleur et chute des feuilles. Pour chacune de ces phases, il précise trois instants : début, plénitude et fin.

Nous avons rencontré quelques difficultés pour déterminer certaines d'entre elles :

1° Feuillaison : le début de la foliaison est aisé à noter : c'est le moment où la feuille sort du bourgeon, avant même d'être totalement déployée. Nous appellerons début de feuillaison, le moment où 50 % des individus d'une même espèce arrivent à ce stade.

La chute, par contre, apparaît dans certains cas très étalée : *Grewia bicolor*, *Feretia apodonthera* et *Combretum micranthum* gardent des feuilles sèches pendant plusieurs semaines.

2° Floraison : un problème existe pour les arbres dioïques tel *Sclerocarya birrea* où nous devons suivre la phénologie des fleurs mâles et femelles.

3° Fructification : chez les espèces à fruits secs (*Acacia senegal*), la maturité des fruits ne correspond pas à la maturité des graines, d'où la nécessité de multiplier les observations. De plus, une partie des gousses s'ouvrent spontanément, le fruit étant encore en place ; pour d'autres la dissémination des graines n'a lieu que pour des gousses tombées sur le sol.

Dans le cas des fruits charnus (*Sclerocarya birrea*, *Balanites aegyptiaca* ou *Boscia senegalensis*), d'autres problèmes compliquent les relevés :

— la maturité des fruits reste subjective : nous ne l'apprécions qu'à partir de leur couleur ou de leur mollesse ;

— la chute des fruits est souvent accidentelle (vent) ou provoquée par les oiseaux ;

— la destruction des enveloppes et la dissémination des graines restent imprécises, car elles ont lieu quand les fruits jonchent le sol.

L'étude de la phase feuillée (croissance, taille et production) fut réalisée sur un échantillon de dix arbres dans chaque espèce. Les poids de matière sèche du matériel végétal recueilli sont établis par pesée après un passage à l'étuve portée à 75 °C pendant 24 heures. Les surfaces foliaires dessinées sur un papier d'épaisseur très homogène sont également déterminées par pesée.

Les comptages de mortalité nécessitent l'emploi de marques de peinture afin de repérer d'un relevé à l'autre les arbres déjà comptés.

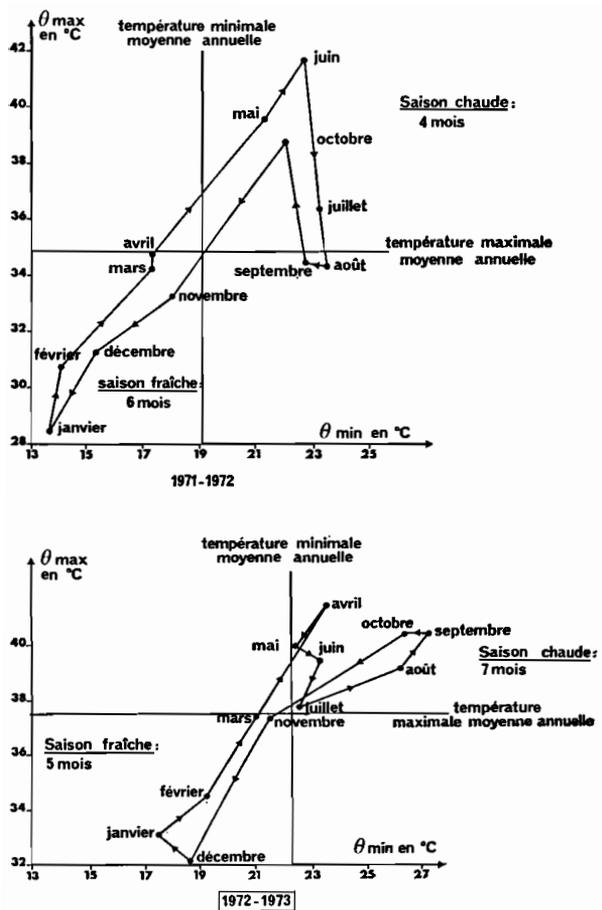


Figure 1. — Climogrammes de Fété Olé
 a) en 1971-72
 b) en 1972-73.

LE CLIMAT DE FETE OLE

L'analyse du climat à partir des températures mensuelles nous permet de mettre en évidence le caractère d'exception de l'année 1972-1973. Pour cela, nous représentons sur un diagramme les températures moyennes mensuelles minimales et maximales et nous relierons les points des mois consécutifs. Sur les climogrammes ainsi obtenus, nous regroupons les mois d'après des critères simples : nous considérons les moyennes annuelles des températures maximum et minimum et nous définissons (Riou, 1972) trois saisons :

— saison fraîche comprenant les mois où les températures maximales et minimales sont toutes deux inférieures aux moyennes annuelles ;

— saison chaude quant au contraire ces températures sont supérieures aux valeurs annuelles ;

— saison des pluies pendant laquelle la température minimum est supérieure à la moyenne annuelle correspondante et la température maximum inférieure.

En comparant les climogrammes de 1971-1972 et 1972-1973, nous constatons (fig. 1) les faits suivants :

— en 1971-1972, nous retrouvons les trois saisons précédemment décrites, avec une saison fraîche de six mois, une saison chaude de quatre et une courte saison pluvieuse de deux mois ;

— en 1972-1973, le climogramme apparaît fort différent puisqu'il ne comporte plus que deux saisons : une fraîche s'étalant sur cinq mois et une chaude beaucoup plus longue que l'année précédente, et durant sept mois.

En ce qui concerne la pluviométrie, rappelons tout d'abord qu'il n'existe à Fété Olé qu'une seule période de pluies appelée « hivernage ». Les précipitations de janvier ou février y sont pratiquement inconnues.

La hauteur des pluies au cours des deux années considérées est donnée par le tableau I. Plusieurs remarques s'imposent :

— la hauteur des précipitations en 1972-73 fut faible : six fois moins d'eau que l'année précédente déjà déficitaire. A Fété Olé, la moyenne annuelle se situe aux environs de 350 mm ;

— cette même année, les premières pluies apparurent précoces : le 4 juin. Comme nous le verrons par la suite, elles provoquèrent un démarrage de la végétation ligneuse de très courte durée, car à ces premières pluies succédèrent deux longs mois sans une goutte d'eau.

cueilli 250 feuilles par arbre dont nous avons mesuré diverses caractéristiques morphologiques. Les tableaux II et III regroupent pour les principales grandeurs mesurées les résultats obtenus à Fété Olé.

TABLEAU II

Comparaison de la taille des feuilles d'Acacia senegal à Fété Olé en 1971-72 et 1972-73 (moyenne M et écart type σ).

	1971-1972		1972-1973		M ₂ /M ₁
	M ₁	σ_1	M ₂	σ_2	
Longueur du pétiole (en mm)	9,0	3,5	7,0	2,4	0,8
Longueur du rachis (en mm)	25,3	6,2	17,7	4,3	0,7
Longueur de la feuille (en mm)	34,3	6,9	24,7	4,8	0,7
Nombre de paires de pinnules	5,0	1,1	2,5	0,5	0,5

Les feuilles furent donc moins longues en 1972-1973 et portèrent deux fois moins de paires de pinnules.

TABLEAU III

Comparaison du nombre de foliolules en fonction du nombre de pinnules portés par les feuilles en 1971-72 et 1972-73.

Nombre de paires de pinnules	1971-72 M 1	1972-73 M 2	M ₂ /M ₁
2	87,6	79,0	0,9
3	139,2	112,6	0,8
4	193,2	125,0	0,6
5	248,4	143,0	0,6
6	303,6	—	—

Le nombre de foliolules constituant les feuilles fut plus important en 1971-72. Plus l'effet de la sécheresse se fait sentir, plus le

nombre de paires de pinnules augmente. Proportionnellement, plus les feuilles sont grandes, plus le nombre de foliolules diminue : c'est ce que montre l'évolution du rapport M_2/M_1 .

b) *Influence sur le poids de matière sèche.* — Nous avons mesuré, pour sept espèces différentes poussant sur le sommet ou le versant d'une dune, le poids de matière sèche de 2500 feuilles au cours des deux années successives. Ce poids de matière sèche fut évalué alors que toute croissance était arrêtée. Le tableau IV regroupe les résultats obtenus.

TABLEAU IV

Comparaison des poids de matière sèche de 100 feuilles (en grammes) en 1971-72 et 1972-73 pour sept espèces ligneuses de Fété Olé (moyenne, écart type et coefficient de dispersion σ/m).

Espèces	1971-1972			1972-1973			M 2 M 1
	M 1	σ_1	$\sigma_1/M 1$	M 2	σ_2	$\sigma_2/M 2$	
<i>Acacia senegal</i> .	6,00	0,96	0,16	4,16	0,96	0,23	0,7
<i>Balanites aegyptiaca</i> ..	9,16	1,37	0,15	5,62	2,19	0,39	0,6
<i>Boscia senegalensis</i> .	24,80	5,46	0,22	19,18	7,67	0,40	0,8
<i>Commiphora africana</i>	2,00	0,36	0,18	1,06	0,22	0,21	0,5
<i>Grewia bicolor</i> .	5,75	1,15	0,20	1,57	0,49	0,31	0,3
<i>Guiera senegalensis</i> .	8,51	2,13	0,25	5,13	2,15	0,42	0,6
<i>Ziziphus mauritiana</i> ..	4,42	0,66	0,15	2,85	0,74	0,26	0,6

Pour tous les arbres étudiés le poids de matière sèche de 100 feuilles diminua au cours de la seconde année. Les réductions les plus marquées concernèrent *Grewia bicolor* (dont 100 feuilles pèsent 3,66 fois moins en année sèche) et *Commiphora africana*. Le poids de matière sèche varia peu chez *Boscia senegalensis*. Pour les quatre autres espèces, les poids furent dans le rapport de 3 à 2.

Dans tous les cas, l'indice de dispersion (σ/M) fut supérieur en 1972-73 : la sécheresse augmente par conséquent l'hétérogénéité au niveau de la feuillaison.

Pour quatre des espèces précédentes, nous avons effectué les mêmes mesures mais pour des arbres installés en bordure de dépression (tableau V).

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
INFLUENCE DE LA SECHERESSE SUR LE PEUPLEMENT
EN TERMITES

par M. LEPAGE

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Dijon (1)

Les recherches poursuivies à la Station d'Ecologie de l'ORSTOM à Richard-Toll depuis 1969 ont donné lieu à plusieurs publications sur le fonctionnement de l'écosystème sahélien de Fété Olé (*La Terre et la Vie*, 26, 1972, 325-472 et 27, 1973 : 297-323).

Rappelons seulement ici que le lieu d'implantation des travaux, matérialisé par un quadrat de 1 km², est situé sur un substrat sablo-argileux quaternaire, façonné en un système dunaire remanié et érodé. Selon la topographie, on peut y distinguer différents milieux ou « formes de relief » : le sommet, le versant et le bas de versant dunaire, le replat (rupture dans la pente) et la dépression (petit interdune fermé). Ces variations topographiques ont une grande influence sur la répartition des termites (Lepage, 1972).

Le climat de Fété Olé est sahélien, c'est-à-dire caractérisé par la brièveté et l'extrême variabilité de ses pluies ; de ce fait l'écologie des termites dépend étroitement de la pluviométrie. Or, depuis 1969, les années ont été de moins en moins pluvieuses, comme le montre le tableau I, qui précise quelques paramètres des saisons des pluies successives.

Il est donc intéressant de rechercher les conséquences d'une telle succession d'années sèches sur les populations de termites et d'en étudier le mécanisme. Quels rôles jouent respectivement la diminution des ressources en eau du sol et de la nappe souterraine, l'évaporation plus intense, ou les changements de la

(1) Adresse : Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Boulevard Gabriel, 21000 Dijon.

TABLEAU V

Comparaison des poids de matière sèche de 100 feuilles
(en grammes) en 1971-72 et 1972-73
pour 4 espèces poussant en bordure de dépression à Fété Olé.

Espèces	1971-1972			1972-1973			M 2
	M 1	σ_1	$\sigma_1/M 1$	M 2	σ_2	$\sigma_2/M 2$	M 1
<i>Boscia senegalensis</i> .	33,49	9,04	0,27	23,18	5,56	0,24	0,7
<i>Grewia bicolor</i> .	10,12	2,02	0,20	2,24	0,60	0,27	0,2
<i>Guiera senegalensis</i> .	6,10	1,16	0,19	3,01	0,93	0,31	0,5
<i>Ziziphus mauritiana</i> ..	5,90	1,06	0,18	2,97	0,62	0,21	0,5

Pour ceux-ci, la réduction du poids de matière sèche s'avéra supérieure à celle constatée chez ceux poussant sur les dunes. Soulignons qu'en 1971-72, les dépressions avaient été remplies d'eau plusieurs mois (d'août à novembre), alors que l'eau ne s'est jamais accumulée l'année suivante : aucune mare temporaire ne se forma sur le quadrat.

c) *Influence sur la productivité annuelle.* — Sur un certain nombre d'espèce d'arbres appartenant à six espèces ligneuses les plus fréquentes, nous avons ramassé toutes les feuilles afin d'estimer la production annuelle. Le fait de dépouiller un arbre dans sa totalité nuisant à sa croissance l'année suivante, nos prélèvements au cours de deux années successives utilisèrent des arbres différents. Le tableau VI indique les résultats obtenus.

TABLEAU VI

Comparaison des productions foliaires (en kg/ha) pour 6 ligneux
de Fété Olé en 1971-72 et 1972-73.

Espèce	1971-72 A	1972-73 B	A/B
<i>Acacia senegal</i>	12,51	6,20	2,02
<i>Balanites aegyptiaca</i>	13,89	6,28	2,21
<i>Boscia senegalensis</i>	5,08	3,32	1,53
<i>Commiphora africana</i> ..	6,63	3,23	2,05
<i>Grewia bicolor</i>	27,52	6,64	4,14
<i>Guiera senegalensis</i>	16,43	8,26	1,99

La production foliaire fut donc faible la seconde année. Le rapport A/B au niveau d'une espèce fut supérieur à celui des poids de matière sèche de 100 feuilles. Il faut donc penser qu'il y eut également réduction du nombre de feuilles portées par chaque arbre.

3° ACTION SUR LE L.A.I. (*Exemple de Boscia senegalensis*). — Le L.A.I. (Leaf Area Index) se calcule en rapportant la surface foliaire totale de la couronne à la surface de la projection de celle-ci sur le sol.

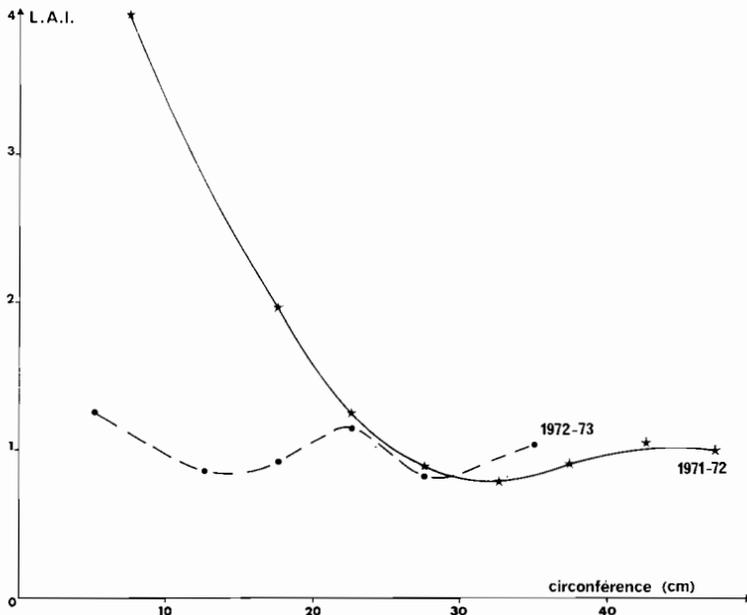


Figure 3. — Evolution du L.A.I. de *Boscia senegalensis* en fonction de la circonférence du tronc en 1971-72 et 1972-73 à Fété Olé.

La figure 3 indique au cours des deux années considérées l'évolution du L.A.I. en fonction du diamètre à la base des arbustes. Deux cas se présentèrent :

— quand la circonférence du tronc est inférieure à 25 centimètres, nous constatons une importante réduction de la surface foliaire (dans le rapport de 4 à 1) ;

— pour les plus grands arbustes, aucune différence notable ne se remarque. La réduction du feuillage n'affecte que les arbres les plus jeunes. Les autres développent une surface foliaire apparemment indépendante des mauvaises conditions climatiques de l'année.

La sécheresse modifie donc considérablement l'appareil foliaire de la strate ligneuse. Non seulement les périodes d'activité de la végétation sont écourtées, mais les feuilles formées sont moins nombreuses, moins grandes et moins lourdes.

INFLUENCE SUR LA FLORAISON

Comme pour la feuillaison, nous pouvons établir un phénogramme de floraison pour les dix-sept espèces ligneuses (fig. 4).

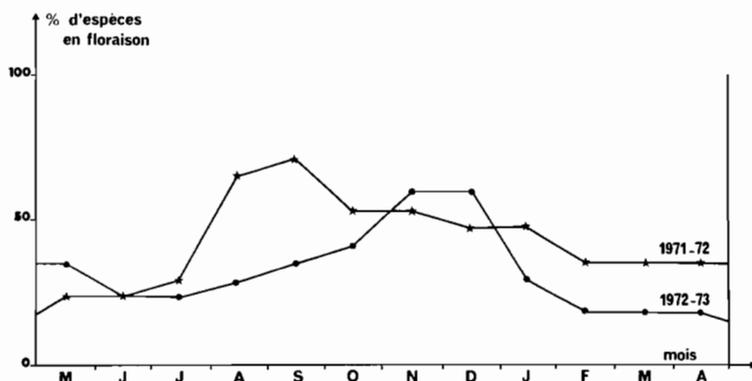


Figure 4. — Phénogramme de floraison des 17 espèces ligneuses à Fété Olé en 1971-72 et 1972-73.

Quel que soit le mois de l'année, il existe toujours des espèces en fleurs. Effectivement *Balanites aegyptiaca* ou *Cadaba farinosa* présentent une floraison fort diffuse et, à chaque relevé, nous notons soit des boutons floraux, soit des fleurs épanouies. Pour la première espèce, cependant, nous constatons un maximum de floraison au mois de mai : ceci est en désaccord avec l'indication d'Aubreville (1950) précisant que *Balanites aegyptiaca* commence à fleurir en novembre et finit de le faire en mars. A Fété Olé, au mois de mai, cette floraison est tellement abondante que le sol est couvert de fleurs qui constituent un aliment de choix pour le bétail qui semble en être très friand.

Le pourcentage maximum d'espèces fleurissant fut inférieur en 1972-73. Certaines espèces ne présentèrent pas cette phénophase : *Adansonia digitata*, *Commiphora africana*, *Ziziphus mauritiana*. D'autres eurent une période de floraison extrêmement courte : *Feretia apondonthera* (13 jours en 1972-73 au lieu de 46 jours en 1971-72), *Euphorbia balsamifera* (respectivement 14 et 122 jours) ou très réduite *Combretum aculeatum* (114 jours au lieu de 274).

La réduction de la durée de la période de floraison explique l'évolution différente des deux phénogrammes. En avril 1972, par exemple, fleurissent encore : *Balanites aegyptiaca*, *Cadaba farinosa*, *Euphorbia balsamifera*, *Combretum aculeatum*, *Sclerocarya birrea* et *Sterculia setigera*. L'année suivante, à la même époque, nous trouvons en fleurs uniquement *Balanites aegyptiaca*, *Cadaba farinosa*, et *Euphorbia balsamifera*.

Le pourcentage maximum d'espèces en floraison se situa en septembre 1971 et en novembre-décembre 1972. Ce décalage dénote une floraison très retardée en période de grande sécheresse et l'apparition des fleurs est certainement liée à la pluie tardive. Ce phénomène fut particulièrement accentué chez *Grewia bicolor* (maximum de floraison en août 1971 et seulement en décembre 1972), *Grewia tenax* (respectivement août et novembre), *Guiera senegalensis* (septembre puis novembre) et *Sterculia setigera* (mai puis juillet).

Les surfaces des phénogrammes ainsi établis sont dans le rapport de 4 à 3 entre 1971-72 et 1972-73. Ce chiffre apparaît identique à celui mentionné au moment de la phénophase feuillée.

L'étude du calendrier phénologique met en évidence d'autres phénomènes :

— *Acacia senegal* présenta en 1971-72 une double période de floraison : en septembre d'abord puis en janvier ensuite. L'année suivante nous avons constaté plusieurs floraisons successives mais toutes avortèrent sans donner de fruits : les inflorescences se desséchèrent très rapidement. Dans ces conditions, la floraison de cet *Acacia* s'étala sur une plus longue période pendant la seconde année, contrairement à ce qui se passa pour la majorité des espèces ;

— la floraison loin d'être générale ne concerna que quelques individus d'une même espèce.

Ainsi un individu sur deux fleurit chez *Adenium obaesum*, un sur cinq pour *Combretum micranthum* ou *Sclerocarya birrea*, un sur vingt environ chez *Guiera senegalensis*. Pour certaines autres espèces, elle fut beaucoup moins abondante pour chaque individu en année sèche : *Acacia senegal*, *Combretum aculeatum*, *Cadaba farinosa* ou *Grewia bicolor*. Aucun comptage précis ne put être malheureusement entrepris pour quantifier cette observation ;

— *Sterculia setigera* ne présenta aucune différence d'une année à l'autre ni dans la date d'apparition des premiers boutons floraux, ni dans la durée de la période de floraison. Seule la pleine floraison fut retardée au cours de la seconde année.

La sécheresse de 1972-73 dans le Sahel sénégalais a donc eu de nombreuses répercussions au niveau de la floraison. Si nous excep-

tons *Sterculia setigera*, qui ne manifesta guère de différences de comportement, les autres ligneux d'une façon générale présentent soit un retard dans l'apparition de cette phénoménose, soit un écourtement de la durée de la période de floraison, soit une réduction de l'intensité du phénomène, voire une absence totale de floraison.

INFLUENCE SUR LA FRUCTIFICATION

Les effets de la sécheresse sur la fructification furent de plusieurs ordres :

1° ABSENCE TOTALE DE FRUCTIFICATION. — Ce fut le cas des espèces qui ne fleurirent pas et de celles qui fleurirent mais ne fructifièrent pas : *Acacia senegal*, *Combretum aculeatum* (exception faite de quelques rares arbustes installés au centre des dépressions), *Combretum micranthum*, *Grewia bicolor*, *Guiera senegalensis* et *Feretia apodonthera*. Chez *Euphorbia balsamifera* et *Grewia tenax* quelques fruits furent formés mais ils tombèrent rapidement.

2° RETARD DANS LA DATE D'APPARITION DES FRUITS. — Ce fut le cas d'*Adenium obaesum* qui porta des fruits de septembre à avril en 1971-72 et de mars à mai 1972-73.

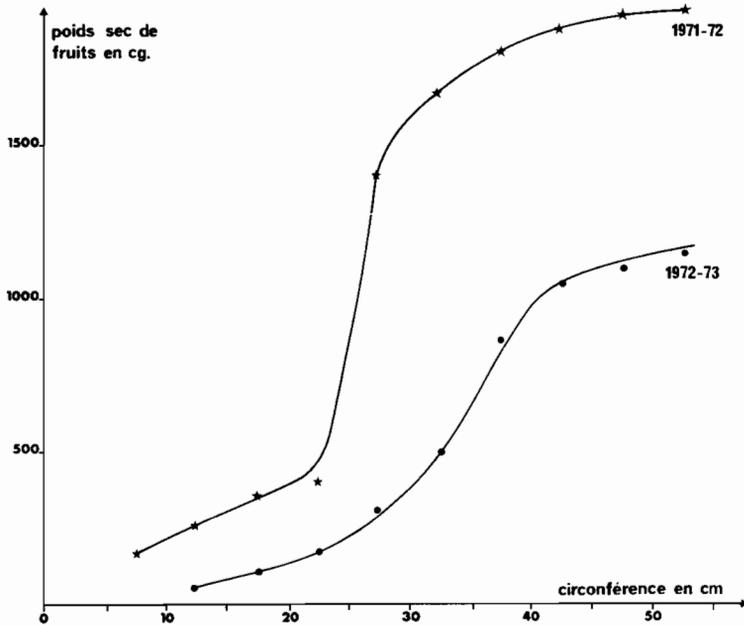


Figure 5. — Production de fruits de *Boscia senegalensis* en fonction de la circonférence du tronc à Fété Olé en 1971-72 et 1972-73.

3° DIMINUTION DE LA PRODUCTION ANNUELLE. — Nous avons pris comme exemple (fig. 5) *Boscia senegalensis*, mais *Balanites aegyptiaca* et *Cadaba farinosa* réagirent d'une manière identique. L'évolution de la production annuelle en fonction de la circonférence à la base des troncs montra que plus les arbres étaient jeunes, plus la réduction fut grande. Des comptages effectués en juin 1973 prouvèrent qu'un arbre sur six (soit 16,7 %) seulement fructifia.

Le tableau VII donnant les productions comparées au cours des deux années permet de calculer une productivité annuelle. Les chiffres précisant la répartition des arbres par hectare sont tirés de Bille (1971).

TABLEAU VII

Productions comparées de fruits en 1971-72 et 1972-73
(*Boscia senegalensis*, Fété Olé).

Circonférence à la base (en cm)	Nombre d'arbres/ha	Production en g/ha	
		1971-72	1972-73
0-15	3,9	212,6	36,7
15-20	3,3	355,8	59,8
20-25	1,0	394,7	28,3
25	0,7	2 140,2	96,1

La production annuelle par hectare s'éleva donc à :

— 3,90 kilogrammes en 1971-72 ;

— 0,22 kilogramme en 1972-73.

Sur le quadrat expérimental, en période de sécheresse sévère, la production ne fut plus que le dix-huitième de celle mesurée en 1971-72.

4° ACTION SUR LA CROISSANCE DES FRUITS. — Nous avons plus particulièrement suivi cette croissance chez *Boscia senegalensis* dont les fruits sont consommés soit par les oiseaux, soit par le bétail et les peulhs. Si la nouaison eut lieu environ à la même époque les deux années en question (première décade de novembre), l'évolution de la croissance différa considérablement (fig. 6) :

— en année très sèche, la croissance débuta plus rapidement. En 1971-72, la vitesse maximum de croissance atteignit 6,5 milligrammes par jour entre le 12 avril et le 17 mai. L'année suivante

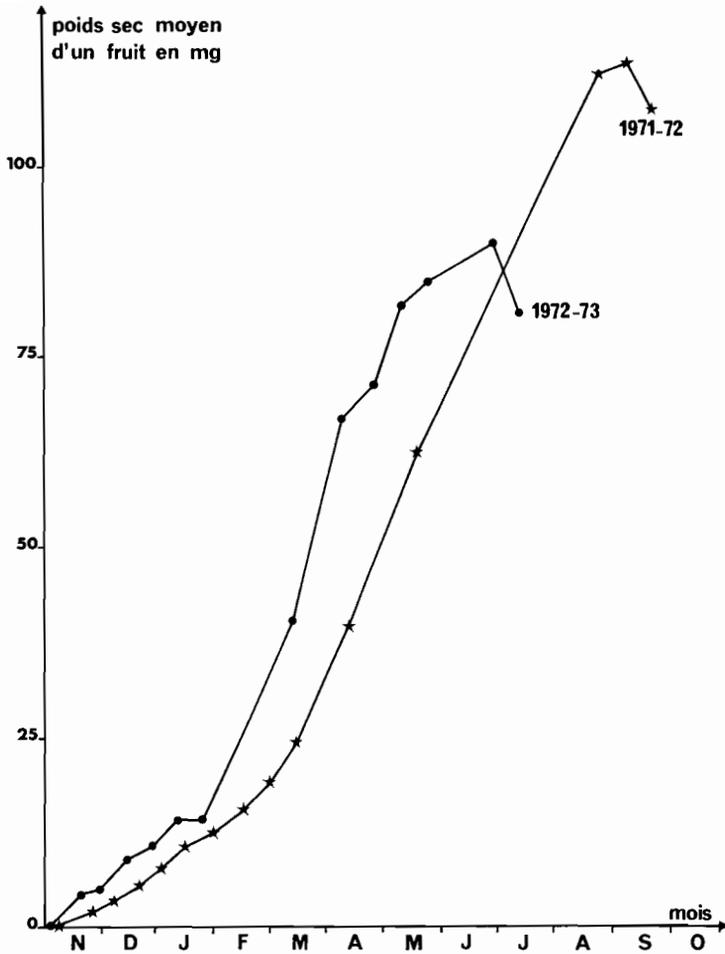


Figure 6. — Croissance des fruits de *Boscia senegalensis* au cours de deux années successives à Fété Olé.

les fruits augmentèrent de 9,8 mg/jour entre le 13 mars et le 9 avril ;

— en 1971-72, la période de croissance s'étala sur 307 jours au lieu de 236 jours l'année suivante ;

— le poids de matière sèche moyen d'un fruit fut plus élevé la première année (1 136 mg) que la seconde (901 mg) ;

— dans les deux cas, les fruits arrivés à maturité furent la proie des parasites ou des oiseaux, ce qui explique l'absence de palier de croissance et la brusque chute de poids constatée sur la figure.

L'action de la sécheresse se fit donc durement ressentir au niveau de la fructification puisqu'en 1972-73 la majorité des ligneux ne porta aucun fruit. Les quelques espèces faisant exception à cette loi virent leur production à l'hectare fortement réduite par suite d'une diminution des arbres aptes à fructifier. Il est notable que l'influence de la sécheresse ne semble pas agir directement sur la vitesse de croissance, mais plutôt sur la durée de la période de croissance et sur le nombre de fruits portés par un arbre.

INFLUENCE SUR LA MORTALITE

De nombreux arbres ou arbustes moururent au cours de l'année 1972-73 sur le quadrat expérimental. Nous avons étudié ce phénomène chez les six espèces dominantes, qui réagirent d'ailleurs différemment.

1° *ACACIA SENEGAL*. — Sur l'ensemble des 25 hectares, 53,2 % des arbres sont morts. La répartition en fonction des milieux s'établit comme suit :

- sommet de dune : 57,8 % ;
- versant de dune : 53,9 % ;
- replat : 44,4 % ;
- bas de versant : 52,2 % ;
- dépression : 58,6 %.

Dans les dépressions et sur les sommets de dunes la mortalité toucha un fort pourcentage d'individus. Par contre, les arbres

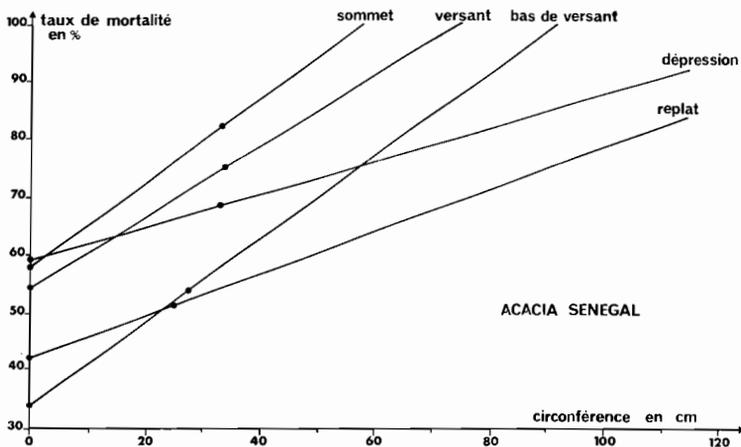


Figure 7. — Evolution du taux de mortalité d'*Acacia senegal* en fonction de la circonférence du tronc à Fété Olé en 1972-73.

résistèrent mieux sur les replats. Proportionnellement, ce furent les plus grands arbres qui furent les plus touchés : l'établissement des droites de régression entre l'évolution de la mortalité et la circonférence des fûts le prouve (fig. 7).

2° *BALANITES AEGYPTIACA*. — Cette espèce résista mieux que la précédente, puisque 5,5 % des arbres seulement moururent. Proportionnellement, ce furent les plus vieux individus qui se desséchèrent (16 % des arbres dont la circonférence mesurait plus de 60 centimètres) ou les plus jeunes (6,7 % ne dépassent pas 20 centimètres de circonférence à la base).

Les gros arbres moururent très rapidement alors que les plus petits résistèrent plus longtemps (fig. 8) : à partir du 10 mai, la mortalité n'affecta plus que les jeunes.

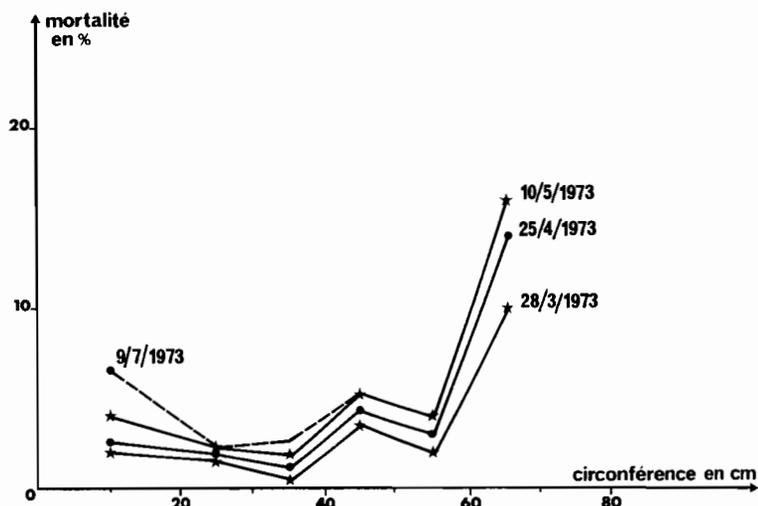


Figure 8. — Evolution de la mortalité de *Balanites aegyptiaca* à Fété Olé en 1972-73.

3° *BOSCIA SENEGALENSIS* ET *GREWIA BICOLOR*. — Ces deux espèces sont réunies car ce sont les plus robustes et les mieux adaptées apparemment à des conditions climatiques défavorables. Nous n'avons constaté que 0,2 % de mortalité chez le premier (5 individus seulement sur les 25 hectares), et à peine 1 % chez le second.

4° *COMMIPHORA AFRICANA*. — Les individus de cette espèce réagirent très diversement selon le milieu sur lequel ils étaient installés. Globalement le taux de mortalité s'éleva à 7,9 %. Le tableau VIII indique que la sécheresse affecta essentiellement les arbres poussant sur les sommets ou les versants de dunes, alors qu'elle épargna ceux vivant aux bords des dépressions.

TABLEAU VIII

Taux de mortalité de *Commiphora africana* en fonction du milieu
(Fété Olé, 1972-73).

Milieu	Nombre d'arbres par hectare	Nombre d'arbres morts par hectare	Taux de mortalité
Sommet	22,35	6,35	28,4 %
Versant	12,35	2,78	22,5 %
Replat	41,15	2,86	6,9 %
Bas de versant	38,23	0,67	1,7 %
Dépression	56,80	0,80	1,4 %

La mortalité diminua rapidement du sommet de dune au centre de dépression. Il existe une excellente corrélation ($r = 0,88$) entre le taux de mortalité et la circonférence mesurée à la base des troncs : les arbres les plus vieux furent les plus sensibles. Nous avons noté à peine 1 % de mortalité chez les jeunes arbres, mais plus de 50 % chez les plus âgés (fig. 9).

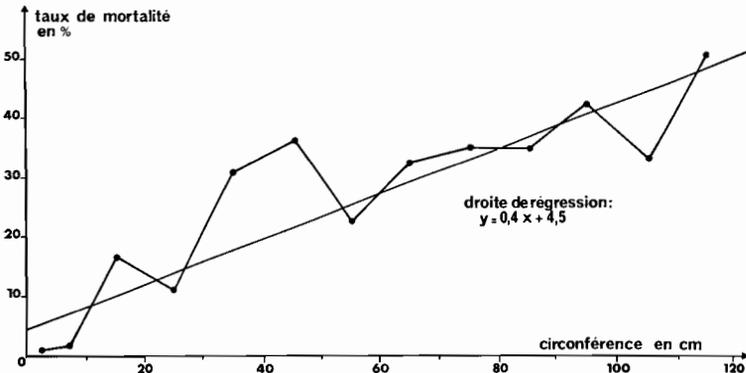


Figure 9. — Evolution du taux de mortalité de *Commiphora africana* en fonction de la circonférence du tronc à Fété Olé en 1972-73.

5° GUIERA SENEGALENSIS. — *Guiera senegalensis* fut l'espèce qui souffrit le plus durement du manque d'eau. Nous avons compté 63 % d'arbustes morts sur les sommets de dune et 40 % dans les dépressions. Dans le premier cas la mortalité affecta particulièrement les petits arbres, contrairement à ce qui se passa dans les dépressions où les plus vieux résistèrent moins bien (fig. 10).

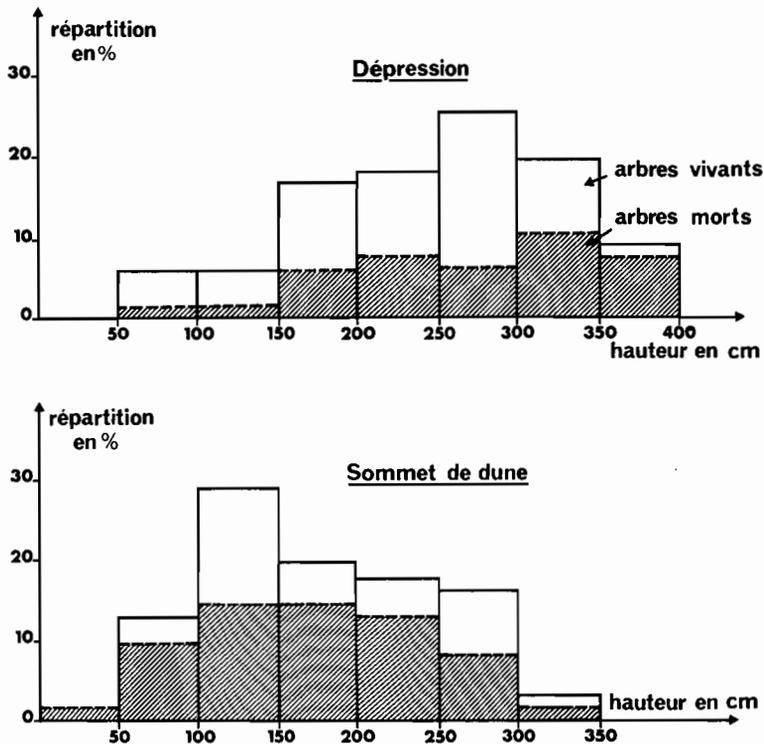


Figure 10. — Taux de mortalité de *Guiera senegalensis* dans deux milieux édaphiques à Fété Olé en 1972-73.

Sur le quadrat expérimental, ce fut donc *Guiera senegalensis* qui fut le plus affecté par le manque d'eau, suivi d'*Acacia senegal* puis de *Commiphora africana*. *Balanites aegyptiaca* souffrit peu mais il résista moins bien que *Boscia senegalensis* ou *Grewia bicolor*.

Notre quadrat est entièrement et assez efficacement protégé contre toutes intrusions humaines ou animales. Mais aux abords immédiats de cette zone d'étude, les peulhs nomades et éleveurs causèrent de nombreux dégâts sur leur passage. Afin de nourrir leurs moutons et leurs chèvres, ils n'hésitèrent pas à couper à hauteur d'homme certains arbres, essentiellement *Balanites aegyptiaca*. Les animaux ne consommèrent qu'une infime partie de cette masse végétale jonchant le sol. Il se produisit ainsi un énorme gaspillage et, d'autre part, une augmentation de la mortalité, car les arbres ainsi massacrés ne purent retrouver une activité normale par la suite, même en saison des pluies. Quelques-uns bourgeonnèrent mais la plupart moururent.

CONCLUSIONS

L'extrême sécheresse de 1972-73 a eu de nombreux effets sur la végétation ligneuse. Or dans toute notre étude nous nous référons à l'année précédente déjà nettement déficitaire sur le plan des précipitations. Une comparaison avec une année « normale » arrosée aurait certainement permis de mettre en évidence des phénomènes encore beaucoup plus accusés.

La conséquence la plus spectaculaire concerne le taux de mortalité de trois espèces (*Acacia senegal*, *Commiphora africana* et surtout *Guiera senegalensis*) dont les individus les plus âgés se montrèrent les plus résistants, exception faite des *Guiera senegalensis* poussant sur les dunes et parmi lesquels les jeunes arbustes furent les plus décimés.

Un autre caractère marquant de cette année sèche reste l'absence totale de fructification pour la majorité des ligneux. Chez quelques rares espèces, la production fut faible, très inférieure à celle des années précédentes. En année plus clémente, les fruits constituent l'essentiel des produits de cueillette, soit pour la nourriture humaine (*Adansonia digitata* ou « pains de singe », *Sclerocarya birrea* et *Ziziphus mauritiana*), soit pour la pâture des animaux (*Acacia senegal*). En 1972-73, les quelques peulhs sédentarisés de Fété Olé se virent obligés de subsister en mangeant des fruits de *Boscia senegalensis* et, dans une moindre mesure, de *Balanites aegyptiaca* qui constituèrent pendant quelques semaines l'essentiel de leur alimentation.

De la même façon, la récolte de gomme arabique sur *Acacia senegal* fournit chaque année une source de revenus non négligeable aux populations locales. En 1972-73 aucune saignée ne fut entreprise pour deux raisons : production trop faible et absence des nomades s'adonnant à la cueillette.

Mis à part *Adansonia digitata*, *Commiphora africana* et *Ziziphus mauritiana*, la plupart des ligneux fleurirent. La sécheresse influa davantage sur la date d'apparition des boutons floraux et sur la durée de la période de floraison.

Il en fut de même pour la phénophase feuillée. En 1972-73, le débourrement apparut tardivement, la période de vie active fut généralement écourtée, les feuilles formées en moins grand nombre furent également moins grandes et moins lourdes.

Les conséquences sur la strate arborée ou arbustive furent donc multiples et variées. D'ores et déjà, l'« hivernage » de 1973 s'annonce plus arrosé. Il sera donc très intéressant d'étudier pour une végétation privée d'eau depuis septembre 1971, et très diversement affectée par la sécheresse selon les espèces, dans quelles conditions va s'effectuer la reprise de l'activité végétale, et quelles séquelles va laisser sur les ligneux l'exceptionnelle aridité de 1972-73.

RESUME

L'action de l'exceptionnelle sécheresse sévissant dans la zone sahélienne en 1972-1973 fut particulièrement marquée au niveau de la strate ligneuse. Si la feuillaison des ligneux fut retardée et écourtée, si la production foliaire a été fortement réduite, les effets du manque d'eau sur la floraison et la fructification furent encore plus nets : peu d'arbres fructifièrent, et quand la fructification eut lieu, la production de fruits apparut bien plus faible que celle des années précédentes. La mortalité fut élevée ; en classant les espèces de la plus résistante à la plus sensible, nous trouvons : *Boscia senegalensis*, *Grewia bicolor*, *Balanites aegyptiaca*, *Commiphora africana*, *Acacia senegal* et *Guiera senegalensis*.

SUMMARY

The effects of the 1972 drought were particularly marked upon the tree layer on the IBP study site of Fété Olé, Sénégal. The period at which trees normally come into leaf was delayed, leaf production was strongly decreased, and the trees kept their leaves for a shorter time than usual. Few trees bore fruits or seeds and fruit and seed production was also very much smaller than it is usually the case. Many trees died, but mortality rates varied widely according to species, location and age. The commonest species can be classed as follows, according to their decreasing resistance to drought : *Boscia senegalensis*, *Grewia bicolor*, *Balanites aegyptiaca*, *Commiphora africana*, *Acacia senegal* and *Guiera senegalensis*.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. Amadine SAMB, Moussa KEITA et Adiuma FAYE pour leur collaboration efficace aussi bien sur le terrain qu'au laboratoire, ainsi que Michel LEPAGE qui a bien voulu, en notre absence, effectuer certains relevés phénologiques.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE, A. (1950). — *Flore forestière soudano-guinéenne*. A.O.F., Cameroun, A.E.F. Soc. Ed. Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, 523 p.
- BILLE, J.C. (1971). — *Observations préliminaires sur quelques arbres du Sahel sénégalais*. Rapport O.R.S.T.O.M., Dakar-Hann. 49 p. ronéo.
- BILLE, J.C. ; LEPAGE, M. et POUPON, H. (1972 a). — *Présentation de la zone d'étude de Fété Olé (Sénégal)*. Rapport O.R.S.T.O.M., Dakar-Hann. 54 p. ronéo.
- BILLE, J.C. ; LEPAGE, M. ; MOREL, G. et POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : présentation de la région. *La Terre et la Vie*, 26 : 333-350.
- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1972 a). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.

- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1972 b). — Recherches écologiques sur une savane sahé-
lienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Biomasse végétale, et production
primaire nette. *La Terre et la Vie*, 26 : 366-382.
- HARPER, R.M. (1906). — A phytogeographical sketch of the Altamaha Grit Region
of the Coastal Plain of Georgia. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 17, Part I.
- LEPAGE, M. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo
septentrional, Sénégal : Données préliminaires sur l'écologie des termites.
La Terre et la Vie, 26 : 383-409.
- LIETH, H. (1971). — The phenological viewpoint in productivity studies. *Ecologie
et Conservation, Actes du Colloque de Bruxelles*, 1969. UNESCO, 4 : 71-84.
- LORD MEDWAY (1972). — Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn.
Soc.*, 4 : 117-146.
- PINTHUS, M.J. (1959). — Observations on the phenology of the spring wheat,
barley and oats. *Bul. Res. Council. Israël*, VII, D. 2 : 71-80.
- RIOU, C. (1972). — Etude de l'évaporation en Afrique centrale. *Cah. O.R.S.T.O.M.,
Sér. Hydrol.*, 9 : 39-51.

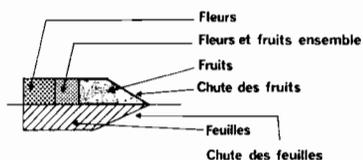
ANNEXE

Nous donnons en annexe les phénogrammes de feuillaison, floraison et fructification de chacune des dix-sept espèces observées.

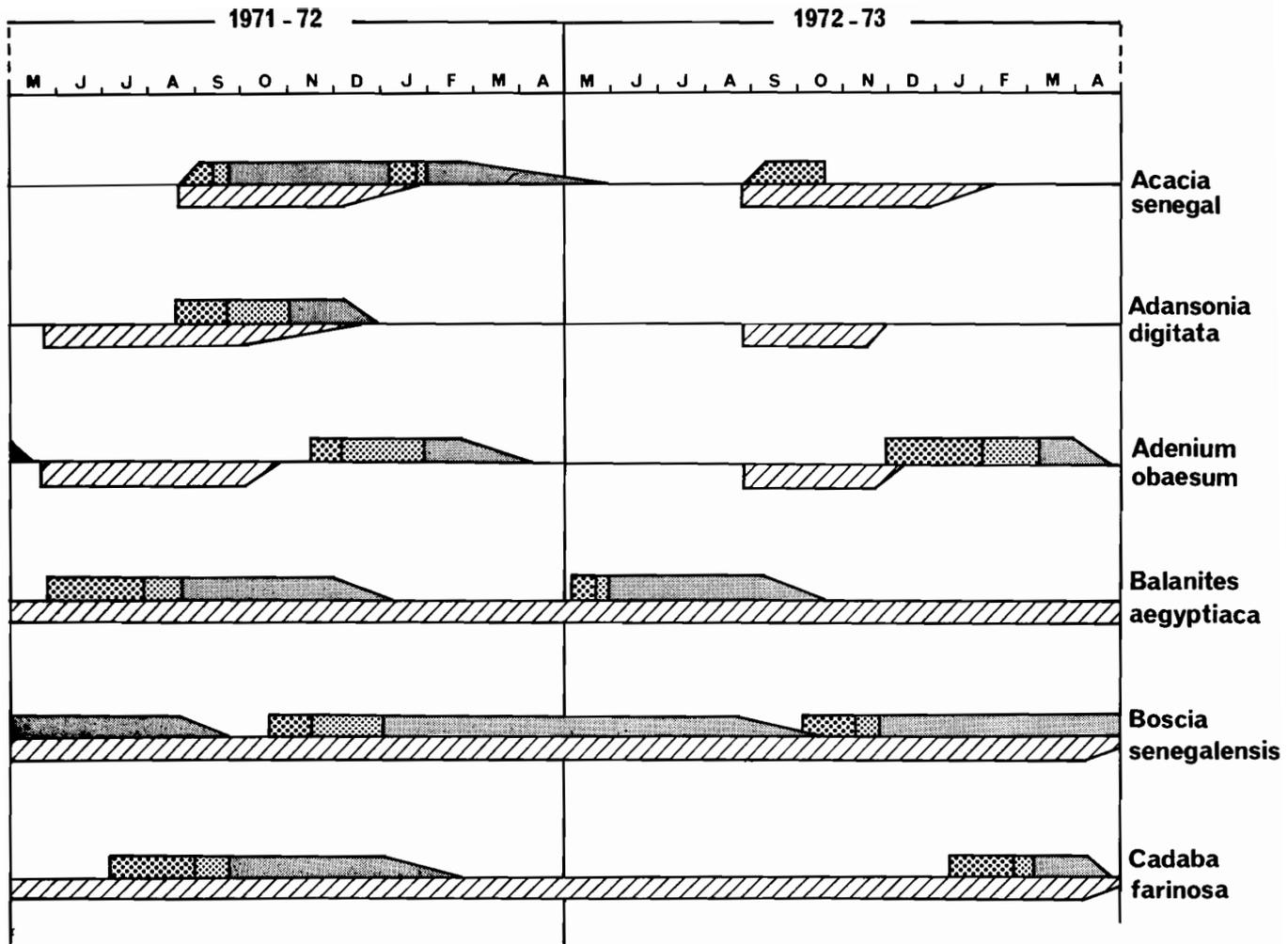
Deux remarques faciliteront la lecture de ces graphiques :

— Dans le cas de *Balanites aegyptiaca*, nous ne précisons pas la date exacte de la chute des feuilles tant celle-ci est diffuse. Elle débute généralement après l'apparition de la nouvelle feuillaison.

— Pour cet arbre et pour *Cadaba farinosa*, nous avons indiqué auparavant que nous trouvions à chaque relevé des bourgeons floraux ou des fleurs épanouies. Sur les figures, nous ne représentons que l'époque où floraison et fructification sont maximales.

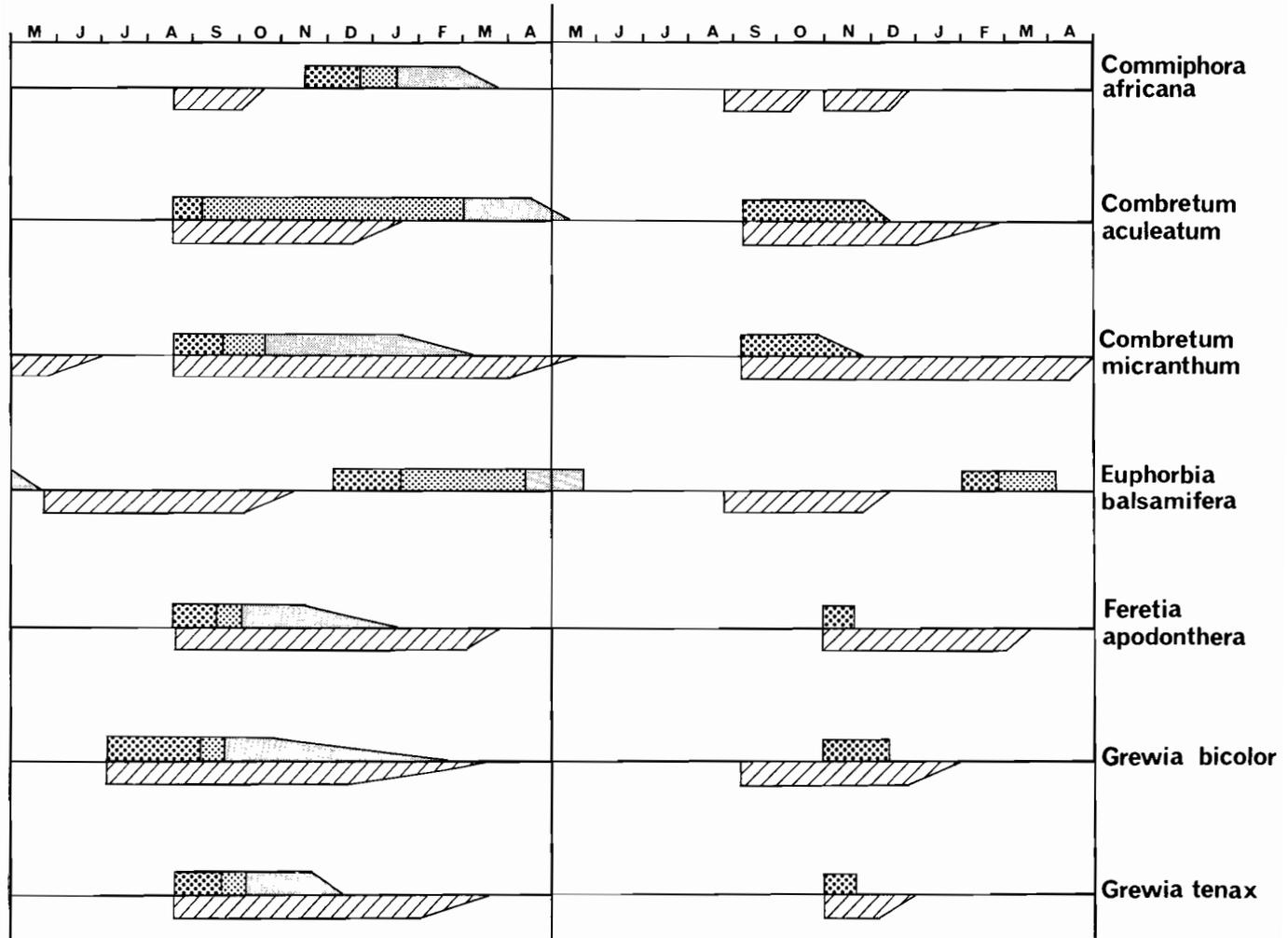


Explication des phénogrammes présentés
sur les trois pages suivantes.



1971-1972

1972-1973



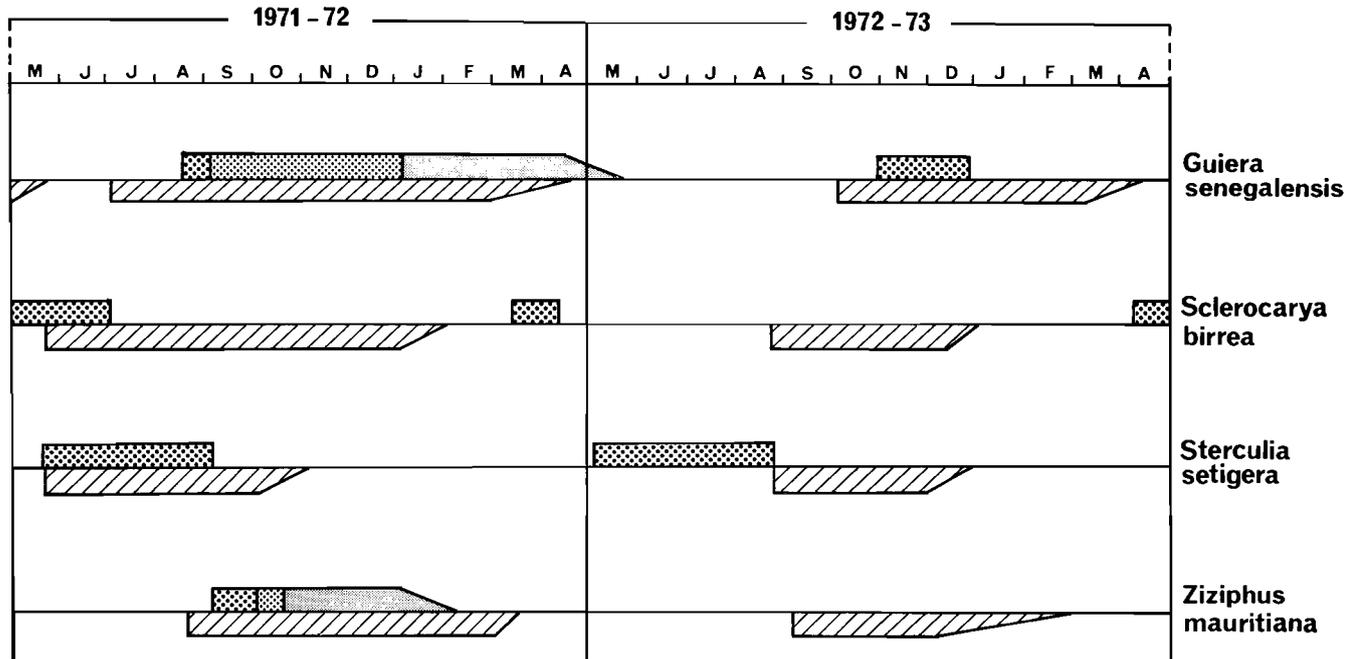


Figure 11. — Phénologie des 17 espèces ligneuses de Fété Olé en 1971-72 et 1972-73.
 Voir page 72 pour l'explication des phénogrammes.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
INFLUENCE DE LA SECHERESSE SUR LE PEUPLEMENT
EN TERMITES

par M. LEPAGE

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Dijon (1)

Les recherches poursuivies à la Station d'Ecologie de l'ORSTOM à Richard-Toll depuis 1969 ont donné lieu à plusieurs publications sur le fonctionnement de l'écosystème sahélien de Fété Olé (*La Terre et la Vie*, 26, 1972, 325-472 et 27, 1973 : 297-323).

Rappelons seulement ici que le lieu d'implantation des travaux, matérialisé par un quadrat de 1 km², est situé sur un substrat sablo-argileux quaternaire, façonné en un système dunaire remanié et érodé. Selon la topographie, on peut y distinguer différents milieux ou « formes de relief » : le sommet, le versant et le bas de versant dunaire, le replat (rupture dans la pente) et la dépression (petit interdune fermé). Ces variations topographiques ont une grande influence sur la répartition des termites (Lepage, 1972).

Le climat de Fété Olé est sahélien, c'est-à-dire caractérisé par la brièveté et l'extrême variabilité de ses pluies ; de ce fait l'écologie des termites dépend étroitement de la pluviométrie. Or, depuis 1969, les années ont été de moins en moins pluvieuses, comme le montre le tableau I, qui précise quelques paramètres des saisons des pluies successives.

Il est donc intéressant de rechercher les conséquences d'une telle succession d'années sèches sur les populations de termites et d'en étudier le mécanisme. Quels rôles jouent respectivement la diminution des ressources en eau du sol et de la nappe souterraine, l'évaporation plus intense, ou les changements de la

(1) Adresse : Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Boulevard Gabriel, 21000 Dijon.

végétation ? Peu d'observations ont été faites jusqu'ici à ce sujet. Tout au plus Roy-Noël (1971) signale-t-elle que des nids de *Bellicositermes bellicosus* (2) de la région du Cap-Vert sont morts à la suite d'années particulièrement défavorables, du fait de l'épuisement des réserves d'eau permanente et de la raréfaction de la nourriture. La récente « vague de sécheresse » au Sahel nous a permis de préciser l'action de la diminution des précipitations sur les populations d'Isoptères.

TABLEAU I

*Valeurs de quelques paramètres de la saison des pluies
(mesurés par une station météorologique de terrain)*

Année	1969	1970	1971	1972
Pluies (mm)	350 (1)	208,7	202,2	33,3
Pluies supérieures à 1 mm	33	13	13	6
Intervalle entre la première et la dernière pluie supérieure à 1 mm (jours)	107	64	61	60
Intervalle moyen entre 2 pluies consécutives supérieures à 1 mm (jours)	2,6	5,8	6,1	9,2

(1) Nous ne disposions pas de station météorologique sur le terrain en 1969, mais j'ai noté les pluies, mesuré quelques-unes d'entre elles par des moyens rudimentaires et comparé ces données avec celles enregistrées à Richard-Toll (70 km au N-NW).

I. — COMPORTEMENT DES ESPECES

Les espèces de Fété Olé ont fait preuve d'une grande plasticité dans leur comportement.

A) MOUVEMENTS DES POPULATIONS. — En réponse à certains facteurs écologiques (température, humidité), les populations de

(2) Synonyme de *Macrotermes subhyalinus*.

termites peuvent effectuer des déplacements d'ampleur variable. Au cours d'un cycle annuel, ces déplacements peuvent se manifester, pour la sous-famille des Macrotermitinae par exemple, soit par un abandon de portions desséchées du nid dans le cas des *Bellicositermes bellicosus* de la région de Fort-Lamy au Tchad (Grassé et Noirot, 1948), soit par des variations dans la distribution verticale des meules à champignons pour les espèces hypogées comme *Pseudacanthotermes militaris* dans le Nord du Nigeria (Sands, 1965) ou en Côte-d'Ivoire (Josens, 1972).

Dans notre zone sahélicenne, les déplacements en profondeur sont souvent importants, parfois supérieurs à 1 m. La profondeur à laquelle se manifestent les espèces hypogées est déjà grande lors d'une saison « normale » : la figure 1 se rapporte à une expérience effectuée au moyen de bois enterrés jusqu'à 2 m de profondeur, entre le 1^{er} octobre 1970 et le 15 avril 1971. En bas de versant, la consommation la plus importante se situa vers 50 cm de profondeur ; en versant cette consommation se maintint jusqu'à 90 cm.

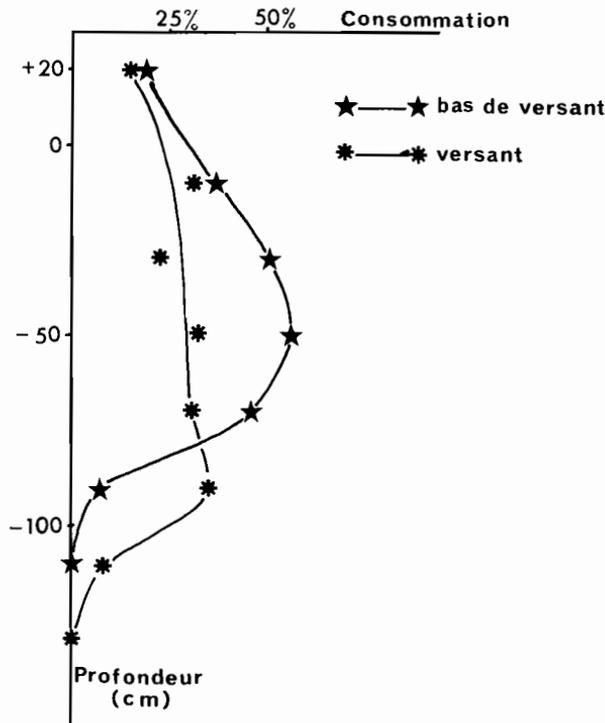


Figure 1. — Activité des espèces selon la profondeur : consommation sur bois enterrés du 1^{er} octobre 1970 au 15 avril 1971. Cette consommation est calculée d'après le pourcentage de perte de poids des bois enterrés.

Les densités trop faibles des termites hypogés lors des relevés de fouille systématique du sol (Lepage, 1972), n'ont pas permis de quantifier avec précision les déplacements des populations. En ce qui concerne les Macrotermitinac, *Microtermes hollandei* et *Odontotermes smeathmani*, leurs meules à champignons furent récoltées à partir de 20-25 cm en août 1969, alors qu'en 1971 et 1972, beaucoup de chambres à meules étaient abandonnées et on ne trouvait de meules qu'à une profondeur de 50-75 cm. Cette migration verticale se doubla d'une distribution horizontale de plus en plus agrégative autour de sites particuliers : souches d'arbres et termitières d'autres espèces. A la fin de la saison sèche 1973, des fouilles systématiques du sol sur des profondeurs de 75-100 cm ne permirent de récolter aucun termite : ceux-ci étaient cependant présents, comme le montra l'expérience effectuée le 18 avril 1973. Sur le fond d'une tranchée de 4 m sur 2 m et de 75 cm de profondeur (aucun termite récolté), on disposa des nattes arrosées d'eau (50 litres) ; après 12 h d'humidification, on captura 7 208 *Odontotermes smeathmani*, 2 912 *Microtermes hollandei* et 152 *Bellicositermes bellicosus* en récolte sous les nattes, ces insectes représentant un poids sec de 9,5 g.

Les termites épigés abandonnent certaines portions du nid. En saison sèche Bodot (1967) note, pour *Cubitermes severus* en Côte-d'Ivoire, des teneurs en eau de 0,54 % dans les parties supérieures du nid et de 10 à 15 % dans le socle souterrain. Selon des mesures effectuées sur notre terrain au mois de mai 1973 dans certaines termitières de *Bellicositermes bellicosus*, les meules à champignons périphériques avaient une teneur en eau de 23 % (du poids frais) et étaient abandonnées par les larves, alors que les meules situées au centre de l'habitacle contenaient de 40 à 45 % d'eau et étaient couvertes de larves. La teneur en eau d'une termitière de cette espèce augmente quand on se rapproche du centre de l'habitacle : 2 à 5 % d'eau dans la muraille selon la profondeur, 12 % dans les cloisons en périphérie de l'habitacle, 19 à 20 % dans les cloisons à proximité de la cellule royale, 23 à 25 % pour le plancher des chambres contenant les œufs.

En ce qui concerne le genre *Trinervitermes*, certaines calies ont une fonction temporaire (Coaton, 1948 ; Roy-Noël, 1971 ; Lepage, 1972). En mai 1973, le matériau des calies abandonnées avait une teneur en eau de 1,5 à 2 %, tandis que les calies partiellement abandonnées de leurs populations (il ne restait que quelques soldats) contenaient de 6 à 7 % d'eau.

Ces mouvements de populations, déjà très accentués pendant une saison sèche « normale », rendent délicate une étude de l'évolution de la faune au cours d'années successives. Il est en particulier très difficile dans ces conditions d'affirmer l'absence d'une espèce ou la mort d'une colonie.

B) ACTIVITÉ DE CONSTRUCTION. — Lorsque la saison a été suffisamment pluvieuse, l'activité de construction des espèces présente dans notre région un maximum après la fin des pluies (novembre à janvier). Cette activité est perturbée lors d'une saison à précipitations déficitaires : de grandes irrégularités apparaissent alors entre nids différents. Dans certains, toute activité paraît avoir cessé et seule une fouille de la termitière permet de savoir si les termites sont ou non présents.

Dans d'autres, il y a seulement diminution de l'activité constructrice. Ainsi, le volume moyen des constructions de *Bellicositermes bellicosus*, entre septembre et mai de chaque année fut de : 0,95 m³ par nid en 1969-70, 0,64 m³ en 1970-71, 0,48 m³ en 1971-72 et 0,12 m³ en 1972-73 (ce volume fut calculé sur 20-25 termitières, en assimilant les constructions à de volumes simples).

Le comblement d'un orifice artificiellement creusé dans la termitière permet d'étudier la quantité d'eau ainsi mobilisée (Watson, 1972). La capacité de mobilisation de matériaux humides pour une termitière de *Bellicositermes bellicosus* est très grande : la teneur en eau des nouveaux matériaux apportés afin de combler l'orifice est de 15 à 20 % du poids frais. Ceci correspond à une mobilisation de plusieurs litres d'eau par 24 h. La répartition dans le temps de cette « ponction » d'eau doit cependant entraîner la mort de la colonie.

C) ACTIVITÉ DE RÉCOLTE. — La nature et l'abondance des matériaux cellulosiques influent sur le comportement récolteur des espèces. En 1970-71, puis en 1971-72, la strate herbacée fut déjà moins importante que normalement (Bille, 1972) ; durant l'année 1972-73, cette strate herbacée disparut complètement : la principale source de nourriture des termites fut alors représentée par le bois mort.

Les espèces de notre région se sont bien adaptées à cette rarefaction de leur nourriture habituelle et au changement de sa composition. Pour les Macrotermitinae, dont le régime est habituellement diversifié (litière), j'ai constaté une diminution de la consommation en strate herbacée et une augmentation en strate ligneuse. Parmi ces Macrotermitinae le cas d'*Odontotermes smeathmani* est à signaler. Cette espèce récoltait en 1969 l'écorce de troncs d'arbres vivants (55 à 60 % des arbres étaient attaqués) ; cette source de nourriture fut presque totalement abandonnée en 1972, peut-être à cause de la grande quantité d'eau nécessaire à l'édification des « placages » de récolte sur les troncs.

Les espèces fourrageuses du genre *Trinervitermes*, récoltant habituellement des chaumes de graminées, furent rencontrées en 1972-73 sur le bois mort à terre. Ce comportement paraît tout à fait inhabituel chez les *Trinervitermes* africains. Le tableau II résume les différences constatées dans le comportement de récolte de *Trinervitermes trinervius*.

TABLEAU II
Récolte de Trinervitermes trinervius selon les années

	1971-1972	1972-1973
Nombre de sorties de récolte / 100 m ² en versant	7,65	1,07
Nombre d'individus récoltant par groupe	100 à 500	6 500 à 8 000
Matériau récolté	Chaumes de graminées	Bois mort
Constitution des pistes de récolte	Boulettes de terre	Pistes excrémentielles

Dans la récolte d'un aliment, il est parfois malaisé de distinguer ce qui revient au choix du termite et ce qui est imputable à l'abondance ou à la rarefaction de l'aliment choisi. Je citerai des chiffres obtenus pour *Psammotermes hybostoma* en récolte sur bois mort à terre. Ces chiffres (tableau III) indiquent les pourcentages d'individus récoltant sur chaque espèce d'arbre, par rapport au nombre total d'individus récoltant sur toutes les catégories de bois mort.

TABLEAU III
Récolte sur bois mort de Psammotermes hybostoma

Espèce d'arbre	Teneur en eau du tronc (*)	% d'individus récoltant	
		Mars 1972	Mars 1973
<i>Guiera senegalensis</i>	17,2 %	73	29
<i>Acacia senegal</i>	43,8 %	4	31
<i>Commiphora africana</i>	59,2 %	16	28

(*) Cité par Bille (1971). Il s'agit de la teneur par rapport au poids frais des troncs d'arbres vivants.

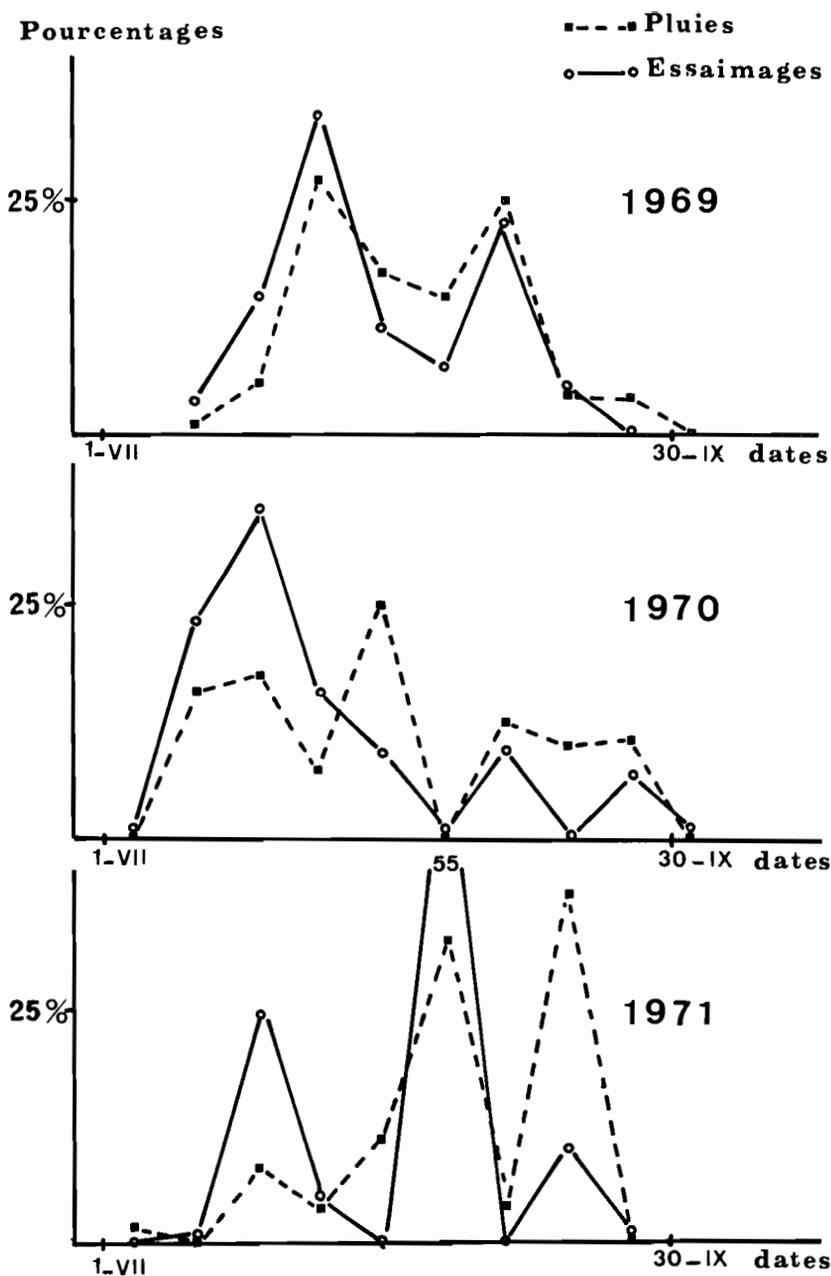


Figure 2. — Relation entre les pluies et les essaimages (résultats exprimés en pourcentages par décades).

On constate donc une augmentation de la récolte sur les bois à forte teneur en eau et une diminution corrélative de la récolte sur des espèces en contenant peu. Cependant, il semble que l'abondance respective des espèces de bois mort ait changé d'une année sur l'autre : en 1972 on assista à une augmentation du bois mort d'*Acacia senegal*.

Dans ce cas précis, il se produisit aussi une augmentation de la diversité de la récolte de bois mort par *Psammotermes*. Cette diversité a été calculée d'après l'indice de Shannon & Weaver (1963), cité par Blondel et al (1973). Celui-ci passa de 0,87 en mars 1972 à 1,43 en mars 1973.

D) COMPORTEMENT D'ESSAIMAGE. — Les essaimage des espèces sont gravement perturbés par la sécheresse. Ce phénomène est une des principales causes de l'évolution à long terme des populations.

Les essaimage sont, dans notre région, uniquement groupés durant la saison des pluies (Lepage, 1972). Une même colonie peut essaimer à plusieurs dates au cours d'une saison (Ruelle, 1964 ; Lepage, 1972). Cet étalement peut permettre un plus grand nombre de fondations favorables.

Lors des années à pluviométrie déficitaire, la répartition des essaimage n'est plus « calquée » sur la répartition des pluies. Il se produit une « accumulation » d'ailés, qu'une pluie peu importante mais retardée entraîne à essaimer alors en grand nombre. La figure 2 met en relation la pluviosité et les essaimage constatés lors des trois années, 1969, 1970 et 1971. Les totaux sont sommés par décades.

Si la saison des pluies se termine brutalement, certains ailés ne peuvent pas essaimer. Ceci s'est produit en 1970 et 1971 et a atteint de grandes proportions en 1972. Dans cette éventualité, il est certain que les espèces essaimage au début de la saison des pluies sont favorisées en cas d'année déficitaire : c'est le cas de *Psammotermes hybostoma* qui essaime dès la première pluie. Par contre, les espèces qui essaimage après que les précipitations aient duré un certain temps sont désavantagées : en janvier 1973, 11 calies de *Trinervitermes* sp. sur 30 ha contenaient encore des ailés (parfois plusieurs centaines). La question se pose du devenir de ces derniers ; sans doute sont-ils consommés par le reste de la population (?). Même s'ils disparaissent et sont éliminés plus ou moins tardivement, on peut se demander quel est leur influence dans le fonctionnement de la colonie : rappelons que la biomasse d'ailés correspond chez certaines espèces à près de 50 % de la biomasse totale.

E) APPORT D'EAU OU DE MATÉRIAUX HUMIDES. — Les auteurs se sont interrogés sur l'origine de l'eau contenue dans les puissantes termitières épigées : Bodot (1967) calcule par exemple qu'un m³

de la termitière de *Bellicositermes natalensis* contient environ 200 litres d'eau. La présence d'eau en profondeur serait donc nécessaire à une telle colonie. En fait, les observations relatives à un prélèvement d'eau par les termites à partir d'une nappe souterraine sont rares, ce qui s'explique par la difficulté d'une telle étude. Hill (1921), Marais (1938), Grassé & Noirot (1948), Ghilarov (1962) et Yakushev (1969) ont effectué de telles observations. Les expériences menées par Watson (1969 et 1972) au moyen d'eau tritiée ne permettent pas, par contre, de conclure à un prélèvement direct d'eau à partir de la nappe phréatique.

Récemment (octobre 1973), le creusement d'un puits en un endroit proche de notre lieu de travail nous a permis de faire une observation importante. Des galeries, attribuables sans aucun doute à un Macrotermitinae, ont été constatées à proximité de la nappe phréatique, à 50 m de profondeur. Ceci est intéressant et permet de conclure à un prélèvement d'eau ou de matériaux très humides à partir de cette nappe profonde. La survie des colonies capables d'un tel comportement dépendrait ainsi, en saison sèche, d'un équilibre entre la quantité d'eau prélevée et l'évaporation de celle contenue dans les termites eux-mêmes et les matériaux du nid.

II. — DISTRIBUTION ET DENSITE DES ESPECES

A. — TERMITES ÉPIGÉS.

Il est difficile de juger de la mort d'une colonie d'après les manifestations extérieures de son activité. La sortie des soldats qui apparaissent lors de l'ouverture du nid, ainsi que la texture de ce dernier, permettent toutefois de se rendre compte si un nid est occupé ou non par ses habitants.

1) *Bellicositermes bellicosus*. — Des observations antérieures avaient mis en évidence une évolution probable de la répartition de cette espèce dans notre région (Lepage, 1972) : concentration autour des points bas, et forte proportion de termitières érodées. Les années suivantes ont vu s'accroître ce phénomène, comme le montrent les chiffres du tableau IV.

L'examen de ce tableau permet de faire deux remarques : d'une part, le taux de disparition des colonies augmente à la suite d'années défavorables, ce qui est explicable, et d'autre part, le taux d'apparition de nouvelles colonies augmente aussi, ce qui est paradoxal. On doit cependant, préciser que le taux d'apparition de nouvelles termitières est estimé d'après l'apparition de cons-

TABLEAU IV

*Evolution du peuplement des termitières
de Bellicositermes bellicosus*

	Entre mars 1970 et mars 1972 (75 ha)	Entre mars 1972 et mars 1973 (50 ha)
Taux annuel d'apparition de colonies (par rapport au nombre initial de termitières)	8,8 %	26,9 %
Taux annuel de disparition de colonies (par rapport au nombre initial de termitières)	11,3 %	15,4 %

tructions épigées. Or la termitière de *Bellicositermes bellicosus* reste hypogée pendant la première partie de sa vie. On peut donc supposer que les colonies apparues entre 1972 et 1973 correspondaient à celles fondées entre 1969 et 1971, années pendant lesquelles les conditions étaient très favorables.

Dans cette hypothèse, l'action de la sécheresse sur le peuplement de *Bellicositermes bellicosus* ne se traduirait pas immédiatement par des modifications visibles. Les colonies de cette espèce manifesteraient ainsi une certaine inertie aux variations annuelles du climat et seule une suite d'années favorables ou défavorables seraient susceptibles d'influer sur l'évolution du peuplement.

Une observation supplémentaire doit être faite : le taux de disparition global des termitières n'a que peu de signification, car toutes ne sont pas affectées de la même façon par la sécheresse : on assista ainsi, entre 1970 et 1973, à une forte mortalité de jeunes termitières qui se développaient souvent sur d'anciennes constructions érodées de la même espèce. Il est préférable donc de considérer deux catégories de termitières : les constructions « adultes » à faible taux de renouvellement, et les jeunes termitières, à taux de renouvellement élevé.

2) *Trinervitermes trinervius* et *T. geminatus*. — Le nombre de calies occupées par *Trinervitermes* (surtout *T. trinervius*) varie au cours d'un cycle annuel. Ces structures temporaires sont à mettre en rapport avec l'abondance plus ou moins grande de la strate herbacée. Le tableau V indique les densités des calies par hectare de juillet 1969 à mars 1973.

TABLEAU V

*Evolution du nombre de calies
de Trinervitermes trinervius et T. geminatus par hectare
entre le 31 juillet 1969 et le 15 mars 1973*

	31-VII 1969	15-III 1970	15-III 1971	15-III 1972	15-III 1973
<i>T. trinervius</i>	2,82	4,60	6,73	5,65	4,42
<i>T. geminatus</i>	0,87	1,21	2,32	3,00	2,67
TOTAL	3,69	5,81	9,05	8,65	7,09

Ces variations du nombre de calies posent le problème de leur nature et de leur rapport avec un nid souterrain. On assista à une augmentation des calies de 1969 à 1971, correspondant sans doute à une diminution des ressources de nourriture. De 1971 à 1973, le nombre des calies occupées diminua, par suite des conditions drastiques du milieu. En 1973 la densité fut cependant supérieure à celle de 1970, mais la plupart de ces constructions étaient presque vides.

La diminution du nombre de calies de *T. trinervius* fut de 22,5 % entre 1972 et 1973, alors que la diminution de celles de *T. geminatus* n'atteignit que 11,1 %. En mars 1970, *T. geminatus* représentait 21 % du nombre des calies, contre 38 % en mars 1973. Il est donc possible que *T. geminatus* ait été moins affecté par la sécheresse que *T. trinervius*. Cela peut se comprendre si l'on se souvient que *T. geminatus* constitue des réserves importantes de chaumes ou de graminées, alors que *T. trinervius* ne construit que peu ou pas de greniers.

B. — TERMITES HYPOGÉS.

Il semble n'y avoir eu que peu de variations dans les densités de ces espèces. Certaines occupent déjà des sites particuliers : *Odontotermes smeathmani* et *Microtermes hollandei* sont, par exemple, souvent en rapport avec la termitière de *Bellicositermes bellicosus*. De tels microbiotopes doivent les protéger des variations du climat général. L'expérience rapportée au paragraphe I-A permet d'affirmer par ailleurs que si ces termites sont absents des relevés exhaustifs, ils n'ont pas pour autant disparu du milieu.

Il y eut, par contre, des variations dans la taille du domaine vital (zone d'action) des nids. Celui-ci peut être calculé (tableau VI) d'après la surface sur laquelle se font les récoltes de fragments de bois mort à la surface du sol.

TABLEAU VI

Domaine vitaux (ou zones d'action) de quelques colonies de termites hypogés

ESPÈCES	DOMAINES D'ACTION (en m ²)	
	Février-Mars 1972	Février-Mars 1973
<i>Microcerotermes parvulus</i>	227	54
<i>Odondotermes smeathmani</i>	452	154
<i>Psammotermes hybostoma</i>	804	2 164

III. — CONSOMMATION

A) COMPOSITION ET QUANTITÉ DE NOURRITURE DISPONIBLE. — La concentration de la production primaire pendant une brève partie de l'année est généralement considérée comme la caractéristique écologique essentielle du milieu sahélien. Cela n'est vrai cependant que pour les ressources alimentaires produites par la strate herbacée, en particulier les graines. Les autres sources de nourriture, litière herbacée, feuilles tombées, bois mort, se conservent parfois durant presque toute l'année.

Lors d'années « normales » ou « subnormales » (c'est-à-dire ayant bénéficié de pluies comprises entre 200 et 375 mm), la quantité de litière présente à terre oscille entre 87 g/m² en juillet et 123 g en octobre-décembre (Bille, 1973). Au mois d'avril 1973, la source presque exclusive de nourriture fut, par contre, le bois mort qui représentait 1 137 kg par ha.

La composition de la strate herbacée varie aussi selon les années (Bille & Poupon, 1972). Parmi les herbes sur pied trouvées en avril 1972 et 1973, on a noté des plantes telles que *Blepharis linariifolia* ou des Papilionacées qui étaient mortes et pouvaient

cependant rester sur pied pendant plusieurs années. La plupart ne sont cependant pas utilisables par les termites.

La teneur en eau de la nourriture est également variable. La teneur en eau de l'herbe récoltée en novembre-décembre 1971 allait de 15 à 40 %. En 1973, les bois morts ne contenaient que de 2 à 15 % d'eau.

B) RÉCOLTE EN STRATE HERBACÉE. — Les variations constatées dans la récolte d'aliments herbacés sont grandes et liées à l'abondance du tapis herbacé, donc au régime des pluies. La figure 3,

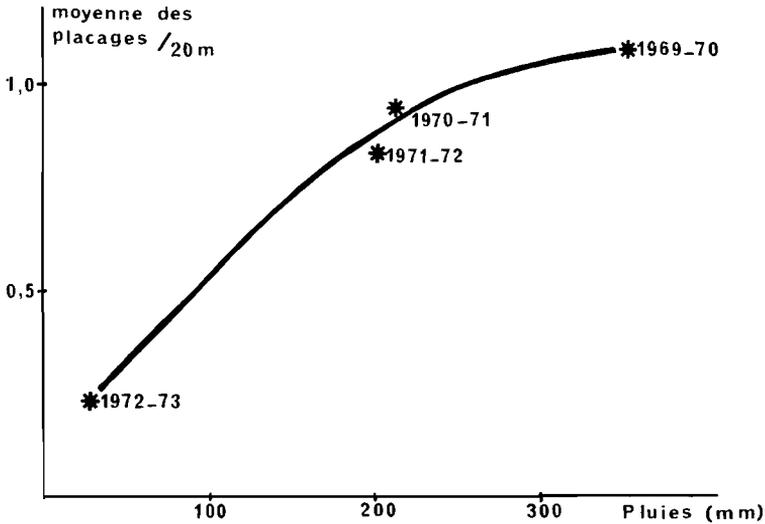


Figure 3. — Relation entre les pluies annuelles et la récolte en strate herbacée de *Bellicositermes bellicosus*.

qui concerne *Bellicositermes bellicosus*, montre qu'il existe pour cette espèce une relation entre les pluies et la récolte en strate herbacée. Ces chiffres sont basés sur la mesure d'une longueur de « placage » de récolte (Lepage, 1972). La comparaison 2 à 2 de ces moyennes selon le test de Student ne montre pas de différences significatives entre 1969-70 et 1970-71, ni entre 1970-71 et 1971-72 ; par contre la différence est hautement significative entre 1971-72 et 1972-73. Le tableau VII analyse la comparaison des variances entre ces trois années et selon les formes de relief, pour *Bellicositermes bellicosus*.

TABLEAU VII

*Comparaison des variances des longueurs de placages de *Bellicositermes bellicosus* selon le relief et selon les années*

RELIEF	1969-70/1970-71	1970-71/1971-72	1971-72/1972-73
Dépression	N.S.	N.S.	N.S.
Bas de versant	N.S.	N.S.	H.S.
Replat	S.	H.S.	H.S.
Versant	H.S.	H.S.	H.S.

N.S. = non significatif au seuil de 0,05

S. = significatif au seuil de 0,05

H.S. = significatif au seuil de 0,01

Les différences s'accroissent donc au fur et à mesure que la sécheresse se prolonge. Cette évolution se traduit par une hétérogénéité de plus en plus grande de la récolte en strate herbacée, c'est-à-dire un abandon de certains milieux, et une concentration des termites dans d'autres.

L'impact trophique des espèces va donc varier lui aussi. La quantité de nourriture récoltée en strate herbacée par *Bellicositermes bellicosus* fut de 53 kg/ha pour la période du 15 septembre 1970 au 15 avril 1971 et de 20 kg seulement pour la période du 15 septembre 1971 au 15 avril 1972. La récolte en strate herbacée de *Bellicositermes* diminue donc lors d'une année défavorable. L'accès à la nourriture est alors moins aisé, mais d'autres facteurs interviennent également, tels que la diminution de la teneur en eau des sols ou l'utilisation d'autres sources de nourriture.

C) RÉCOLTE EN STRATE LIGNEUSE. — Cette récolte a été prépondérante pour les espèces au cours de la saison 1972-73.

Une expérience effectuée en mars 1973 donna des corrélations positives et significatives entre le nombre de termites récoltant sur le bois mort à terre et le poids de ce bois mort sur des surfaces de 100 m². Pour le milieu « sommet », par exemple, la corrélation fut de + 0,78 pour *Psammotermes hybostoma*.

Le tableau VIII exprime les « biomasses récoltantes », c'est-à-dire le poids des termites trouvés en train de récolter leur nour-

riture sur le bois mort, à terre, en 1972 et 1973. Cette étude a été faite sur des surfaces de 100 m². La surface totale inventoriée fut de 10 000 m² en 1972 et de 20 000 m² en 1973.

TABLEAU VIII

Evolution de la « biomasse récoltante » des espèces selon l'année (les biomasses sont données en g de poids sec/ha)

ESPÈCES	1972	1973
<i>Psammotermes hybostoma</i>	5,26	8,80
<i>Microcerotermes</i> spp.	0,95	0,87
<i>Coptotermes intermedius</i>	0,44	0,00
<i>Amitermes</i> spp.	0,0064	0,00
<i>Bellicositermes bellicosus</i>	0,34	0,040
<i>Odontotermes smeathmani</i>	0,10	0,14
<i>Microtermes hollandei</i>	0,0018	0,028
TOTAL	7,10	9,88

Ce tableau montre bien l'évolution de la faune au maximum de la période de sécheresse. Notons cependant que *Psammotermes* était déjà largement dominant en mars 1972.

J'ai étudié la diversité générique, selon les individus et les biomasses et selon les dates de relevé. Cette diversité est calculée selon la formule de Shannon et Weaver (1953). Le tableau IX donne la diversité générique selon trois dates de relevés et selon le relief.

Ce tableau est établi d'après les nombres d'individus. Les diversités obtenues d'après les biomasses sont peu différentes mais légèrement supérieures : on est passé d'une diversité totale de

TABLEAU IX

Diversité générique des espèces récoltant sur bois mort à terre

RELIEF	DATES		
	Mars 1972	Novembre 1972	Mars 1973
Sommet	0,000	0,000	0,000
Versant	0,000	0,000	0,069
Replat	0,622	0,253	0,240
Bas de versant	0,696	0,683	0,549
Dépression	0,592	0,679	0,706
TOTAL	0,778	0,455	0,198

0,943 en mars 1972 à une diversité de 0,242 en mars 1973. Les biomasses atténuent en quelque sorte les différences. Avec l'aggravation de la sécheresse nous constatons une diminution très nette de la diversité totale (dans le rapport de 1 à 4). La diversité du replat diminue, tandis que celle du bas de versant varie peu et que celle de la dépression augmente.

CONCLUSION

La sécheresse n'agit pas de façon simple sur les populations de termites. Ceux-ci tentent de s'y soustraire en modifiant la structure de leurs nids, en se déplaçant en profondeur ou en s'adaptant à d'autres sources de nourriture.

Nous assistons certes à des modifications dans la répartition des espèces et des populations, mais la sécheresse ne se traduit pas immédiatement par une diminution de la densité des espèces les plus abondantes. Seule une succession d'années à pluies déficitaires pourra influencer sur le peuplement et le modifier. Les modalités d'essaimage des espèces semblent importantes dans l'évolution à long terme des populations.

Il faut, par ailleurs, remarquer que la survie d'une colonie dépend de l'interaction de différents facteurs : possibilité de prélèvements d'eau, épuisement de nappes, augmentation de l'évaporation, abondance de la nourriture. Pour s'alimenter, les termites doivent s'exposer au milieu extérieur : il en résulte des pertes d'eau par évaporation que la colonie doit compenser. A titre d'exemple, les ouvriers de *Trinervitermes*, qui récoltaient à l'air libre, à 4,30 h, par une température de 29°C et une humidité relative de 70 %, avaient une teneur en eau qui variait de 74,8 % pour ceux qui sortaient du nid à 70,8 % pour ceux qui y rentraient.

Les jeunes colonies paraissent avoir plus de difficultés que les colonies adultes pour maintenir de tels équilibres. La teneur en eau des meules à champignons de *Bellicositermes bellicosus* est, par exemple, de 43,3 % dans une termitière jeune, et de 46,1 % dans une termitière adulte. Dans la jeune termitière, par ailleurs, on observe de grandes variations de la teneur en eau des meules, ce qui traduit des inégalités dans l'approvisionnement d'eau. De même, il existe une corrélation inverse entre la biomasse d'une colonie de *Bellicositermes bellicosus* et le rapport poids de meule/biomasse de la population : les jeunes colonies disposent donc de réserves alimentaires plus réduites.

RESUME

En zone sahélienne, l'écologie des termites dépend étroitement du facteur eau, donc de la pluviométrie de l'année. La diminution des précipitations, de 1969 à 1972, a entraîné des modifications dans la répartition des espèces et probablement aussi dans les effectifs des populations.

Les espèces ont montré une grande faculté d'adaptation de leurs comportements, en particulier dans la recherche de sources de nourriture différentes (bois mort au lieu de litière herbacée) (Tabl. II). La production d'aîlés et le déroulement des essaimages furent gravement perturbés lors des années déficitaires en pluies (fig. 2) ; ceci influera certainement sur l'évolution ultérieure des populations.

L'examen des taux d'apparition et de disparition des colonies démontre que les phénomènes ne sont pas simples et que certaines espèces (*Bellicositermes bellicosus*) réagissent avec un certain retard (Tabl. IV). Les colonies hypogées de *Microtermes hollandei* et d'*Odontotermes smeathmani* se concentrent plus étroitement dans des microbiotopes favorables. *Psammotermes hybostoma*, remarquablement adapté à des milieux secs, devient prédominant (Tabl. VI).

L'impact trophique des espèces sur la strate herbacée diminue (dans le rapport de 1 à 4 pour *Bellicositermes bellicosus* (fig. 3) et

augmente au contraire en strate ligneuse. La biomasse des espèces récoltant sur bois mort a augmenté de 1972 à 1973, tandis que la diversité des espèces a diminué (Tabl. VIII et IX).

Les interactions entre milieu et populations sont complexes, et plusieurs facteurs doivent être pris en considération, en particulier le ravitaillement en eau, l'évaporation et la quantité de nourriture disponible. Un nid complexe et une colonie populeuse paraissent présenter des avantages pour la pérennité de la population.

SUMMARY

The almost total lack of rain in Northern Sénégal during 1972 had a manifold effect upon the populations of termites living in the IBP quadrat at Fété Olé.

Some species were found living at a greater depth than usual and nests tended to cluster around tree stumps, other nests or in more humid areas. Fungus gardens of Macrotermitinae were also built deeper within the soil, while those of *Bellicositermes bellicosus* were frequented by larvae only in the central core of the nests. Building behavior was diminished or absent. A change in diet was noticed in foraging species of genus *Trinervitermes* which turned upon dead wood to serve as a substitute to dry grass. Swarming was delayed or did not take place at all; winged individuals could thus be found in some *Trinervitermes* nests five months after their usual swarming period. Galleries of Microtermitinae have been found at a depth of 50 meters, close to the water table. Generally speaking, an almost rainless year increases the mortality rate of already established colonies among species building their nests above ground. Paradoxically, the number of new colonies of *Bellicositermes bellicosus* was increased after the 1972 drought; a possible explanation of this effect is discussed. The species whose colonies entirely lived underground were little affected by the lack of rains.

During the rainless period, the consumption of dry grass by termites decreased significantly, whereas that of dead wood showed a definite increase.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLE, J.C. (1971). — *Observations préliminaires sur quelques arbres du Sahel sénégalais*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 49 p.
- BILLE, J.C. (1972). — *Principaux caractères de la végétation herbacée du Sahel sénégalais*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 51 p.
- BILLE, J.C. (1972). — *Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel sénégalais*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 51 p.
- BILLE, J.C. (1973). — *Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel. Production et dynamique*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 54 p.

- BILLE, J.C. (1973). — *L'écosystème sahélien de Fété-Olé : essai de bilan au niveau de la production primaire nette annuelle*. ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar, 66 p.
- BILLE, J.C. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 351-365.
- BILLE, J.C. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : biomasse végétale et production primaire nette. *La Terre et la Vie*, 26 : 366-382.
- BILLE, J.C., LEPAGE, M., MOREL, G. & POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : présentation de la région. *La Terre et la Vie*, 26 : 332-350.
- BLONDEL, J., FERRY, C., & FROCHOT, B. (1973). — Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, 41 : 63-84.
- BODOT, P. (1967). — Etude écologique des termites des savanes de basse Côte-d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14-3 : 229-258.
- BOURLIÈRE, F. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : introduction. *La Terre et la Vie*, 26 : 325-331.
- COATON, W.G.H. (1948). — The snouted harvester termite (*Trinervitermes*). *Farming in South Africa*, 23 : 97-108.
- GHILAROV, M.S. (1962). — Termites of the U.S.S.R., their distribution and importance. In : *Termites in the humid tropics, Proc., New Delhi Symp.*, 1960 : 131-135.
- GRASSE, P.P., & NOIROT, C. (1948). — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 227 : 869-871.
- HILL, G.F. (1921). — The white ant pest in Northern Australia. *Bull. advis. Coun. Sci. Ind.*, Melbourne, 21 : 1-26.
- JOSENS, G. (1972). — *Etudes biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte-d'Ivoire)*. Thèse Doctorat d'Etat, Bruxelles.
- LEPAGE, M. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : données préliminaires sur l'écologie des termites. *La Terre et la Vie*, 26 : 383-409.
- MARAIS, E. (1938). — *Mœurs et coutumes des termites : étude de la fourmi blanche de l'Afrique du Sud*. Payot, Paris, 196 p.
- ROY-NOEL, J. (1971). — *Recherches sur l'écologie et l'éthologie des Isoptères de la presqu'île du Cap-Vert*. Thèse Doctorat d'Etat, Paris.
- RUELLE, J.E. (1964). — L'essaimage de *Macrotermes natalensis* dans la région de Léopoldville. In *Etude sur les termites africains*, A. BOUILLON, éd., Masson, Paris : 231-250.
- SANDS, W.A. (1965). — Termite distribution in man-modified habitats in West Africa, with special reference to species segregation in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *J. anim. Ecol.*, 34 : 557-571.
- SHANNON, C.E. et WEAVER, W. (1963). — *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- WATSON, J.P. (1969). — Water movement in two termite mounds in Rhodesia. *J. Ecol.*, 57 : 441-451.
- WATSON, J.P. (1972). — Some observations on the water relations of mounds of *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Ins. Soc.*, 19 : 87-93.
- YAKUSHEV, V.M. (1968). — Influence of termite activity on the development of lateric soil. *Soviet Soil Sci.*, 1 : 109-11.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SPTENTRIONAL, SENEGAL :
INFLUENCE DE LA SECHERESSE DE L'ANNEE 1972-1973
SUR L'AVIFAUNE

par G. MOREL et M.-Y. MOREL

Station d'Ecologie ORSTOM, B.P. 20, Richard-Toll, Sénégal.

« Andrewartha and Birch (1954) consider animal populations to be unstable. Irregular physiographic factors, mainly climatic ones, so they think, are the main factors influencing the size of populations. Extinction or excessive increase of the population would thus be quite possible » (Haartman, *in* Farner *et al.*, 1971). Les données exposées ici concluent à l'extrême instabilité des populations aviennes, au moins en milieu tropical *aride*, et confirment remarquablement la thèse de ces deux auteurs.

Dans les régions semi-arides de l'Ouest africain, l'année 1972 restera dans la mémoire des hommes une année de sécheresse exceptionnelle, présentant les caractères d'une calamité naturelle ; toutefois, ce n'est pas la première fois que cela se produit, puisque, pour le xx^e siècle, on en avait déjà connu une, soixante ans plus tôt, en 1913.

Les répercussions sur la faune et la flore furent importantes et purent être mesurées sur le quadrat de référence du Programme Biologique International de Fété Olé (16°N - 15°W), car climatologues, botanistes et zoologistes y travaillent ensemble depuis 1969.

Les premiers résultats ont paru dans le fascicule 3 du tome 26 (1972) de *La Terre et la Vie*, et ce nouveau fascicule est encore presque entièrement consacré à cette région. Dans cet article, on s'en tiendra à l'étude comparative du peuplement avien en année « normale », considérée comme référence (1969-70) et en année très sèche (1972-73).

Le milieu ayant été déjà décrit, nous rappellerons seulement les données pluviométriques, l'importance et la saisonnalité des pluies constituant le facteur climatique essentiel. L'année 1969

est considérée comme une année « normale », compte tenu des remarques faites dans l'article précédent de Bille (1974). On remarquera que, depuis cette date, les pluies ont toujours été « déficitaires » et que leur répartition a varié d'une année sur l'autre. Ceci est particulièrement net pour les années 1970 et 1971, lesquelles reçurent une même quantité de pluie.

TABLEAU I
Pluviométrie de 1969 à 1972 (en mm).

	Juin	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Totaux
1969 *	—	95,8	153,6	33,9	19,2	302,5
1970 ...	9,3	65,3	65,2	69,2	—	208,7
1971 ...	—	20,5	104,9	76,8	—	202,2
1972 ...	4,5	—	13,1	2,7	13,0	33,3

* Les chiffres donnés pour 1969 ont été enregistrés à Richard-Toll, avant l'installation d'un poste météorologique à Fété Olé. La pluviométrie à Fété Olé a été supérieure au chiffre indiqué ici.

METHODOLOGIE

MÉTHODES DE TRAVAIL. — *Sur le terrain.* — Nous avons recensé les oiseaux selon la méthode déjà décrite (Morel et Morel, 1972), ainsi que les nids, sur le quadrat PBI. Nous avons observé le comportement des oiseaux à l'abreuvoir, au puits de Tatki distant d'une vingtaine de kilomètres de là.

Les comptages sur le terrain méritent quelques remarques, car ils n'échappent pas à certaines critiques et on peut s'interroger sur la valeur des chiffres fournis.

Dans ces recensements, tous les oiseaux présents sont comptés aux mêmes heures et mêmes lieux, mais la surface explorée ne correspond pas toujours au domaine vital de certaines espèces, Rapaces par exemple, ainsi que Tourterelles et Gangas. L'amplitude des mouvements de ces derniers varie d'ailleurs avec la saison, car ceux-ci sont essentiellement liés à la boisson : tout dépend donc de l'éloignement du point d'eau utilisé.

Quant aux Pintades qui se nourrissent sur de grandes surfaces, on les voit rarement, en général un mois par an ; mais comme leur poids est élevé et qu'elles vivent en troupe, leur présence pèse alors lourdement sur le bilan pondéral.

L'heure à laquelle ces recensements sont effectués peut également entrer en ligne de compte car, du fait de leur rythme d'acti-

vité, certaines espèces non territoriales peuvent être absentes ou moins abondantes à l'heure du recensement.

Ces difficultés tiennent à la méthode même et sont connues de tous. Dans les limites ainsi définies, les résultats que donne notre méthode reflètent bien la physionomie générale du peuplement avien du lieu où elle est utilisée.

Analyse des résultats. — L'étude d'une population doit d'abord rendre compte :

- de sa composition générale, ce qui nécessite l'établissement d'un inventaire complet des espèces recensées ;
- puis du nombre d'espèces recensées par mois, reflet de la structure de l'habitat ;
- enfin, de l'importance relative en nombre et en poids de ces espèces, liées à la stabilité du milieu physique.

L'étude de l'importance relative se fait de différentes façons :

- en dressant par ordre d'importance décroissante la liste des espèces pour un mois donné et en retenant celles qui entrent dans la première moitié du contingent en effectifs ou en poids ;
- en calculant l'indice de diversité et les taux de dominance et d'égalité numérique. L'indice de diversité qui nous a paru le plus adapté à notre étude est donné par la formule de Shannon et Wiener :

$$I Di = - \sum p_r \log_2 p_r$$

$$I Di_{\max} = \log_2(s)$$

où (s) est le nombre total d'espèces pour un relevé et (p_r) la proportion d'individus appartenant à la r^{ème} espèce de ce relevé.

Cet indice dépend du nombre d'espèces présentes (d'autant plus élevé que les espèces sont plus nombreuses) et du taux d'égalité numérique ou d'équitabilité défini comme la possibilité d'ajustement du nombre d'individus de chaque espèce de façon que les espèces communes deviennent plus rares et les espèces rares plus communes.

Le taux d'égalité numérique ou d'équitabilité se calcule comme le rapport entre l'indice de diversité maximale pour le nombre d'espèces considérées et l'indice calculé. Il est bien évident que si toutes les espèces d'une population avaient une distribution équitable en poids ou en effectifs, cet indice serait de 100 %. Ce cas ne se présente jamais dans la nature. Par conséquent, plus ce taux est élevé, meilleure est la répartition des effectifs ou des poids entre eux et plus l'indice de diversité est élevé.

L'indice de dominance vient compléter l'indice de diversité : dans le cas présent, il désigne les deux espèces ayant les plus grandes abondances relatives, sans rien préjuger de leurs niveaux trophiques (Palmgren, d'après Blondel et Isenmann, 1973). Indices de dominance et de diversité sont d'ailleurs inversement proportionnels.

RESULTATS

INVENTAIRE DES ESPÈCES. — Le milieu de savane de Fété Olé est ouvert et hétérogène ; nombre d'espèces aviennes sont erratiques et comptent de faibles effectifs.

Bien que le total des espèces présentes soit élevé (on trouvera en annexe la liste des espèces avec leur statut ancien et nouveau), beaucoup ne sont vues qu'occasionnellement sur le quadrat même.

Les connaissances par ailleurs acquises pour cette région laissent penser que 139 espèces sont susceptibles d'y être observées. Dans la pratique, un total de 108 espèces a été recensé entre les années 1969-1972, certaines d'entre elles ne l'étant que pour l'une de ces deux années seulement. C'est ainsi qu'en 1969-1970, on a dénombré un total de 81 espèces et en 1972-1973, 75 espèces seulement (tabl. II).

TABLEAU II

Nombre d'espèces recensées à Fété Olé.

Espèces	Entre 1969 et 1972	1969-70	1972-73
— sédentaires	60	51	48
— statut douteux	4	3	3
— migrants éthiopiens	17	8	7
— paléarctiques	27	19	17
Totaux	108	81	75

Chez les espèces paléarctiques, la disparition de *Coturnix coturnix* constitue un fait marquant.

Quant aux sédentaires, il y a lieu de remarquer que les espèces manquant l'une ou l'autre année appartiennent à la catégorie des occasionnelles, ce qui ne modifie donc pas profondément l'image donnée par cette population. Une exception, toutefois, pour l'année 1972-73 : le parasite *Vidua orientalis* a complètement disparu ; peut-être est-ce lié à la diminution du nombre des effectifs de son hôte, *Pytelia melba* ? En 1972-73 encore, 3 espèces ont été

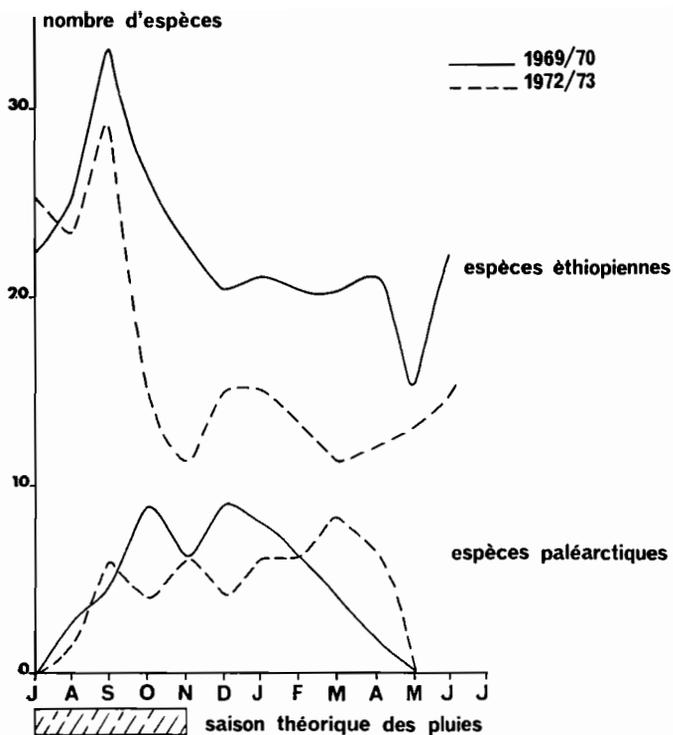


Figure 1. — Variations mensuelles du nombre d'espèces recensées à Fété Olé en 1969-70 et 1972-73.

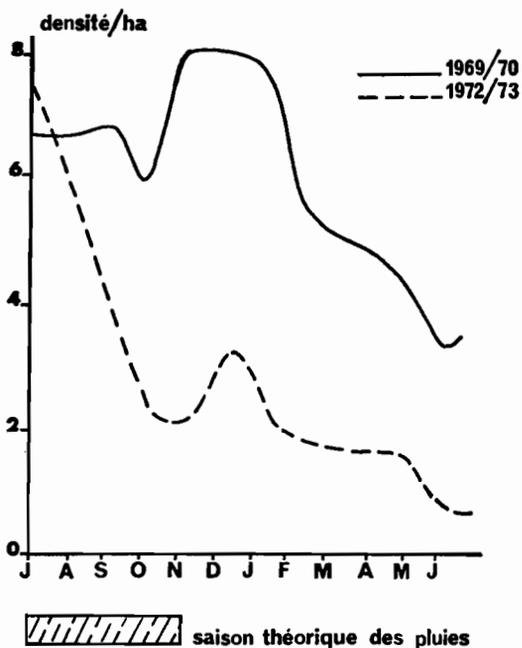


Figure 2. — Variations mensuelles de la densité de l'avifaune à Fété Olé en 1969-70 et 1972-73.

recensées pour la première fois sans appartenir à celles prévisibles : ce sont pour les sédentaires, *Caprimulgus inornatus* ; pour les paléarctiques *Tringa glareola* et *Motacilla alba*. Cependant, elles n'apportent rien de nouveau pour la région.

Par conséquent, en dépit de la sécheresse, la composition de l'avifaune de Fété Olé n'a subi aucune modification notable.

Le relevé mensuel des espèces pour ces deux années montre que la diminution enregistrée en 1972-73 tient essentiellement à la diminution du nombre des espèces éthiopiennes, et que cette action se fait sentir dès octobre (tabl. III et fig. 1).

TABLEAU III

Relevé mensuel du nombre d'espèces éthiopiennes et paléarctiques à Fété Olé en 1969-70 et 1972-73.

Mois	Espèces éthiopiennes		Espèces paléarctiques	Totaux
	Sédentaires	Migratrices		
1969-70				
Juillet	20	2	0	22
Août	20	5	3	28
Septembre	29	4	5	38
Octobre	23	3	9	35
Novembre	22	1	6	29
Décembre	20	—	9	29
Janvier	21	—	8	29
Février	20	—	7	27
Mars	20	—	4	24
Avril	21	—	1	22
Mai	15	—	—	15
Juin	22	—	—	22
1972-73				
Juillet	24	1	—	25
Août	21	2	2	25
Septembre	25	4	6	35
Octobre	14	1	4	19
Novembre	10	1	6	17
Décembre	14	1	4	19
Janvier	15	—	6	21
Février	—	—	—	—
Mars	11	—	8	19
Avril	12	—	6	18
Mai	13	—	—	13
Juin	15	—	—	15

ABONDANCE ABSOLUE. — Pour juger de l'importance d'une population d'un mois à l'autre et d'une année à l'autre, le premier point à considérer est l'importance des effectifs et des biomasses correspondantes.

a) *Effectifs : pour l'année 1969-70.* — Le nombre d'individus par hectare passa de 6,5 pendant la saison des pluies (juillet à octobre) à 8,6 pendant le début de la saison sèche (novembre à janvier), puis tomba brusquement en février à 5,6 et ne cessa ensuite de décroître pour atteindre son niveau le plus bas en juin avec 3,3 (fig. 3).

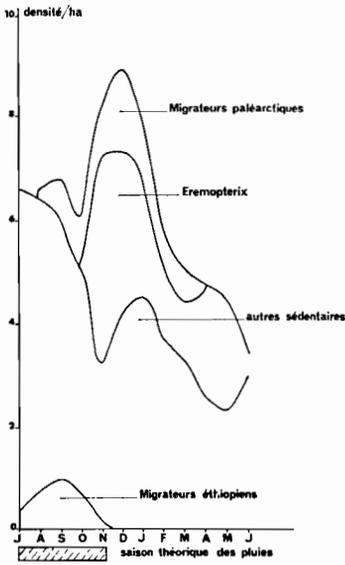


Figure 3. — Evolution mensuelle des effectifs de l'avifaune paléarctique et éthiopienne en 1969-70 à Fété Olé.

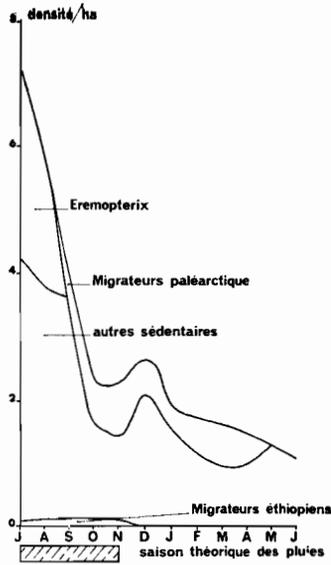


Figure 4. — Evolution mensuelle des effectifs de l'avifaune paléarctique et éthiopienne en 1972-73 à Fété Olé.

Pour l'année 1972-73. — La diminution du nombre d'effectifs fut beaucoup plus importante au cours de l'année et commença plus tôt en saison : le nombre d'individus par hectare passa de 6,4 en juillet et août à 3,9 dès le mois de septembre, pour tomber à 1,1 en juin (fig. 4).

La moyenne s'éleva pour l'année 1969-70 à $6,3 \pm 1,4$ et pour l'année 1972-73 à $2,9 \pm 1,1$.

b) *Biomasses.* — L'évolution des biomasses suivit une courbe analogue ; la diminution fut particulièrement nette pour l'année

sèche, passant de 327 g/ha au début de la saison des pluies à 89 g à la fin de la saison sèche.

En année « normale », les variations persistent, mais leur importance est moindre : une moyenne de 416 g/ha pour les 7 premiers mois de l'année (1) tombant tout de même à 364 g/ha pour les deux derniers mois de la fin de saison sèche. La biomasse moyenne, en gramme par hectare, se monte pour l'année 1969-70 à 402 ± 41 et celle de 1972-73 à 186 ± 95 .

On trouve, pour les deux années étudiées, une corrélation inverse liant l'effectif et le temps. Cette corrélation est meilleure en 1972-73 ($r = -0,86$) qu'en 1969-70 ($r = -0,60$). L'étude des droites de régression montre que le nombre d'oiseaux présents sur le quadrat diminue beaucoup plus rapidement en « mauvaise année » :

$$y = - 7,26 x + 8,1 \text{ en } 1969-70$$

$$y = - 11,25 x + 5,8 \text{ en } 1972-73$$

où y = nombre d'oiseaux et x = le temps en mois.

Ces résultats sont confirmés par l'étude des biomasses où l'on retrouve une corrélation identique : le poids d'oiseaux à l'hectare

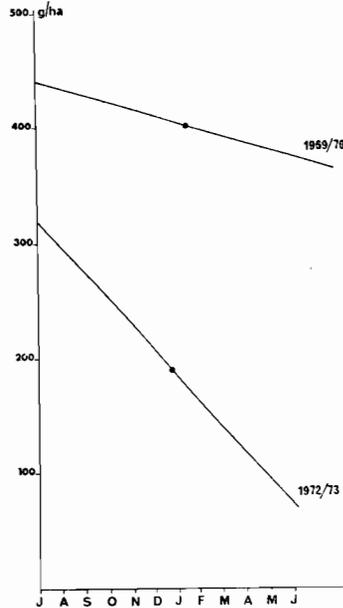


Figure 5. — Régression entre les biomasses aviennes et les mois correspondants des années 1969-70 et 1972-73 à Fété Olé.

(1) Nous faisons débuter l'année ornithologique au 1^{er} juillet.

diminue en fonction du temps ($r = -0,50$ en 1969-70, coefficient à la limite de la signification, et $r = -0,87$ en 1972-73). La pente des droites de régression est plus forte en 1972-73 qu'en 1969-70 (fig. 5) :

$$\begin{aligned}y &= - 6,1 x + 444 \text{ en } 1969-70 \\y &= - 22,4 x + 332 \text{ en } 1972-73\end{aligned}$$

où y = biomasse en g/ha et x le temps en mois.

La biomasse diminue donc beaucoup plus rapidement au cours d'une « année mauvaise ».

Par conséquent, l'avifaune en 1972-73 se distingua de celle observée en 1969-70 par son nombre plus faible d'individus à l'hectare, une biomasse moins importante et une diminution plus rapide de ces deux paramètres au cours de l'année.

STRUCTURE DES PEUPELEMENTS. — Cette structure peut être exprimée par le nombre d'espèces entrant dans la composition des premiers 50 pour cent des effectifs ou de la biomasse totale.

a) *Effectifs.* — Le nombre mensuel des espèces ainsi définies varie entre 2 et 6, soit 7 et 20 pour cent de la totalité des espèces recensées pour le mois correspondant, pour l'année 1969-70 et 2 et 9, soit 8 et 33 pour cent pour l'année 1972-73 (tabl. IV). Par conséquent, la population avienne de 1969-70 se caractérise par la présence de quelques espèces à effectifs nettement plus nombreux.

Le tableau V montre aussi que certaines espèces se retrouvent d'un mois à l'autre, et d'une année à l'autre. Ainsi, pour l'année 1969-70 et par ordre de présence décroissante : *Streptopelia roseogrisea* (10 mois) ; *Eremopterix leucotis melanocephala* (8 mois) ; *Spreo pulcher* (7 mois) et *Oena capensis* (4 mois). Pour l'année 1972-73, cette liste comprend : *Spreo pulcher* (9 mois) ; *Vanellus tectus* (7 mois) ; *Eremopterix leucotis melanocephala* et *Oenanthe oenanthe* (4 mois).

La comparaison des listes 1969-70 et 1972-73 montre encore que 8 espèces sont communes à la fois aux deux années, sans avoir nécessairement la même présence, et que la liste complète pour 1969-70 compte 13 espèces alors que ce nombre est beaucoup plus élevé pour 1972-73. Il est toutefois difficile à établir exactement, car si 8 d'entre elles ne présentent aucune difficulté à être classées parmi les premières, il est impossible de départager les autres, car elles arrivent à égalité numérique. Ce nombre s'élève à 30 espèces.

TABEAU IV

*Structure mensuelle de l'avifaune en effectifs :
(nombre et biomasse des espèces entrant dans la composition des
premiers 50 pour cent des effectifs).*

Mois	Nombre d'espèces	Effectifs (en %)	Biomasse (en %)	Espèces/ Total des espèces (en %)
1969-70				
Juillet	4	58	54	18
Août	3	55	57	10
Septembre	5	54	60	13
Octobre	6	50	57	17
Novembre	2	55	37	7
Décembre	4	57	37	13
Janvier	4	58	52	13
Février	3	53	35	11
Mars	3	51	49	12
Avril	2	60	30	8
Mai	3	60	58	20
Juin	4	56	54	17
1972-73				
Juillet	2	51	26	8
Août	3	56	40	12
Septembre	9	50	60	26
Octobre	6	50	— *	32
Novembre	3	52	65	18
Décembre	4	56	97	21
Janvier	5	52	— *	23
Février	—	—	—	—
Mars	5	53	51	26
Avril	6	54	— *	33
Mai	3	52	55	23
Juin	5	53	— *	33

* La biomasse n'a pas pu être calculée faute de pouvoir choisir entre des espèces classées à égalité mais de poids très différents (cf. tabl. V, 2^e partie).

TABLEAU V

Liste nominale des espèces entrant dans la composition des premiers 50 pour cent des effectifs classés par le nombre de mois de présence.

Espèces	1969-70	1972-73
<i>Streptopelia roseogrisea</i>	10 *	1 *
<i>Eremopteryx leucotis</i>	8	4 *
<i>Spreo pulcher</i>	7 *	9 *
<i>Oena capensis</i>	4 *	1
<i>Pterocles exustus</i>	1 *	2 (3) *
<i>Eremomela icteropygialis</i>	1	1 (2)
<i>Oenanthe oenanthe</i>	1	4 (5)
<i>Streptopelia senegalensis</i>	3 *	—
<i>Streptopelia vinacea</i>	2 *	1
<i>Bubalornis albirostris</i>	3 *	(1 déc.) *
<i>Nectarinia pulchella</i>	2	—
<i>Merops albicollis</i>	1	—
<i>Amadina fasciata</i>	1	—
<i>Vanellus tectus</i>		7 *
<i>Ficedula hypoleuca</i>		1
<i>Hirundo rustica</i>		2
<i>Cursorius cursor</i>		1 *
<i>Colius macrourus</i>		1
<i>Sylvia communis</i>		1
<i>Numida meleagris</i>		1 *
<i>Ptilopachus petrosus</i>		1
<i>Cercotrichas podobe</i> **		2 (oct.-avril)
<i>Tockus erythrorhynchus</i>		2 (oct.-avril)
<i>Prinia clamans</i>		1 (déc.)
<i>Poicephalus senegalus</i>		4 (oct.-déc.-av.)
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>		1 (déc.)
<i>Petronia xanthocollis</i>		1 (mars)
<i>Lamprotornis caudatus</i>		1 (mars)
<i>Lybius vieilloti</i>		1 (oct.)
<i>Camaroptera brachyura</i>		1 (oct.)
<i>Psittacula krameri</i>		1 (oct.)
<i>Coracias abyssinica</i>		1 (juin)
<i>Mesopicos goertae</i>		1 (juin)

** Les espèces de cette deuxième partie sont à égalité numérique et peuvent aussi bien les unes que les autres entrer dans la composition de la première moitié du contingent, mais leur signification écologique est différente. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de mois de présence qui pourrait être bien plus élevé si on les choisissait pour entrer dans la composition de ce premier contingent. Les espèces marquées d'un astérisque * figurent également au tableau VIII.

b) *Biomasses*. — Le nombre d'espèces représentant les premiers 50 pour cent de la biomasse mensuelle est toujours faible, aussi bien en 1969-70 (entre 2 et 5 espèces) qu'en 1972-73 (2 à 4 espèces), représentant entre 10 et 20 % des effectifs totaux (tabl. VI). La répartition mensuelle pondérale n'est donc pas modifiée pour ces deux années, ce qui se comprend étant donné que les espèces communes les plus légères (*Eremomela icteropygialis* : 6,5 g) et les plus lourdes (*Pterocles exustus* : 220 g et *Numida meleagris* : 820 g) sont toujours présentes.

TABLEAU VI

Structure mensuelle de l'avifaune en biomasse.
(Effectifs entrant dans la composition des 50 premiers pour cent de la biomasse).

Mois	Nombre d'espèces	Effectifs (en %)	Biomasse (en %)	Espèces/ Total des espèces (en %)
<i>1969-70</i>				
Juillet	4	55	42	18
Août	2	54	39	9
Septembre	4	55	37	10
Octobre	3	50	23	8
Novembre	5	55	70	17
Décembre	5	51	53	17
Janvier	3	50	23	10
Février	3	50	17	11
Mars	2	53	20	8
Avril	2	71	19	10
Mai	2	53	39	13
Juin	3	62	38	13
<i>1972-73</i>				
Juillet	4	57	63	8
Août	3	50	26	12
Septembre	4	50	20	11
Octobre	3	55	29	15
Novembre	1	56	25	5
Décembre	1	66	17	5
Janvier	2	58	32	9
Février	—	—	—	—
Mars	3	59	22	15
Avril	3	51	18	17
Mai	2	53	32	15
Juin	3	50	39	20

La liste annuelle des espèces s'élève à 11 pour 1969-70 et à 14 pour 1972-73, 9 étant communes aux deux années (tabl. VII). La diminution du nombre des effectifs de *Streptopelia roseogrisea* lui fait perdre en 1972-73 la tête du contingent qu'elle avait en 1969-70, remplacée en partie par *Vanellus tectus*. Certaines espèces gardent pour l'une et l'autre des deux années la même place, en particulier *Spreo pulcher* (5 mois) et *Pterocles exustus* (3 ou 4 mois). Enfin, de toutes ces espèces, *Eremopterix leucotis* (13 g) et, à un degré moindre, *Oena capensis* (35 g) appartiennent à la catégorie des espèces à poids faible, mais à effectifs élevés.

TABLEAU VII

Liste nominale des espèces entrant dans la composition des premiers 50 pour cent de la biomasse totale, classées par le nombre de mois de présence.

Espèces	1969-70	1972-73
<i>Streptopelia roseogrisea</i>	11 *	2 *
<i>Spreo pulcher</i>	5 *	5 *
<i>Streptopelia senegalensis</i>	4 *	1 *
<i>Oena capensis</i>	3 *	—
<i>Streptopelia vinacea</i>	3 *	—
<i>Pterocles exustus</i>	3 *	4 *
<i>Francolinus bicalcaratus</i>	3 *	1
<i>Bubalornis albirostris</i>	2 *	1 *
<i>Eremopterix leucotis</i>	2 *	1 *
<i>Numida meleagris</i>	1	1 *
<i>Eupodotis senegalensis</i>	1	1
<i>Vanellus tectus</i>	—	8 *
<i>Cursorius chalcopterus</i>	—	1 *
<i>Pterocles quadricinctus</i>	—	1
<i>Poicephalus senegalus</i>	—	1
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	—	1

* indique les espèces figurant aussi sur la liste des espèces entrant dans la composition des premiers 50 pour cent des effectifs.

La comparaison des listes nominales pour les effectifs et les biomasses montre que certaines espèces figurent dans l'une et l'autre : 8 pour 1969-70 et 8 aussi pour 1972-73 et 5 encore aussi bien sur la liste 1969-70 que sur celle de 1972-73. Celles-ci sont marquées d'un astérisque dans la liste nominale des espèces établies pour les effectifs.

INDICES DE DIVERSITÉ. — Considérons tour à tour les effectifs et la biomasse :

Les effectifs. — Pour l'année 1969-70, les variations mensuelles de l'indice de diversité tiennent pour une bonne part au nombre d'espèces en présence, tout en reflétant les variations de « l'équitabilité » : ainsi, les minimums de l'indice de diversité s'observent en novembre et en avril, mois où une espèce (*Eremopterix leucotis*) représente plus de 40 pour cent des effectifs à elle seule (47 en novembre et 42 en avril). L'indice de diversité relativement élevé en juin s'explique à la fois par un nombre d'espèces et un taux d'égalité numérique élevés (tabl. VIII).

— Pour l'année 1972-73, le maximum de l'indice de diversité observé en septembre correspond au nombre maximal d'espèces en présence recensées pour cette année-là. L'indice de diversité reste voisin de celui calculé pour l'année 1969-70, car si le nombre d'espèces est en nette diminution, le taux d'égalité numérique est beaucoup plus élevé. *C'est ici qu'apparaît une différence essentielle entre ces deux peuplements.*

La biomasse. — Pour l'année 1969-70, les variations mensuelles du nombre d'espèces n'influencent pas autant l'indice de diversité relatif aux biomasses que celui relatif aux effectifs : c'est donc essentiellement le taux d'égalité numérique qui joue dans ce cas. En avril 1970 et en décembre 1972, l'indice de dominance doit son taux particulièrement élevé à la présence d'une troupe de Pintades, lesquelles ne furent jamais observées les autres mois : cela tient à leur mode de vie (tabl. IX).

DISCUSSION

Le milieu de Fété Olé se caractérise par une certaine hétérogénéité associée à son modelé physique : paysage de dunes et d'interdunes pour lequel 8 formations botaniques ont été définies (Bille et Poupon, 1972). Les fluctuations climatiques, liées essentiellement aux pluies, créent au cours de l'année des modifications importantes dans la répartition des points d'eau, le développement des plantes et des animaux. C'est ainsi que de nouvelles niches sont momentanément créées, aussitôt occupées par les oiseaux pendant le temps qu'elles durent. Deux points de vue sont successivement à envisager : la richesse qualitative de la faune et la richesse quantitative. Par ailleurs, *toute population est soumise à des facteurs de régulation* dont nous étudierons le mécanisme pour finir.

Richesse qualitative du milieu : évolution du nombre de niches écologiques. Un bon indice de la richesse du milieu est exprimé

TABLEAU VIII

Evolution mensuelle des effectifs en 1969-70 et 1972-73.

A) *Données numériques :*

	Individus par hectare	Nombre d'espèces	Equita- bilité	Diversité	Dominance
1969-70					
Juillet	6,6	22	83	3,70	41
Août	6,6	28	77	3,73	41
Septembre	6,8	38	84	4,35	25
Octobre	6,3	35	85	4,36	24
Novembre	8,4	29	65	3,17	55
Décembre	9,2	29	77	3,74	42
Janvier	8,1	29	78	3,77	40
Février	5,6	27	79	3,75	43
Mars	5,1	24	71	3,28	42
Avril	4,8	22	60	2,68	60
Mai	4,5	15	77	3,00	46
Juin	3,3	22	83	3,72	34
1972-73					
Juillet	7,1	25	69	3,20	52
Août	5,8	25	74	3,46	46
Septembre	4,0	35	92	4,72	17
Octobre	2,3	19	92	3,90	28
Novembre	2,4	17	82	3,35	41
Décembre	3,1	19	85	3,62	37
Janvier	1,8	21	87	3,83	33
Février	—	—	—	—	—
Mars	1,6	19	93	3,94	23
Avril	1,5	18	95	3,88	22
Mai	1,3	13	89	3,30	40
Juin	1,1	15	93	3,63	32

TABLEAU VIII

Evolution mensuelle des effectifs en 1969-70 et 1972-73.
B) Liste nominale des espèces dominantes :

	ESPÈCES DOMINANTES
1969-70	
Juillet	<i>Oena capensis</i> + <i>Streptopelia roseogrisea</i>
Août	<i>Bubalornis albirostris</i> + <i>Nectarinia pulchella</i>
Septembre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Nectarinia pulchella</i>
Octobre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Merops albicollis</i>
Novembre	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Streptopelia roseogrisea</i>
Décembre	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Oena capensis</i>
Janvier	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Février	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Mars	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Streptopelia roseogrisea</i>
Avril	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Streptopelia roseogrisea</i>
Mai	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Juin	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Pterocles exustus</i>
1972-73	
Juillet	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Août	<i>Eremopterix leucotis</i> + <i>Oena capensis</i>
Septembre	<i>Ficedula hypoleuca</i> + <i>Eremopterix leucotis</i> ou <i>Streptopelia roseogrisea</i>
Octobre	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Sylvia communis</i>
Novembre	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Oenanthe oenanthe</i>
Décembre	<i>Spreo pulcher</i> + <i>Numida meleagris</i>
Janvier	<i>Spreo pulcher</i> + <i>Prinia</i> ou <i>Poicephalus senegalus</i> ou <i>Bubalornis albirostris</i> ou <i>Lamprotornis chalybaeus</i>
Février	Pas de données
Mars	<i>Spreo pulcher</i> + <i>Vanellus tectus</i> ou <i>Pterocles exustus</i> ou <i>Oenanthe oenanthe</i>
Avril	<i>Spreo pulcher</i> + <i>Hirundo rustica</i>
Mai	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Eremomela icteropygialis</i>
Juin	<i>Spreo pulcher</i> + <i>Vanellus tectus</i> .

TABLEAU IX

Evolution mensuelle des biomasses en 1969-70 et 1972-73.

A) Données numériques :

	Biomasse en g/ha	Nombre d'espèces	Equita- bilité	Diversité	Dominance
1969-70					
Juillet	478	22	83	3,70	39
Août	363	28	70	3,34	54
Septembre	457	38	73	3,84	38
Octobre	417	35	72	3,70	42
Novembre	403	29	79	3,85	37
Décembre	417	29	82	3,98	30
Janvier	378	29	74	3,59	41
Février	444	27	74	3,51	35
Mars	347	24	68	3,13	53
Avril	413	22	47	2,09	71
Mai	332	15	73	2,84	50
Juin	397	22	77	3,44	46
1972-73					
Juillet	327	25	79	3,68	34
Août	329	25	77	3,56	39
Septembre	328	35	79	4,04	26
Octobre	138	19	62	2,64	46
Novembre	155	17	58	2,38	64
Décembre	645 * (219)	19	40	1,69	72
Janvier	156	21	65	2,87	58
Février	—	—	—	—	—
Mars	151	19	75	3,21	44
Avril	87	18	77	3,17	38
Mai	96	13	75	2,79	53
Juin	89	15	73	2,94	36

* (219) représente la biomasse diminuée de celle des pintades.

TABLEAU IX

Evolution mensuelle des biomasses en 1969-70 et 1972-73.
 B) Liste nominale des espèces dominantes :

	ESPÈCES DOMINANTES
1969-70	
Juillet	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Oena capensis</i>
Août	<i>Bubalornis albirostris</i> + <i>Streptopelia senegalensis</i>
Septembre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Octobre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Streptopelia vinacea</i>
Novembre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Eremopteria leucotis</i>
Décembre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Streptopelia senegalensis</i>
Janvier	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Février	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Pterocles exustus</i>
Mars	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Francolinus bicalcaratus</i>
Avril	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Numida meleagris</i>
Mai	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Juin	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Pterocles exustus</i>
1972-73	
Juillet	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Août	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Streptopelia roseogrisea</i>
Septembre	<i>Streptopelia roseogrisea</i> + <i>Cursorius chalcopterus</i>
Octobre	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Pterocles exustus</i>
Novembre	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Poicephalus senegalus</i>
Décembre	<i>Numida meleagris</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Janvier	<i>Francolinus bicalcaratus</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Février	Pas de données
Mars	<i>Pterocles exustus</i> + <i>Eupodotis ruficristata</i>
Avril	<i>Pterocles exustus</i> + <i>Poicephalus senegalus</i>
Mai	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Spreo pulcher</i>
Juin	<i>Vanellus tectus</i> + <i>Spreo pulcher</i>

par le nombre d'espèces. Il est bien évident que plus le nombre d'espèces est élevé, plus grand est le nombre de niches occupées. Si on compare alors le nombre d'espèces recensées mensuellement en 1969-70 et 1972-73, on s'aperçoit immédiatement que le nombre d'espèces, maximal en septembre, diminue par paliers en 1969-70, et brutalement en octobre 1972 (tabl. III). Dès ce moment, le nombre d'espèces est minimal (on excepte le mois de mai), et ce minimum est de plus inférieur à celui de l'année 1969-70.

RICHESSSE QUANTITATIVE DU MILIEU. — « La communauté la mieux organisée pour tirer parti des ressources du milieu peut-être définie comme celle qui a le taux de dominance minimal. Inversement, un écosystème simplifié où la diversité est faible et la dominance forte est « contraignant » parce que la plus grande partie du peuplement est tributaire d'une seule ressource dont la disparition entraînerait un profond bouleversement de la structure des peuplements puisqu'il y a peu de solutions de rechange. La dominance, par une réduction du réseau d'échange d'énergie, se traduit par une forte productivité mais aussi par une plus grande vulnérabilité » (Blondel et Isenmann, 1973).

La comparaison des peuplements de ces deux années montre à la fois la forte productivité de l'année 1969-70, en même temps que sa grande vulnérabilité : passé la fin de la saison des pluies, les espèces les plus importantes numériquement (servant à établir le taux de dominance) appartiennent au type des granivores, ce qui n'est plus le cas pour 1972-73.

Une analyse détaillée de la composition mensuelle de ces deux espèces est déjà suffisante pour exprimer l'originalité et les caractéristiques de ces peuplements, car elles représentent à elles seules entre le quart et la moitié des effectifs totaux.

L'année 1969-70 se déroula ainsi :

Juillet : deux espèces granivores, mais se distinguant l'une de l'autre par leur taille et la dimension des graines consommées : *Oena capensis* et *Streptopelia roseogrisea*. Les graines de la saison précédente sont encore nombreuses dans le sol et peu encore ont germé.

Août : changement complet avec l'installation des pluies. Deux espèces, sans concurrence possible : l'une, se nourrissant à terre de graines et d'insectes : *Bubalornis albirostris*, l'autre, beaucoup plus petite, de nectar et de menus invertébrés arboricoles : *Nectarinia pulchella*.

Septembre et octobre : l'action des pluies se fait tout particulièrement sentir : maximum du nombre d'espèces, dû à une aug-

mentation du nombre des niches alimentaires, tant animales que végétales ; répartition plus uniforme des effectifs entre les espèces (indice de dominance de moitié plus faible que le reste de l'année), grâce à la multiplication du nombre des mares, ce qui favorise l'homogénéisation des conditions de vie dans la savane en même temps que la dispersion des espèces tenues à boire tous les jours. *Streptopelia roseogrisea* redevient dominante, car les graines de nouveau abondantes grâce à la fructification maintenant en cours des plantes herbacées, mais toujours présence de *Nectarinia pulchella* en septembre, remplacé en octobre par un insectivore aérien : *Merops albicollis*.

A partir de novembre : telle une peau de chagrin, le milieu se simplifie : diminution du nombre d'espèces par raréfaction des ressources alimentaires, en particulier d'origine animale et assèchement progressif des mares. Quelques espèces, toujours les mêmes, granivores strictes, ou à régime mixte, recherchant leur nourriture uniquement sur le sol : *Eremopterix leucotis melanocephala*, granivore et/ou *Streptopelia roseogrisea*, ou *Oena capensis*, *Spreo pulcher* (mixte) et *Pterocles exustus* (en juin, à la fin de sa saison de reproduction).

L'importance des graines se fait encore mieux sentir si on considère la liste des espèces dominantes par leur biomasse : il s'agit uniquement d'espèces granivores et exceptionnellement d'espèces à régime mixte, mais de biomasse individuelle très élevée (*Francolinus bicalcaratus* et *Numida meleagris*).

Pour bien comprendre l'évolution de l'avifaune en 1972-73, il faut d'abord se souvenir que la saison des pluies 1971 fut déjà déficitaire, provoquant dès décembre, au moment de l'installation de la saison sèche une chute spectaculaire de la densité à l'hectare des effectifs.

Au début de la saison des pluies, en 1972, la réserve de graines produites en 1971 restait encore suffisante pour qu'une espèce granivore de taille relativement petite *Eremopterix leucotis* et une à régime mixte *Spreo pulcher* soient largement dominantes, et qu'en août, ce soit toujours deux granivores, mais de taille moyenne : *Eremopterix leucotis* et *Oena capensis*. Il fallut donc attendre septembre pour ressentir l'action des pluies, et encore celle-ci fut-elle réduite, car la production de nouvelles ressources alimentaires, suffisamment variées pour appeler un supplément d'espèces, ne fut pourtant pas assez importante pour nourrir une population nombreuse. La densité à l'hectare s'abaisse alors considérablement par rapport aux autres années et l'indice de dominance fut, lui aussi, beaucoup plus faible. La répartition des effectifs entre les espèces fut donc plus homogène. En septembre, les espèces dominantes furent : un insectivore de petite taille et palé-

arctique, *Ficedula hypoleuca*, et, en concurrence, deux granivores : *Eremopterix leucotis* ou *Streptopelia roseogrisea*.

Puis on assista à l'effondrement de la population, à la fois dans son nombre d'espèces et d'individus à l'hectare. La tendance de l'indice de dominance fut également à la baisse. Les quelques espèces qui demeurèrent dans ce milieu exploitaient au mieux les faibles ressources qu'elles y trouvaient. Le choix de la deuxième espèce dominante fut impossible certains mois, car plusieurs d'entre elles arrivaient à égalité. En octobre, deux insectivores aériens, *Merops albicollis* et *Batis senegalensis*, avec *Sylvia communis* (petit insectivore-baccivore, arboricole-paléarctique) et en novembre, avec un autre petit insectivore, paléarctique aussi, *Oenanthe oenanthe*. De décembre à mars, à côté de *Spreo pulcher*, toujours dominant, on trouvait suivant les mois : une espèce, la pintade, venant occasionnellement sur le quadrat étant donné son large rayon d'action, en décembre ; en janvier un petit insectivore de feuillage, *Prinia clamans*, un frugivore, *Poicephalus senegalus*, un granivore, *Bubalornis albirostris* et un polyphage, *Lamprolornis caudatus* ; en mars deux insectivores terrestres, l'un éthiopien, *Vanellus tectus* et l'autre paléarctique, *Oenanthe oenanthe*, ou encore un granivore, *Pterocles exustus* ; en avril un paléarctique insectivore aérien, *Hirundo rustica* ; en mai et juin de nouveau *Vanellus tectus* domine, en compagnie en mai, d'un insectivore de feuillage, *Eremomela icteropygialis* et en juin de *Spreo pulcher*.

La liste des espèces dominantes par leur biomasse reflète également la différence fondamentale de structure du peuplement par disparition des Columbides au profit d'autres granivores (*Pterocles exustus*) et surtout d'insectivores (*Vanellus tectus* et *Cursorius chalcopterus*), ou d'espèces à régime mixte (*Spreo pulcher*) ou même frugivore (*Poicephalus senegalus*) : aucune de ces espèces n'a besoin de boire, sauf *Pterocles exustus* dont le cas sera examiné plus loin.

Dans cette analyse, il apparaît tout d'abord que les deux espèces dominantes n'entrent jamais en concurrence, séparées entre elles soit par leur taille, soit par leur régime alimentaire, ou par le lieu où elles trouvent leur nourriture ; il ressort ensuite, qu'au moins une des espèces dominantes, sinon les deux, trouvent leur nourriture à terre. Pendant l'année 1969-70, ce sont essentiellement les graines ; en 1972-73, ce sont les proies animales qui ont pris le relais. A noter encore qu'aussi bien en 1969-70 qu'en 1972-73, le sol resta dénudé à partir de novembre, en 1969-70, à cause des feux de brousse qui brûlèrent tous les chaumes, en 1972-73, par suite de l'absence de tout développement de plantes herbacées.

Enfin, dans le groupe des granivores, les réactions face à la

sécheresse ont varié avec les espèces : disparition des Columbides et des Cailles, mais maintien des Gangas.

Les Gangas sont connus pour leur adaptation remarquable à la sécheresse, car ils peuvent parcourir jusqu'à 35 kilomètres pour aller boire (Cade et Mac Lean, d'après Serventy, 1971). Nous-mêmes pensons que les Gangas de la région de Fété Olé doivent aller boire au fleuve distant d'une quarantaine de kilomètres à vol d'oiseau, car nous les avons vus survoler le puits de Tatki sans s'y arrêter et continuer leur vol en direction du Sénégal.

Les Tourterelles ne disposent pas de tels moyens, si bien que lorsque l'eau manque (dans un rayon d'action que nous ne connaissons pas exactement), elles délaissent les lieux pour d'autres plus favorables.

Quant à la Caille, ce serait plutôt la disparition du couvert herbacé qui expliquerait son absence en 1972-73. Certes ses effectifs ne furent jamais nombreux, mais, vu sa taille, beaucoup plus élevée que celle des autres migrateurs paléarctiques, sa biomasse moyenne de 13 g/ha entre septembre 1969 (date de son arrivée) et février 1970 (date de son départ) représentait 40 pour cent de la biomasse moyenne totale des paléarctiques ; en 1971-72, sa biomasse de 7 g/ha représentait encore le tiers de la biomasse des paléarctiques. Avec la disparition de cette espèce, l'avifaune paléarctique devint uniquement insectivore ou mixte (avec apport de fruits) en 1972-73.

Pour avoir observé *Eremopterix leucotis* sur des brûlis à Keur Mor Ibra à partir d'octobre 1960 (G. Morel, 1968) et à Fété Olé à partir de novembre 1969, nous en avons conclu que cet oiseau recherchait les sols brûlés. De nouvelles observations à Fété Olé en juin, juillet et août 1972 nous amènent à conclure qu'*Eremopterix* est capable de déplacements de vaste amplitude (Bannerman, 1953) à la recherche de sols dégagés sur lesquels il se nourrit. Tantôt il fuit les régions où l'herbe sèche est encore en place pour envahir les brûlis, tantôt il quitte les savanes où l'herbe vient de pousser pour s'installer sur les terrains que les pluies n'ont pas encore fait reverdir. Cet erratisme crée quelques situations paradoxales. C'est ainsi qu'en juin 1972, en fin de saison sèche lorsque la population atteint normalement son minimum, on observe une remontée des effectifs grâce à l'invasion d'*Eremopterix*. Autre paradoxe : une femelle collectée le 14 août 1973 était prête à pondre ! Faute de connaître le régime alimentaire de cette espèce pour le comparer à la production du milieu qu'elle envahit, on en est réduit aux spéculations.

Pour conclure, ce sont les pluies qui, par leur importance et leur durée, déterminent la structure de l'avifaune à Fété Olé. Leur action est *directe* par le biais de la formation de mares temporaires qui peuvent subsister pendant 6 à 8 mois : les espèces,

nécessairement des granivores, tenues à boire tous les jours et ne pouvant effectuer de longs vols pour s'abreuver, sont éliminées lorsque les mares tarissent. Leur action est également *indirecte* par action sur la faune et la flore. Leur rôle est particulièrement important sur la production des graines : celle-ci est d'autant plus abondante que la saison des pluies s'est mieux déroulée. Il s'agit là d'une nourriture stockable qui restera donc disponible pendant tout le reste de l'année. C'est là une différence fondamentale avec les insectes ou les fruits dont la production est temporaire et non stockable.

L'importance des points d'eau à proximité des lieux de gagnage apparaît déterminante pour l'exploitation des graines par certaines espèces, telles que les Tourterelles. La comparaison des résultats de recensements entre l'année 1972-73 et le mois de juillet 1973 est à ce propos fort instructive. Rien n'avait changé dans ce milieu, quant à l'abondance des graines sur le sol, bien que certaines se soient mises à germer. Mais les 28 mm de pluie tombée au début de juillet avaient aussitôt rempli les mares avoisinantes. Un changement total s'opéra alors immédiatement dans la structure de l'avifaune : entre octobre et juin nous n'observâmes aucune espèce granivore dominante, sauf *Pterocles exustus* (mais nous avons déjà étudié ce cas) ; en juillet, les deux espèces dominantes redeviennent des granivores : *Eremopterix leucotis* et *Streptopelia roseogrisea* (38 % des effectifs).

FACTEURS DE RÉGULATION. — Ce milieu de Fété Olé est donc remarquable par les fluctuations d'une année à l'autre de son avifaune, liées elles-mêmes aux conditions changeantes du milieu. Jusqu'ici peu d'occasions ont été offertes aux ornithologues de suivre ces variations en milieu tropical. Notre étude tire de ce fait un intérêt tout particulier, la sécheresse de 1972-73 a provoqué un remaniement intérieur de la population déjà existante et non pas son remplacement par une population plus xérophile. Bien que la pluviométrie de 1972 (33 mm) relevât du climat saharien, c'est-à-dire au-delà du 20°, quelque 500 km plus au nord, l'avifaune est demeurée tropicale. Si l'on excepte *Prinia clamans*, *Sylvinae* et *Eremopterix nigriceps*, Alaudidae, espèces saharosahéliennes observées plus fréquemment, semble-t-il, sur le quadrat ou aux environs, on n'enregistrera aucune autre espèce saharienne. Seuls les facteurs habituels de régulation ont joué : émigration des espèces inadaptées au climat aride, absence de reproduction même chez les espèces qui ont pu se maintenir. Il n'y a donc pas eu de substitution d'une population à une autre mais surtout appauvrissement et ajustement aux ressources disponibles.

— La sécheresse a défavorisé certaines espèces éthiopiennes en provoquant leur départ massif dès octobre. Les groupes les plus

touchés furent les Colombidés et les Plocéidés granivores, ainsi que les insectivores, *Coracias abyssinicus*, *Tockus nasutus* et *Lamprolornis chalybeus*.

Toutes ces espèces étaient classées parmi les sédentaires, à l'exception de *Streptopelia vinacea* et *Tockus nasutus*, partiellement migrateurs sur notre quadrat, mais franchement migrateurs quelque 20 km au nord seulement (G. Morel, 1969). Ces espèces ayant totalement disparu du quadrat, le repeuplement se fera par émigration de zones-refuges. D'autres espèces, habituellement de passage, sont au contraire demeurées plus longtemps qu'à l'ordinaire. Il s'agit de *Vanellus tectus*, insectivore vivant sur le sol, de deux frugivores, *Psittacula krameri* et *Poicephalus senegalus*, de deux insectivores arboricoles, *Prinia clamans* et *Batis senegalensis* : aucun de ces oiseaux n'a besoin de boire !

REPRODUCTION. — Le fait le plus remarquable observé à Fété Olé au cours de cette année 1972-73 fut l'absence totale de reproduction pour l'ensemble de la période considérée ; les années précédentes, au contraire, des nids étaient trouvés tout au long de l'année, et 22 espèces avaient effectivement niché sur le quadrat de Fété Olé. La reproduction se montrait tout de même sensible aux conditions climatiques, car pendant les années 1970-71 et 1971-72, où la pluviosité avait déjà été faible, son importance, très comparable pendant les pluies, diminuait considérablement pendant la saison sèche.

TABLEAU X

Nombre de nids trouvés par saison.

Années	Nombre de nids	Saison des pluies 1 ^{er} juillet 31 octobre	Saison sèche	
			1 ^{er} novembre 31 mars	1 ^{er} avril 30 juin
1969-70 *	75	22	37	16
1970-71	39	33	2	4
1971-72	35	28	2	5
1972-73	0	0	0	0

* Les recensements n'ont commencé qu'au 1^{er} août ; le nombre de nids trouvés est donc inférieur à la réalité. Il correspond pourtant à la totalité des nids trouvés pour les deux années suivantes. En outre, les relevés faits seulement une fois par mois ne permirent pas une exploration exhaustive du milieu.

Les recensements de 1972-73 ne reflètent pas exactement la réalité, car nous savons qu'une espèce au moins, *Pterocles exustus*, s'est reproduite avec succès : certaines femelles disséminées en

avril et mai étaient prêtes à pondre et de jeunes poussins furent observés suivant leurs parents. Mais le fait qu'aucun nid n'ait été trouvé sur le quadrat de Fété Olé, à la différence des autres années, montre bien la rareté de cette reproduction.

La diminution du nombre des effectifs des espèces sédentaires au cours de la saison sèche peut donc être rattachée à une cause précise. L'absence de reproduction interdit tout renouvellement de la population. Cette dernière est alors sujette uniquement à la mortalité, et il est probable, sans qu'on puisse toutefois en fournir la preuve, que son taux est alors au moins égal, sinon supérieur, à celui des autres années.

RESUME

Comparaison de l'avifaune dans une savane sahélienne (Fété Olé, Sénégal, 16° N, 15° W) en année « normalement » pluvieuse (303 mm de pluies, groupées entre juin et octobre) et en année anormalement sèche (33 mm de pluie). Inventaire des espèces recensées, analyses mensuelles de la structure de la population, de l'indice de diversité et de dominance pour les effectifs et les biomasses.

L'avifaune s'est appauvrie en qualité et en quantité : moins d'espèces, chacune représentée par peu d'individus. L'effectif annuel moyen à l'hectare est passé de 6,3 à 2,9 et la biomasse moyenne annuelle, en grammes de poids frais à l'hectare, de 402 à 186 pour ces deux mêmes années. Alors qu'en 1969-70, les Tourterelles, oiseaux granivores buvant tous les jours, représentaient au moins le tiers des effectifs en saison sèche, celles-ci ont complètement disparu en 1972-73, laissant la place à des oiseaux ne buvant pas (insectivores et frugivores), ou à des granivores capables de faire de longs vols pour boire (Gangas).

La diminution de la population s'explique par les conditions trophiques du milieu : absence de renouvellement du tapis graminéen et de mares temporaires après les pluies. Ceci a contraint beaucoup d'espèces à migrer. D'autre part, les populations ont été soumises au seul facteur de la mortalité, puisque aucune espèce n'a été capable de se reproduire.

SUMMARY

A comparison was made of the bird populations of a dry thornbush savanna at Fété Olé, Senegal (16°N, 15°W) over two years ; one with normal rainfall (303 mm from June to October) and an exceptionally dry one (33 mm). A check-list, a monthly

analysis of the population structure, the diversity and dominance indices of the birds numbers and biomass, are given.

A decrease of the number of different species, as well as total bird population, was observed on the IBP quadrat. The annual average number of birds per ha dropped from 6.3 to 2.9, and the annual average biomass from 402 g to 186 g. Seed eaters (doves), which need to drink daily, contributed at least one third of the dry season population in 1969-70, whereas they completely disappeared in 1972-73. Species that do not need to drink regularly (insectivores and fruit-eaters), or species which can fly long distances to water holes (sandgrouse) were able to stay.

In 1972-73 the decrease in population numbers can obviously be related to the shortage of food : the very low rainfall did not allow the germination of seeds and no water was able to accumulate in the hollows after the rains. Many species were thus compelled to move away. No breeding took place in 1972-73 and the bird population was unable to compensate for the losses due to mortality.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M. Bernard TRECA, stagiaire à l'O.R.S.T.O.M., d'avoir bien voulu assurer les recensements pendant notre absence, de novembre 1972 à janvier 1973. Que nos techniciens africains, MM. Mamadou SY, Abdourahmane DIENG, Mamadou SAKHO et Papa SAMB, soient assurés de notre reconnaissance pour la part active qu'ils prennent aux observations sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLE, J.C. (1974). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : 1972, année sèche au Sahel. *La Terre et la Vie*, 28 : 5-20.
- BILLE, J.C. et POUAPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *La Terre et la Vie*, 26 : 325-331.
- BLONDEL, J. et ISENMANN, P. (1973). — L'évolution de la structure des peuplements de Laro-limicoles nicheurs de Camargue. *La Terre et la Vie*, 27 : 62-84.
- HAARTMAN, Lars von (1971). — Population dynamics. In FARNER, D.S. et KING, J.R. *Avian Biology*, Academic Press, New York and London, p. 415.
- MOREL, G. (1968). — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mémoires O.R.S.T.O.M.*, 29, 1-179, 8 pl. h.-t.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. L'avifaune et son cycle annuel. *La Terre et la Vie*, 26 : 410-439.
- SERVENTY, D.L. (1971). — Biology of desert birds. In FARNER, D.S. et KING, J.R. *Avian Biology*, Academic Press, New York and London, 321-322.

APPENDICE

INVENTAIRE DES ESPECES RECENSEES A FETE OLE

ESPÈCES SÉDENTAIRES

— ACCIDENTELLES EN 1969-70 (et/ou) EN 1970-71, 1971-72 (Indice de présence : 1 et 2) :

Et non recensées en 1972-73 :

<i>Gyps bengalensis africanus</i> *	<i>Bucorvus a. abyssinicus</i>
<i>Falco chicquera ruficollis</i>	<i>Dendropicos elachus</i>
<i>Eupodotis ruficrista savilei</i> *	<i>Lamprotornis c. caudatus</i> *
<i>Centropus s. senegalensis</i> *	<i>Myrmecocichla ae. aethiops</i> *
<i>Otus l. leucotis</i> *	<i>Cisticola a. aridula</i> *
<i>Glaucidium p. perlatum</i> *	<i>Sylvietta b. brachyura</i>
<i>Cypsiurus p. parvus</i>	<i>Amadina f. fasciata</i> *
<i>Phoeniculus a. aterrimus</i> *	<i>Estrilda t. troglodytes</i>

Sans changement en 1972-73 :

<i>Numida meleagris galeata</i> *	<i>Mesopicos g. goertae</i>
<i>Ptilopachus p. petrosus</i> *	<i>Buphagus a. africanus</i>
<i>Ortyxelos meiffrenii</i> *	<i>Pycnonotus barbatus inornatus</i>
<i>Eupodotis s. senegalensis</i>	<i>Cercotrichas p. podobe</i>
<i>Colius m. macrourus</i> *	<i>Remiz punctifrons</i> *
<i>Caprimulgus c. climacurus</i> *	<i>Passer g. griseus</i> *
<i>Burhinus capensis maculosus</i> *	<i>Petronia xanthocollis pallida</i> *
<i>Phoeniculus p. purpureus</i>	<i>Sporopipes f. frontalis</i>
<i>Tchagra s. senegala</i>	<i>Lonchura malabarica cantans</i> *

En augmentation en 1972-73 :

<i>Vanellus t. tectus</i> *	<i>Turdoides plebejus</i>
<i>Psittacula k. krameri</i> *	<i>platycercus</i> *
<i>Prinia clamans</i>	<i>Batis senegalensis</i> *
<i>Poicephalus s. senegalus</i> *	

— VUES PLUSIEURS MOIS PAR AN ENTRE 1969 ET 1972.
(Indice de présence : 3).

Et disparues en 1972-73 :

Vidua orientalis aucupum *

Observées en 1972-73 moins souvent :

<i>Fringilla b. bicalcaratus</i> *	<i>Turtur abyssinicus</i> *
------------------------------------	-----------------------------

Sans changement :

<i>Eremopterix leucotis</i>	<i>Campethera p. punctiliger</i> *
<i>melanocephala</i> *	<i>Estrilda b. bengala</i> *

Plus souvent :

Camaroptera brachyura
brevicaudata *

— VUES A PEU PRÈS CONTINUELLEMENT ENTRE 1969 ET 1972.
(Indice de présence 4 et 5).

Observées en 1972-73 moins souvent :

<i>Oena capensis</i> *	<i>Tockus nasutus</i> *
<i>Streptopelia r. roseogrisea</i> *	<i>Lamprocolius chalybaeus</i> *
<i>St. s. senegalensis</i> *	<i>Ploceus velatus</i> *
<i>St. vinacea</i> *	<i>Bubalornis albirostris</i> *
<i>Coracias abyssinicus</i> *	

Sans changement :

<i>Pterocles e. exustus</i> *	<i>Spreo pulcher</i> *
<i>Tockus e. erythrorhynchus</i> *	<i>Eremomela icteropygialis</i>
<i>Lybius vieilloti</i> *	<i>alexanderi</i> *

— ESPÈCES PROBABLES, MAIS NON RECENSÉES ENTRE 1969 ET 1972.

Et observées en 1972-73 :

Aegyptius tracheliotus

— ESPÈCES NOUVELLES POUR LA LISTE :

Caprimulgus inornatus

ESPÈCES DE STATUT DOUTEUX

— RECENSÉES ENTRE 1969 ET 1972.

Disparues en 1972-73 :

Mirafra cordofonica

Et recensées en 1972-73 :

<i>Hieraaetus spilogaster</i> *	<i>Cercotrichas galactotes</i> *
<i>Mirafra javanica chadensis</i> *	

MIGRATEURS ÉTHIOPIENS RECENSÉS ENTRE 1969 ET 1972

Et non recensés en 1972-73 :

<i>Accipiter badius sphenurus</i>	<i>Halcyon l. leucocephala</i>
<i>Circaetus</i> sp.	<i>Oriolus a. auratus</i>
<i>Neotis d. denhami</i>	<i>Emberiza tahapizi goslingi</i> *
<i>Turnix sylvatica lepurana</i> *	<i>Quelea qu. quelea</i> (erratique) *
<i>Macrodipteryx longipennis</i>	

Recensés en 1972-73 :

Cursorius chalcopterus
(en augmentation) *
Pterocles quadricinctus
Merops albicollis *

Upupa epops *
Hirundo rustica lucida
Nectarinia p. pulchella *

Probables, et recensés pour la première fois en 1972-73 :

Melierax gabar

Butastur rufipennis

MIGRATEURS PALÉARCTIQUES
RECENSÉS ENTRE 1969 ET 1972

Et non recensés en 1972-73 :

Neophron p. percnopterus
Circus macrourus *
Circaetus gallicus
Falco t. tinnunculus
Coturnix c. coturnix *

Saxicola rubetra *
Locustella naevia *
Hippolais polyglotta *
Sylvia h. hortensis *

Et recensés en 1972-73 :

Apus a. apus
Upupa e. epos (statut douteux)
Hirundo r. rustica
(statut douteux)
Riparia r. riparia *
Anthus campestris *
Lanius s. senator *
Oenanthe oe. oenanthe *
Oenanthe h. hispanica *

Phoenicurus ph. phoenicurus *
Cercotrichas galactotes
(statut douteux) *
Hippolais pallida *
Sylvia a. atricapilla *
Sylvia c. communis *
Sylvia cantillans *
Phylloscopus sp.
Ficedula h. hypoleuca *

Et nouveaux pour la liste :

Motacilla a. alba

Tringa glareola

Les espèces marquées d'un astérisque ont été recensées en 1969-70.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE
DU FERLO SEPTENTRIONAL, SENEGAL :
QUELQUES EFFETS DE LA SECHERESSE
SUR LE PEUPEMENT MAMMALIEN

par A.R. POULET

Centre ORSTOM, B.P. 1386, Dakar

La faune de mammifères de la zone de 100 km² entourant le quadrat de référence du Programme Biologique International à Fété-Olé, Sénégal, a été étudiée par nous de 1968 à 1971. Nos observations ont fait l'objet de deux articles (Poulet, 1972 a et b) dans lesquels on trouvera la liste des espèces récoltées ou observées, ainsi qu'une étude de la structure et de la dynamique de population du Rongeur le plus répandu dans cette région *Taterillus pygargus*.

Les années 1970 et 1971 pouvaient déjà être considérées comme sèches, les hauteurs totales de pluie ayant été respectivement de 208 et 202 mm. 1972 fut pire encore, avec 33 mm seulement. 1973 vit la situation s'améliorer avec 208 mm, sans pour autant que la pluviométrie puisse être considérée comme « normale ».

Il nous a donc paru intéressant de revisiter la région de Fété-Olé en novembre 1972 et février 1973, bien que nous soyons alors engagés dans une autre étude, celle des populations de *Gerbillus gerbillus* en moyenne Mauritanie. Nous désirions, en effet, nous rendre compte des modifications survenues dans la faune mammalienne au maximum de la période de sécheresse. Nous voulions aussi savoir comment se comportait la population de *Taterillus pygargus* que nous avons suivie de 1968 à 1971 ; après les deux premières années de sécheresse, la densité de peuplement et la production de jeunes avaient déjà considérablement diminué et l'on pouvait craindre une disparition de l'espèce dans cette région.

MODIFICATIONS GENERALES
DE LA FAUNE MAMMALIENNE

Si seuls les *Taterillus* ont fait l'objet d'une étude détaillée, les autres mammifères de la zone de Fété-Olé ont cependant été régulièrement observés, et nous sommes en mesure d'exposer quelques traits du comportement de leurs populations face à la sécheresse.

Par observations directes d'individus, décomptes de terriers actifs, relevés de piégeage, analyses de pelotes de réjection de rapaces ou de laissées de carnivores, nous avons obtenu un ensemble d'éléments indicatifs des variations d'abondance de certains Insectivores, Rongeurs, Carnivores et Artiodactyles.

Nous disposons, d'autre part, de comptages de petits mammifères nocturnes, effectués régulièrement sur de grandes distances parcourues en automobile ; les trajets avaient lieu, plusieurs soirs de suite, à vitesse modérée (environ 20 km/h) entre 22 et 24 heures ; les animaux étaient détectés sur une largeur de 100 mètres ; les distances parcourues chaque fois variaient de 15 à 30 km. Ces observations réparties sur l'ensemble de la saison sèche sont regroupées en deux périodes, l'une correspondant aux mois d'octobre à janvier (A) et l'autre à ceux de février à juin (B) ; ces chiffres indiquent le nombre moyen d'individus observés sur un parcours de 100 km, c'est-à-dire sur une surface approximative de 10 km². Ces données (Tableau I) permettent de construire des graphiques

TABLEAU I

Nombre d'individus observés pour 100 km de parcours automobile et sur une bande de 100 m de large en fonction des saisons, dans la région de Fété-Olé.

Années	1969	1969-1970	1970	1970-1971	1971	1971-1972	1972	1972-1973	1973
Périodes	B	A	B	A	B	A	B	A	B
<i>Lepus crawshayi</i>	1,6	7,0	10,0	2,0	1,4	—	—	2,0	2,0
<i>Felis libyca</i> . . .	2,6	1,5	5,5	3,0	1,8	—	—	0	0
<i>Vulpes pallida</i> .	1,8	6,0	13,0	6,0	5,0	—	—	2,0	2,0
<i>Canis aureus</i> ..	0,8	2,3	6,5	0	2,3	—	—	2,0	0
<i>Genetta genetta</i> .	1,3	1,5	5,5	0	0	—	—	0	2,0
PLUIES (mm) .	321		208		202		33		208

comparatifs (fig. 1) auxquels nous avons ajouté les courbes de variation des densités de *Taterillus*, ainsi que la valeur des précipitations de chaque année.

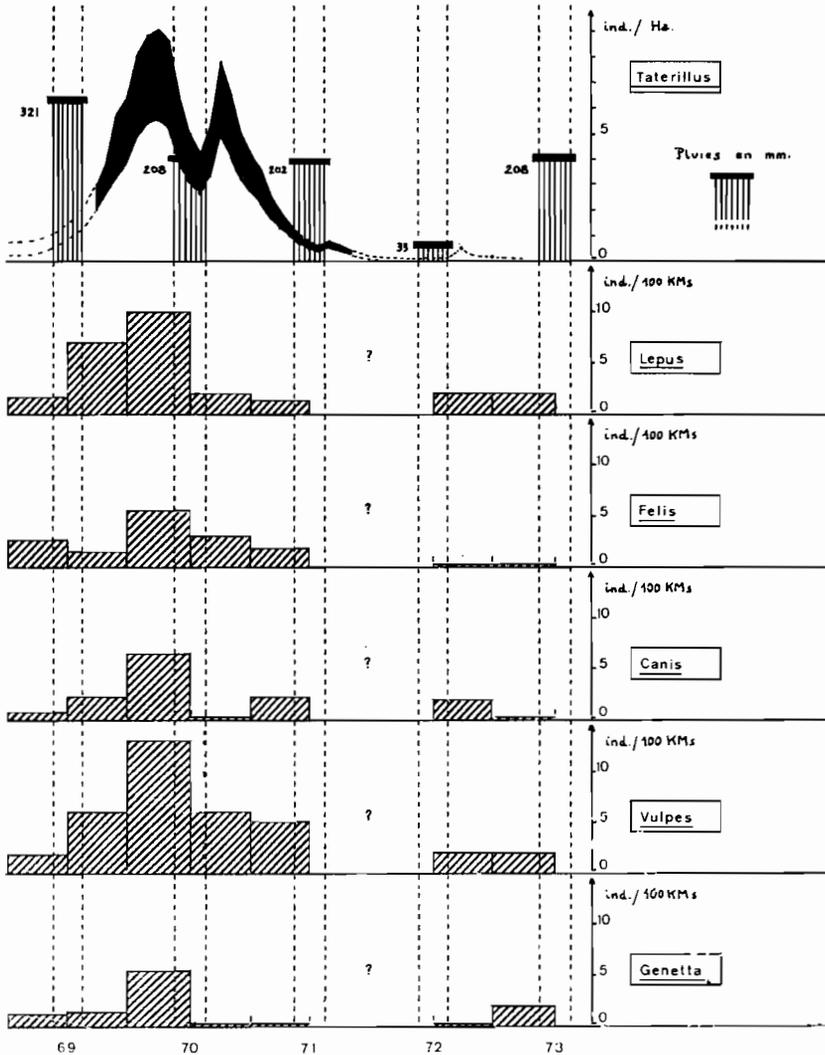


Figure 1. — Abondance relative de quelques petits mammifères dans la région de Fété Olé, de 1969 à 1973.

Insectivora : Les crocidures, qui étaient très abondantes en 1969, après la saison des pluies, se sont progressivement raréfiées, avant de disparaître complètement en 1971 (piégeage dans des pots enterrés et taux de présence dans les pelotes d'excréments). Leur sur-

vie ne semble possible que dans ces micro-milieus que constituent pour elles les termitières. Le Hérisson *Atelerix albiventris*, détecté dans les pelotes des grands-ducs *Bubo lacteus*, mais jamais vu encore à Fété-Olé, a été trouvé vivant sur le km² de référence, fin 1972 ; il était toujours noté dans les pelotes de *Bubo* en février 1973.

Primates : Des traces de singes, très certainement des *Erythrocebus patas*, ont été observées en 1973 par H. Poupon.

Lagomorpha : Le Lièvre, qui semble avoir profité amplement des bonnes conditions de l'année 1969-1970, est revenu à un niveau de densité très bas ; il faut cependant remarquer que la sécheresse de 1972 ne l'a pas fait disparaître du Ferlo ; cela n'est pas pour nous étonner, car nous avons la possibilité d'observer chaque mois cet animal dans des régions du centre de la Mauritanie beaucoup plus désertiques que le Sahel sénégalais et où il semble vivre normalement, bien qu'en faible densité.

Rodentia : Les écureuils terrestres *Xerus erythropus* sont devenus très rares en 1973, sans toutefois totalement disparaître. Nous ne disposons que de très peu de chiffres utilisables, aucun recensement régulier n'ayant pas pu être réalisé ; sur les 25 hectares du quart Nord-Ouest du km² de référence, nous avons compté 2 individus sédentaires en octobre 1969, 6 en 1970 et aucun en février 1973.

Le cas de *Taterillus pygargus* sera évoqué dans les pages qui suivent. *Desmodilliscus braueri* semble, par contre, avoir profité de la sécheresse ; il est, apparemment du moins, plus abondant actuellement qu'en 1970. En février 1973, nous en avons capturé 8 spécimens en deux nuits seulement ; il nous en avait fallu six pour obtenir le même résultat en février 1971. Rappelons que cette espèce d'affinité subdésertique atteint normalement à la latitude de Fété-Olé la limite sud de son aire de répartition géographique.

Carnivora : Les 4 espèces rencontrées régulièrement lors des trajets nocturnes en voiture sont le Chacal *Canis aureus*, le Renard des sables *Vulpes pallida*, le Chat sauvage *Felis libyca* et la Genette *Genetta genetta*. L'examen des graphiques montre que le petit Carnivore le plus commun et le plus résistant à la sécheresse est le Renard. On remarque que tous les Carnivores ont eu leur maximum d'abondance au cours de la première moitié de l'année 1970, en même temps que les populations de consommateurs primaires qui constituent leurs proies. Ensuite la sécheresse a ramené les densités de toutes les espèces à un niveau très bas, mais apparemment stable. Le Renard, de régime alimentaire omnivore (scorpions, myriapodes, insectes, drupes, etc.) a mieux résisté que le Chat sauvage, carnivore strict, qui a disparu ; quant au Chacal, sa présence irrégulière peut être attribuée à son erratisme. Les terriers de ratels continuent à être remaniés.

Tubulidentata : Des traces fraîches d'Oryctérope furent notées en fin 1972 et début 1973 à quelques kilomètres au Nord du Camp (M. Lepage).

Artiodactyla : La Gazelle Dama, *Gazella dama*, que nous n'avions observé qu'une seule fois en avril 1969, a été revue par H. Poupon au début de 1973 sur le km² de référence : trois individus le 23 janvier et deux le 14 mars ; il pourrait s'agir d'individus fuyant vers l'ouest la sécheresse de la Mauritanie orientale (le passage du fleuve Sénégal pouvant s'effectuer à gué en amont de Matam). Cinq phacochères furent observés sur le quadrat en septembre 1973 (H. Poupon).

LA POPULATION DE *TATERILLUS PYGARGUS*

Les dates de nos deux dernières visites à la région de Fété-Olé ont été choisies en fonction du cycle reproducteur de cette espèce dans cette partie du Sénégal. Novembre correspond en effet au maximum de reproduction et février à la période de l'année où cette dernière est terminée (Poulet, 1972 a).

En novembre 1972, le piégeage a été fait sur le quadrat QR en dune alignée, en employant la technique des lignes prospectives parallèles de 30 pièges disposés à 10 m d'intervalle et tendus 3 nuits de suite. Six lignes nous ont alors permis de capturer 4 individus : 1 mâle adulte sexuellement actif, 1 femelle adulte sexuellement inactive, 1 femelle adulte allaitante avec son jeune, et 1 jeune émancipé. Ceci correspondrait à une densité de 0,88 individu par hectare (contre 9 à 0,5 les années précédentes, suivant la saison). En réalité, nos pièges se sont peut-être montrés plus efficaces en 1972 que normalement, du fait de la dénudation complète du sol et de la raréfaction de la nourriture ; c'est même la première fois qu'une femelle accompagnée de son jeune se fait capturer en quatre ans. Nous pensons donc qu'une densité de 0,5 individu à l'hectare est probablement plus proche de la réalité. Un décompte des terriers, sur une bande de comptage de 10 km de long et de 25 m de large, nous a permis en effet de découvrir seulement 3 terriers présentant des traces d'activité récente. Dans le premier nous avons capturé une femelle avec deux jeunes non encore émancipés. Dans le second nous avons trouvé un Boa des sables (*Eryx mülleri*) dans un nid frais ; tout porte à croire que ce serpent venait de dévorer la portée et de chasser la mère. Le troisième terrier était vide. Il ne fait donc aucun doute que *Taterillus pygargus* a réussi à se reproduire en 1972, malgré l'absence presque complète de pluies et de tapis herbacé.

En février 1973, le piégeage en lignes ne donna par contre aucun résultat. Nous avons alors repéré, cartographié et piégé tous les terriers présents sur les 25 ha du quart Nord-Ouest du kilo-

mètre carré de référence. Alors qu'une opération identique, faite au même endroit en octobre 1969, nous avait permis de dénombrer 121 terriers fraîchement creusés et habités par 12 *Taterillus*, nous ne pûmes trouver en février 1973 que 55 terriers (situés généralement sous des arbres morts) ne montrant aucune trace d'activité récente. Un mâle adulte (à dents trop usées pour être né cinq mois auparavant) fut cependant capturé à la périphérie de la surface piégée. Cet animal, âgé d'environ 18 mois, était en excellente santé et avait un poids normal, tout comme les autres *Taterillus* capturés ailleurs dans la même région. L'un de ces derniers avait même les testicules descendus dans les bourses, ce qui le classait dans la catégorie des individus sexuellement actifs.

*
**

Pour l'observateur, les six années de 1968-69 à 1973-74, apparaissent comme une succession d'années sèches (environ 200 mm !) coupée par une année excédentaire favorable, 1969-70, et une année déficitaire catastrophique, 1972-73.

L'évolution de la faune mammalienne suit fidèlement ces aléas climatiques. Le peuplement de base est constitué d'espèces capables de vivre à très faible densité et présentant une bonne résistance à la sécheresse : pour les consommateurs primaires, se sont surtout les *Taterillus* et les lièvres, pour les consommateurs secondaires, les renards des sables.

— L'année 1969-70 a vu les densités de toutes les espèces — les prédateurs comme les proies — augmenter d'une manière spectaculaire ; des mammifères comme les crocidures, virtuellement absentes en temps ordinaire, se sont multipliées au point de devenir temporairement la base du régime alimentaire de certains prédateurs comme les rapaces nocturnes.

— La sécheresse de l'année 1972-73, au contraire, agissant sur des populations affaiblies, a ramené certaines espèces au niveau de la survie individuelle, tandis que d'autres disparaissaient.

Le principal rongeur granivore, *Taterillus pygargus* a pu néanmoins se reproduire, malgré la faiblesse de ses effectifs et l'absence de tout tapis graminéen : ce sont probablement les graines non germées présentes sur le sol qui assurent sa subsistance. La survie d'une population aussi clairsemée ne dépend pas, dans une telle situation, des caractéristiques moyennes de l'espèce, mais bien plutôt des potentialités exceptionnelles de certains individus doués d'une résistance et d'une longévité supérieures à la moyenne.

SUMMARY

The results of the 1972-73 drought on the mammal populations of the IBP study area, at Fété Olé, Sénégal, are summarized.

Some desert species, like *Desmodilliscus braueri* and *Gazella dama* were observed more often than usual. The numbers of *Taterillus pygargus*, the commonest granivorous rodent, decreased sharply but the species succeeded to breed despite the almost complete lack of grass cover : these rodents probably fed upon the surplus of seeds of the preceding year remaining on the ground. Most Carnivore populations declined in numbers during this unusually dry period.

BIBLIOGRAPHIE

- POULET, A.R. (1972 a). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Les mammifères. *La Terre et la Vie*, 26 : 440-472.
- POULET, A.R. (1972 b). — Caractéristiques spatiales de *Taterillus pygargus* dans le Sahel sénégalais. *Mammalia*, 36 : 579-606.