

## *Germination et établissement des plantes annuelles sahéliennes*

### INTRODUCTION

Le Sahel est une zone aride et semi-aride qui s'étend au sud du Sahara entre les isohyètes 100 et 600 mm. Large de 400 à 600 km, cette frange du continent africain s'étire, de l'océan Atlantique à l'ouest, à la mer Rouge à l'est, sur une longueur de l'ordre de 5 000 km. Cette région est caractérisée par des conditions spécifiques d'aridité qui se manifestent par une longue saison sèche (neuf à dix mois), une forte intensité de l'évaporation, une faiblesse des précipitations et une forte variabilité de la répartition spatio-temporelle des pluies (LE HOUÉROU, 1989). À ces conditions d'aridité climatique, s'ajoutent des conditions d'aridité édaphique liées au ruissellement intense et à la précarité des réserves en eau du sol.

La végétation, qui se présente physionomiquement sous la forme de savanes à épineux, est constituée d'une strate herbacée annuelle et d'une strate arbustive plus ou moins lâche. Thérophytes et phanérophytes, les 2 types biologiques qui traduisent la meilleure adaptation aux sévères conditions d'aridité du milieu, représentent respectivement 50 à 80 % et 10 à 20 % des taxons.

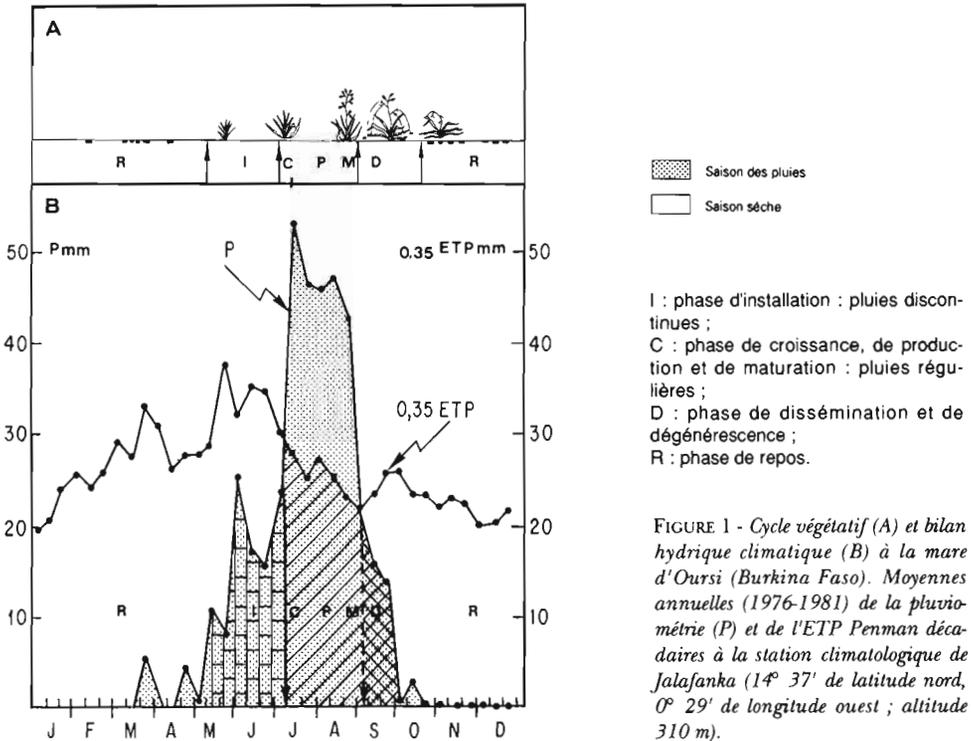
Les travaux réalisés sur la structure et sur le fonctionnement des systèmes écologiques sahéliens (BILLE, 1977 ; CORNET, 1981 ; PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982 ; BARRAL *et al.*, 1983 ; GROUZIS, 1988a) ont mis en évidence la grande variabilité interannuelle de la structure spécifique et de la production de la végétation herbacée. Cependant, les mécanismes mis en jeu restent imparfaitement établis. Certains auteurs (TOUTAIN et PIOT, 1980 ; GASTON, 1983 ; PEYRE DE FABRÈGUES et DALIBARD, 1990) privilégient l'influence du rythme des précipitations du début de la saison des pluies. D'autres mettent aussi l'accent sur les propriétés intrinsèques des semences (GRANIER et CABANIS, 1974 ; BREMAN *et al.*, 1980 ; BOUDET, *in* BARRAL *et al.*, 1983 ; GROUZIS *et al.*, 1986). Un certain nombre d'observations *in situ* (GASTON, 1976 ; BILLE, 1977 ; GROUZIS, 1979 ; CORNET, 1981 ; CISSÉ, 1986 ; N'DIAYE, 1986 ; CARRIERE, 1989 ; SECHIERI, 1990) et en conditions expérimentales (MIEGE et TCHOUMÉ, 1963 ; GROUZIS *et al.*, 1986 ; GROUZIS, 1988a ; ELBERSE et BREMAN 1989 ; etc.) ont été conduites dans différents secteurs sahéliens pour analyser ces fluctuations. Les nombreux résultats sont difficilement généralisables, d'une part en raison des conditions spécifiques à chaque secteur du domaine sahélien telles que climat, flore, systèmes d'exploitation, d'autre part en raison de l'insuffisance des investigations sur certains aspects de la dynamique de la végétation sahélienne tels que stock semencier, transport et consommation des diaspores et compétition entre plantules (CARRIERE, 1989).

Après avoir replacé les étapes du cycle végétatif dans leur contexte climatique et défini un modèle de la mise en place du peuplement herbacé, nous nous proposons d'établir un bilan des connaissances sur la dynamique interannuelle de la végétation herbacée en milieu sahélien.

### LE CYCLE VÉGÉTATIF DANS LE CONTEXTE CLIMATIQUE

Le régime climatique au Sahel est déterminé par les oscillations annuelles du front intertropical (FIT) qui représente la zone de contact de la masse d'air sec continental du nord-est (harmattan) et de la masse d'air humide du sud-ouest (mousson). Le passage du FIT à la latitude de la station d'Oursi (Burkina Faso), choisie comme exemple (fig. 1 [B]), s'effectue généralement au mois de mai et son retour vers le sud au mois de septembre, ce qui détermine une saison des pluies de quatre à cinq mois, sujette à de fortes irrégularités. La longue saison sèche s'installe dès le mois d'octobre. La période pluvieuse peut être divisée en 3 phases (fig. 1 [B]).

La première est la phase d'établissement du couvert herbacé (phase I). En théorie, elle débute avec des averses qui atteignent 10 à 20 mm. En effet, aussi bien en conditions contrôlées (SEGHIERI, 1990) qu'en conditions naturelles (Cissé, 1986), il a été démontré qu'un délai de deux jours est nécessaire pour faire apparaître des levées. Si l'on considère que l'évaporation est de 6 à 8 mm.j<sup>-1</sup> à cette époque de l'année, cela correspond à une pluie de 12 à 16 mm (CHEVALLIER *et al.*, 1985). Cette période peut être considérée comme achevée lorsque les précipitations deviennent supérieures au



tiers environ (0,35) de l'évapotranspiration potentielle (ETP), limite qui correspond à l'évaporation d'un sol nu, et au-delà de laquelle toute l'eau est utilisable pour la croissance des végétaux (LE HOUÉROU et POPOV, 1981). Cette phase, qui s'étend de la mi-mai à la première décennie de juillet pour la zone de référence, est généralement caractérisée par des précipitations irrégulières, séparées par des séquences sèches plus ou moins longues, au cours desquelles toutes les plantules issues d'une cohorte peuvent brutalement sécher et disparaître.

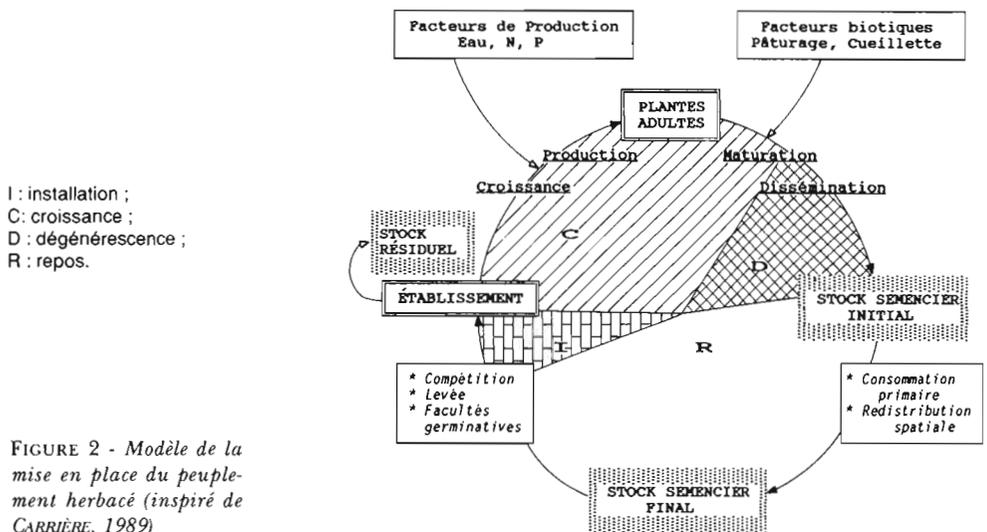
La seconde phase de végétation active (CPM, fig. 1, [A] et [B]) ou de croissance continue (Cissé, 1986) correspond à une période où les pluies sont suffisamment régulières et rapprochées pour permettre la croissance des végétaux sans qu'il y ait épuisement de la réserve hydrique du sol. Au cours de cette phase, les plantes croissent, fleurissent et fructifient.

La dernière phase (de la première décennie de septembre à la deuxième décennie d'octobre, période D, fig. 1, [A] et [B]) correspond à la diminution de la fréquence et de l'intensité des pluies. Il en résulte un épuisement progressif de la réserve hydrique du sol. C'est la phase de dessèchement des végétaux et de dissémination des diaspores. Les plantes passent alors la saison défavorable à l'état de semences (période R, fig. 1, [A] et [B]).

## LE MODÈLE DE LA MISE EN PLACE DU PEUPLEMENT HERBACÉ EN MILIEU SAHÉLIEN

Les peuplements herbacés sahéliens sont donc largement dominés par les thérophytes. Cette caractéristique confère à la semence un rôle capital puisqu'elle constitue le seul lien entre 2 cycles végétatifs successifs.

Le premier facteur à prendre en considération dans l'étude de la dynamique de la végétation herbacée annuelle (fig. 2) est donc le stock semencier du début de saison des pluies (stock semencier final). Ce dernier résulte de l'évolution au cours de la saison sèche (R) du stock semencier initial (prélèvement par les consommateurs primaires, redistribution spatiale) ; il représente « la végétation potentielle » dont l'expression (ger-



mination) est fonction des propriétés germinatives des semences et des caractéristiques des apports hydriques (fréquence et quantité des pluies) au cours de la phase d'établissement. Les pressions de sélection (compétition inter- et intraspécifique, pression des consommateurs primaires) exercées sur les levées successives au cours de la phase d'établissement (I) conduisent à la mise en place de jeunes plantes qui participeront à l'élaboration finale du couvert herbacé au cours de la phase de croissance continue (C). Le stock semencier initial, issu de cette phase de croissance et de production, dépendra, pour l'année considérée, de la qualité des facteurs de production et de l'importance des facteurs biotiques.

Ce sont les divers paramètres de ce modèle et les transformations au cours des périodes de végétation successives qui seront maintenant évalués à la lumière des différents travaux.

## DE LA PLANTULE À LA PRODUCTION SEMENCIÈRE INITIALE

Les différentes étapes de cette phase du cycle végétatif, constituées par la croissance, la production, la maturation et la dissémination, prennent place au cours de la saison des pluies (C et D, fig. 1 et 2). Les facteurs qui déterminent la production de semences au cours de cette phase relèvent des facteurs abiotiques (eau, fertilité) et biotiques (pâturage, cueillette). En zone sahélienne, les valeurs de production globale de phytomasse herbacée par millimètre de pluie incidente atteignent 2 à 3 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup> (BILLE, 1977 ; LE HOUÉROU et HOSTE, 1977 ; CORNET, 1981 ; BOUDET, 1984 ; GROUZIS, 1988a ; LE HOUÉROU, 1989). Comme la fraction de production emmagasinée sous forme de graines représente 6 à 30 % de la phytomasse maximale (PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982 ; GROUZIS, 1988a) on peut estimer que la production de graines par millimètre de pluie incidente se situe :

- entre 0,12 et 0,6 kg.ha<sup>-1</sup> pour la valeur de 2 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup> ;
- entre 0,18 et 0,9 kg.ha<sup>-1</sup> pour la valeur de 3 kg.ha<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>.

La répartition temporelle des pluies intervient également. Des périodes de déficit hydrique au cours de certaines phases critiques (montaison, maturation des semences) peuvent être particulièrement néfastes à la formation et à la production de semences fertiles. Cependant, au-delà d'un certain seuil, l'eau perd son caractère limitant au profit de la fertilité (FLORET et PONTANIER, 1978). PENNING DE VRIES et DJITEYE (1982) ont montré, notamment, que l'azote et le phosphore jouent un rôle déterminant dans la production, en raison de la relative pauvreté des sols sahéliens en ces éléments. Cissé (1986) rapporte que la fraction de biomasse investie dans l'appareil reproducteur est plus élevée sous fertilisation.

Au cours de cette phase de croissance et de production, les facteurs biotiques, notamment ceux liés à l'exploitation par les herbivores domestiques, peuvent jouer un rôle déterminant dans la production de semences. Une étude de l'effet du pâturage sur la productivité des herbages sahéliens (GROUZIS, 1988a et b) montre que la phytomasse épiquée de parcelles mises en défens est 2 à 3 fois plus élevée que celles de parcelles normalement exploitées par les troupeaux. La production de semences est donc affectée par ce prélèvement, non seulement en quantité mais également en qualité. En effet, certaines espèces, sélectivement consommées avant maturation et dispersion des semences, voient leur potentiel de reproduction diminué. C'est notamment le cas des graminées sur les sols sableux, ainsi que des espèces comme *Aristida adscensionis* L., *Aristida hordeacea* Kunth, *Aeschynomene indica* L., dont la fréquence est significativement plus élevée dans les parcelles protégées que dans les témoins (GROUZIS, 1988a et b). Les activités de cueillette qui se déroulent avant la dispersion des semences contri-

buent également à diminuer le stock semencier de certaines espèces. Ces activités portent sur des produits alimentaires et se caractérisent par des prélèvements sporadiques (*Tribulus terrestris* L., *Cleome gynandra* L., *Cassia obtusifolia* L.) ou par de véritables récoltes (*Cenchrus biflorus* Roxb., *Panicum laetum* Kunth) (BERNUS, 1967 ; GROUZIS, 1988a). À titre d'exemple une personne est susceptible de récolter quotidiennement 3,75 kg de semoule de fonio sauvage, *Panicum laetum* (MILLEVILLE, 1980), ce qui représente environ 3 millions de caryopses sachant que le poids de 1 000 caryopses est de 1 215 mg (GROUZIS, 1988a).

De nombreuses espèces herbacées (*Cenchrus biflorus*, *Tragus berteronianus* Schult., *Tragus racemosus* (L.) All., *Tribulus terrestris*, *Zornia glochidiata* DC., etc.) possèdent des dispositifs (soies rigides spinescentes à denticules rétrorses, soies étalées, etc.) qui permettent aux semences d'être véhiculées par les animaux. Cependant, l'épizoochorie n'est importante qu'à la fin de la saison des pluies. Si l'endozoochorie est reconnue pour être un système de dissémination courant des ligneux (*Acacia* sp., *Balanites aegyptiaca* (L.) Del., *Ziziphus mauritiana* Lam.), il semble que les diaspores des espèces herbacées ne supportent pas le transit intestinal (CARRIÈRE, 1989). Chez *Diheteropogon hagerupii* Hitchc., *Loudetia togoensis* (Pilger) C.E. Hubbard, l'arête permet à la diaspore de pénétrer le sol à la faveur d'une humidification (ELBERSE et BREMAN, 1989). Malgré l'existence de ces divers mécanismes, le vent et l'eau restent cependant les deux grandes forces qui provoquent le déplacement des diaspores (GILLET, 1968).

## LES STOCKS SEMENCIERS

3 niveaux de stocks peuvent être distingués au cours du cycle : le stock semencier initial (SSi), le stock semencier final (SSf) et le stock semencier résiduel (SSr).

### Le stock semencier initial (SSi)

Les productions semencières de quelques peuplements herbacés sahéliens (tabl. I) révèlent une grande variabilité entre les peuplements et, pour un même peuplement, d'une année sur l'autre. La comparaison de la production grainière à la phytomasse épigée permet d'estimer l'effort de reproduction. Pour les peuplements étudiés par GROUZIS (1979, 1988a) les graines représentent 6 à 31 % de la phytomasse maximale. À l'exception des résultats de BILLE (1977), ces proportions se rapprochent de celles observées par les autres auteurs. Tout comme les autres, les espèces annuelles sahéliennes, dérivent donc une part importante des photosynthétats dans la formation de graines.

La caractérisation des modalités de transformation semences/plantules au cours du cycle nécessite de raisonner en termes d'effectifs et non plus de masse. Au Burkina Faso, la production potentielle de semences, évaluée sur la base du nombre de fleurs, s'élève à 60 000/73 000 semences.m<sup>2</sup> pour 2 faciès à *Panicum laetum* (GROUZIS, 1988a). La production au sol de ces mêmes unités de végétation chute à 8 000/12 000 semences.m<sup>2</sup>. Au Tchad, GASTON (1976) rapporte des productions au sol de 20 000 à 120 000 semences.m<sup>2</sup>. CISSÉ (1986), en déterminant des densités au sol qui vont de 7 000 à 84 000 semences.m<sup>2</sup> sur les unités établies sur sables et des effectifs qui vont de 4 700 à 9 800 semences.m<sup>2</sup> sur les unités situées sur des sols argileux, indique ainsi que les densités varient avec la texture du sol. Dans la région de Kaedi, en Mauritanie, les densités moyennes observées par CARRIÈRE (1989) varient de 17 490 semences.m<sup>2</sup>, pour les épandages sableux à *Alysicarpus ovalifolius* (Schum. et Thonn.) J. Léon., à

Tableau I - Production semencière de quelques peuplements herbacés sahéliens (moyenne  $\pm$  intervalle de confiance  $p = 0,05$ )

PAYS	PRODUCTION SEMENCIÈRE g.m <sup>-2</sup>	FRACTION PHYTOMASSE MAX.	AUTEURS
Tchad Maltam	20,6 (1973) à 223,8 (1975)	25 à 40 %	GASTON (1976)
Sénégal Ferlo	1,4 à 13	3 %	BILLE (1977)
Burkina Faso	Unités : Semences : Graines		
Oursi	Cep : 147,5 $\pm$ 23,9 : 53,1 $\pm$ 8,6 Ams : 47,9 $\pm$ 9,4 : 20,1 $\pm$ 3,9 Ase : 16,4 $\pm$ 4,6 : 6,9 $\pm$ 1,9 Sgr : 7,7 $\pm$ 2,2 : 4,3 $\pm$ 1,2 Sgl : 12,2 $\pm$ 3 : 6,8 $\pm$ 1,7 Spt : : 9,5 à 14,6	31 % 11 % 11 % 6 % 8 % 8 à 9,4 %	GROUZIS (1979)     (1988)a
Sénégal Centre	Zone boisée 26,2 (1978) à 23,9 (1979) Zone déboisée 35,7 (1978) à 26,6 (1979)		KAHLEM (1981)
Mali Centre nord	estimé à partir du nombre de graines par plante	6 à 16 % maximum à 31 %	PENNING De VRIES et DJITEYE (1982)

175 890 semences.m<sup>2</sup>, pour les microcuvettes à *Panicum laetum*. Par ailleurs, cet auteur rapporte que les densités de semences décroissent rapidement avec la profondeur et que les profils de distribution conservent la même allure au cours de la saison sèche. Ces résultats révèlent une forte variabilité en fonction de l'état de surface du sol, du substrat édaphique, de l'unité de végétation et de l'année. À ces fluctuations liées aux facteurs du milieu s'ajoutent des variations dues aux méthodes de dénombrement qui peuvent être directes (BILLE, 1977 ; GROUZIS, 1988a) ou indirectes, comme la méthode des plantules émergentes (LE DŒUNFF, 1976) ou la méthode de corrélation effectif/biomasse (CISSÉ, 1986). Dans l'état actuel des recherches, il est donc difficile d'établir des normes relatives au stock des semences des sols en région sahélienne. Les réserves de début de saison sèche varient entre 10<sup>4</sup> et 10<sup>5</sup> semences.m<sup>2</sup> (CARRIÈRE, 1989).

### Le stock semencier final (SSf)

Le stock semencier final (SSf) résulte de l'évolution au cours de la saison sèche du stock semencier initial (SSi). Il s'exprime par les relations suivantes :

$$SSf = SSi - C + R \quad (1)$$

$$R = I - E \quad (2)$$

dans lesquelles C représente la consommation primaire, R la redistribution spatiale, c'est-à-dire le bilan entre les apports (I) et les pertes (E). Ces déplacements de semences sont essentiellement dus à la déflation éolienne.

Globalement, on assiste à une réduction extrêmement marquée des réserves au cours de la saison sèche. Au Tchad, GASTON (1976) ne recense plus que 2 000 semences.m<sup>2</sup> à l'issue de la saison sèche alors que les densités enregistrées après la saison des pluies atteignent 20 000 à 120 000 semences.m<sup>2</sup>. En Mauritanie, les pertes représentent un tiers à deux tiers des stocks initiaux et peuvent atteindre 90 % dans les microcuvettes (CARRIÈRE, 1989).

Bien que les auteurs s'accordent pour admettre le rôle des consommateurs primaires dans l'évolution globale du stock semencier, les avis sont partagés pour ce qui concerne la fraction consommée par les oiseaux, les rongeurs et les insectes divers. Pour LEPAGE (1972) et BILLE (1977), ce prélèvement s'élève au tiers environ du stock initial. Pour CARRIÈRE (1989), les déprédations causées par la faune peuvent intéresser jusqu'aux deux tiers des réserves. Ces valeurs diffèrent relativement de celles de Bourlière (1978), 10 %, et de celles de Noy-Meir (1980), 50 à 90 %, pour d'autres zones arides.

Les vents continentaux du nord-est, qui dominent d'octobre à mai, participent activement au brassage des réserves du sol, notamment dans les zones fortement piétinées par les troupeaux.

## Le stock semencier résiduel (SSr)

C'est le stock semencier qui subsiste du cycle antérieur après l'établissement de la végétation (E), augmenté des quelques apports dus au ruissellement (I). Il s'exprime par la relation :

$$SSr = SSf + R \quad (3)$$

Cissé (1986) atteste que le stock semencier résiduel représente 1 à 5 % du stock semencier initial. Cette quantité est faible mais, d'après cet auteur, elle est équivalente aux germinations efficaces, c'est-à-dire aux levées qui se maintiennent. Ce fait est confirmé par CARRIÈRE (1989). En effet, entre la reconstitution annuelle du stock semencier du sol et son utilisation pour la mise en place du peuplement herbacé au cours de la saison des pluies, la diminution des densités de semences représente 79 à 96 % des réserves du début de saison sèche. Les réserves résiduelles atteignent en moyenne, pour l'ensemble des unités étudiées, 12 500 semences.m<sup>2</sup>. Les flux semenciers, qui s'effectuent au cours de la saison des pluies grâce au ruissellement (1 400 à 18 985 semences pour *Schoenefeldia gracilis* Kunth, par exemple), varient en fonction de l'espèce et de la quantité des précipitations pendant la période considérée (CARRIÈRE, 1989). Ce déplacement de diaspores peut donc modifier sensiblement la nature du stock semencier et son expression au cours du cycle ultérieur.

## L'ÉTABLISSEMENT

Les déterminants de l'établissement des annuelles sahéniennes se réfèrent :

- aux caractéristiques intrinsèques des semences notamment à leurs propriétés germinatives ;
- aux conditions écologiques qui prévalent au moment des levées ;
- aux phénomènes de concurrence qui s'établissent entre plantules au cours de la période de pluies irrégulières.

## Les propriétés germinatives des semences

Les taux de viabilité (pourcentage de semences morphologiquement entières et théoriquement fertiles), établis par GROUZIS (1988a) par observation directe sur une dizaine d'espèces, sont relativement élevés pour la majorité des graminées (70 à 90 %). Chez les papilionacées, ces taux sont moins importants (*Zornia glochidiata*, 45 %). Ces valeurs sont confirmées par ELBERSE et BREMAN (1989) qui, en utilisant le test au tetrazolium, trouvent des taux au moins supérieurs à 50 % pour la trentaine d'espèces analysées.

Ces semences sahéliennes conservent d'ailleurs leur fertilité durant plusieurs années. Les tests de germination en fonction de la durée de conservation indiquent que la durée de vie des semences est généralement supérieure à l'année et que certaines d'entre elles (*Schoenefeldia gracilis*, *Zornia glochidiata*, *Aeschynomene indica*, etc.) ont une durée de vie de trois à quatre ans, tout au moins dans nos conditions de conservation : environ 30 °C, faible humidité atmosphérique, semences protégées par leurs téguments (GROUZIS, 1988a). Des durées de vie de quinze ans ont été observées chez certaines espèces ligneuses du genre *Acacia* (NONGONIERMA, 1978).

À quelques exceptions près comme *Aristida adscensionis* (GROUZIS, 1988a), *Chloris prieri* (ELBERSE et BREMAN, 1989), *Pennisetum americanum* (ROUSSEL, 1978), le pouvoir germinatif des semences nouvellement disséminées, morphologiquement mûres et placées dans des conditions de température et d'humidité favorables à la germination, reste faible (0 à 20 %).

L'application aux semences d'un certain nombre de prétraitements tels que scarification, eau bouillante, acide sulfurique, chaleur sèche en continue et/ou en alternance, lavage (GRANIER et CABANIS, 1974 ; LEGRAND, 1979 ; GROUZIS, 1988a ; ELBERSE et BREMAN, 1989) permet d'améliorer significativement leurs capacités et leurs vitesses de germination en levant les barrières physiques, chimiques et physiologiques à la germination.

Ainsi la scarification, la dénudation des semences et leur traitement à la chaleur sèche, pendant une semaine, favorisent très nettement la germination de *Aristida mutabilis*, de *Panicum laetum* et de *Schoenefeldia gracilis*. Chez les légumineuses, la scarification et l'immersion des semences dans l'acide sulfurique augmentent et activent la germination (LEGRAND, 1979 ; GROUZIS *et al.*, 1986 ; GROUZIS, 1988a). ELBERSE et BREMAN (1989) montrent que la scarification augmente la capacité de germination de plus de 50 % des 30 espèces étudiées, tandis que le meilleur résultat est obtenu avec un lavage pendant 24 heures chez *Schoenefeldia gracilis* et chez *Eragrostis tremula*, ce qui suggère ainsi la présence de substances inhibitrices dans les glumelles de ces espèces. Ces résultats révèlent l'existence, chez un bon nombre de semences d'espèces sahéliennes, d'une inhibition de la germination due à l'imperméabilité des enveloppes séminales (péricarpes, téguments, glumelles des graminées). Cette inhibition exogène est facilement levée par tout prétraitement qui vise à diminuer la résistance des téguments.

Pour caractériser la levée de ces diverses inhibitions en milieu naturel, les variations mensuelles, au cours de la saison sèche, de la capacité de germination d'une dizaine d'espèces ont été suivies (GROUZIS, 1988a). À l'exception de *Panicum laetum*, une augmentation sensible de la capacité de germination des semences est enregistrée au cours de cette période. D'octobre à mai, la capacité de germination de *Zornia glochidiata*, par exemple, passe de 12 % à 90 %. Au cours de cette période, l'accroissement de la capacité de germination des caryopses nus de certaines espèces (*Cenchrus biflorus*, *Schoenefeldia gracilis*) suggère par ailleurs l'existence d'une dormance (absence de germination due à l'embryon) qui vient s'ajouter à l'inhibition exogène exercée par les glumelles. Les semences subissent donc au cours de la saison sèche une postmaturation. Cette maturation physiologique se produit postérieurement à la maturation morphologique qui est la phase d'élaboration des éléments constitutifs de la semence. Elle correspond à la levée d'une inhibition exogène (téguments, glumelles) et d'une dor-

mance pour certaines espèces. Cette levée est à mettre en relation soit avec l'apparition de fortes chaleurs (*Cenchrus biflorus*), soit avec de grosses averses (*Alysicarpus ovalifolius*), soit encore avec des alternances de phases sèches et de phases humides (GROUZIS, 1988a).

Il est d'ailleurs remarquable de noter que cette postmaturation peut aussi se manifester à l'échelle pluriannuelle. C'est notamment le cas de *Schoenefeldia gracilis*, qui voit sa capacité de germination augmenter (GROUZIS, 1988a) au fil des ans et se maintenir à plus de 93 % après douze années de conservation à la température du laboratoire (ELBERSE et BREMAN, 1989).

Des différences de comportement liées à l'hétérogénéité des semences ont été signalées par différents auteurs dans les régions qui subissent de fortes fluctuations des conditions écologiques (MAURYA et AMBASHT 1972 ; BASKIN et BASKIN, 1976 ; OLIVIERI et BERGER, 1985 ; GROUZIS *et al.*, 1986). C'est le cas notamment de *Aeschynomene indica*, de *Alysicarpus ovalifolius*, de *Cenchrus biflorus* et de *Tribulus terrestris*, dont les capacités de germination varient en fonction des types morphologiques de graines, la postmaturation ne se manifestant pas également pour ces différentes semences (GROUZIS, 1988a). De telles différences de comportement ne sont pas exceptionnelles et sont interprétées comme une stratégie d'adaptation à la pluviométrie erratique des régions désertiques (HARLAN *et al.*, 1973). Le suivi des variations saisonnières de la capacité de germination des gros et petits caryopses contenus dans le glomérule de *Cenchrus biflorus* permet d'illustrer ce type de comportement. Les grands caryopses atteignent une capacité de germination de 75 % dès le mois de janvier alors qu'il faut attendre le mois de juillet pour que les petits caryopses offrent les mêmes caractéristiques. Cette aptitude à germer précocement permet aux grandes semences de profiter des premières averses et d'occuper rapidement l'espace, ce qui facilite la compétition avec les autres taxons. En revanche, les petites semences germent tardivement et assurent la pérennité de la population en cas de déroulement très défavorable de la saison des pluies.

## Les caractéristiques de la levée

C'est la quantité de pluies et son rythme qui constituent le stimulus de la levée des plantules. Dans ses études sur l'écologie des plantes désertiques, WENT (1955, 1979) rapporte que les annuelles ne germent que pour des pluies supérieures à 10-15 mm. Pour CORNET (1981), les conditions de levées dans les sols sableux des milieux sahéliens correspondent à des précipitations supérieures à 20 mm, ou bien à une pluie supérieure à 10 mm, suivie d'une deuxième décade qui comporte au moins 10 mm de pluie. Des résultats comparables sont donnés par PENNING DE VRIES et DJITEYE (1982). Dans la région de Niono, au Mali, CISSÉ (1986) note que 14 mm de pluie provoquent une levée, tandis que BOUDET (1986), dans la région de Kaedi en Mauritanie, montre que 10 mm de pluie suffisent à permettre la levée des semences. MC KEON *et al.*, (1985), en étudiant les populations de *Stylosanthes humilis* K. L. B. et de *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koel., montrent que la majorité des vagues de levées succède aux épisodes pluvieux de 10 à 20 mm. L'ensemble de ces résultats confirme que la quantité de pluie nécessaire à la levée doit compenser l'évapotranspiration du délai de germination qui, dans ces contrées, s'élève généralement à deux jours (CISSÉ, 1986 ; CARRIÈRE, 1989 ; SEGHIÉRI, 1990). Tout comme BEATLEY (1974) dans le désert de Chihuahua, il y a lieu de distinguer la quantité de pluie nécessaire à la levée, celle qui assure l'établissement des plantules et, *a fortiori*, celle qui permet la réalisation du cycle de vie des plantes.

Les variations, au cours du temps, de la densité de plantules, de la pluviométrie et de l'humidité de surface du sol d'une unité de végétation établie sur un piémont sableux au niveau de la mare d'Oursi, au Burkina Faso (fig. 3), vont nous permettre de

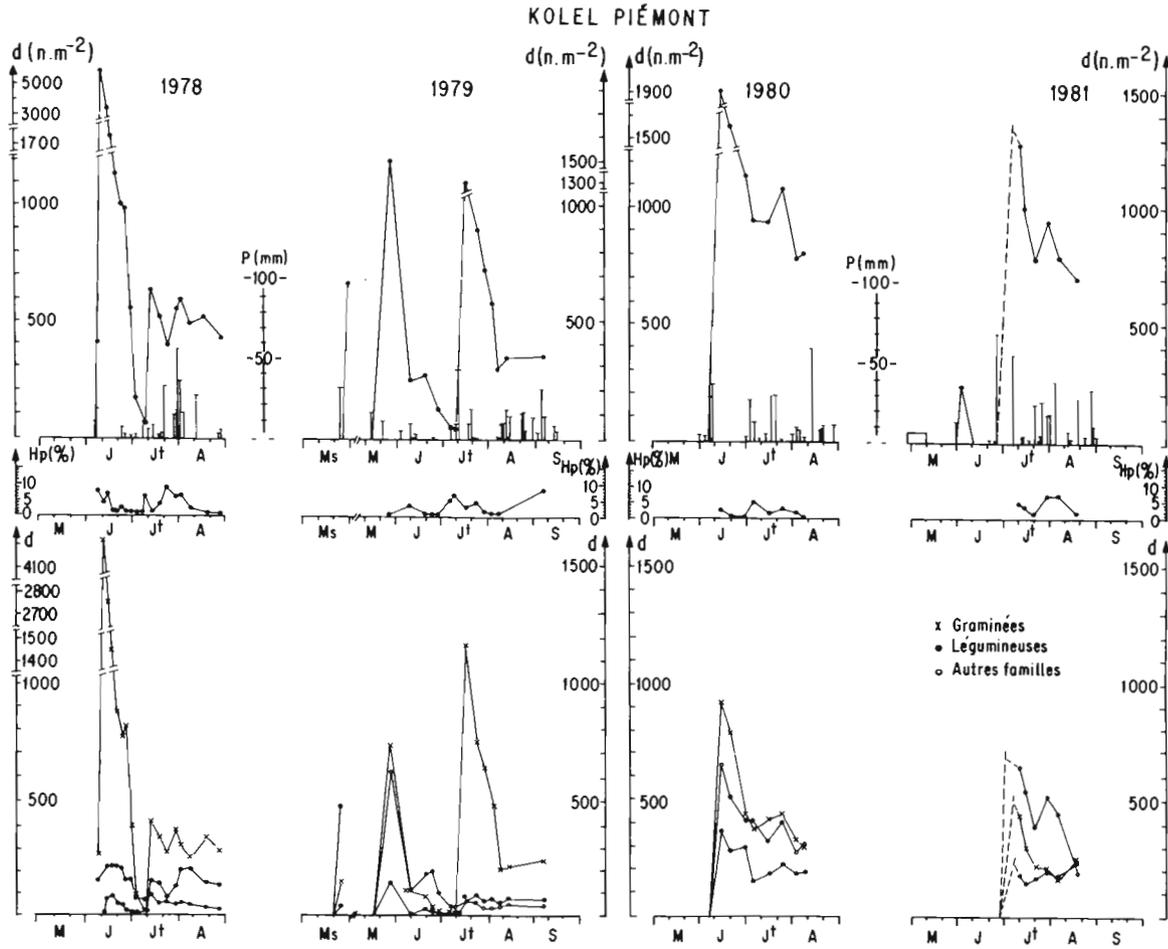


FIGURE 3 - Évolution saisonnière de la densité de plantules ( $d$ ) en relation avec la pluviosité journalière ( $P$ ) et l'humidité de surface du sol ( $Hp$ ). Groupement à *Cenchrus biflorus*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Aristida mutabilis*, *Tribulus terrestris* sur sol sableux de piémont (mare d'Oursi, Burkina Faso).

relever certaines caractéristiques de l'établissement en milieu sahélien. L'examen de la répartition pluviométrique des différentes années d'observation permet de distinguer les années 1978 et 1979 des années 1980 et 1981. Les 2 premières sont caractérisées par des pluies de début de saison peu abondantes (environ 30 mm) et des périodes de net déficit en eau. Si l'on ne tient pas compte de la première averse de 1981, trop isolée et vite évaporée, les années 1980 et 1981 présentent aussi des périodes sans précipitation (deuxième et troisième décades de juin, par exemple) ; cependant, le déficit en eau se manifeste peu au niveau de la végétation, car les pluies abondantes du début de saison (60 à 70 mm) permettent de satisfaire les pertes par évaporation.

Il apparaît qu'une douzaine de millimètres (11,8 mm) suffisent à provoquer une levée, mais les plantules issues de ces levées précoces (mars à mai), qui correspondent généralement à des événements pluvieux isolés, ne se maintiennent pas.

Cette levée s'effectue à la faveur de pluies qui amènent l'humidité de surface du sol à des taux de l'ordre de 6 à 9 %. La mortalité des plantules correspond aux périodes sans pluie pendant lesquelles l'humidité du sol s'abaisse à 0,5 %. Dans les sols lourds de bas-fond, 25 mm de pluie, qui correspondent à des humidités de surface de sol de 10 à 15 %, sont en moyenne nécessaires pour provoquer la levée (GROUZIS, 1988a). En effet, il faut une plus grande quantité d'eau pour combler le déficit hydrique plus élevé de ce type de sol constitué par des argiles gonflantes.

La phase d'établissement se caractérise donc par des vagues successives de levées, très étroitement liées à chaque épisode pluvieux et à l'accroissement de l'humidité du sol. Ainsi, on en dénombre 2, 3 et 2, respectivement en 1978, en 1979 et en 1981 (fig. 3). Ces cohortes traduisent notamment :

- l'hétérogénéité des facteurs du milieu, distribution des averses, microvariations du substrat, qui engendrent des conditions hydriques différentes pour une même quantité de pluie tombée ;

- l'hétérogénéité de la position des semences dans le sol ; les premières plantules correspondent généralement à des semences enfouies, tandis que celles qui s'accumulent en surface germent plus tardivement. Ce caractère peut s'expliquer par le fait que les diaspores enfouies ne subissent pas de fortes variations de l'humidité. Elles peuvent aussi correspondre à des semences du cycle précédent plus aptes à germer ;

- l'hétérogénéité des semences ; les différents types morphologiques de semences d'un même taxon présentent des aptitudes différentes à la germination.

Ce n'est qu'au terme de ces fluctuations, qui se situent généralement dans la première décade de juillet, pour l'exemple choisi, que la végétation peut être considérée comme définitivement installée. Pour les 5 années observées, il est alors tombé en moyenne 70 mm de pluie, ce qui représente 20 % des précipitations annuelles. Des valeurs semblables ont été établies pour les sols lourds (GROUZIS, 1988a).

Le nombre total de plantules ayant levé au cours du cycle de végétation (somme algébrique des densités maximales et minimales relatives à chaque flux) s'élève à 5 664 plantules.m<sup>2</sup>, en 1978, et à seulement 1 502 plantules.m<sup>2</sup>, en 1981, pour l'unité sur sables (fig. 3). Dans les bas-fonds argileux, le total annuel des levées est de 3 610 plantules.m<sup>2</sup> en moyenne, avec une amplitude de variation qui va de 2 427 plantules.m<sup>2</sup>, en 1979, à 4 726 plantules.m<sup>2</sup>, en 1978 (GROUZIS, 1988a). Pour les 2 types de sols, le total annuel s'élève en moyenne à 3 500 plantules.m<sup>2</sup>, ce qui est comparable aux résultats de CARRIÈRE (1989) et correspond à des taux de germination (nombre de plantules/nombre de semences) de 0,4 à 25 % des réserves du sol, suivant les espèces.

## Taux de survie. Phénomènes de concurrence

L'importante réduction de la densité de plantules au cours du temps suggère qu'une sévère sélection s'exerce sur les jeunes plantules sous l'action des contraintes hydriques. Dans notre exemple de la figure 3, le nombre des plantules qui atteignent le stade adulte ne représente que 8 à 10 % du nombre total de levées. En revanche, lorsque la levée résulte d'une pluie abondante, le niveau de stabilisation est plus élevée : 42 % en 1981. Sur les sols lourds, la quantité de plantules installées représente en moyenne 34 % du total des levées enregistrées au cours du cycle. Les valeurs sont assez variables selon les auteurs. Cissé (1986) rapporte des pourcentages qui vont de 33 à 50 % sur les sols sableux. Pour CARRIÈRE (1989), la proportion de plantules qui survivent varie selon les faciès de végétation étudiés, mais se situe en moyenne à 10 % du nombre de plantules recensées à la première pluie, ce qui explique son niveau relativement bas. À titre de comparaison, le pourcentage d'établissement des annuelles d'une steppe à *Artemisia herba-alba*, en Tunisie, varie de 0 à 16 % (D'HERBÈS, 1980). Ces taux de survie varient en général selon les espèces. Sur la figure 3, il apparaît que les espèces graminéennes ont en général une mortalité supérieure à celles des autres espèces. Les espèces à grosses semences, comme *Tribulus terrestris*, *Zornia glochidiata*, *Indigofera senegalensis*, *Alysicarpus ovalifolius*, présentent une meilleure aptitude à résister à une contrainte hydrique prolongée que les espèces à semences tennes, comme *Dactyloctenium aegyptium*, *Tragus berteronianus*, *Schoenefeldia gracilis*, etc. (CARRIÈRE, 1989). Cet auteur confirme d'ailleurs ces phénomènes de concurrence par le fait que l'arrachage systématique des individus au cours des averses successives d'un cycle permet d'obtenir des effectifs de plantules 6 fois plus élevés que dans la parcelle témoin.

Ces différences spécifiques sont à mettre en relation avec des adaptations particulières des espèces. VAN KEULEN, in Cissé (1986), montre que certaines espèces, comme *Schoenefeldia gracilis*, *Loudetia togoensis*, *Diheteropogon hagerupii*, ont des régulations stomatiques très prononcées. SAINT-CLAIR (1976, 1980), PALE (1982), GROUZIS (1988a), en étudiant l'influence des contraintes hydriques simulées par l'utilisation d'agents osmotiques sur la germination, ont montré que les espèces sahéliennes, dans leur grande majorité, germent à des potentiels hydriques très bas (jusqu'à - 2 MPa). Il existe cependant une grande variabilité interspécifique. On distingue :

- les espèces sensibles au stress hydrique telles que *Aristida mutabilis* pour laquelle la germination devient nulle à - 0,8 MPa ;
- les espèces tolérantes au stress telles que *Pennisetum americanum* et *Aeschynomene indica*, capables de germer très convenablement jusqu'à - 1,5 MPa ;
- les espèces intermédiaires telles que *Aristida adscensionis*, *Zornia glochidiata*, *Panicum laetum*, *Cenchrus biflorus*, etc.

Au niveau du peuplement herbacé, ces comportements variés, voire opposés, permettent un meilleur ajustement à la variabilité des conditions écologiques, notamment des événements pluvieux dans la première moitié de la saison des pluies.

## BILAN DE LA RECONSTITUTION

L'évaluation des transformations au cours des phases successives du cycle de végétation permet d'établir un bilan de la reconstitution du peuplement herbacé à partir des réserves semencières. Pour BILLE (1977), la mise en place de la végétation annuelle au Sahel s'effectue à partir de 10 % du stock de semences. Des valeurs plus élevées, de 5 à 25 % et de 15 à 23 %, sont avancées respectivement par PENNING DE VRIES et DJITEYE

(1982) et, pour des groupements à *Panicum laetum*, par GROUZIS (1988a). Pour Cissé (1986), la germination efficace, c'est-à-dire le rapport du nombre de semences au nombre de plantes établies, varie suivant les unités écologiques :

- de 3 à 10 %, sur sables ;
- de 2 à 26 %, sur les limons ;
- de 13 à 46 %, dans les dépressions argileuses.

Pour CARRIÈRE (1989), l'établissement se fait à partir de 0,1 à 1 % du stock semencier de fin de saison sèche. Si l'on retient les transformations établies par cet auteur, il apparaît que 22 000 plantules.m<sup>2</sup> environ sont nécessaires au début de la saison des pluies pour garantir une bonne densité finale, ce qui représente au départ environ 66 000 semences. Sur la base de nos propres estimations, 11 000 semences sont nécessaires pour obtenir des densités finales de l'ordre de 100 individus.m<sup>2</sup>. Ces différentes observations permettent de conclure que, dans tous les cas, les réserves semencières sont largement excédentaires pour garantir un couvert herbacé satisfaisant. Elles peuvent cependant être trop limitées pour assurer la mise en place du couvert au cours de deux années successives dans l'hypothèse d'une année à production de semences nulle.

## CONCLUSION

Les peuplements herbacés sahéliens sont largement dominés par les espèces annuelles. La reconstitution de la végétation, les variations interannuelles de la composition floristique et de la production dépendent étroitement de la production de semences et de leurs facultés germinatives. Elles reposent également sur les phénomènes de résistance au déficit hydrique et de compétition qui se déroulent au cours de l'établissement. Le bilan des transformations successives au cours du cycle montre que le stock semencier n'est généralement pas le facteur limitant de la reconstitution du peuplement. Cette caractéristique est favorisée par un certain nombre d'adaptations des espèces végétales aux conditions sahéliennes de semi-aridité. Celles-ci se situent à 2 niveaux :

- l'adaptation à la contrainte sécheresse, effet permanent des conditions d'aridité ;
- l'adaptation au risque sécheresse, c'est-à-dire au caractère aléatoire des conditions édapho-climatiques qui règnent au moment de la phase de levée et d'établissement.

La majorité des espèces passent la longue saison sèche sous forme de diaspores, c'est-à-dire à l'état de vie ralentie. Cela constitue une excellente stratégie d'adaptation aux sévères conditions d'aridité. Par ailleurs, la durée de vie des semences de certaines espèces, qui s'étend sur plusieurs années, permet de surmonter les conditions exceptionnelles de sécheresse.

L'abondante production de semences constitue une bonne adaptation à la forte variabilité de la pluviométrie. Elle permet de faire face aux accidents climatiques en assurant la levée lors des événements pluvieux qui se succèdent au cours de la période de pluies irrégulières.

L'existence de mécanismes physiologiques, inhibition, dormance, postmaturation, évite ou limite les levées dans des conditions très défavorables à l'établissement, telles que pluies tardives à la fin de la saison des pluies (octobre) ou pluies exceptionnelles qui précèdent la saison de végétation (février/mars). Ces mécanismes, qui constituent des stratégies de survie des espèces, permettent d'attendre les meilleures conditions de température et d'humidité.

La tolérance d'un bon nombre d'espèces au stress hydrique au moment de la germination constitue un avantage car elle autorise d'une part l'établissement de ces taxons

dans des zones que les espèces sensibles à la sécheresse ne peuvent pas coloniser et, d'autre part, l'occupation rapide de l'espace. Ce caractère permet également à ces espèces d'être plus compétitives que d'autres qui viendraient s'implanter ultérieurement.

Des réponses variées, voire opposées, ont été observées pour les différents taxons et au niveau des différents faciès de végétation. Ces comportements différents sont interprétés comme la meilleure stratégie adaptative aux caractères aléatoires du milieu. En effet, cette variabilité des comportements intra- et interspécifique permet aux graines de certains taxons de trouver les conditions favorables à leur germination comme à leur établissement et d'assurer ainsi la pérennité du peuplement.

---

M. GROUZIS : *écologie*, ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal

---

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARRAL (H.), BENEFICE (E.), BOUDET (G.) et DENIS (J.-P.), 1983. - Système de production d'élevage au Sénégal dans la région du Ferlo. ACC GRIZA (LAT). Ministère de la Recherche et de l'Industrie, Gerdat-ORSTOM, 172 p.
- BASKIN (J. M.) et BASKIN (C.), 1976. - Germination dimorphism in *Heterotheca subaxillaris* var. *subaxillaris*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, vol. 103, 5 : 201-206.
- BEATLEY (J. C.), 1974. - Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology*, 55 : 856-863.
- BERNUS (E.), 1967. - Cueillette et exploitation des ressources spontanées du Sahel nigérien par les Kel Tamasheq. *Cah. ORSTOM, sér. Sci. hum.*, vol. IV, n° 1 : 31-52.
- BILLE (J.-C.), 1977. - Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. *Trav. et Doc. ORSTOM*, Paris, n° 65, 81 p.
- BOUDET (G.), 1983. - L'agropastoralisme en Mauritanie ; perspectives de recherches. IEMVT, Maisons-Alfort, *Rapp. multigr.*, 46 p.
- BOUDET (G.), 1984. - Recherche d'un équilibre entre production animale et ressources fourragères au Sahel. *Bull. Soc. languedocienne de géographie*, 18, (3-4) : 167-177.
- BOUDET (G.), 1986. - Recherches pluridisciplinaires sur les pâturages, leur conservation et l'élevage en République islamique de Mauritanie. *Rapport multigr.*, IEMVT, 61 p.
- BOURLIÈRE (F.), 1978. - La savane Sahélienne de Fété Olé, Sénégal, 187-229. In «Problèmes d'Écologie : Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres». Masson et Cie Ed., Paris.
- BREMAN (H.), CISSÉ (A. M), DJITEYE (M. A.) et ELBERSE (W. TH.), 1980. - Pasture dynamics and forage availability in the sahel. *Is. J. of Botany*, 28 : 227-251.
- CARRIÈRE (M.), 1989. - Les communautés végétales sahéliennes en Mauritanie (Région de Kaedi) ; analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacé. Thèse doctorat sciences, université de Paris-Sud, Orsay, 238 p.
- CHEVALLIER (P.), CLAUDE (J.), POUYAUD (B.) et BERNARD (A.), 1985. - Pluies et crues au Sahel : hydrologie de la mare d'Oursi (Burkina Faso 1976-1981). *Trav. et Doc. ORSTOM*, Paris, n° 190, 251 p.
- CISSÉ (A.), 1986. - Dynamique de la strate herbacée des pâturages de la zone sud sahélienne. PPS, Cabo, 221 p.
- CORNET (A.), 1981. - Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal. Thèse doct. ingénieur, université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 353 p.
- 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.

- DATTA (S. C.), EVENARI (M.) et GUTTERMAN (Y.), 1970. - The heteroblasty of *Aegilops ovata* L. *Is. J. of Botany*, vol. 19 : 463-483.
- D'HERBÈS (J. M.), 1980. - Relation entre stock de graines, germination et état de surface du sol dans les friches postculturales en région aride (Médénine, Tunisie). ORSTOM, Tunis, 48 p. *multigr.*
- ELBERSE (W. Th.) et BREMAN (H.), 1989. - Germination and establishment of sahelian rangeland species. I. Seed properties, *Oecologia*, 80 : 477-484.
- FLORET (Ch.) et PONTANIER (R.), 1978. - Relation climat-sol-végétation dans quelques formations végétales spontanées du Sud tunisien. Production végétale et bilan hydrique des sols. PNUD, ministère Agriculture Tunisie, *Doc. Technique* n° 1, 96 p. + ann.
- GASTON (A.), 1976. - Travaux phytoécologiques en relation avec la lutte contre *Quela Quela*. Bilan de quatre années. Rapport final., IEMVT, 203 p., 2 cartes h.-t.
- GASTON (A.), 1983. - Le couvert herbacé au Ferlo sénégalais. In L. Van Praet éd., «Méthodes d'inventaire et de surveillance continue des écosystèmes pastoraux sahéliens. Application au développement» : 201-208.
- GILLET (H.), 1968. - Le peuplement végétal du massif de l'Ennedi (Tchad). *Mém. Mus. hist. nat.*, sér. B, XVII, 206 p.
- GRANIER (P.) et CABANIS (Y.), 1974. - Étude de la germination de quelques graminées de savane et de ses rapports avec leur répartition. *Rev. Élev. méd. vét. Pays trop.*, 27 : 363-369.
- GROUZIS (M.), 1979. - Structure, composition floristique et dynamique de la production de matière sèche de formations végétales sahéliennes (mare d'Oursi, Haute-Volta), Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan. Action complémentaire coordonnée DRGST-ORSTOM, Ouagadougou, 59 p.
- GROUZIS (M.), 1988a. - Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens. *Études et Thèses*, ORSTOM, Paris, 336 p.
- GROUZIS (M.), 1988b. - Effects of grazing of plant productivity and rain use efficiency in sahelian grasslands, (Northern Burkina Faso), Third International Rangeland Congress, New Delhi, 10 p.
- GROUZIS (M.), LEGRAND (E.) et PALE (F.), 1986. - Germination des semences des régions semi-arides du sahel. Actes du Colloque «Les végétaux en milieu aride» : Tunisie (Jerba) : 534-552.
- HARLAN (J. R.), DEWET (J. M. W.) et PRINCE (E. G.), 1973. - Comparative evolution of cereals. *Evolution*, 27 : 311-325.
- KAHLEM (G.), 1981. - La végétation de la forêt de Bandia. Évolution des populations végétales et de la production de graines, pendant les années 1978, 1979, 1980. *Bulletin de l'Ifan*, t. 43, sér. A, n° 3-4, 232 : 253.
- LE DOEUNFF (Y.), 1976. - Germination des semences de mauvaises herbes et multiplication végétative. V<sup>e</sup> Colloque sur l'Écologie et la Biologie des mauvaises herbes, Columa, Dijon.
- LEGRAND (E.), 1979. - Étude expérimentale des propriétés germinatives de quelques plantes sahéliennes. (mare d'Oursi - Haute-Volta). ORSTOM, Ouagadougou, 39 p. *multigr.*
- LE HOUÉROU (H.-N.), 1989. - The grazing lands ecosystems of the Africa Sahel. *Ecological studies*, vol. 75 : 270 p.
- LE HOUÉROU (H.-N.) et HOSTE (C. H.), 1977. - Rangeland production and annual rainfall relations in the Mediterranean Basin and in African Sahelo sudanian zone. *Journal of Range Management*, 30, (3) : 181-189.
- LE HOUÉROU (H.-N.) et POPOV (G. F.), 1981. - An eco-climatic classification of intertropical Africa. *FAO, Plant production and protection*. Paper n° 31, 40 p. et annexes.
- LE PAGE (M.), 1972. - Données préliminaires sur l'écologie des termites. *Terre et vie*, 26, 383 : 409.
- MC KEON (G. M.), ROOSE (C. W.), KALMA (J. D.) et TORSELL (B. W. R.), 1985. - Pasture seed dynamics in a dry monsoonal environment. I. Germination and seedbed environment of *Stylosanthes humilis* and *Digitaria ciliaris*. *Aust. J., Ecol.*, 10 : 135-147.

- MAURYA (A. N.) et AMBASHT (R. S.), 1972. - Significance of seed dimorphism in *Alysicarpus monolifer* D.C., *J. Ecol.*, 61 : 213-217.
- MIÈGE (J.) et TCHOUMÉ (M.), 1963. - Influence d'arrosages régulièrement répétés sur la germination des graines en saison sèche à Dakar (Sénégal). *Annales facultés sciences Dakar*, t. 9 : 81-109.
- MILLEVILLE (P.), 1980. - Étude d'un système agropastoral sahélien de Haute-Volta. 1<sup>re</sup> partie : le système de culture. ACC Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, DGRST-ORSTOM. Ouagadougou, 64 p. *multigr.*
- N'DIAYE (P.), 1986. - Méthode d'observation des diaspores et inventaire des germinations d'herbacées annuelles ; résultats d'études réalisés à Sangalkam (Sénégal). Séminaire régional sur la dynamique et l'évolution des écosystèmes pastoraux sahéliens. Fapis, Dakar (3-8 novembre 1986), 18 p.
- NONGONIERMA (A.), 1978. - Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller (Mimosaceae) en Afrique occidentale. Thèse doctorat État, univ. de Dakar, 307-325.
- NOY-MEIR (I.), 1980. - Structure and function of desert ecosystems. *Israel J. of Botany*, 28, 1 : 19.
- OLIVIERI (I.) et BERGER (A.), 1985. - Seed dimorphism for dispersal : physiological, genetic and demographical aspects : 413-429. «Genetic differentiation and dispersal in plants», P. Jacquard, G. Heim, J. Antonovics Ed., Nato ASI Series, vol G5, Springer-Verlag, Berlin, 453 p.
- PALE (F.), 1982. - Étude expérimentale de la germination des semences sahéliennes. Influence du potentiel hydrique. DEA, université P.-et-M.-Curie, Paris, 33 p.
- PENNING DE VRIES (F. 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 Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 525 p.
- PEYRE DE FABRÈGUES (B.) et DALIBARD (C.), 1990. - Causes de la régression de certaines plantes herbacées dans la zone pastorale du Niger au cours des dernières années. IEMVT/Cirad, Maisons-Alfort, 63 p. + annexes.
- ROUSSEL (D.), 1978. - Recherche sur l'hétérogénéité de la germination des semences du petit mil (*Pennisetum americanum* (L.) K. Schum.). DEA de physiologie végétale, univ. P.-et-M.-Curie, 56 p.
- SAINT-CLAIR (P. M.), 1976. - Germination of *Sorghum bicolor* under polyethylene glycol- induced stress. *Can. J., Plant. Sc.*, 56 : 21-24.
- SAINT CLAIR (P. M.), 1980. - Germination du mil exposé à la contrainte hydrique développée par le polyéthylène glycol. Comparaison avec le Sorgho grain. *Agron. trop.* XXXV, 2 : 178-182.
- SEGHERI (J.), 1990. - Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne du nord Cameroun, thèse doctorat sciences, université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 200 p.
- TOUTAIN (B.) et PIOT (J.), 1980. - Mises en défens et possibilités de régénération des ressources fourragères sahéliennes. Étude expérimentale dans le bassin de la mare d'Oursi (Haute-Volta), IEMVT-CTFT, Maisons-Alfort, 156 p.
- WENT (F. W.), 1955. - The ecology of desert plants. *Scientific american*, 192 : 68-75.
- WENT (F. W.), 1979. - Germination and seedling behavior of desert plant, 477-489, in «Arid Land ecosystems : structure, functioning and management», vol. 1, D. W. Goodal, R. A. Perry Ed., Cambridge University Press, 881 p.