

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) ;

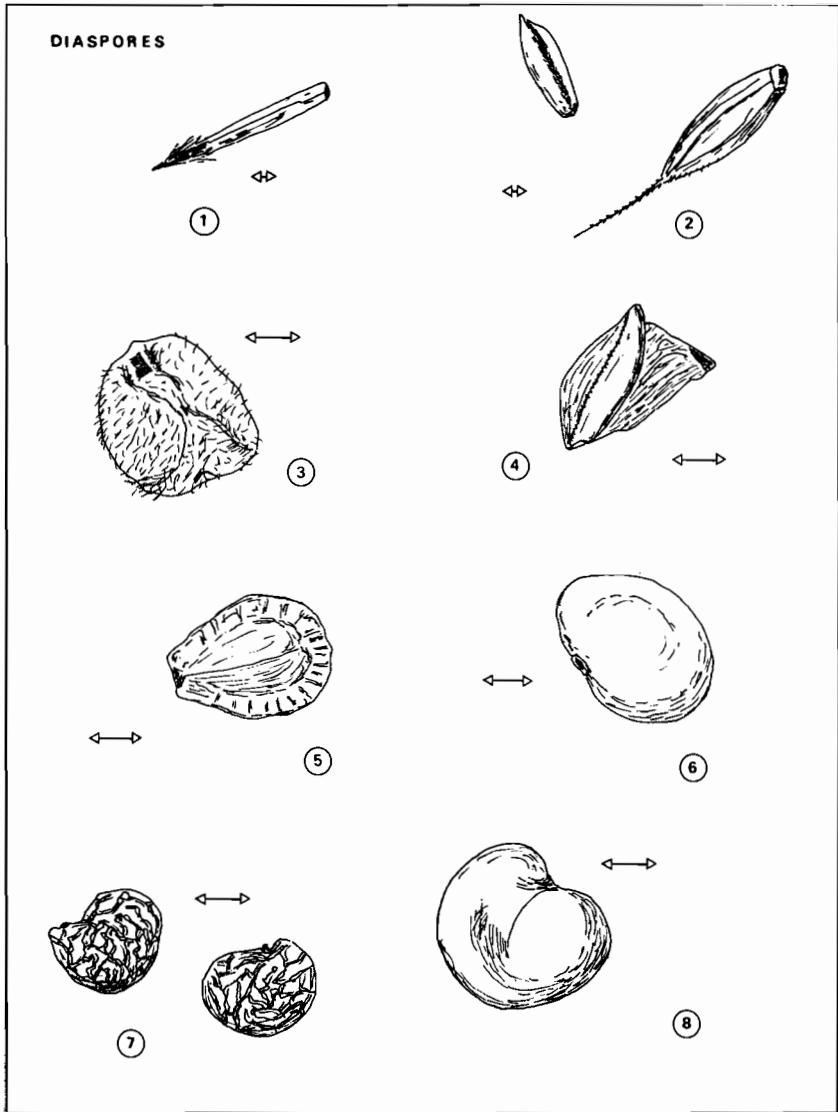


Figure 1. — Représentation de quelques diaspores communes de Fété-Olé :
 1 : *Aristida funiculata* ; 2 : *Andropogon pinguipes* ; 3 : *Ipomoea coptica* ;
 4 : *Chloris pilosa* ; 5 : *Ceratotheca sesamoides* ; 6 : *Alysicarpus vaginalis* ;
 7 : *Trianthema portulacastrum* ; 8 : *Crotalaria perottetii*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

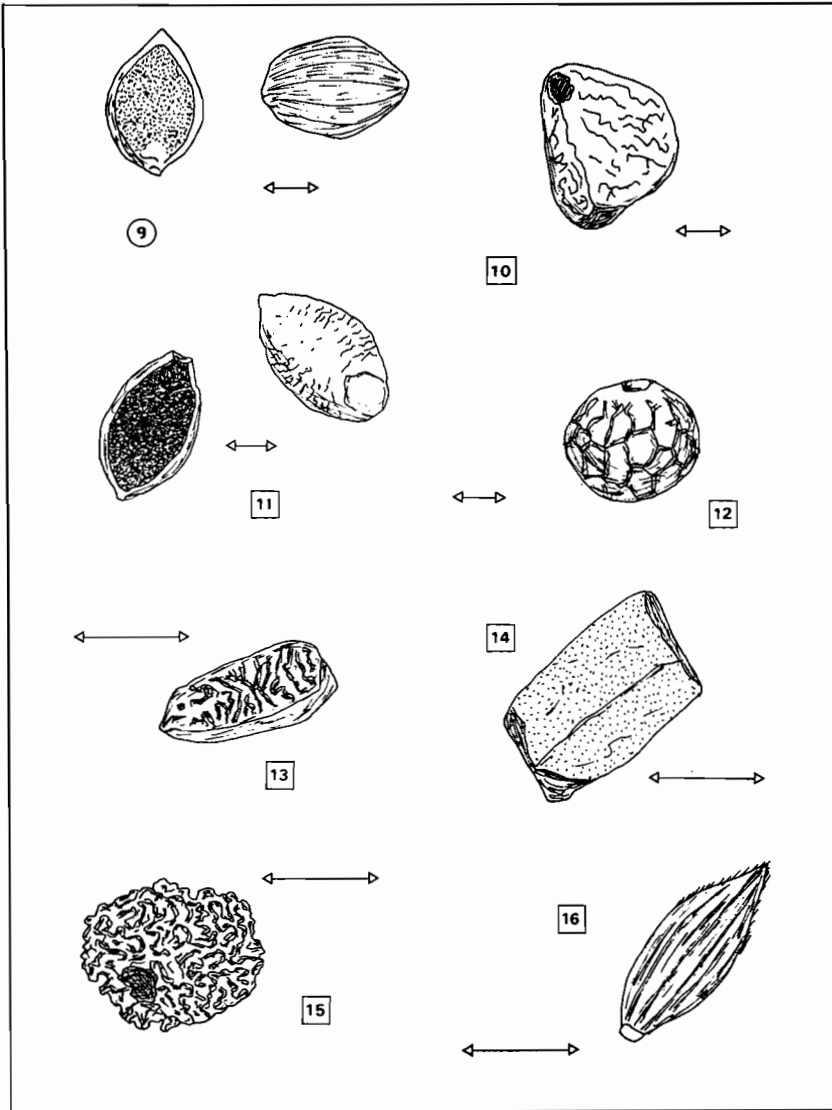


Figure 2. — Représentation de quelques diaspores communes de Fété Olé (suite) :
 9 : *Echinochloa colona* ; 10 : *Merremia pinnata* ; 11 : *Brachiaria hagerupii* ;
 12 : *Commelina forskalaei* ; 13 : *Euphorbia aegyptiaca* ; 14 : *Corchorus tridens* ;
 15 : *Kohautia senegalensis* ; 16 : *Digitaria longiflora*.

- 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

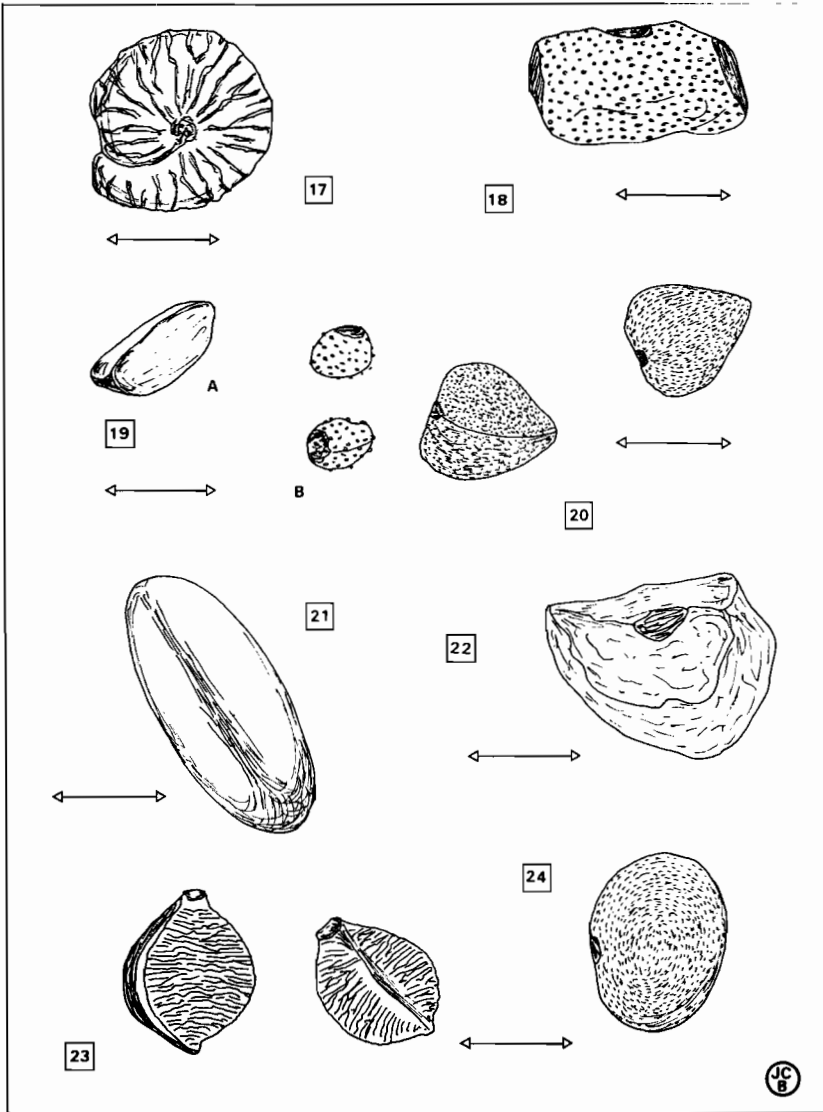


Figure 3. — Représentation de quelques diaspores communes de Fété Olé (suite) :
 17 : *Cleome viscosa*; 18 : *Indigofera aspera*; 19 : *Eragrostis* (A) *pilosa*, (B) *tremula*;
 20 : *Bulbostylis coleotricha*; 21 : *Borreria stachydea*; 22 : *Heliotropium ovalifolium*;
 23 : *Fimbristylis quinquangularis*;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

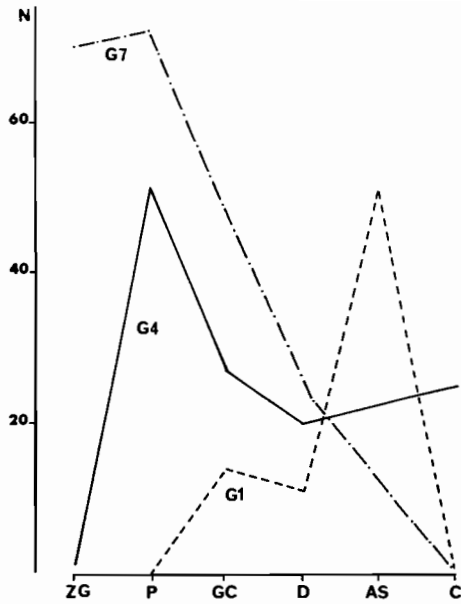


Figure 4. — Nombre de plantes par mètre carré.

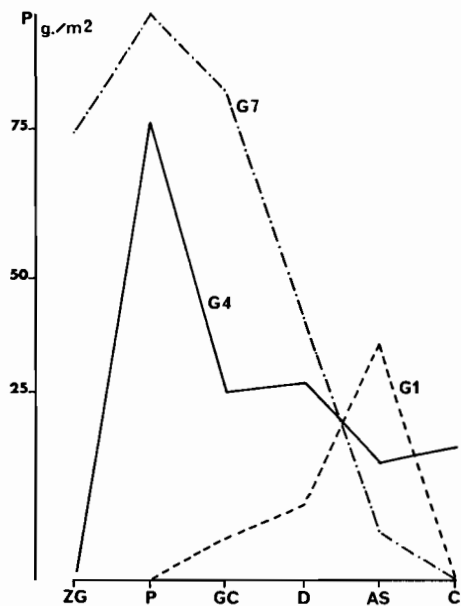


Figure 5. — Analyse de la biomasse herbacée ; voir le texte pour l'explication des abréviations.

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 prieurii* 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

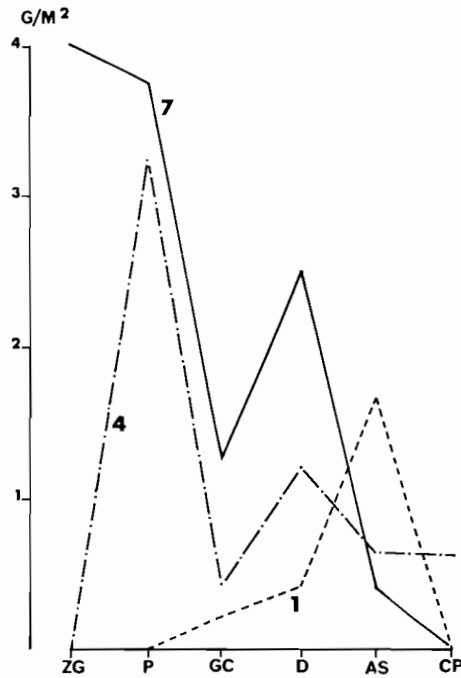


Figure 6. — Production de graines, en grammes par mètre carré.

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
	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	Déplacé- 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	Déplacé- 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 ;

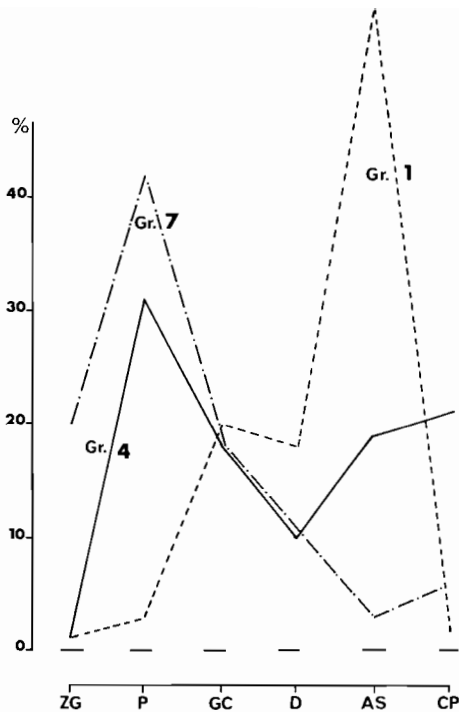


Figure 7. — Le « spectre graines » :
Diaspores présentes au sol en début de saison des pluies.

- 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

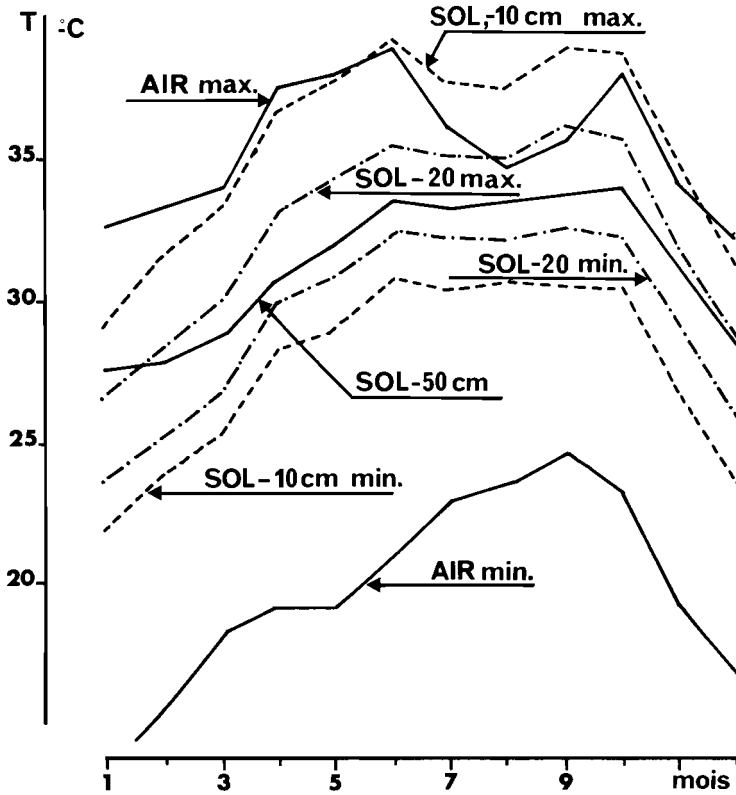


Figure 8. — Températures de l'air et du sol au cours de l'année 1971.

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.

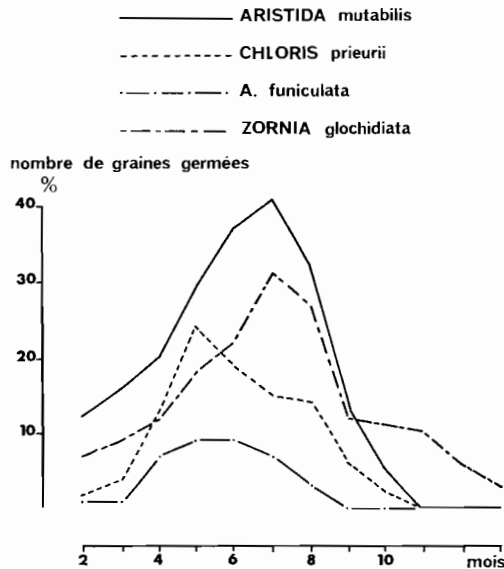


Figure 9. — Pourcentage de graines germées en fonction de l'époque de semis.

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 \simeq 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-

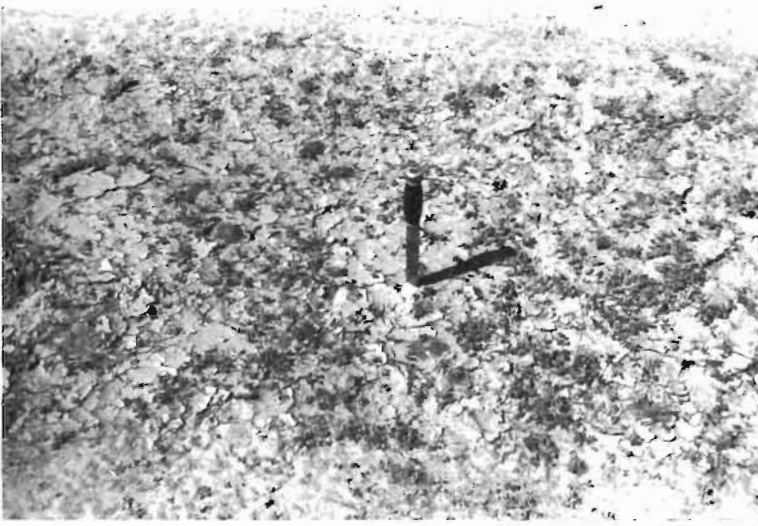


Figure 10. — En 1972, quelques plantules se sont développées dans les zones basses du terrain.

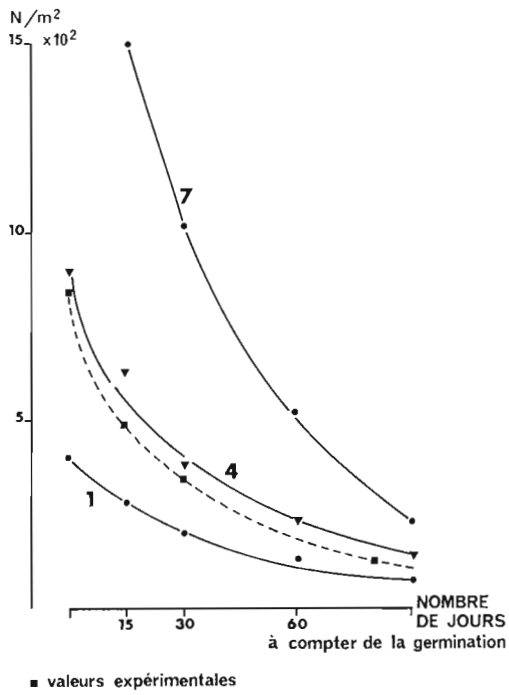


Figure 11. — Evolution du nombre d'individus vivants par m² en fonction de l'âge des plantules.

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.

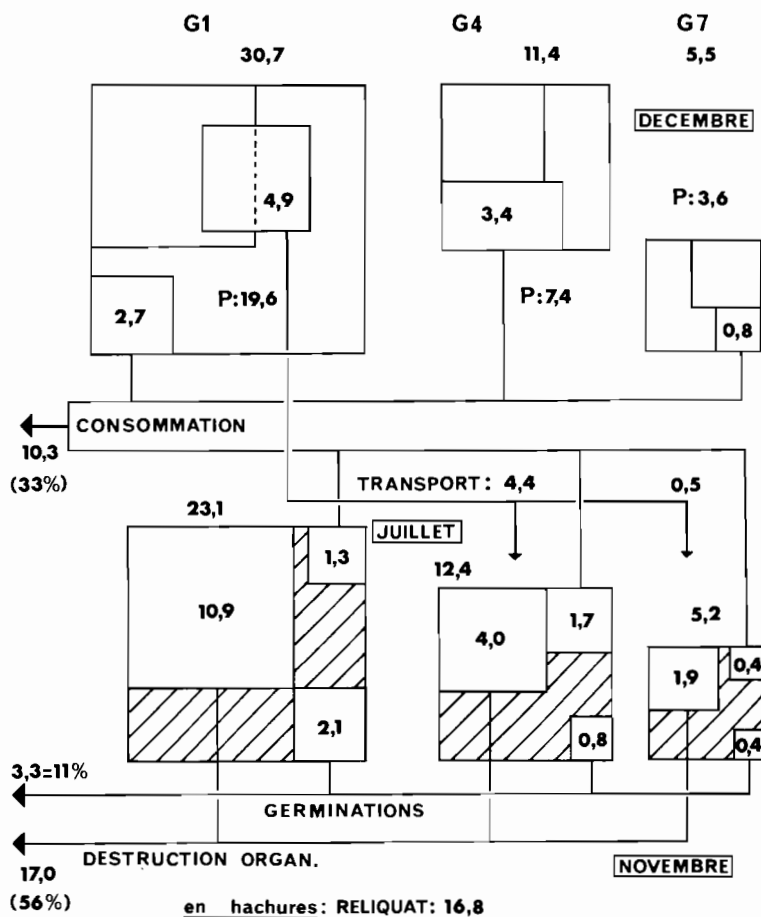


Figure 12. — Bilan graines : Devenir des graines produites en 1971 sur 1 hectare du quadrat de référence du PBI à Fété Olé, Sénégal.

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 sahé-lienne 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.