

*Relations entre la structure  
spatiale des peuplements  
végétaux et le bilan hydrique  
des sols de quelques  
phytocénoses en zone aride*

INTRODUCTION

Dans les écosystèmes arides et semi-arides, les variations de la disponibilité en eau des sols constituent une des causes principales de l'hétérogénéité spatiale des communautés végétales (OLSWIG-WHITTAKER *et al.*, 1983). Ces variations dépendent elles-mêmes de l'hétérogénéité de la couverture pédologique et de la redistribution de l'eau à l'échelle des versants sous l'action du ruissellement. Ce phénomène, important en zone aride, est conditionné par les états de surface des sols (VALENTIN, 1981 ; CASENAVE et VALENTIN, 1988 ; ESCADAFAL, 1989). La structure spatiale de la végétation intervient elle-même dans la redistribution de l'eau ; sa dynamique naturelle, ou provoquée, engendre soit un renforcement des processus existants, soit une évolution vers des modes de fonctionnement nouveaux.

À partir de la caractérisation du régime hydrique des sols de deux toposéquences situées l'une en formation de brousse tigrée dans le nord du Mexique, l'autre en modelé dunaire ancien dans le Ferlo sénégalais, le présent travail se propose de relier la répartition spatiale de la végétation à la disponibilité des ressources en eau. Les conséquences de l'hétérogénéité spatiale du fonctionnement en termes d'utilisation de l'eau par la végétation, de productivité et de dynamique de la couverture végétale, seront aussi discutées.

SITES D'ÉTUDE

Le premier site d'étude est situé dans la réserve de la biosphère de Mapimi, localisée dans la partie centrale de la zone aride du nord du Mexique. C'est une zone de bassins endoréiques, d'altitude moyenne (1 100 m). Elle appartient à la zone biogéographique du désert de Chihuahua (SCHMIDT, 1979).

Le climat est tropical aride d'altitude (CORNET, 1987) avec une pluviométrie moyenne annuelle de 264 mm et un coefficient de variation de 42 % (station de Ceballos, 1956-1983). L'essentiel des précipitations se produit en été, les pluies de juin à septembre inclus représentent 71 % du total annuel. La moyenne annuelle des températures est de 20,8 °C, la moyenne des *minima* du mois le plus froid est de 3,9 °C en janvier et la

moyenne des *maxima* du mois le plus chaud est de 36,1°C en juin. L'indice d'aridité (UNESCO, 1977), qui est de 0,16, correspond à un climat aride.

Les différents types de sol de la réserve se distinguent essentiellement par le type de matériau dans lequel ils se développent et par le mode de mise en place de ce matériau. Il s'agit surtout d'alluvions et de colluvions dont la répartition dans le paysage est fonction de la géomorphologie (DELHOUME, 1987). En zone de glacis à faible pente où est localisé le site d'étude, les sols sont des Yermosols et des Xérosols modaux (classification FAO-Unesco, 1974) sur alluvions fines et moyennes qui reposent à moyenne profondeur sur un matériau calcaro-marneux autochtone.

La végétation est constituée par un matorral désertique microphyllé (RZEDOWSKI, 1981) ; celui-ci, dominé par *Larrea tridentata*, présente divers faciès suivant la plus ou moins grande abondance d'espèces crassulescentes. Il occupe les reliefs, leurs piémonts et une partie des hauts glacis. Les glacis médians supportent une végétation en mosaïque dans laquelle les faciès de brousse tigrée dominent (CORNET *et al.*, 1987). Les bas-fonds et les plaines alluviales sont occupés par une steppe subarbuscive à halophytes et à graminées vivaces (*Atriplex* spp., *Suaeda* spp., *Hilaria mutica*, *Sporobolus airoides*) (nomenclature d'après CORRELL et JOHNSTON, 1979).

Le second site d'étude, la station de Fété-Olé, est situé en zone sahélienne sénégalaise, dans la partie nord du Ferlo sableux. D'un point de vue géologique, la région appartient au bassin sénégal-mauritanien. Au Quaternaire, l'alternance de périodes humides et de périodes sèches a entraîné l'altération des dépôts du continental terminal et la formation de matériau sableux dunaire. On distingue généralement la formation de 3 ergs principaux successifs (LEPRUN, 1971). Ces formations sableuses donnent à la région un modelé dunaire particulier et différent suivant leur ancienneté. La station de Fété-Olé correspond à l'erg ancien avec un modelé de petit système dunaire non orienté (BILLE *et al.*, 1972).

Le climat est tropical sec de type sahélien, caractérisé par une courte saison des pluies estivale, des étés chauds et des hivers chauds et secs. La moyenne des précipitations annuelles est de 300 mm (300,3 mm à Podor entre 1931 et 1971) avec un coefficient de variation de 40,4 % (CORNET, 1981). La moyenne annuelle des températures est de 28,2 °C, la moyenne des *minima* du mois le plus froid est de 15,8 °C en janvier, la moyenne des *maxima* du mois le plus chaud est de 40,9 °C en juin. L'indice d'aridité (UNESCO, 1977), de 0,14, correspond à un climat aride.

Le relief, bien que peu accentué (pentes inférieures à 3 %), joue un rôle dans l'évolution des sols dont la différenciation est due pour l'essentiel aux dynamiques interne et externe de l'eau le long des toposéquences. La répartition des sols selon la topographie est la suivante :

- sur les sommets de dunes, sols ferrugineux tropicaux peu lessivés à horizon A peu développé et à horizon B de couleur brun rouge ;
- sur les pentes, sols ferrugineux tropicaux peu lessivés à horizon B épais différencié par la couleur et la texture peu argileuse ;
- en bas-fonds, sols hydromorphes, soit à hydromorphie d'ensemble, soit à pseudogley de profondeur seulement (BOULET et LEPRUN *in* BILLE, 1977).

La végétation est constituée par une steppe arbustive (BOURLIÈRE, 1978) dont la strate ligneuse est clairsemée et dont la strate herbacée, floristiquement pauvre, comprend une large majorité d'espèces annuelles. Le microrelief et les différents types de sol entraînent d'importantes variations locales de présence et d'abondance des espèces végétales.

## STRUCTURE DE LA VÉGÉTATION

### Formation de brousse tigrée

Ce type de formation apparaît dans la partie médiane des toposéquences. Dans la réserve de Mapimi, nous avons étudié un transect de 1 000 m dans le sens de la pente (CORNET *et al.*, 1987).

La végétation de brousse tigrée présente une alternance de bandes parallèles de végétation et de zones dénudées à très faible couverture végétale (inférieure à 4 %). Les bandes de végétation dense sont disposées perpendiculairement à la ligne de plus grande pente ; leur largeur varie de 20 à 70 m pour une longueur de 100 à 300 m. Les bandes les plus larges sont celles situées vers le bas de la toposéquence. Le rapport global entre la largeur des bandes et celle des zones dénudées varie de 24 à 30 %. Sur ces dernières, la surface du sol est lisse, compacte et très peu poreuse ; elle favorise un fort ruissellement en nappe (DELHOUME, 1987). La pente moyenne des bandes de végétation est de 0,55 %, alors que la pente moyenne des zones dénudées est de 0,65 %. En fait, la pente au niveau des bandes n'est pas régulière ; nulle à la marge supérieure, elle présente un décrochement brusque de 8 à 10 cm à l'aval.

Au niveau de chaque bande de végétation apparaît une zonation marquée qui nous a conduit à distinguer 5 zones (CORNET *et al.*, 1987) (fig. 1B). De l'amont à l'aval, nous distinguons :

- une zone de front (I), presque plate, qui présente en surface des dépôts pelliculaires d'éléments fins, fissurés en polygones. Elle est colonisée par une végétation basse et diffuse. Elle est caractérisée par l'abondance d'une graminée vivace de petite taille, *Tridens pulchellus* ; cependant de nombreuses espèces, de graminées annuelles et

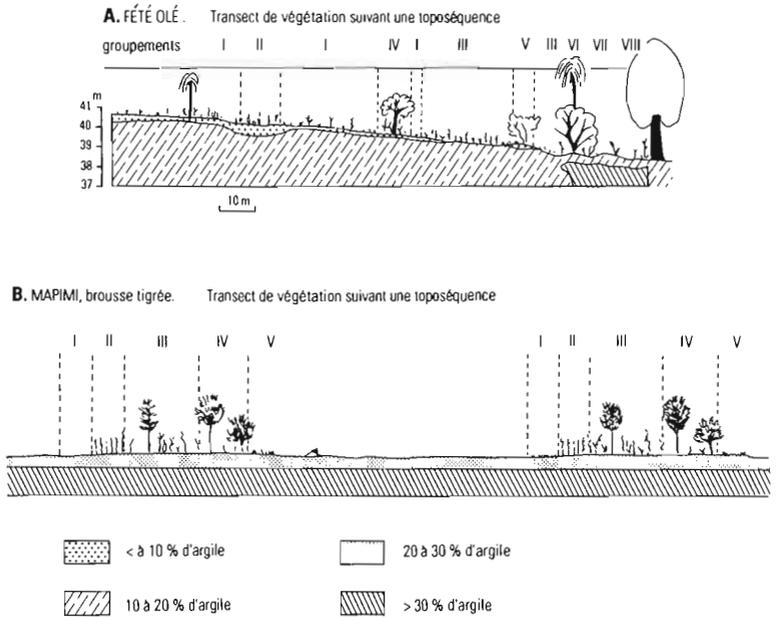


FIGURE 1 - Structure de la végétation dans les transects étudiés.

d'herbacées vivaces, sont présentes et forment une frange pionnière de végétation. Quelques graminées vivaces et quelques espèces ligneuses qui appartiennent à la bande de végétation sont présentes au stade juvénile ;

- la zone précédente est limitée à l'aval par un rideau de végétation (II) constitué par une strate arbustive dense de *Flourensia cernua*, de 1 à 1,5 m de hauteur, qui domine une strate herbacée à touffes vivaces de *Hilaria mutica* de 15 à 60 cm de hauteur.

- en arrière de ce rideau de *Flourensia cernua*, on trouve une zone arbustive (III), d'une hauteur de 1,5 à 2,5 m, qui surmonte la strate herbacée à *Hilaria mutica* et qui présente une diversité floristique plus grande, avec *Prosopis glandulosa*, *Aloysia gratissima*, *Lippia graveolens*, *Parthenium incanum*, etc. C'est dans cette zone que se rencontrent des espèces plus mésophiles, propres à ces formations.

- on trouve ensuite une zone à strate arbustive lâche (IV), plus pauvre en espèces, composée essentiellement de *Prosopis glandulosa* de plus grande taille et de *Acacia constricta* ; elle domine la strate herbacée à *Hilaria mutica*. La bande de végétation se termine par une zone occupée par de vieilles touffes dépérissantes de *Hilaria* et par quelques arbustes.

- à l'aval de la bande de végétation, la zone dénudée (V) comporte quelques cactacées et des restes d'arbustes morts plus ou moins déchaussés.

Cette zonation de la végétation (fig. 1B), qui semble traduire une dynamique de la bande, se retrouve dans toutes les bandes de végétation observées, mais les dimensions de chaque zone sont variables. Dans les nombreuses descriptions des formations à brousse tigrée africaines les auteurs signalent également l'existence de zonation (WORRAL, 1959 ; HEMMING, 1965 ; WHITE, 1970 ; AMBOUTA, 1984).

La couverture pédologique ne présente pas de discontinuité ou d'hétérogénéité majeure pour l'ensemble de l'unité, mis à part quelques variations dans la partie supérieure du sol. C'est essentiellement sous l'influence de la végétation que se modifient certaines caractéristiques de la partie supérieure du sol. Celle-ci, par ses apports périodiques de litière, donne au sol une plus forte teneur en humus laquelle, combinée à l'abondance des racines, favorise l'existence d'une structure à tendance grumeleuse. Cette structure amène une plus grande porosité et augmente la perméabilité (DELHOUME, 1987).

## Formation sahélienne sur modelé dunaire

La végétation sahélienne, à petite échelle, ne présente pas de discontinuité brusque, mais une variation progressive du nord au sud. Elle se présente comme une formation herbeuse claire piquetée d'arbres et d'arbustes. La strate herbacée se caractérise par la dominance d'espèces annuelles, qui représentent 75,3 % des espèces présentes à Fété-Olé (CORNET et POUPON, 1978). La végétation ligneuse se concentre dans les dépressions et sur leur pourtour, en formant de véritables fourrés dominés par quelques arbres. Sur les dunes au contraire, les arbres ou les arbustes épars ne forment jamais une strate continue. La densité des ligneux est 10 fois moindre sur les dunes que dans les cuvettes et les surfaces terrières évoluent de 1 à 15 (POUPON, 1980).

Un transect de 120 m, qui recoupe une dune, son versant et un bas-fond, a été étudié en détail (CORNET et POUPON, 1978 ; CORNET, 1981). L'analyse de la composition floristique de la strate herbacée nous a conduit à distinguer 8 groupements élémentaires de végétation le long de cette toposéquence (fig. 1A) :

- un groupement des dunes et des pentes hautes (I), à *Aristida mutabilis*, *Aristida funiculata*, *Schoenefeldia gracilis*, *Blepharis linariifolia*, *Polycarpea linearifolia* (nomenclature d'après LEBRUN, 1973). Ce groupement est constitué de plantes espacées qui recouvrent assez faiblement le sol (15 à 25 % de recouvrement global) et de quelques

ligneux, 296 individus par hectare avec une surface terrière de 0,59 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup> (POUPON, 1980), essentiellement *Balanites aegyptiaca* et *Commiphora africana*.

La surface du sol est composée d'un système en mosaïque qui comprend :

- des taches plus ou moins étendues dépourvues de végétation et encroûtées. Elles résultent de la disparition du couvert herbacé et de la transformation de la croûte de dessiccation en croûte structurale superficielle sous l'effet de l'impact des pluies. Les microhorizons sableux subissent en saison sèche l'action érosive du vent ; seule affleure alors la pellicule plasmique (VALENTIN, 1985). Ces zones sont fréquemment envahies par la formation d'un bioderme dû à des algues cyanophycées associées à des filaments mycéliens (CORNET, 1981). Signalé par divers auteurs en zone sahélienne (BARBEY et COUTE, 1976 ; DULIEU *et al.*, 1977), ce bioderme diminue encore la perméabilité et favorise le ruissellement,

- des microbuttes sableuses enherbées, édifiées avec le sable érodé des zones nues, piégé par la végétation en place.

L'abondance relative des diverses espèces herbacées et le recouvrement global de la végétation dépendent de la pluviosité de l'année. Ce groupement occupe environ 60 % de la surface ;

- le groupement des replats (II) et des ensemlements comblés par un matériau sableux non encroûté et à bilan hydrique plus favorable. Il est caractérisé par *Cenchrus prieurii*, *Cenchrus biflorus*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Merremia pinnata*, *Borreria stachydea*. Le recouvrement global est de 30 à 60 %. Il occupe entre 5 et 10 % de la surface. La végétation ligneuse est plus abondante, 1 004 individus par hectare qui représentent une surface terrière de 2,04 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>. Elle est essentiellement constituée de *Commiphora africana* et de *Acacia senegal* ;

- le groupement de bas de pente (III) qui comprend *Shoenefeldia gracilis*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Aristida mutabilis*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Brachiaria xantholeuca*, *Panicum laetum*, *Chloris prieurii*. Ce groupement a une végétation plus dense, avec 40 à 70 % de couverture globale. Il représente environ 20 % de la surface. La strate ligneuse comprend 1 497 individus par hectare avec une surface terrière de 3,85 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>. Le sol présente une teneur en éléments fins plus élevée (argile et limons fins, 5 à 8 % en surface) ; il est généralement peu encroûté ;

- un groupement d'ombrage (IV), en dehors des dépressions. Ce groupement, localisé sous la couronne des ligneux, occupe environ 7 % de la superficie. Il comprend *Achyranthes argentea*, *Brachiaria deflexa*, *Digitaria horizontalis*, *Commelina forskalaei*, espèces plus mésophiles. Le sol, riche en matière organique, présente une bonne porosité ;

- un groupement très réduit (V), qui forme une frange autour de la zone dénudée des termitières, comprend *Tripogon minimus*, *Aristida funiculata*, *Bulbostylis barbata* ;

- un groupement sciophile des couronnes de mares et de bas-fonds boisés (VI) qui comprend *Diheteropogon hagerupii*, *Pennisetum pedicellatum*, *Indigofera astragalina*, *Hibiscus sidiiformis*, *Ipomoea eriocarpa*, *Brachiaria ramosa*. Pour ces espèces mésophiles, ce groupement constitue un refuge en zone nord-sahélienne. Le recouvrement global est proche de 100 %. La strate ligneuse, dense, est quasi continue avec, comme espèces principales, *Grewia bicolor*, *Guiera senegalensis*, *Acacia senegal* et quelques arbres, tel *Sclerocarya birrea*, qui atteignent ou dépassent 5 m de haut. Le nombre d'individus par hectare est de 3 499 et il représente une surface terrière de 8,77 m<sup>2</sup>.ha<sup>-1</sup>. Le sol est hydromorphe en profondeur ; l'horizon de surface est riche en matière organique et il présente une bonne porosité liée à l'enracinement et à la microfaune ;

- un groupement des surfaces non boisées et non inondées de bas-fond (VII) qui comprend *Panicum laetum*, *Aristida adscensionis*, *Digitaria argilacea*, *Zornia glochidiata*, *Indigofera secundiflora* ;

- un groupement de zones temporairement inondées (VIII) avec *Panicum walense*, *Echinochloa colona*, *Aeschynomene indica*, *Cyperus* spp. Le sol est hydromorphe dès la surface ; en saison sèche, il présente de nombreuses fentes de retrait. L'ensemble des groupements VI à VIII représente 5 % de la surface.

Cette organisation spatiale de la végétation se répète de façon constante d'une séquence à l'autre, avec cependant des fluctuations interannuelles dans les limites de répartition des groupements herbacés.

## ÉTUDE DU BILAN HYDRIQUE DU SOL

### Au niveau de la brousse tigrée

De 1983 à 1986, le suivi de l'humidité du sol a été réalisé (DELHOUME, 1988 ; CORNET *et al.*, 1988) le long d'un transect orienté dans le sens de la pente et qui recoupe perpendiculairement une bande de végétation. Des tubes d'accès d'humidimètre neutronique ont été implantés dans les zones caractéristiques :

- zone dénudée amont ;
- zone pionnière (I) ;
- à différents niveaux de la bande de végétation :
  - amont (II),
  - partie médiane (III),
  - partie aval (IV).

Les mesures ont été réalisées tous les 10 cm jusqu'à une profondeur de 120 cm, environ tous les dix jours en période humide et mensuellement en saison sèche. Afin de déterminer l'importance du ruissellement, qui n'a pas pu être mesuré directement, des mesures d'humidité du sol ont été réalisées à différentes reprises, avant et après averses, pour connaître les quantités infiltrées dans chaque site.

Le stock d'eau du sol est calculé à partir de l'humidité pondérale et de la densité apparente sèche mesurée. Or, le sol est argileux, avec une prédominance d'argiles smectiques, lesquelles lui confèrent des propriétés d'expansion et de rétraction en fonction de sa teneur en eau. Une étude (DELHOUME, 1988) réalisée sur des sols très voisins montre que «globalement, tous niveaux confondus, la densité apparente du matériau argileux passe de 1,4 à 1,7 lorsque l'humidité pondérale du sol varie de 30 à 5 %». D'une manière générale, on surestime le stock hydrique en utilisant la densité apparente sèche pour le calcul, et cela d'autant plus que l'humidité du sol est plus élevée. Ces résultats nous amènent à considérer les valeurs obtenues dans la présente étude comme relatives, mais ils ne modifient en rien les conclusions quant au type de fonctionnement.

Nous avons simulé le bilan hydrique des sols aux divers niveaux de la séquence en utilisant une version simplifiée du modèle Bijou (CORNET, 1981 ; CORNET et RAMBAL, 1981). Le modèle est basé sur la relation de récurrence suivante, qui traduit la conservation de l'eau dans une couche de sol :

$$RS_j = RS_{j-1} + P_j - R_j - D_j - ETR_j$$

dans laquelle :

- RS<sub>j</sub> = la réserve du sol le jour j en mm ;
- P<sub>j</sub> = les précipitations pour la même date ;
- R<sub>j</sub> = les pertes ou les apports par ruissellement ;
- D<sub>j</sub> = les pertes par drainage ;
- ETR<sub>j</sub> = les pertes par évapotranspiration.

Le calcul de l'évapotranspiration réelle est effectué dans le modèle à partir de la relation empirique de EAGLEMAN (1971), qui prend en compte les valeurs de l'ETP calculée (ETP Penmann), du recouvrement de la végétation et de l'humidité relative du sol. L'absence de mesure ne permet pas de connaître le ruissellement pour chaque site. Nous considérons, à la suite des travaux de DELHOUME (1988), que toute pluie inférieure ou égale à 4 mm ne ruisselle pas. Pour chaque site, l'ETR étant calculée, nous recherchons pas à pas une valeur de  $R_j$  telle que la valeur du stock d'eau calculée sur l'ensemble du profil soit égale à la valeur mesurée. Le drainage en dessous de 120 cm n'a été observé qu'une fois, en un seul site, nous le considérons donc comme négligeable à l'exception de ce site.

## RÉSULTATS

Le tableau 1 montre l'étude de la recharge en eau du sol pour 5 épisodes pluvieux caractéristiques et pour 5 positions dans la séquence. On note que la profondeur humectée est toujours très faible dans les zones dénudées amont et aval, alors quelle est importante sous la bande de végétation. Les quantités d'eau accumulées dans les zones dénudées ne représentent que 10 à 27 % de la pluie incidente et 60 à 150 % dans la zone pionnière. C'est la partie amont de la bande de végétation qui accumule le plus d'eau, entre 170 et 530 % de la lame d'eau incidente. Dans ces chiffres, il n'est pas tenu compte des pertes par évapotranspiration entre les mesures, cependant, leur prise en compte ne viendrait que renforcer les différences. Les valeurs supérieures à 100 % indiquent qu'un apport d'eau par ruissellement contribue à la constitution des réserves. Le ruissellement dans les zones dénudées représente 70 à 90 % des précipitations. Cette eau est arrêtée au niveau de l'arc de végétation où elle s'infiltre.

Les figures 2A et B montrent la répartition de l'humidité des sols au travers de la bande de végétation par la représentation des lignes isoplèthes de teneur en eau. En 1984, (fig. 2A) les situations représentées correspondent à 3 séries de mesures qui encadrent un épisode pluvieux :

- le 26 juin avant la pluie ;
- le 7 juillet après 33,2 mm de pluie en 3 jours ;
- le 14 juillet après une semaine de dessèchement.

En 1985, (fig. 2A) le 6 mars correspond à la pleine saison sèche et le 19 août se situe en période humide, après une pluie de 50,2 mm le 16 août.

On constate une double hétérogénéité dans la répartition de l'humidité du sol :

- d'une part une discontinuité liée à l'existence de la bande de végétation qui joue par ses caractéristiques physiques (obstacle à l'écoulement) et hydrodynamiques (perméabilité) sur la redistribution de l'eau et son stockage dans le sol ;

- d'autre part la discontinuité texturale qui existe dans le profil vers 60-70 cm entraîne une faible pénétration de l'eau et une grande stabilité des taux d'humidité en profondeur (zone 80-120 cm), excepté à l'amont de la bande de végétation. Cette discontinuité texturale correspond à la transition entre les matériaux superficiels allochtones à texture moyenne et le matériau en place à texture fine (teneur en argile supérieure à 40 %). Toutefois, cette discontinuité ne semble pas suffisante pour entraîner des mouvements latéraux de l'eau dans le sol.

C'est seulement dans la partie supérieure de la bande de végétation que se reconstituent, après les épisodes pluvieux, les réserves en eau du sol. À ce niveau, l'infiltration dépasse la discontinuité texturale, permet le stockage de l'eau en profondeur et parfois un drainage en dessous de 120 cm. Excepté dans l'horizon superficiel, l'humidité du sol est toujours supérieure sous la bande de végétation.

La figure 3 montre, pour une partie de 1984, l'évolution de l'humidité des sols en fonction de la profondeur et du temps pour 3 sites :

*Tableau I - Étude de la recharge en eau du sol pour cinq épisodes pluvieux caractéristiques. Les jours sont exprimés en quantième. Les valeurs supérieures à 100% indiquent un apport par ruissellement*

DATE DES MESURES	1984		1985		1986
	160-167	181-189	196-200	132-139	146-148
Intervalle entre les mesures	7 j	8 j	4 j	7 j	2 j
ETP en mm	67,9	43,2	29,2	51,1	12,0
Précipitations en mm (P)	37,7	33,3	7,5	24,7	6,0
<b>A/ ZONE NUE AMONT</b>					
Profondeur humectée en cm	40	20	20	20	20
Variation de stock en mm	6,6	7,1	2,0	2,6	0,9
Variation de stock en % de P	17,5	21,3	26,7	10,5	15,0
<b>B/ ZONE PIONNIÈRE</b>					
Profondeur humectée en cm	40	40	20	20	40
Variation de stock en mm	23,2	30,2	6,3	15,1	9,5
Variation de stock en % de P	61,5	90,7	84,0	61,1	158,3
<b>C/PARTIE AMONT DE LA BANDE</b>					
Profondeur humectée en cm	80	40	20	80	60
Variation de stock en mm	81,2	60,0	13,2	66,6	31,8
Variation de stock en % de P	215,4	180,2	176,0	269,6	530,0
<b>E/ PARTIE AVAL DE LA BANDE</b>					
Profondeur humectée en cm	80	40	0	80	60
Variation de stock en mm	62,2	53,9	-1,1	51,8	10,7
Variation de stock en % de P	165,0	161,9		209,7	178,3
<b>F/ ZONE NUE AVAL</b>					
Profondeur humectée en cm	40	20	0	20	20
Variation de stock en mm	10,2	8,8	-0,9	7,2	2,9
Variation de stock en % de P	27,1	26,4		29,1	48,3

- zone dénudée amont (A) ;
- zone pionnière (B) ;
- partie supérieure de la bande de végétation (C).

On note à nouveau, le rôle de la discontinuité texturale dans le profil, qui entraîne une grande stabilité de l'humidité dans la couche 80-120 cm pour la zone dénudée et pour la zone pionnière.

Sur la figure 4, pour 1985 (période du 39<sup>e</sup> au 252<sup>e</sup> jour), nous avons représenté les précipitations et l'évolution simulée des stocks d'eau du sol dans la zone dénudée amont, et dans la partie supérieure de la bande de végétation. Les points figurés représentent les valeurs mesurées du stock d'eau du sol.

Le tableau II donne, pour cette même période, les valeurs calculées des principaux termes du bilan hydrique. La valeur négative traduit un apport par ruissellement.

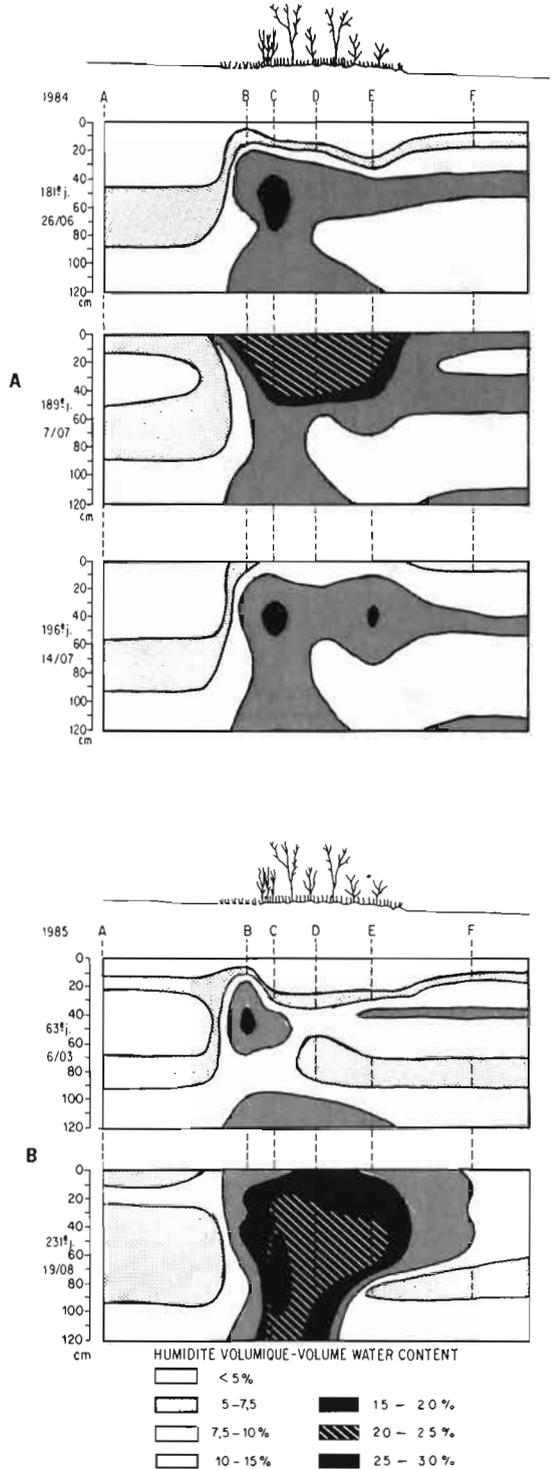


FIGURE 2 - Répartition de l'humidité des sols, au travers de la bande de végétation (brousse tigrée, MAPIMI). Les figurés représentent les isoteneurs exprimées en % volumique. A à F situent les points permanents de mesure. (2A) représente 3 dates de 1984 : le 26-06, le 7-07 et le 14-07 ; (2B) représente pour 1985, les dates de : le 6-03, au maximum de la saison sèche, et le 19-08, au milieu de la période humide.

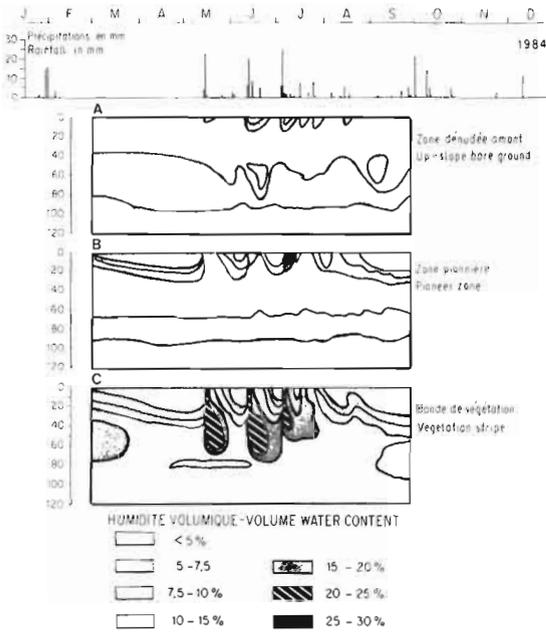


FIGURE 3 - Évolution de l'humidité du sol à différentes profondeurs, entre mars et septembre 1984 pour : (A) zone dénudée amont, (B) zone pionnière, (C) partie supérieure de la bande de végétation. (Brousse tigrée, MAPIMI).

Tableau II - Valeurs calculées des principaux termes du bilan hydrique, exprimées en mm, pour la période du 8 février au 9 septembre 1985.

	ZONE DÉNUDÉE	BANDE DE VÉGÉTATION
Précipitations*	227,7	227,7
ETP	1 353	1 353
Stock initial (sur 120cm)*	72,7	106,9
Stock final (sur 120 cm)*	75,2	178,2
ETR		
en mm	138,7	654,3
en % de P	60,9 %	287 %
Ruissellement		
en mm	+ 86,5	- 497,9
en % de P	38 %	219 %

\* Valeurs mesurées

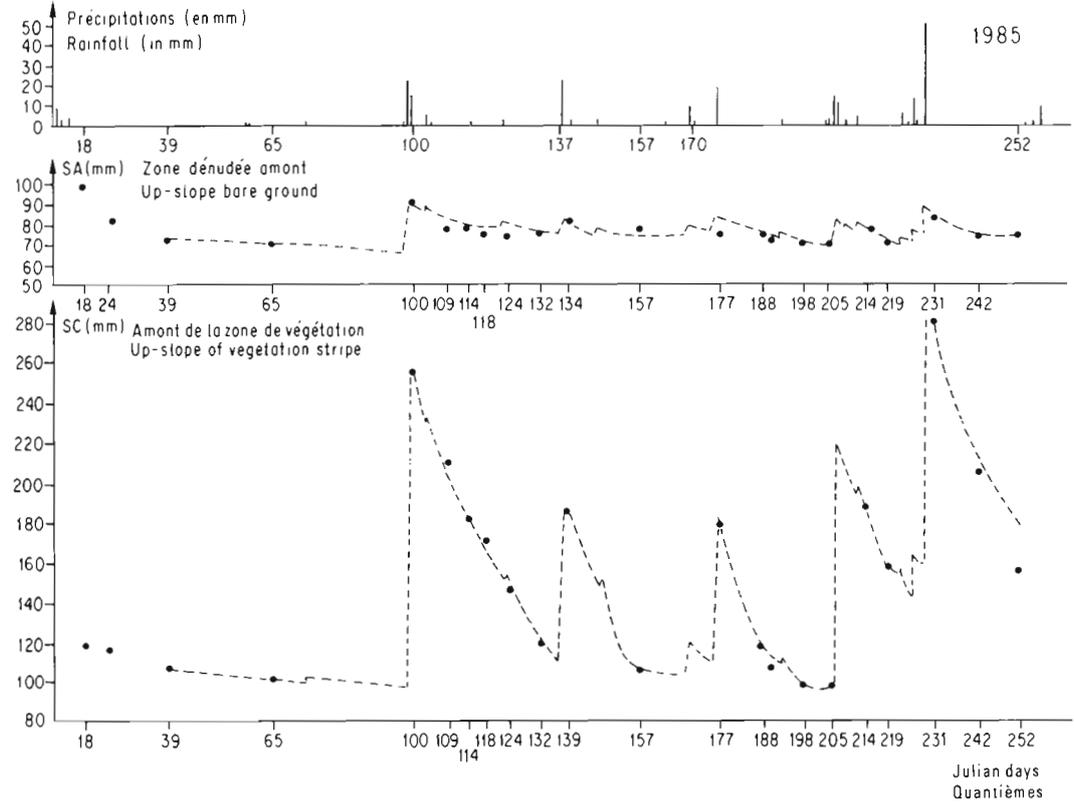


Figure 4 - Évolution simulée des stocks d'eau du sol dans la zone dénudée amont et la partie supérieure de la bande de végétation. Les points figurés représentent les valeurs mesurées. (Brousse tigrée, MAPIMI).

## DISCUSSION

La saison des pluies à Mapimi ne constitue pas un phénomène continu, mais elle se présente comme une succession d'épisodes pluvieux toujours séparés par des périodes sèches intercalaires (CORNET, 1987). La dynamique de l'eau, pour cet élément de toposéquence, s'explique par la structure de la végétation et par l'état de surface du sol qui conditionnent le ruissellement et le stockage différentiel de l'eau.

Dans la zone dénudée, l'encroûtement de la surface du sol empêche la pénétration de l'eau en profondeur ; en raison de la faible pente, il se produit un ruissellement en nappe. Le bilan hydrique très défavorable et l'entraînement en saison sèche des semences par le vent empêchent l'installation de la végétation. Ces zones jouent le rôle d'impluvium pour les zones situées plus en aval.

Dans la zone d'arrivée (zone pionnière), la diminution de la pente et la fissuration de la surface du sol ralentissent la lame d'eau ruisselée et favorisent son infiltration. Cette zone bénéficie des apports d'éléments fins et de l'accumulation d'une partie de l'eau ruisselée. Ceci permet le développement d'une végétation d'espèces pionnières, adaptées à des sols riches en éléments fins, qui ont une croissance rapide durant les courtes périodes de bilan hydrique favorable et un fort pouvoir de survie durant les périodes sèches intercalaires. Peu à peu, l'enracinement de ces espèces et leurs apports de matière organique améliorent la porosité du sol et les possibilités d'infiltration. Elles sont progressivement remplacées par des espèces plus exigeantes et par de jeunes ligneux .

L'amont de la bande de végétation constitue un barrage aux flux d'eau de ruissellement. L'infiltration et le stockage de l'eau dans le sol sont favorisés par la porosité des horizons de surface et par la densité d'enracinement. Le stock d'eau du sol permet l'existence d'une période de végétation continue durant la saison humide. L'évapo-transpiration correspond à 1,8 à 3 fois la valeur des précipitations. La partie aval de la bande de végétation ne reçoit que très épisodiquement des apports d'eau par ruissellement. La végétation y dispose donc seulement d'une quantité d'eau égale ou à peine supérieure aux précipitations, ce qui conduit, notamment en année sèche, à une diminution de la densité du couvert.

Ce fonctionnement s'accompagne d'une dynamique orientée de la végétation (CORNET *et al.*, 1988) qui correspond à une migration lente des bandes vers l'amont. Le phénomène est irrégulier, tributaire des années à pluviométrie favorable. En l'absence de surexploitation par le pâturage, les formations de brousse tigrée présentent une stabilité remarquable en dépit des périodes de sécheresse (TOUTAIN et DE WISPELAERE, 1979). AMBOUTA (1984) note que les successions d'années sèches ou d'années humides se traduisent par des variations de la largeur des bandes.

### **Au niveau d'une formation sahélienne sur modelé dunaire**

L'humidité des sols a été étudiée de 1975 à 1978 par l'établissement périodique de profils hydriques le long de la toposéquence en dunes, haut de pente, pente, bas de pente et bas-fond. Les prélèvements étaient effectués à la tarière tous les 10 cm, jusqu'à 3 m. Sur chaque site de la toposéquence, 3 points de prélèvement étaient choisis au hasard. L'humidité des échantillons est déterminée par la méthode pondérale. La fréquence des prélèvements est décadaire en saison des pluies et mensuelle en saison sèche.

## RÉSULTATS

La figure 5 montre l'analyse de la reconstitution des stocks d'eau pour 3 épisodes pluvieux caractéristiques. Tout d'abord, une averse isolée de début de saison des pluies (3 juillet 1975) de 14,8 mm (fig. 5A). La pluie tombe sur un sol desséché ; l'examen des profils hydriques montre que l'infiltration est comparable pour les 3 sites, dune, pente et bas de pente, l'averse n'a pas ou peu ruisselé. L'humectation pénètre peu profondément ; la lame d'eau stockée un jour après la pluie est faible, 4 à 6 mm. Une forte proportion de la pluie incidente a été perdue par évaporation. Ceci montre le peu d'efficacité, pour la reconstitution des réserves et la végétation, des pluies de faible importance en début de saison.

La figure 5B représente les profils hydriques établis avant et après 3 averses rapprochées, en août 1976 : 37 mm le 14, 27 mm le 16 et 13 mm le 17. On constate que la dune et la pente ont contribué, par ruissellement, à alimenter partiellement le bas de pente. Cependant, le front d'humectation atteint 220 cm en dune et 250 cm en pente. La succession d'averses de moyenne importance a donc permis, malgré le ruissellement, la reconstitution des réserves dans ces 2 sites.

Le troisième épisode (fig. 5C) concerne une période de fortes précipitations de début août 1978 : 93,5 mm le 3, 20 mm le 5 et 30 mm le 7. Les profils établis le 20 juillet et le 10 août montrent une très mauvaise infiltration des pluies en dune et en pente où le front d'humectation atteint seulement 100 cm, et une forte concentration de l'eau en bas de pente et dans la mare temporaire qui est remplie. Le profil établi le 21 août montre l'importance et la rapidité des pertes par évapotranspiration qui affectent les 100 premiers centimètres de sol. En dune et en pente, la partie inférieure des profils a peu évolué. En bas de pente au contraire, on note une augmentation des teneurs en eau entre 120 et 300 cm. En l'absence de pluie importante et de transfert d'eau à partir de l'amont, on assiste donc à une alimentation en eau, en profondeur, du bas de pente à partir du bas-fond.

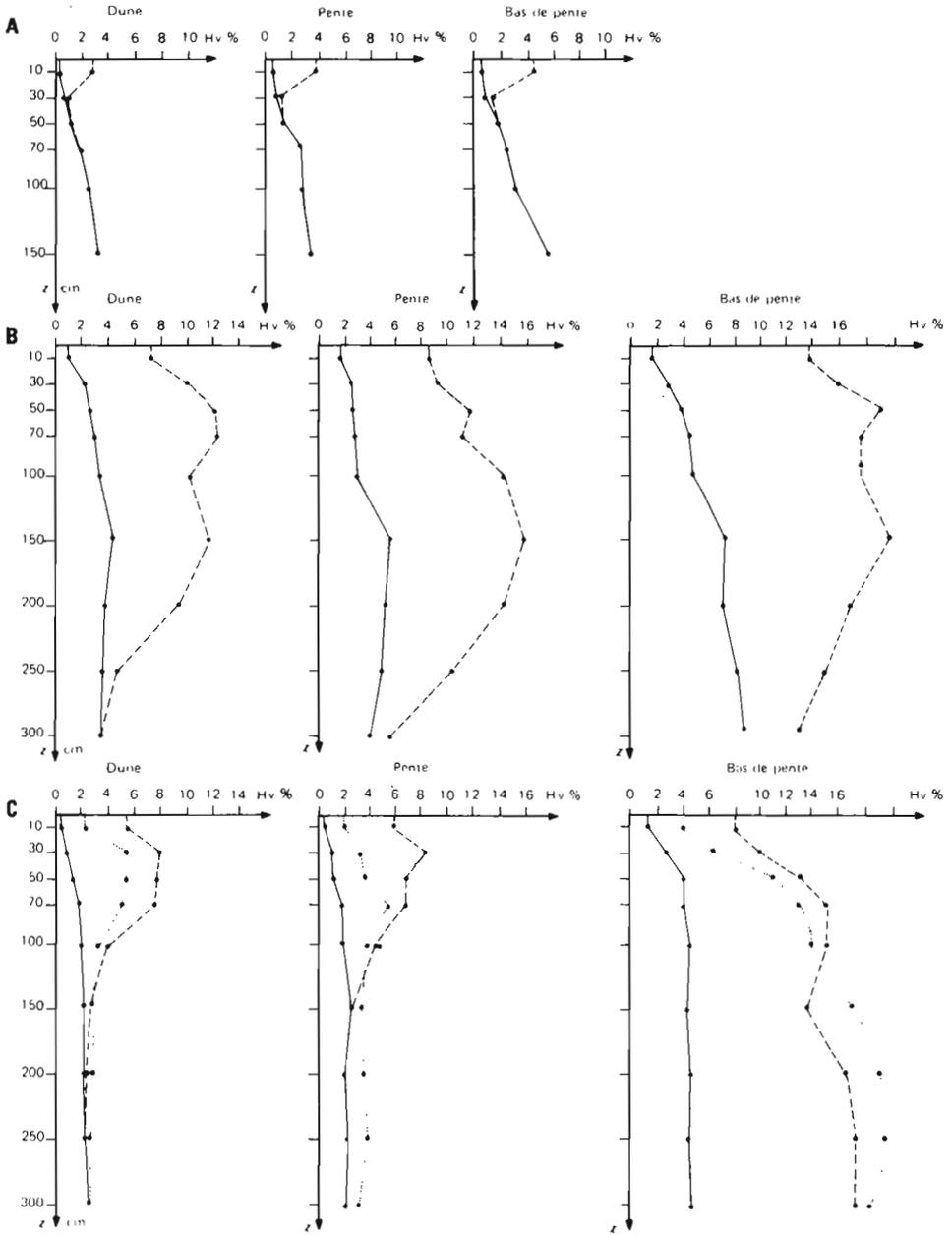
La figure 6 représente la répartition de l'humidité du sol le long de la toposéquence pour 3 dates caractéristiques : début de saison des pluies, fin de saison des pluies et milieu de la saison sèche. On constate une grande hétérogénéité liée à la redistribution superficielle de l'eau.

Le tableau III donne les périodes durant lesquelles l'eau disponible est présente dans le sol pour les différents niveaux de la toposéquence.

Grâce à quelques hypothèses simplificatrices basées sur les observations, nous avons effectué le calcul approché du bilan hydrique pour l'ensemble de la toposéquence. Pour les périodes du 1<sup>er</sup> juin 1975 au 1<sup>er</sup> juin 1976, nous avons les résultats suivants :

- précipitations = 314,6 mm ;
- ETP calculée = 2 893 mm ;
- ETR replat = 315 mm ;
- ETR pente = 224 mm ;
- ETR bas de pente = 495 mm ;
- drainage bas de pente = 75 mm ;
- ETR + drainage + redistribution en bas-fond = 746 mm.

La figure 7 montre la répartition de la végétation et la représentation des flux d'eau le long de la toposéquence. Les flèches ont une largeur proportionnelle aux flux mesurés en année moyenne. La répartition de la végétation est très liée à la redistribution



(A) pluie le 3-7-75 : 14,8 mm  
 profils le 27-6 et le 4-7-1975  
 (B) pluies le 14-8 : 37 mm, le 16-8 : 27 mm, le 17-8-1976 : 13 mm  
 profils le 3-8 et le 18-8-1976  
 (C) pluies le 3-8 : 93,5 mm, le 5-8 : 20 mm, le 7-8 : 30 mm, le 5-8-1978 : 5 mm  
 profils le 20-7, le 10-8 et le 20-8-1978.

FIGURE 5 - Profils hydriques et reconstitution des réserves en eau du sol pour trois épisodes pluvieux caractéristiques à Fété-Olé.

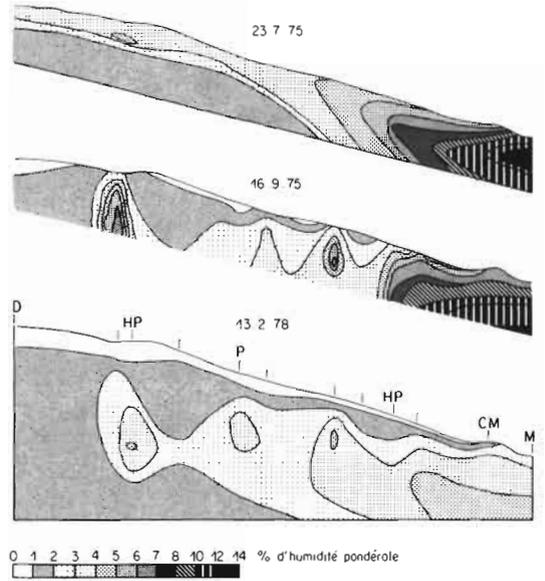


FIGURE 6 - Répartition de l'humidité du sol le long de la toposéquence à Fété-Olé pour trois dates caractéristiques : début et milieu de la saison des pluies, milieu de la saison sèche. Les figurés représentent les isoteneurs exprimées en % pondéral.

D = dune, HP = haut de pente,  
 P = pente, BP = bas de pente,  
 CM = couronne de mare,  
 M = mare temporaire.

Tableau III - Périodes durant lesquelles il existe une réserve d'eau disponible dans le sol à Fété-Olé

ZONE CONSIDÉRÉE	ANNÉE	PÉRIODES OÙ RU > 0	PÉRIODES SÈCHES INTERCALAIRES	NOMBRE DE JOURS OÙ RU > 0
Dunes et Pentes 0-300 cm	1975	03-7 au 05-10	0	94
	1976	18-7 au 10-10	25-7 au 02-8	76
	1977	13-8 au 25-09	05-9 au 13-9	35
	1978	11-6 au 05-10 27-8 au 02-09	27-6 au 03-8 68	
Bas de pente 0-100 cm	1975	03-7 au 31-12	0	181
	1976	18-7 au 20-10	25-7 au 02-8	86
	1977	13-8 au 20-10	0	43
	1978	11-6 au 15-10	27-6 au 03-8	89
Bas de pente 100-300 cm	1975	07-7 au 31-12		177
	1976	01-1 au 31-12		366
	1977	01-1 au 01-10	30-1 au 26-8	65
	1978	03-8 au 15-10		73

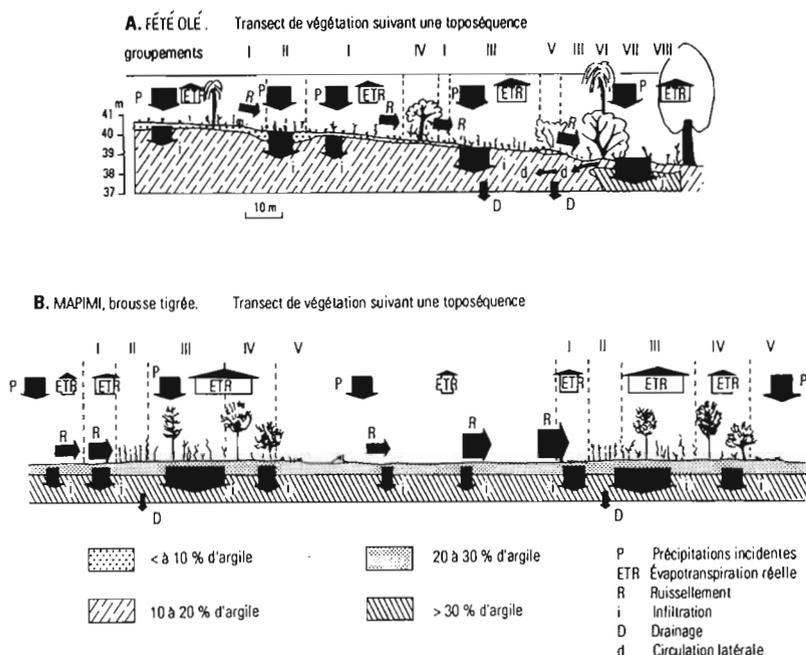


Figure 7 - Représentation de la structure de la végétation et des principaux éléments du bilan hydrique le long de la toposéquence à Fété-Olé (A) et à Mapimi (B). La largeur des flèches est proportionnelle aux valeurs des flux en année moyenne.

superficielle de l'eau, à ceci correspond une végétation de type contracté avec des différences de groupements très marquées ; la richesse floristique est assez importante (122 taxons).

## DISCUSSION

De ces différentes observations, il ressort un certain nombre de caractéristiques générales du régime hydrique des sols à Fété-Olé. Tout d'abord, il existe en saison sèche un profil d'équilibre nettement inférieur à l'humidité pF 4,2 sur l'ensemble des sites et très semblable d'une année à l'autre. Par ailleurs, la reconstitution des réserves du sol à une valeur proche de la capacité de rétention est rarement observée en dune et en pente en saison des pluies ; en revanche, elle est fréquente en bas de pente. En dune et en pente, on a une mauvaise pénétration de l'eau, liée à la dispersion des éléments fins en surface et à un encroûtement fréquent, qui favorise le ruissellement. On constate de grandes différences de répartition de l'eau en fonction de la topographie et des états de surface des sols, entraînant un important phénomène de concentration de l'eau vers les bas de pente et les bas-fonds. La durée durant laquelle il existe une réserve d'eau utile en dune et en pente est généralement faible. Elle varie considérablement en fonction des précipitations de l'année et de leur répartition. En bas de pente et en bas-fond, au contraire, quelle que soit l'année, le bilan hydrique est plus favorable, et l'existence de réserve en profondeur est propice au développement des ligneux.

La diminution de la couverture végétale, sous l'action d'années sèches successives ou du surpâturage, entraîne un accroissement de la sensibilité de la surface des sols à

l'action mécanique des pluies, qui conduit à un accroissement des croûtes structurales et des surfaces dénudées. Cette modification de l'état de surface des sols, qui augmente le ruissellement, entraîne ainsi la mort de nombreux ligneux sur les parties hautes de la toposéquence et la diminution du couvert herbacé. Nombre d'espèces annuelles parmi les plus mésophiles vont trouver refuge dans les dépressions. Des successions d'années humides et la mise en défens permettent la reconstitution progressive de la couverture herbacée à partir des microbuttes sableuses. Cette recolonisation des parties hautes est lente, mais elle s'accompagne d'une restauration des propriétés hydrodynamiques des sols. En ce qui concerne les populations ligneuses, l'effet de la sécheresse des années 1972-73 a conduit, en relation avec l'augmentation des phénomènes de ruissellement, à un accroissement des contrastes entre les parties hautes des toposéquences, de plus en plus déboisées, et les dépressions où se forment de véritables fourrés. La comparaison des photographies aériennes de 1955 et de celles de 1978 confirme ce fait pour une grande partie du Ferlo (DE WISPELAERE, 1980).

## DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

En zone aride, les sols sont généralement pauvres en matière organique et peu protégés de l'action des pluies par la couverture végétale peu dense. L'action mécanique des pluies et les alternances humectation - dessèchement conduisent à une désorganisation de la structure des couches superficielles des sols et à la création d'organisations pelliculaires de surface qui diminuent la perméabilité (VALENTIN, 1985 ; CASENAVE et VALENTIN, 1988 ; ESCADAFAL, 1989). Il en résulte un ruissellement important, conditionné essentiellement par l'état de surface du sol et par l'importance de la couverture végétale. Cette dernière est à son tour dépendante des capacités de stockage de l'eau du sol et de la redistribution de l'eau de pluie. L'analyse de la structure spatiale de la végétation dans diverses zones arides a démontré (YAIR et DANIN, 1980 ; WIERENGA *et al.*, 1987) les relations qui existent entre propriétés physiques, états de surface du sol, redistribution de l'eau et répartition de la végétation.

La présente étude nous permet de mettre en évidence, liée aux phénomènes de ruissellement, la grande variabilité spatiale de la disponibilité en eau pour les plantes et ses conséquences sur l'hétérogénéité du couvert et la diversité de fonctionnement des différents éléments de la phytocénose. Les données sur la dynamique de l'eau du sol, couplées avec celles de la structure spatiale de la végétation, montrent qu'il existe des relations fonctionnelles entre elles et qu'il en résulte des équilibres dynamiques locaux entre l'hétérogénéité de la végétation et la redistribution des eaux de pluie le long des versants.

La structure hétérogène de la végétation et la diversité des fonctionnements locaux ont un certain nombre de conséquences sur l'écologie des phytocénoses relativement au maintien de la diversité, à la production primaire, à l'utilisation de l'eau et à la dynamique de la végétation.

L'existence en zone aride de sites bénéficiant d'apport d'eau permet le développement localisé d'espèces plus mésophiles, souvent à la limite de leur aire de distribution. C'est le cas, notamment, dans les formations de brousse tigrée de *Viguiera stenoloba*, *Parthenium incanum* au Mexique (CORNET *et al.*, 1987), ou de *Gardenia sokotensis* et de *Pennisetum pedicellatum* au Niger (AMBOUTA, 1984). De même, dans les bas-fonds et dans les dépressions de la zone sahélienne, on rencontre *Pennisetum pedicellatum*, *Diheteropogon hagerupii* et des arbres tels que *Anogeissus leiocarpus* ou *Sterculia setigera* de tendance soudanienne. Lors des périodes de sécheresse prolongée, ces mêmes milieux, qui servent de refuge à un certain nombre d'espèces annuelles, assu-

rent ainsi leur survie et maintiennent l'existence d'un stock semencier qui permettra leur expansion nouvelle au retour de conditions favorables. Ce fut le cas, par exemple, pour *Chloris pilosa* et pour *Panicum laetum* à Fété-Olé, lors de la sécheresse de 1972-73 (BILLE, 1977 ; CORNET, 1981). D'une manière générale, la diversité des conditions de milieu liée à l'hétérogénéité de la distribution des ressources en eau permet la coexistence, dans une même phytocénose, d'espèces de type biologique et d'exigences écologiques divers, ce qui accroît la diversité de la végétation et ses facultés de répondre aux perturbations (OLSWIG-WHITTAKER *et al.*, 1983).

La quantité d'eau disponible pour les plantes conditionne leur production ; celle-ci est corrélée avec la quantité d'eau transpirée (PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982). Selon FISCHER et TURNER (1978), la redistribution de l'eau et sa concentration, dans des zones où la perméabilité est bonne et le couvert végétal important, conduisent à une augmentation de l'efficacité de son utilisation. En effet, le couvert végétal et la litière protègent l'eau du sol de l'évaporation directe et le rapport transpiration/évapotranspiration est augmenté. Ainsi le microrelief, à travers le ruissellement et l'accumulation d'eau, peut augmenter la production globale de prairies méditerranéennes à annuelles en réduisant l'évaporation du sol (EVENARI *et al.*, 1971 ; *in* FISCHER et TURNER, 1978)

LE HOUÉROU *et al.* (1988) soulignent l'effet de la redistribution spatiale de l'eau sur la variabilité de la production primaire. Dans les sites où il y a accumulation d'eau par ruissellement, la variabilité de la production serait en général plus faible que la variabilité des pluies. À Fété-Olé, les données de BILLE (1977), pour la période 1969-1975, montrent que, pour un coefficient de variation (CV) des précipitations annuelles de 52,4 %, le CV de la production herbacée aérienne est respectivement de 66,2 % en dune et de 44,9 % en bas-fond. En revanche, HIERNIAUX (1984), au Mali, pour la période 1976-1983, avec un CV des précipitations de 36 % obtient des CV de production de 45,1 % en dune et de 61,7 % en bas-fond.

L'hétérogénéité du couvert végétal et sa structure en mosaïque de taches sont sous la dépendance de 3 catégories de facteurs :

- les contraintes microenvironnementales, liées à l'hétérogénéité de distribution des variables du milieu, par exemple les disponibilités hydriques ;
- les processus biologiques tels que dispersion des semences, dynamique des populations, compétition, etc. (WATT, 1947) ;
- les perturbations naturelles ou anthropiques.

La figure 8 donne une représentation simplifiée des relations entre les processus qui déterminent la redistribution de l'eau et la dynamique de la végétation.

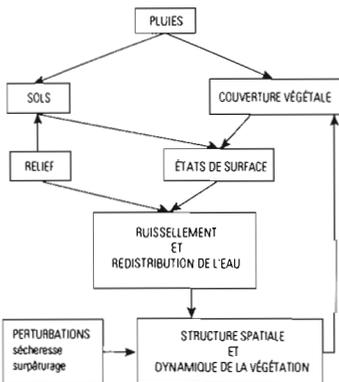


FIGURE 8 - Schéma simplifié des relations entre les processus qui déterminent la redistribution de l'eau et la dynamique de la végétation dans les phytocénoses des zones arides.

En fonction de la distribution spatiale des variables environnementales et, notamment, de l'eau disponible, la dynamique du couvert végétal dans les zones étudiées se présente comme la résultante de la dynamique particulière des différents éléments de la mosaïque, par exemple : avancée de la zone pionnière en brousse tigrée, dynamique des microbutes sableuses enherbées en dune ou envahissement des bas-fonds par les ligneux. On n'a pas une formation en équilibre stable, mais une mosaïque de taches de dimensions différentes, à des stades évolutifs variables, qui tendent localement à un équilibre avec leur microenvironnement. Cependant, si les évolutions sont différentes en divers points de l'espace, il existe des corrélations entre elles, liées au contrôle à une autre échelle des flux d'eau, de matière et d'espèces entre les différents éléments de la mosaïque. La compréhension des phénomènes au niveau de ce système organisé se fera à partir d'une approche hiérarchisée (URBAN *et al.*, 1987 ; LEFEUVRE et BARNAUD, 1988). DI CASTRI *et al.* (1988) soulignent le rôle des écotones sur la régulation des flux au niveau du paysage. Une nouvelle approche de la dynamique de ces phytocénoses nécessite la prise en compte de la structure spatiale de la végétation et des variables du milieu, et une analyse hiérarchique qui conduit à la définition d'espaces fonctionnels hétérogènes.

---

A. CORNET : *phytoécologiste*,  
ORSTOM, BP 5045, 34032 Montpellier cedex

---

#### BIBLIOGRAPHIE

- AMBOUTA (K.), 1984. - Contribution à l'édaphologie de la brousse tigrée de l'Ouest Nigérien. Thèse doc. ing. Univ. Nancy-I, 116 p.
- BARBEY (C.-H.) et COUTE (A.), 1976. - Croûtes à cyanophycées sur les dunes du sahel mauritanien. *Bull. IFAN*, 38, A, 4.
- BILLE (J.-C.), 1977. - Etude de la production primaire d'un écosystème sahélien. *Trav. et Doc. ORSTOM*, Paris, 65, 82 p.
- 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.
- BOURLIÈRE (F.), 1978. - La savane sahélienne de Fété Olé, Sénégal. In *Problèmes d'écologie: structures et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Masson éd., Paris : 187-229.
- CASENAVE (A.) et VALENTIN (C.), 1988. - Les états de surface de la zone sahélienne, influence sur l'infiltration. Rapport scientifique CEE, ORSTOM, Paris, 202 p.
- CORNET (A.), 1981. - Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal. Thèse doc. ing. USTL Montpellier, 353 p.
- CORNET (A.), 1987. - Principales caractéristiques climatiques de la Réserve de la Biosphère de Mapimi. In *Montana C. (Editeur) Estudio integrado de los recursos vegetacion, suelos y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi. I - Ambiente natural y humano*. Instituto de Ecologia, Mexico : 45-76.
- CORNET (A.) et POUPON (H.), 1978. - Description des facteurs du milieu et de la végétation dans cinq parcelles situées le long d'un gradient climatique en zone sahélienne au Sénégal. *Bull. IFAN*, 39, A, 2 : 241-302.
- CORNET (A.) et RAMBAL (S.), 1981. - Simulation de l'utilisation de l'eau par une phytocénose de la zone sahélienne au Sénégal. Test de deux modèles. Actes du colloque Informatique et Biosphère, Paris : 156-179.

- CORNET (A.), DELHOUME (J.-P.) et MONTANA (C.), 1987. - Vegetation patterns and soils in the Mapimi Bolson (Chihuahuan Desert, Mexico). I-Vegetation arcs. Contributed papers of the Second symposium on resources of the Chihuahuan desert region, ALPINE, Texas, 20-23 oct. 1983, series of the CDRI 13, 18 p.
- CORNET (A.), DELHOUME (J.-P.) et MONTANA (C.), 1988. - Dynamics of striped vegetation patterns and water balance in the Chihuahuan Desert. In Diversity and pattern in plant communities Ed. H. J. Daring, M. J. A. Werger and J. H. Willems SPB Academic Publishing ; The Hague. The Netherlands : 221-231.
- CORRELL (D. S.) et JOHNSTON (M. C.), 1979. - Manual of the vascular plants of Texas. Univ. of Texas at Dallas, 1881 p.
- DELHOUME (J.-P.), 1987. - Distribution spatiale des sols le long d'une toposéquence représentative de la Réserve de la Biosphère de Mapimi. In Montana C. (Editeur) Estudio integrado de los recursos vegetacion, suelos y agua en la Reserva de la Biosfera de Mapimi. I - Ambiente natural y humano. Instituto de Ecologia, Mexico : 135-167.
- DELHOUME (J.-P.), 1988. - Contribution à l'étude des relations eau-sol-végétation en zone aride du nord du Mexique. Rapport scientifique ATP Piren CNRS, ORSTOM, Inra, Cirad. 38 p. *multigr.*
- DE WISPELAERE (G.), 1980. - Les photographies aériennes témoins de la dégradation du couvert ligneux dans un géosystème sahélien sénégalais. *Cah. ORSTOM, Sér. Sc. Hum.*, vol. XVII, 3-4 : 155-166.
- DI CASTRI (F.), HANSEN (A. J.) et HOLLAND (M. M.), 1988. - A new look at ecotones. *Biology International, Special issue n° 17*, IUBS Paris, 163 p.
- DULIEU (D.), GASTON (A.) et DARLEY (J.), 1977. - La dégradation des pâturages de la région de N'Djamena (République du Tchad) en relation avec la présence de cyanophycées psamophiles. Étude préliminaire. *Rev. Élev. Méd. Vét. Pays Trop.*, 30, 2 : 181-190.
- EAGLEMAN (J. R.), 1971. - An experimentally derived model for actual evapotranspiration. *Agric. Meteorology*, 8 : 385-394.
- ESCADAFAL (R.), 1989. - Caractérisation de la surface des sols arides par observations de terrain et par télédétection. *Études et Thèses*, ORSTOM, Paris, 317 p.
- EVENARI (M.), SHANAN (L.) et TADMOR (N.), 1971. - The negev : The challenge of a desert. Cambridge, Mass. Harvard Univ. Press 345 p. (In Fischer and Turner, 1978).
- FAO-UNESCO, 1974. - Soils map of the World, 1/5 000 000 vol. I Legende Unesco Paris, 59 p.
- FISCHER (R. A.) et TURNER (N. C.), 1978. - Plant productivity in the arid and semi-arid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 29 : 277-317.
- HEMMING (C. F.), 1965. - Vegetation arcs in Somaliland. *J. of Ecology*, 53 : 57-68.
- HIERNAUX (P.), 1984. - Distribution des pluies et production herbacée : une méthode empirique pour caractériser la distribution des précipitations journalières et ses effets sur la production herbacée. Document de programme N° AZ 98 Cipea Bamako, 46 p.
- LEBRUN (J.), 1973. - Énumération des plantes vasculaires du Sénégal. IEMVT, Maisons-Alfort, *Étude Bot.* 2, 209 p.
- LEFEUVRE (J.-C.) et BARNAUD (G.), 1988. - Ecologie du paysage: mythe ou réalité ? *Bull. Écol.*, 19, 4 : 493-522.
- LE HOUÉROU (H.-N.), BINGHAM (R. L.) et SKERBEK (W.), 1988. - Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *J. of Arid Environments*, 15 : 1-18.
- LEPRUN (J.-C.), 1971. - Nouvelles observations sur les formations dunaires sableuses fixées du Ferlo nord occidental. *Ass. Sén. Et. Quatern. Ouest Afr.*, *Bull. Liaison*, 31 : 69-78.
- OLSWIG-WHITTAKER (L.), SHACHAK (M.) et YAIR (A.), 1983. - Vegetation patterns related to environmental factors in a Negev Desert watershed. *Vegetatio*, 54 : 153-165.

- PENNING DE VRIES (W. T.) et DJITEYE (M. A.), 1982. - La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. *Centre for Agric. Publ. and Doc.*, Wageningen, 525 p.
- POUPON (H.), 1980. - Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal. *Trav. et Doc. ORSTOM*, Paris, 115, 351 p.
- RZEDOWSKI (J.), 1981. - Vegetacion de Mexico. Ed. Limusa Mexico, 432 p.
- SCHMIDT (R. H. Jr.), 1979. - A climate delineation of the real Chihuahuan Desert. *J. of Arid Environments*, 2 : 243-250.
- TOUTAIN (B.) et DE WISPELAERE (G.), 1979. - Étude de l'évolution des paysages pastoraux du nord de la Haute-Volta. In Paturages de l'ORD du Sahel et de la zone de délestage au nord-est de Fada N'Gourma. *Études Agropastorales* N°51 T. III IEMVT Maisons-Alfort.
- UNESCO, 1977. - Carte de la répartition mondiale des régions arides. *Notes Techniques du Mab*, Unesco, Paris, 55 p.
- URBAN (L. D.), O'NEILL, (R. V.) and SHUGART (H. H.), Jr., 1987. - Landscape ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *Bioscience*, 37, 2 : 119-127.
- VALENTIN (C.), 1981. - Organisations pelliculaires superficielles de quelques sols de région sub-désertique (Agadez, Niger). Dynamique et conséquences sur l'économie en eau. *Études et Thèses*, ORSTOM, Paris, 259 p.
- VALENTIN (C.), 1985. - Effects of grazing and trampling on soil deterioration around recently drilled water holes in the sahelian zone. In Soil erosion and conservation, Soil conservation Society of America edit. : 51-65.
- WATT (A. S.), 1947. - Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, 35 : 1-22.
- WHITE (L. P.), 1970. - «Brousse tigrée» patterns in southern Niger. *J. of Ecology*, 58 : 549-553.
- WIERENGA (P. J.), HENDRICKX (J. M. H.), NASH (M. H.), LUDWIG (J.) et DAUGHERTY (L. A.), 1987. - Variation of soil and vegetation with distance along a transect in the Chihuahuan Desert. *J. of Arid Environments*, 13 : 53-63.
- WORRAL (G. A.), 1959. - The Butana grass patterns. *J. of Soil Science*, 10 : 34-53.
- YAIR (A.) et DANIN (A.), 1980. - Spatial variations in vegetation as related to the soil moisture regime over an arid limestone hillside, Northern Negev, Israel. *Oecologia* (Berl.), 47 : 83-88.