

Interactions arbre/herbe en bioclimat semi-aride : influence de la pâture

Léonard-Élie Akpo¹
Michel Grouzis²

¹ Laboratoire d'écologie végétale,
Faculté des sciences et techniques,
Université Cheikh Anta Diop,
BP 5005,
Dakar-Sénégal

<Leonard.akpo@ird.sn>

² Institut de recherche pour le développement
(IRD)

BP 434,
Antananarivo 101,
Madagascar
<grouzis@ird.mg>

Résumé

L'influence des animaux sur les modifications de la strate herbacée par l'arbre a été étudiée dans deux parcelles mises en défens. Les préférences écologiques des espèces herbacées ont été définies en 1995 et 1998, sous et hors couvert ligneux, à partir de la diversité spécifique, de la fréquence de présence et du recouvrement des espèces en utilisant les méthodes d'inventaire floristique et de relevés de végétation. La production de phytomasse herbacée a été évaluée au maximum de végétation par la méthode de la récolte intégrale. En zone protégée et en zone témoin, l'influence de l'arbre vis-à-vis de la strate herbacée est la même : deux unités de milieu juxtaposées, le tapis herbacé et le complexe herbe-arbre, ont pu être distinguées. La distinction est encore plus nette en zone protégée. Ainsi la présence de l'animal a été perçue comme un facteur perturbateur qui réduit l'effet de l'arbre sur le tapis herbacé. L'arbre a amélioré la diversité spécifique et la production de phytomasse herbacée de 30 à 40 %.

Mots clés : Agrophysiologie, Bioclimatologie, Ressource végétale, Pâturage, Sahel

Summary

Interactions between tree and understory herbaceous vegetation in semiarid sahelian and soudanian zones: The influence of grazing

The aim of this study is to assess, in two protected plots, the impact of grazing on the modifications in the structure of the herbaceous stratum due to tree action. The ecological preferences of herbaceous species in the open and under cover are defined following observations based on two vegetation cycles (1995 and 1998) using floristic inventory and vegetation sampling methods. Herbaceous phytomass production is estimated through the standing crop method, when each of the two vegetation cycles is at its highest. The influence of the tree on the herbaceous stratum is the same in both the protected and control zones, where two juxtaposed units, i.e. the herbaceous cover on the one hand and the grass-tree complex on the other hand, can be clearly distinguished. The distinction is clearer in the protected zone as grazing, a disruptive factor, is completely eliminated. Under cover, both the specific diversity and phytomass production of the herbaceous stratum are increased, with a rise in the order of 30 to 40% for phytomass production.

Keywords: Agrophysiology, Bioclimatology, Vegetal resources, Grazing, Sahel

En zone semi-aride, il a été mis en évidence que l'arbre agit sur la structure spécifique de la végétation herbacée en modifiant sa composition et son recouvrement [1-3]. La richesse spécifique est plus élevée sous l'arbre [4]. De même, le cycle de végétation est plus étalé

[5], et la production de phytomasse herbacée épigée est deux à trois fois plus importante [1, 2, 6].

Les causes majeures de l'effet favorable de l'arbre sur la strate herbacée sont l'atténuation de la demande évaporative de l'air et le relèvement de la fertilité du sol [7].

Différents facteurs sont associés au processus d'accroissement de la fertilité du sol sous ombrage : l'apport de litière par l'arbre et l'herbe [8, 9], l'apport d'éléments par les précipitations [10], la redistribution d'éléments nutritifs en surface à partir des horizons profonds [11, 12] et l'apport d'éléments fertilisants par les animaux domestiques [1] et les oiseaux [13].

L'hypothèse d'apport d'éléments fertilisants par les animaux, qui agirait aussi sur le tapis herbacé, apparaît alors intéressante à vérifier dans des régions à vocation pastorale ou agropastorale. Aussi, pour évaluer l'importance des animaux, les relations entre l'arbre et l'herbe ont-elles été étudiées dans un milieu protégé et non pâturé, et comparées à des situations ouvertes et pâturées.

Matériel et méthode

Sites d'étude

L'étude a été réalisée autour des lieux dits Souilène au Ferlo et Thyssé Kayemor dans le Saloum (figure 1), situés respectivement dans les régions administratives de Saint-Louis dans le nord et de Kaolack dans le centre-est du Sénégal

Au Ferlo, le climat est tropical sec ou sahélien. La température moyenne annuelle est de 28,6 °C tandis que les températures moyennes mensuelles minimale et maximale sont respectivement de 14,1 °C (janvier) et 40,4 °C (mai). Les précipitations sont faibles; la pluviométrie moyenne est de 282 mm à la station de référence (Dagana) avec un coefficient de variation de 37 %. Dagana est caractérisée par un déficit pluviométrique persistant depuis 1970 [1]. Les pluies, qui s'étendent de juin à octobre, ont permis de distinguer classiquement deux périodes dans l'année : une période sèche ($P_{mm} < 0,35 \text{ ETP}^1$) de 7 à 9 mois (octobre à mai) et une saison des pluies ($P_{mm} > 0,35 \text{ ETP}$) de 3 à 5 mois [14].

Le Ferlo correspond aux formations sableuses dunaires du Continental terminal. La végétation est une savane plus ou moins lâche [15], composée d'arbres épineux, d'arbustes et d'herbes annuelles. Le taux de couverture de la végétation ligneuse est de 30 % [1, 16]. La strate herbacée, sous la forme d'un tapis plus ou moins continu pouvant atteindre 50 cm à 1 m de hauteur, est dominée par des espèces annuelles,

notamment des graminées, généralement à limbes étroits et pliés ou enroulés (*Schoenefeldia gracilis*², *Aristida mutabilis*, *Cenchrus biflorus*, *Chloris prierii*, etc.).

Thyssé Kayemor, située sur le plateau du bassin sédimentaire sénégal-mauritanien [17], se trouve dans la partie centrale du Sénégal, soit entre 13° 35' et 14°00' N et entre 15° 25' et 14° 44' O. Sur le plan géomorphologique, ce secteur est caractérisé par des dépôts sédimentaires du Continental terminal mis en place à la fin du Pliocène [18]. Le faciès dominant est un grès hétérométrique, argileux, bariolé et azoïque. Ces dépôts contiennent localement des lentilles de sable, des bancs d'argile kaolinique et des passés de gravillons ferrugineux [17].

Les terres relèvent de sols ferrugineux tropicaux peu lessivés, appauvris ou peu évolués dont l'épaisseur de la couche sableuse varie selon la position dans la toposéquence. Les formes dominantes du paysage sont des plateaux résiduels, cuirassés, des surfaces tendues en contrebas et des vallées généralement mortes [19].

¹ ETP : évapotranspiration potentielle.

² Les noms d'auteur des espèces citées dans le texte sont donnés à l'annexe 1.



Figure 1. Les sites d'étude : situation des régions administratives de Kaolack et Saint-Louis au Sénégal.

Les sols sur cuirasses ou sols beiges sont caractérisés par un horizon supérieur à taches sablo-limoneuses (5 à 10 % d'argile) de structure massive à polyédrique moyenne (15 à 25 cm de profondeur) et par un horizon sous-jacent contenant 20 à 30 % d'argile [20].

Le climat, soudano-sahélien de type continental [14], est caractérisé par une longue saison sèche de 7 mois et une période humide relativement courte (5 mois). Les valeurs extrêmes des températures moyennes mensuelles sont de 16 °C (janvier) et 40 °C (avril), tandis que la valeur des températures moyennes annuelles est de 28,3 °C. La saison des pluies commence en juin et prend fin en octobre. Les précipitations varient de 500 à 700 mm par an. Juillet, août et septembre, qui totalisent environ 80 % des précipitations [3] constituent la période biologiquement humide ($P_{mm} > 0,35$ ETP). Le seul mois d'août reçoit 37 % des précipitations annuelles. La valeur de l'ETP est maximale au cours des mois de mars, avril et mai (supérieure à 200 mm) et minimale d'août à octobre (inférieure à 160 mm).

Le couvert végétal actuel est une forme dégradée des forêts denses sèches, caractéristiques du domaine soudanien, dans laquelle subsistent quelques grands arbres (*Cordyla pinnata*, *Pterocarpus erinaceus*, *Parkia biglobosa*, *Acacia albida*, *Adansonia digitata*, *Sterculia setigera*, etc.). Une savane arbustive essentiellement à base de *Combretaceae* (*Combretum glutinosum*, *C. micranthum*, *C. nigricans* et *Guiera senegalensis*) et de *Leguminosae* (*Acacia macrostachya*, *Dichrostachys cinerea*) domine la zone de plateau.

Méthodes utilisées

Le rôle de la pâture dans l'effet de l'arbre sur la végétation herbacée a été défini dans des parcelles mises en défens depuis 1988 par comparaison avec des parcelles témoins dans les terroirs de Souilène (en zone sahélienne) et de Thyssé Kayemor (en zone soudano-sahélienne) au Sénégal.

• Relevés floristiques

Les observations ont été réalisées au cours des cycles de végétation de 1995 et 1998, soit après 7 et 10 ans de mise en défens. La composition et le recouvrement du tapis herbacé ont été établis à partir de relevés de végétation [21] sous et hors couvert ligneux dans les pâturages protégés et témoins des deux zones agro-écologiques.

Un couple de relevés (numéro impair réalisé sous couvert - SC - et numéro pair effectué hors couvert - HC - ou dans la zone découverte) caractérise un site.

Les biotopes couverts ont été retenus en tenant compte des principales espèces

ligneuses des deux zones agro-écologiques. Ce sont *Acacia raddiana*, *Balanites aegyptica* et *Ziziphus mauritiana* à Souilène (au Ferlo) et *Combretum glutinosum*, *C. nigricans*, *Acacia macrostachya*, *Dichrostachys cinerea* à Thyssé (au Saloum). L'aire d'un relevé correspond à la projection verticale du houppier au sol, soit une surface circulaire de 50 m² [1, 16]. Celle-ci est parcourue à partir d'un point quelconque mais nettement repérable. Toutes les espèces présentes sont inventoriées et leur importance relative est estimée sur la base du recouvrement.

Les échantillons botaniques ont été identifiés par nos soins sur le terrain ou en laboratoire à l'aide du catalogue des plantes vasculaires [22] et de la flore [23] du Sénégal. Les dénominations ont été actualisées sur la base d'ouvrages récents [24].

• Expression des données

Pour différencier les relevés réalisés dans les biotopes couverts de ceux des milieux découverts sur la base de la composition floristique, nous avons utilisé l'analyse factorielle de correspondance (progiciel Biomeco, Praxème/CNRS). L'analyse de correspondance a été utilisée ici dans des tableaux du recouvrement des espèces évalué sur une échelle de 0 à 100.

Les préférences écologiques des espèces ont été ensuite définies en utilisant les techniques d'analyse fréquentielle proposées par Daget et Poissonet [25] pour corriger les écarts de profils (de présence ou d'absence). Ces techniques reposent sur l'élaboration par espèce, et pour le facteur étudié, d'un profil de présences (en valeurs absolues). On établit ensuite le profil de fréquences corrigées selon des modalités de calcul proposées par ces mêmes auteurs. On réalise ainsi des profils comparables à partir de la distribution des fréquences de présence des espèces sous l'arbre et dans la zone découverte.

L'importance et la distribution des espèces dans les différents biotopes ont été étudiées en utilisant les indices de Shannon (H' et E), Dice et Jaccard, qui utilisent la fréquence de présence.

L'indice de diversité de Shannon ($H' = -\sum f_i \cdot \log_2 f_i$, avec $0 < f_i < 1$), qui repose sur la théorie de l'information, suppose que la diversité dans un écosystème peut être mesurée comme l'information contenue dans un message ou un code. Plus l'indice est élevé, plus la diversité est grande.

L'évaluation de l'équitabilité ($E = H'/H_{max}$) est utile pour détecter les changements dans la structure d'une communauté et, ainsi, le niveau d'organisation de cette dernière. On l'appelle aussi régularité ; c'est le rapport entre la diversité observée (H') et la diversité maximale ($H_{max} = \log_2 S$, S étant le nombre d'espèces).

Les indices de Dice ou de Jaccard

$$(P_{ij}) = \frac{c}{a+b+c} \times 100$$

où :

a = nombre d'espèces de la liste a (relevé A) ;

b = nombre d'espèces de la liste b (relevé B) ;

c = nombre d'espèces communes) permettent de quantifier la similarité entre habitats (ou milieux).

La similarité augmente avec la valeur de ces indices.

• Production herbacée

La production de la strate herbacée a été évaluée au maximum des deux cycles de végétation (1995 et 1998) par la méthode de la récolte intégrale [26] sur une surface élémentaire de 0,25 m². L'échantillonnage est constitué de 45 sites hors couvert et de 45 sites sous couvert dans chacune des zones agro-écologiques (ici nous n'avons toutefois pas distingué les relevés par rapport aux espèces ligneuses qui assurent le couvert).

La matière fraîche a été pesée sur le terrain. La teneur en matière sèche a été déterminée sur 30 échantillons par zone agro-écologique (SC : 15 ; HC : 15) après dessiccation à l'étuve à 65 °C jusqu'à poids constant.

Résultats

L'arbre et la structure spécifique de la strate herbacée

L'information contenue dans le tableau des données relatives aux relevés réalisés en situation protégée des deux zones étudiées représente 2,44 bits dont 30,5 % à 43,5 % sont projetés sur le plan des axes F1-F2 et 47,6 à 59,9 % pour l'ensemble des quatre premiers axes (tableau 1).

L'examen du tableau 1 montre que l'inertie absorbée est stabilisée au niveau du troi-

Tableau 1. Inertie (%) des axes de l'AFC appliquée aux relevés de végétation réalisés en zone protégée (Ferlo et Thyssé Kayemor, Sénégal).

Sites	Paramètres	F1	F2	F3	F4	Trace
Ferlo	Inertie (%)	31,8	11,7	8,5	7,9	2,44
Thyssé Kayemor	Inertie (%)	18,3	12,2	8,8	8,3	2,44

Tableau II. Contributions factorielles moyennes (%) des relevés et des espèces (zone protégée du Ferlo et de Thyssé Kayemor, Sénégal).

Paramètres	Ferlo	Thyssé kayemor
Relevés	27,7	22,2
Espèces	35,7	14,9

sième axe (F3) pour les deux zones. De plus, l'inertie est essentiellement contenue dans le premier plan factoriel (F1 x F2) qui permet une représentation simple et en deux dimensions de la structure majeure des données.

Les contributions factorielles moyennes des espèces et des relevés réalisés en zone protégée sont présentées dans le tableau II. Seuls les points dont les contributions sont supérieures à ces valeurs contribuent significativement à la discrimination des axes.

Quel que soit le paramètre considéré, les contributions moyennes sont nettement plus importantes au Ferlo qu'à Thyssé Kayemor. Les résultats de cette station du Ferlo ont alors été utilisés pour illustrer les propos.

Les relevés qui ont présenté des contributions (%) supérieures à la moyenne sur l'axe F1 (figure 2) sont représentés³ par 44 (17,7), 52(13,2), 14(10,4), 16(9,4), 12(9,1), 6(5,7), 4(6,5), 42(5,9), 2(5,7).

L'axe horizontal (ou axe F1) décrit les relevés qui correspondent à ceux réalisés en milieu découvert (numéros pairs) et qui se retrouvent projetés en abscisses positives. Tous les relevés sous couvert ligneux (numéros impairs) sont regroupés dans les abscisses négatives. L'axe F1 oppose donc les relevés sous arbre à ceux réalisés dans les milieux découverts. L'axe F1 représente donc le facteur éclairciment.

À ces deux groupes de relevés sont associées des espèces. Sous les arbres, une seule espèce (*Achyranthes argentea*, Asi) présente une contribution supérieure à la contribution moyenne (17,7). Dans les milieux découverts, *Eragrostis tremula*, Etr (41,7) et *Tragus racemosus*, Tra (28,1) sont déterminantes.

Trois groupes de relevés se distinguent plus ou moins nettement le long de l'axe F2. Le premier groupe est constitué, en ordonnées positives, des relevés de replat : 7(19,6), 21(17), 17(3,8) et 13(3,2) ; ils sont opposés aux relevés de dépression : 47(4,4), 45(3,1) en ordonnées négatives. La partie centrale est occupée par les relevés de pente, parmi lesquels un seul présente une contribution significative (relevé 19 : 3,8 %). L'axe F2 représente le gradient topographique, en relation avec le bilan d'eau du sol.

En ce qui concerne la végétation de Thyssé Kayemor, nous avons retrouvé des résultats semblables. L'axe F1 oppose aussi les relevés sous couvert en abscisses négatives aux relevés des milieux découverts, répartis en abscisses positives. L'axe vertical discrimine dans les relevés sous couvert les trois situations topographiques : replat, glacis et bas-fonds. Toutefois, nous avons retrouvé 7 relevés des milieux découverts parmi ceux sous arbre et 8 relevés couverts parmi ceux des milieux découverts dans la partie droite de l'axe F1.

Dans le plan principal, sont associées aux relevés des biotopes sous couvert : *Eragrostis ciliaris*, *Hibiscus diversifolius*, *Indigofera dendroïdes*, *Trianthema sedifolia*, *Sesuvium portulacstrum*, *Stylochiton hypogaeus*, *Tephrosia linearifolia*, et aux relevés des biotopes découverts : *Indigofera*

hirsuta, *Andropogon pedicellatum*, *Spermacoce stachydea*, *Tephrosia purpurea* et *Tribulus terrestris*. De nombreuses espèces herbacées présentent par ailleurs des contributions insignifiantes, voire nulles.

Dans les zones agroécologiques du Ferlo et du Saloum, deux écosystèmes juxtaposés sont apparus alors nettement discriminés. Le premier correspond au milieu découvert avec presque exclusivement le tapis herbacé, et le second est caractérisé par le système complexe tapis herbacé/arbre. À Souilène et à Thyssé, l'arbre a amplifié l'hétérogénéité du milieu en mettant en évidence sous l'arbre, les relevés de végétation des sites de replat, de glacis et de bas-fonds.

Caractéristiques des écosystèmes

• Diversité floristique

Le nombre d'espèces par relevé a varié de 6 à 16 sous couvert ligneux contre 4 à 17 hors couvert ; la variation est plus grande hors arbre (tableau III).

La richesse spécifique moyenne a été de 9,2 et 12,1 sous arbre et de 6,7 et 10,2 hors couvert respectivement au Ferlo et à

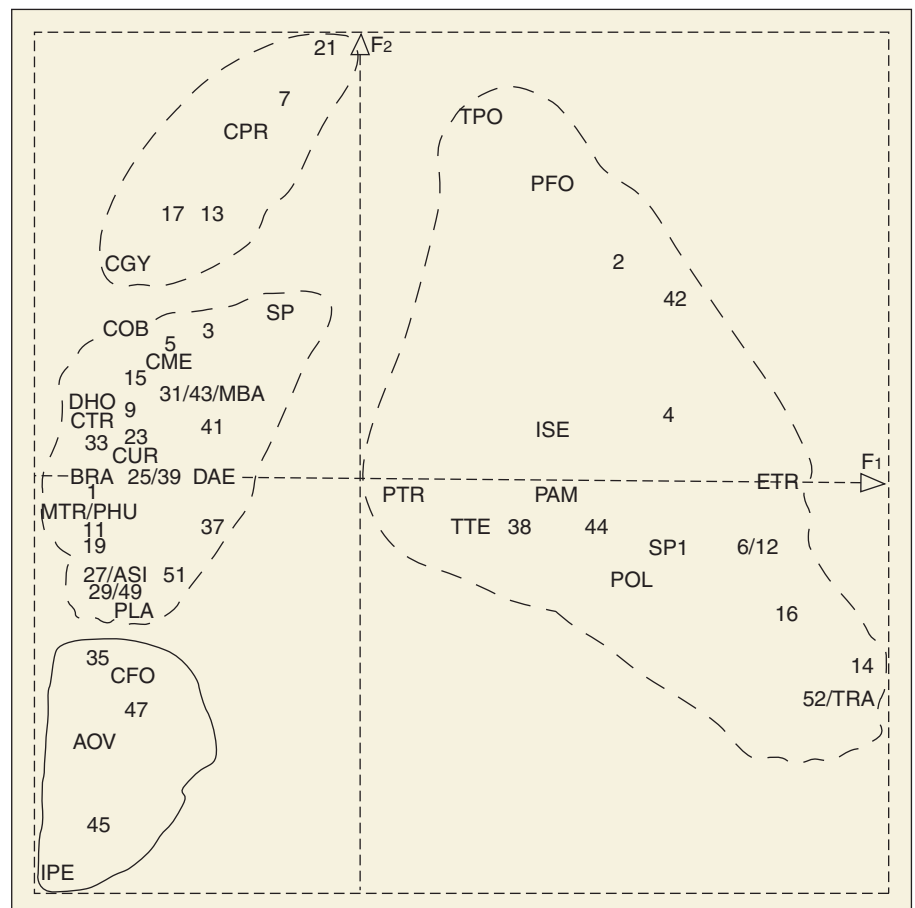


Figure 2. Carte factorielle des 64 points (relevés x espèces) du Ferlo dans le plan principal. Numéro pair : relevé hors couvert ; numéro impair : relevé sous couvert (les codes sont définis dans le tableau IV).

³ Numéro du relevé suivi entre parenthèses par la valeur de sa contribution à l'axe considéré.

Tableau III. Paramètres floristiques de la végétation herbacée protégée sous et hors couvert au Ferlo et à Thyssé Kayemor (cycle de végétation 1995).

STATIONS	Sites	Richesse spécifique				Indice de diversité	
		Min	Max	Moyenne	Totale	H'	R
Ferlo	SC	6	12	9,2 + 1,9	24	2,80	0,61
	HC	4	17	6,7 + 3,1	19	2,38	0,56
Thyssé Kayemor	SC	7	16	12,1 + 2,5	57	4,17	0,70
	HC	4	17	10,2 + 3,7	52	3,50	0,61

Thyssé ; elle est plus élevée sous arbre. La différence a atteint 20 % à Thyssé et 40 % au Ferlo ($p_{0,05}$). De même, la richesse floristique a été plus importante sous couvert ligneux (24 espèces au Ferlo et 57 espèces dans le Saloum) que hors couvert (respectivement 19 et 52 espèces dans les deux zones étudiées). Sous arbre, la richesse spécifique de la végétation herbacée est plus élevée.

De même, l'indice de diversité de Shannon Weaver (H') ou diversité α , qui associe richesse et fréquence des espèces, est plus élevé sous arbre. Cela indique que la distribution des abondances des espèces ($SC_R > HC_R$) a été assez régulière dans ce milieu. Le recouvrement global du tapis herbacé y a été toujours nettement plus important qu'en milieu découvert. Des espèces en effet ont été particulièrement fréquentes et abondantes au niveau du biotope couvert.

L'indice de régularité, qui décrit le niveau d'organisation de la communauté a varié de 0,61 à 0,70 sous arbre et de 0,56 à 0,61 hors du couvert ligneux. Le tapis herbacé établi sous arbre, bien que distinctement individualisé selon les différentes situations topographiques, paraît faiblement organisé en raison des conditions de développement plus favorables. Hors couvert ligneux en revanche, les contraintes sont toujours intenses (déficit hydrique plus prononcé, fertilité du sol moins élevée), des relations de concurrence s'installent et aboutissent à une organisation plus poussée de l'écosystème. Il en résulte une prédominance d'un petit nombre d'espèces.

Quel que soit le paramètre considéré, les valeurs sont nettement plus importantes dans l'écosystème complexe herbe/arbre. L'arbre agit localement sur la végétation herbacée ; il a relevé ainsi les valeurs de tous les paramètres de diversité floristique. L'effet couvert ligneux paraît donc plus important dans ces zones de pâturage que l'effet pâture.

• Composition spécifique (SC/HC)

Fréquences de présence des espèces (SC/HC)

L'examen des fréquences de présence des taxons permet de dégager un groupe d'es-

pèces exclusives (groupe 1) et un groupe d'espèces indifférentes (groupe 2).

Les espèces exclusives peuvent être à affinités sciaphile ou héliophile. Les espèces sciaphiles sont représentées au Ferlo par *Achyranthes argentea*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Brachiaria ramosa*, *Cassia obtusifolia*, *Commelina forskalei*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Digitaria horizontalis*, *Ipomoea pes-tigridis*, *Momordica balsamina*, *Merremia tridentata*, *Panicum laetum* et *P. humile* tandis que les héliophiles sont constituées de *Eragrostis tremula*, *Portulaca oleracea* et *Tragus racemosus*.

Les espèces indifférentes constituent l'essentiel du tapis herbacé ; elles représentent plus de 50 % de la flore recensée. Les espèces les plus fréquentes sont : *Chloris priurii*, *Indigofera senegalensis*, *Phyllanthus amarus*, *Portulaca foliosa*, *Panicum trichanthum*, *Trianthema portulacastrum* et *Tribulus terrestris*.

L'examen de la répartition des espèces dans les différents groupes définis pour la végétation de Thyssé Kayemor confirme l'importance numérique des espèces sciaphiles (21) par rapport aux espèces héliophiles (9). Il y a donc plus de 2 fois plus d'espèces à affinité sciaphile.

Espèces herbacées sciaphiles des parcelles protégées et témoins

Au Ferlo, la composition de la végétation herbacée sous arbre permet de dégager deux groupes d'espèces sciaphiles : ce sont les espèces sciaphiles strictes, donc communes à la fois aux deux situations HD et DE, et les espèces sciaphiles différentielles, c'est-à-dire celles liées à une seule situation.

Les espèces sciaphiles communément rencontrées dans la végétation des parcelles protégées et témoins sont représentées par *Achyranthes argentea*, *Brachiaria ramosa*, *Cleome gynandra*, *Cucumis melo*, *Cassia obtusifolia*, *Dactyloctenium aegyptium* et *Mitracarpus scaber*.

Dans ce groupe, peuvent aussi être mentionnées les espèces sciaphiles qui ont été recensées en 1995 et qui n'ont pas été retrouvées en 1998 (*Commelina benghalensis*, *Cochlospermum tinctorium*, *Indigofera aspera*, *Ipomoea pes-tigridis*, et *Spermacoce verticillata*) ou qui sont apparues

en 1998 (*Commelina forskalei*, *Corchorus tridens*, *Ipomoea eriocarpa*, *Momordica balsamina*, *Panicum humile* et *P. laetum*).

Deux espèces seulement peuvent être considérées comme sciaphiles différentielles : ce sont *Alysicarpus ovalifolius* et *Digitaria horizontalis*. Elles sont toutes deux établies en zone protégée.

Recouvrement et indices de dissimilarité

Les indices de dissimilarité, qui comparent les fréquences de présence des espèces dans les deux communautés sous couvert, sont présentées dans le tableau IV.

L'examen du tableau montre des concordances pour *Achyranthes argentea*, *Brachiaria ramosa*, *Cleome gynandra*, *Chloris priurii*, *Digitaria horizontalis* et *Tribulus terrestris*. Leurs fréquences apparaissent donc équivalentes. Pour ces espèces, le recouvrement est plus important soit en zone protégée (*A. argentea*, *B. ramosa*, *C. priurii*) soit en zone témoin (*C. gynandra*, *D. horizontalis*, *T. terrestris*). Les autres espèces ayant un recouvrement supérieur en zone protégée sont : *Cassia obtusifolia*, *Corchorus tridens*, *D. aegyptium*, *Panicum trichanthum*. D'autres encore ont un recouvrement supérieur hors couvert ; ce sont : *Alysicarpus ovalifolius*, *Cucumis melo*, *Indigofera senegalensis*, *Phyllanthus amarus* et *Trianthema portulacastrum*.

Enfin, pour une même fréquence de présence, l'indice de Dice est toujours plus élevé que celui de Jaccard.

• Production de phytomasse herbacée

Les productions moyennes annuelles de phytomasse herbacée durant la période d'observation sont présentées dans le tableau V.

Quel que soit le cycle de végétation considéré, la production est toujours significativement plus élevée sous couvert que hors couvert (18 à 89 % au Ferlo et 35 à 47 % à Thyssé Kayemor).

Au cours d'un même cycle de végétation, la variabilité intersites est assez grande. Ainsi l'indice de la précision de mesure (rapport entre l'intervalle de confiance et la moyenne) sur la moyenne, qui renseigne sur la qualité de l'échantillonnage, apparaît excessivement élevé. Les valeurs obtenues sont de l'ordre de 12 % sous couvert et de 15 % hors ombrage. L'effectif d'échantillonnage ne serait donc pas suffisant. Levang et Grouzis [26] préconisent en effet pour l'évaluation de la phytomasse herbacée des effectifs de carrés de biomasse pour des précisions de l'ordre de 10 %. Nous n'en avons fait que 25.

Le rapport de phytomasse SC/HC indique enfin que l'effet arbre est plus important dans la zone pâturée. Il apparaît globalement plus élevé pour les deux cycles de végétation. La différence est de 6 % au Ferlo et de 5 % à Thyssé Kayemor.

Tableau IV. Paramètres floristiques (recouvrement et indices de similarité) de la végétation sous couvert au Ferlo (cycle 1995).

Espèces	Recouvrement (%)		Similarité	
	HD	DEF	DICE	JACCARD
<i>Achyranthes argentea</i> (AAR)	43,8	53,3	1,0	1,0
<i>Alysicarpus ovalifolius</i> (AOV)	6,0	2,0	0,4	0,3
<i>Brachiaria ramosa</i> (BRA)	5,0	7,3	1,0	0,9
<i>Cassia obtusifolia</i> (COB)	3,0	4,0	0,3	0,2
<i>Ceratothera sesamoides</i> (CSE)	4,0	0,0	0,0	0,0
<i>Chloris prierii</i> (CPR)	2,0	4,7	1,0	1,0
<i>Cleome gynandra</i> (CGY)	17,2	12,4	1,0	1,0
<i>Cassia mimosoides</i> (CMI)	4,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cochlospermum tinctorium</i> (CTI)	2,0	0,0	0,0	0,0
<i>Corchorus tridens</i> (CTR)	1,1	3,0	0,5	0,3
<i>Commelina benghalensis</i> (CBE)	4,0	0,0	0,0	0,0
<i>Cucumis melo</i> (CME)	9,0	6,0	0,8	0,6
Cucurbitacées 1 (CUC)	0,0	7,3	0,0	0,0
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (DAE)	6,1	8,0	0,7	0,5
<i>Digitaria horizontalis</i> (DHO)	6,2	5,8	1,0	1,0
<i>Eragrostis pilosa</i> (EPI)	1,0	0,0	0,0	0,0
<i>Ipomoea pes-tigridis</i> (IPT)	8,0	0,0	0,0	0,0
<i>I. eriocarpa</i> (IER)	0,0	2,1	0,0	0,0
<i>I. vagans</i> (IVA)	2,0	0,0	0,0	0,0
<i>Indigofera aspera</i> (IAS)	10,0	0,0	0,0	0,0
<i>I. senegalensis</i> (ISE)	9,6	1,6	0,7	0,6
<i>Mitracarpus scaber</i> (MSC)	4,0	0,0	0,3	0,2
<i>Mollugo nudicaulis</i> (MNU)	0,5	0,0	0,0	0,0
<i>Momordica balsamina</i> (MBA)	0,0	6,0	0,0	0,0
<i>Panicum maximum</i> (PMA)	5,2	7,0	0,7	0,5
<i>Pancreatium trianthum</i> (PTR)	2,0	9,0	0,6	0,4
<i>Panicum humile</i> (PHU)	0,0	4,0	0,0	0,0
<i>P. laetum</i> (PLA)	0,0	5,0	0,0	0,0
<i>Phyllanthus amarus</i> (PAM)	12,0	2,0	0,8	0,7
<i>Portulaca oleracea</i> (POL)	4,0	0,0	0,0	0,0
<i>Sesuvium portulacastrum</i> (SPO)	2,0	0,0	0,0	0,0
<i>Spermacoce verticillata</i> (SVE)	4,0	0,0	0,0	0,0
<i>Trianthema portulacastrum</i> (TPO)	9,0	4,9	0,5	0,4
<i>Tragus berteronianus</i> (TBE)	1,0	0,0	0,0	0,0
<i>Tribulus terrestris</i> (TTE)	11,8	7,6	1,0	1,0

T : Témoin ; DEF : défens.

Tableau V. Variation interannuelle de la phytomasse herbacée (g/m²) sous (SC) et hors (HC) couvert, de la végétation protégée (DEF) et témoin (T).

Années	Ferlo			Thyssé Kayemor		
	SC	HC	SC/HC	SC	HC	SC/HC
1995 DEF	159,3 ± 20,6	135,6 ± 17,1	1,18	383,6 ± 48,4	285,4 ± 48,5	1,35
T	150,8 ± 13,6	115,4 ± 20,9	1,31	213,0 ± 13,0	164,2 ± 18,0	1,30
1998 DEF	47,5 ± 7,7	25,2 ± 4,1	1,89	535,4 ± 50,0	365,2 ± 51,9	1,47
T	32,6 ± 9,9	20,5 ± 10,8	1,59	390,0 ± 26,9	250,7 ± 36,9	1,56
MOY : DEF	103,4 ± 14,2	80,4 ± 12,1	1,29	444,4 ± 47,7	317,3 ± 38,0	1,40
T	91,7 ± 12,8	68,0 ± 15,9	1,35	301,5 ± 20,0	207,5 ± 26,0	1,45

Discussion et conclusion

L'objectif de l'étude est d'évaluer l'influence de la pâture sur les relations herbe/arbre en établissant l'effet de l'arbre sur la végétation herbacée en défens. Nous avons alors examiné successivement le cortège floristique, la diversité spécifique et la production herbacée sous et hors couvert ligneux en zone protégée et non protégée.

L'arbre modifie localement la végétation herbacée

L'effet de l'arbre sur la strate herbacée en zone protégée ou non est le même ; il est possible de séparer distinctement les deux unités de milieu sous et hors couvert ligneux.

Cette distinction est encore plus nette en zone protégée car le facteur animal, qui pourrait certainement induire des perturbations, est complètement éliminé ; le seul facteur discriminant reste l'ombrage généré par le couvert de l'arbre. Ainsi, sur la carte factorielle, les groupes de relevés/espèces apparaissent bien individualisés sur l'axe F1. La valeur propre de cet axe factoriel est en effet extrêmement élevée, indiquant ainsi une dichotomie au niveau des écosystèmes et l'individualisation des groupes de relevés réalisés sous l'arbre, qui s'opposent aux autres.

Dans le cortège floristique des communautés, des espèces caractéristiques (à affinités sciaphiles et héliophiles) et des espèces indifférentes ou communes ont été identifiées. Le nombre d'espèces liées au couvert ligneux est nettement plus élevé que le nombre d'espèces inféodées aux milieux découverts. De même, dans la zone protégée, la végétation herbacée sous couvert est beaucoup plus diversifiée que celle du biotope découvert.

La production annuelle de la strate herbacée est toujours plus élevée sous couvert pour les différentes localités que hors couvert (de plus de 30 à 40 % en moyenne).

Ces résultats concordent avec ceux que nous avons [1, 2, 27, 28] observés en conditions actuelles en zones semi-arides. Ils corroborent aussi ceux rapportés par Belsky *et al.* [29] qui indiquent l'effet favorable de l'arbre sur la végétation herbacée faiblement pâturée.

Dans la zone protégée, l'arbre exerce ainsi un effet favorable sur la végétation herbacée, par rapport au biotope découvert, car il améliore la diversité spécifique et la production de phytomasse herbacée. Cet effet est nettement plus faible que dans les milieux régulièrement pâturés.

Tableau VI. Rapport des paramètres de diversité et de production des biotopes sous et hors couvert de la végétation des parcelles mises en défens (DEF) et témoins (T) au Ferlo et à Thyssé Kayemor, cycle 1995.

Paramètres	Ferlo		Thyssa Kayemor	
	T	DEF	T	DEF
Richesse floristique	1,6	1,26	1,10	1,10
Espèces exclusives	5	2,25	4,30	1,30
Indice de dissimilarité	0,51	0,46	0,15	0,41
Indice Shannon	1,35	1,18	1,13	1,19
Régularité	1,16	1,09	1,12	1,15
Production	1,35	1,29	1,45	1,40

Similarité ou homogénéité de la végétation sciaphile

Nous avons comparé le rapport de quelques paramètres de diversité et de production sous et hors couvert ligneux dans des parcelles de végétation protégée et non protégée (tableau VI).

Les valeurs maximales des divers indices sont de 5(T) et 2,25(D) au Ferlo, de 4,3(T) et 1,3(D) au Saloum pour les espèces exclusives, soit une différence de 2,75 et 3 points d'indice respectivement. Les valeurs minimales ont été observées pour l'indice de dissimilarité : 0,51 (T) et 0,46(D) au Ferlo ; 0,15(T) et 0,41 (D) au Saloum.

Au Ferlo, tous les rapports d'indice sont nettement plus élevés dans les zones témoins que dans les zones protégées ; la différence atteint en moyenne 0,60 point d'indice pour l'ensemble des paramètres. L'effet arbre apparaît nettement plus important dans ce milieu. La richesse floristique est plus élevée de 60 % (contre 26 % en défens). Les espèces exclusives sont 5 fois plus nombreuses sous arbre (contre 2,25 fois). Toutefois, la production de phytomasse herbacée n'est supérieure que de 35 % sous arbre (contre 29 % en défens).

Au Saloum, à l'exception des espèces exclusives et, dans une moindre mesure, de la production de phytomasse herbacée, le rapport des indices des autres paramètres sont plus faibles dans les zones témoins. La mise en défens n'a eu aucun effet sur la richesse floristique totale. L'effet est en revanche assez net sur l'indice de similitude (0,41 contre 0,15).

La protection, qui supprime la pâture et le piétinement du sol par les animaux, tend en effet à réduire l'hétérogénéité du milieu et, ainsi, à accroître l'homogénéité de la végétation herbacée dans les biotopes sous et hors arbre.

Enfin, tous les indices sont nettement plus faibles en zone protégée au Ferlo contrairement à Thyssé Kayemor : cela suggère

une individualisation plus marquée de la végétation sous couvert en zone protégée, dans cette localité. Dans ce milieu en effet, la mise en défens a entraîné une importante régénération de la végétation ligneuse, arbustive essentiellement [20], et en conséquence une augmentation du couvert.

Il existe des espèces liées à l'arbre, quel que soit le traitement : ce sont les espèces sciaphiles strictes. La plupart de ces espèces (*Alysicarpus ovalifolius*, *Brachiaria ramosa*, *Commelina forskalei*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Digitaria horizontalis*, *Panicum laetum* et *P. humile*) sont connues pour leur excellente qualité fourragère [30]. Celles-ci montrent des fréquences de présence à peu près équivalentes. D'autres présentent, en revanche, des fréquences totalement différentes, en raison de leurs affinités soit pour les milieux protégés, soit pour les milieux témoins. C'est le cas des espèces dont les fréquences de présence fluctuent au cours du temps.

Les valeurs du test de Spearman [31] ou test de rang des espèces au Ferlo et à Thyssé sur la base des fréquences de présence sont de 0,72 et 0,44 respectivement ($t = 6,33$ et $5,53$).

À 5 % près, la composition spécifique des pâturages dans ces deux milieux est significativement différente. Cela confirme l'existence d'affinités d'espèces pour les différents milieux.

Bien que la végétation herbacée protégée tende à être homogène (peu d'espèces à distribution plus régulière), les résultats relatifs à l'influence du couvert sont tout à fait comparables à ceux de la zone pâturée. La présence de l'arbre a agi ainsi sur la structure et la diversité spécifiques, et sur la production de phytomasse épigée. Il importe de poursuivre les investigations afin d'établir la qualité de ces pâturages sous arbre en zones protégée et non protégée. ■

Annexe 1. Liste des espèces citées

Acacia albida Del.	Indigofera dendroides Jacq.
Acacia macrostachya Reichenb ex Benth.	Indigofera hirsuta L.
Acacia tortilis Forsk.	Indigofera senegalensis Lam.
Achyranthes argentea Lam.	Ipomoea eriocarpa R. Br.
Adansonia digitata L.	Ipomoea pes-tigridis L.
Alysicarpus ovalifolius (Schum. & Thonn.) Léonard	Ipomoea vagans Bak.
Andropogon pedicellatum,	Merremia tridentata (Hochst) ex Choisy Hallier f.
Aristida mutabilis Trin.	Mitracarpus scaber Zucc.
Balanites aegyptica (L.) Del.	Mollugo nudicaulis Lam.
Brachiaria ramosa Stapf.	Momordica balsamina L.
Cassia mimosoides L.	Pancreatium trianthum Herb.
Cassia obtusifolia L.	Panicum humile Nees
Cenchrus biflorus Roxb.	Panicum laetum Kunth
Ceratothera sesamoides Endl.	Panicum maximum
Chloris prierii Kunth.	Parkia biglobosa (Jacq.) Benth.
Cleome gynandra L.	Phyllanthus amarus Schum. & Thonn.
Cochlospermum tinctorium A. Rich.	Portulaca foliosa Ker-Gawl.
Combretum glutinosum Perr. Ex-DC.	Portulaca oleracea L.
Combretum micranthum G. Don	Pterocarpus erinaceus Poir.
Combretum nigricans Lepr. ex Guill. et Perr.	Schoenefeldia gracilis Kunth
Commelina benghalensis L.	Sesuvium portulacastrum L.
Commelina forskalei Vahl.	Spermocoe stachydea
Corchorus tridens L.	Spermocoe verticilata
Cordyla pinnata (Lepr.) Milne-Redh.	Sterculia setigera Del.
Cucumis melo L.	Stylochiton hypogaeus Lepr.
Dactyloctenium aegyptium (L.) Beauv.	Tephrosia linearifolia DC
Dichrostachys cinerea (L.) Weight et Arn.	Tephrosia purpurea Pers.
Digitaria horizontalis Willd,	Tragus berteronianus Schult.
Eragrostis ciliaris (L.) R. Br.	Tragus racemosus (L.) Allioni.
Eragrostis pilosa (L.) P. Beauv.	Trianthema portulacastrum L.
Eragrostis tremula Hochst ex Steud.	Trianthema sedifolia
Guiera senegalensis J.F. Gemel.	Tribulus terrestris L.
Hibiscus diversifolius Jacq.	Ziziphus mauritiana Lam.
Indigofera aspera Perr. ex DC.	

Références

1. Akpo LE. Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. TDM 93 F. Paris : Orstom éditions, 1993.

2. Akpo LE. Effet de l'arbre sur la végétation herbacée dans quelques phytocénoses au Sénégal. Variation selon un gradient climatique. Thèse doctorat ès-Sciences, UCAD, Dakar, 1998, 133 p.

3. Akpo LE, Grouzis M. Effet du couvert ligneux sur la composition spécifique de la végétation herbacée en zone soudano-sahélienne. Bull IFAN, Série A 1997-1998 ; 49 : 133-55.

4. Grouzis M, Nizinski J, Akpo LE. L'arbre et l'herbe au Sahel : influence de l'arbre sur la structure spécifique et la production de la strate herbacée et sur la régénération des espèces ligneuses. In : Gaston A, Hernick M, Le Houérou HN, eds. Actes du IV^e Congrès international des terres de parcours. Montpellier : Agropolis, CTA ; Association française de pastoralisme, 1991 ; (I) : 207-10.

5. Akpo LE. Phenological interactions between tree and understory herbaceous vegetation of a Sahelian semi-arid savanna. Plant Ecol 1997 ; 131 : 241-8.

6. Grouzis M, Akpo LE. The influence of tree cover on herbaceous above and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. J Arid Environ 1997 ; 35 : 285-96.

7. Akpo LE, Grouzis M, Le Houérou HN. Tree shade effects on environmental factors in a savanna of Senegal. West African of Ecology applied J (article accepté).

8. Bernhard-Reversat F. Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. Oikos 1982 ; 38 : 321-32.

9. Bernhard-Reversat F. Le recyclage des éléments minéraux par la strate herbacée dans un peuplement naturel à Acacia et dans une plantation d'Eucalyptus au Sénégal. Acta Oecol Oecol Gener 1986 ; 7 : 353-64.

10. Kellman M. Soil enrichment by neo-tropical savanna trees. J Ecol 1979 ; 67 : 565-77.

11. Bosch OJ, Van Wyk JP. The influence of bushwmdtrees on the productivity of *Panicum maximum* a preliminary report. Hand Weidingsveren South Afr 1970 ; 5 : 69-70.

12. Charley JL, Cowling SW. Changes in soil nutrient status resulting from evergrazing and their consequence in plant communities of semi-arid areas. Proc Ecol Soc Aust 1986 ; 3 : 28-38.

13. Tréca B, Tamba S, Akpo LE, Grouzis M. Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du Nord-Sénégal. Rev d'Ecol 1996 ; 51 : 359-73 ; (Terre et Vie).

14. Le Houérou HN. The grazing land ecosystems of the African Sahel. Berlin : Springer-Verlag, 1989 ; 282 p.

15. Valenza J, Diallo K. Étude des pâturages du Nord-Sénégal. Études agrostologiques. Maisons-Alfort : Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux (IEMVT), 1972 ; 311 p.

16. Akpo LE, Grouzis M. Influence du couvert sur la régénération de quelques espèces ligneuses sahéliennes (Nord-Sénégal, Afrique de l'Ouest). Webbia 1996 ; 50 : 247-63.

17. Michel P. Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Étude géomorphologique. Thèse de doctorat ès sciences, Strasbourg, 1969, 1 167 p.

18. Bertrand R. Morpho-pédologie et orientations culturelles des régions soudaniennes du Sine-Saloum (Sénégal). Agron Trop 1971 ; 27 : 1115-90.

19. Péliissier P. Le paysan du Sénégal. Les civilisations agraires du Cayor à la Casamance. Saint Yriex : Fabrigue, 1996 ; 954 p.

20. Diatta M. Mise en défens et techniques agroforestières au Saloum (Sénégal). Effets sur la conservation de l'eau, du sol et sur la production primaire. Doctorat de spécialité, USLP, Strasbourg, 1994, 202 p.

21. Godron M, Daget P, Emberger L, et al. Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Paris : CNRS éditions, 1983 ; 292 p.

22. Lebrun JP. Énumération des plantes vasculaires du Sénégal. Et. Bot., 2. Maisons-Alfort : Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux (IEMVT), 1973 ; 209 p.

23. Berhaut J. Flore du Sénégal. Dakar : Clairafrique éditions, 1967 ; 486 p.

24. Lebrun JP, Stork AL. Énumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale. Genève : Conservatoire et Jardin botanique, 1991 ; 1992 ; 1995 ; 1997 ; 4 vol.

25. Daget P, Poissonet J. Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. Collection d'Ecologie, 18. Paris : Masson, 1982 ; 176 p.

26. Levang P, Grouzis M. Méthode d'étude de la biomasse herbacée des formations sahéliennes : application à la mare d'Oursi, Haute Volta. *Act Oecol Oecol Plant* 1980 ; 1 : 231-44.
27. Grouzis M, Akpo E. Influence d'Acacia raddiana sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée dans le Ferlo sénégalais. In : Grouzis M, Le Floc'h E, eds. *Un arbre au désert : Acacia raddiana*. Paris : IRD, 2003 : 249-62.
28. Akpo LE, Grouzis M, Bada F, Pontanier R, Floret C. Effet du couvert sur la structure de la végétation herbacée de jachères soudaniennes. *Sécheresse* 1999 ; 10 : 253-61.
29. Belsky AJ, Amundson RG, Duxbury JM, Riha SJ, Ali AR. Comparative effects of isolate trees on their under canopy environments in high- and low-rainfall savannas. *J Appl Ecol* 1993 ; 30 : 143-55.
30. Akpo LE, Banoïn M, Grouzis M. Effet de l'arbre sur la production et la qualité fourragères de la végétation herbacée : bilan pastoral en milieu sahélien. *Revue Med Vet* 2003 ; 154 : 619-28.
31. Scherrer B. *Biostatistiques*. Montréal; Paris; Casablanca : Gaëtan Morin éditions, 1984 ; 485 p.