

RECHERCHES ÉCOLOGIQUES SUR
UNE SAVANE SAHÉLIENNE DU
FERLO SEPTENTRIONAL, SÉNÉGAL

Introduction F.Bourlière
Présentation de la région
..... J.C.Bille, M.Lepage, G.Morel, H.Poupon
Description de la végétation J.C.Bille, H.Poupon
Biomasse végétale et production primaire nette
..... J.C.Bille, H.Poupon
Données préliminaires sur l'écologie des termites . . . M.Lepage
L'avifaune et son cycle annuel G. et M.Y.Morel
Les mammifères A.R.Poulet

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ET TECHNIQUE OUTRE-MER



PROGRAMME ORSTOM/SAHEL

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

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

Mémoires 1 à 7

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

Volume 26, 1972 : p. 325-472

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIEENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL,
SENEGAL : INTRODUCTION

par F. BOURLIÈRE *

A la suite des recherches ornithologiques poursuivies depuis 1954 dans les environs de Richard Toll (Sénégal) par G. Morel et M.Y. Morel (1954-1971) deux faits d'importance écologique générale se dégagèrent clairement.

Tout d'abord, il apparut que l'écologie des savanes sahéliennes était dominée par un facteur limitant essentiel : la longueur et la sévérité de la saison sèche. La rareté des ressources alimentaires restant disponibles à la fin de cette période fort peu productive fixait un plafond très bas aux populations sédentaires de consommateurs primaires et secondaires. Lors des pluies, l'abondance temporaire d'aliments végétaux et animaux permettait la coexistence de ces « consommateurs résidents » avec des « nomades » et « migrants » se nourrissant aux dépens du surplus saisonnier d'énergie disponible non utilisé par les sédentaires.

Par ailleurs, l'étude de la structure et de la dynamique des populations d'un oiseau granivore, le *Lagonosticta senegala*, révéla un taux de renouvellement extrêmement rapide des effectifs de cette espèce, ainsi que de nombreuses adaptations à la « saisonnalité » extrême du milieu.

Le Programme Biologique International offrant l'occasion d'entreprendre des études écologiques multidisciplinaires, la Direction générale de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer décida, avec l'aide des crédits alloués par la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique, d'entreprendre une étude globale de l'écosystème sahélien. Lors des réunions d'un groupe de travail *ad hoc*, les 4 janvier et 18 décembre 1965, un programme de travail fut établi et des moyens en personnel et matériel mis à notre disposition. Ainsi naquit le projet ORSTOM/SAHEL dont le présent fascicule résume les premiers résultats.

(*) Département de Physiologie, Faculté de Médecine, 45, rue des Saints-Pères, 75 - Paris, 6^e.



L'objectif de ce programme était de répondre aux trois questions suivantes :

1) Quelle est la composition floristique et faunistique de la « communauté biologique » sahélienne, dans son état naturel et dans ses conditions d'utilisation traditionnelle par les pasteurs nomades ? Quels sont les groupes dominants, du point de vue des échanges d'énergie et des cycles d'éléments ?

2) Quels sont les ordres de grandeur des productions primaire et secondaire dans cet écosystème simple ?

3) Par quels moyens végétaux et animaux sédentaires parviennent-ils à supporter une saison sèche aussi longue ? Quelles sont leurs principales adaptations physiologiques et comportementales ?

La région choisie pour cette participation française au



Figure 1. — Carte de situation, avec mention des principales localités citées dans le texte des articles de ce fascicule.

Programme Biologique International fut le nord du Ferlo sénégalais, plus précisément la réserve sylvo-pastorale des Six Forages, dans la République du Sénégal (fig. 1). Ce choix s'imposait pour deux raisons. D'une part, l'ORSTOM possédait depuis quelques années une petite station de terrain à Richard Toll qui pouvait servir de base permanente aux chercheurs. Cette station fut, en cours de programme, agrandie et dotée de facilités nouvelles (fig. 2). Un camp temporaire avancé fut établi à la limite du quadrat de référence choisi (fig. 3), permettant des séjours limités et pas trop inconfortables dans ce pays sans eau pendant neuf mois de l'année. Par ailleurs, les travaux ornithologiques entrepris depuis plus de dix ans par G. et M.Y. Morel, ainsi que les prospections pédologiques, botaniques et entomologiques des chercheurs de l'IFAN, de l'ORSTOM et de l'Université de Dakar avaient déjà « déblayé » le terrain. L'identification des plantes et animaux faisant l'objet d'études écologiques ne posait, en particulier, plus guère de problèmes.



Figure 2. — La Station d'Ecologie ORSTOM à Richard-Toll, base permanente de l'équipe chargée de l'exécution du programme ORSTOM/Sahel.

Certes le Nord-Ferlo présente aussi certains inconvénients. L'ancienneté de son utilisation par l'homme à des fins pastorales a entraîné un appauvrissement de la faune en Ongulés sauvages. Il y a un siècle encore, ces savanes arbustives voyaient nomadiser au gré des saisons des troupeaux d'éléphants, de girafes, de gazelles et peut-être de damalisques. Le lion et le léopard n'y étaient pas rares et l'autruche abondante. Tout ceci n'est plus qu'un souvenir. Par contre, les pasteurs peuls (ou foubé) ont augmenté la taille de leurs troupeaux de zébus, de chèvres et de



Figure 3. — Le camp temporaire en bordure du quadrat de référence de Fété-Olé. Le campement, protégé par une barrière et un pare-feux, comporte un petit bâtiment pour le stockage du matériel, deux abris pour les chercheurs et le personnel, ainsi que la station météorologique. Au centre, les deux remorques-citernes permettant d'amener l'eau du forage de Tatki.

moutons. Autour du puits de Tatki, situé à 20 kilomètres à vol d'oiseau de la zone étudiée, se maintient ainsi en permanence un cheptel minimum de 12 000 bovins et 12 000 caprins et ovins représentant un « poids vif à l'hectare » de 23 Kg (1). Cette biomasse de consommateurs herbivores domestiques est-elle supérieure ou inférieure à ce qu'était la biomasse originelle d'ongulés sauvages ? Il est difficile de le dire. En tout cas le nomadisme actuel des ongulés domestiques n'entraîne pas de « surpâturage » généralisé de la région, celui-ci étant limité à un rayon de 3 kilomètres autour des puits. Pour éliminer l'interférence du bétail domestique il fut donc décidé d'installer la zone d'étude en dehors des aires du parcours habituelles des troupeaux peuls. Après une prospection préliminaire par G. Morel, A.F.G. Naegelé et G. Fotius, ce fut la région de Fété Olé (parfois orthographiée sur certaines cartes Pété Olé) qui fut choisie. Le bétail n'y pénètre qu'occasionnellement et son impact trophique ne doit pas, du

(1) Cette biomasse a été calculée en tenant compte de la structure démographique des troupeaux de bovins dans cette région (J.C. Bille, comm. pers.), à savoir, pour 50 têtes de bétail : 6 veaux de l'année, 12 non-adultes dans leur seconde et troisième année, 30 adultes et 2 gros taureaux. Le poids moyen de chacune de ces catégories d'âge est de 60 Kg, 140 Kg, 260 Kg et 300 Kg. Pour les moutons et chèvres, le poids moyen est de 15 Kg.

moins quantitativement, être très différent de celui exercé autrefois par les Ongulés sauvages.

La richesse spécifique de la flore et de la faune du Nord-Ferlo est faible : 101 espèces de Phanérogames, environ un millier d'espèces d'Arthropodes, 5 espèces d'Amphibiens, 13 espèces de Reptiles (2 tortues, 3 serpents, 8 lézards) ont été observées à ce jour. La faune du sol est très pauvre, et un groupe aussi important que celui des vers de terre manque généralement. Les principaux consommateurs animaux sont incontestablement les termites (19 espèces), les oiseaux (108 espèces) et les mammifères (34 espèces sauvages et 5 domestiques, quelques rares ânes et dromadaires s'ajoutant aux bovins, caprins et ovins). Il fut donc décidé de concentrer les recherches, dans une première phase, sur la biomasse végétale et la production primaire, ainsi que sur la densité de peuplement, la biomasse, la production et l'impact trophique des termites, oiseaux et mammifères. L'équipe chargée de ce travail fut composée de 5 chercheurs permanents : J.C. Bille (ORSTOM), M. Lepage (Boursier PBI), G. Morel (ORSTOM), M.Y. Morel (CNRS) et A.R. Poulet (ORSTOM). Y contribuèrent également 5 chercheurs temporaires : M. Bocoum (ORSTOM), D. Gillon (ORSTOM), Y. Gillon (ORSTOM), C. Perrière (Boursier PBI) et H. Poupon (ORSTOM). Leurs premiers résultats font l'objet de ce fascicule qui sera complété, au cours des mois à venir, par d'autres articles de synthèse.

Le programme ORSTOM/SAHEL n'est, en effet, pas terminé. Les recherches vont se poursuivre, en 1972 et 1973, grâce à l'aide de l'ORSTOM que je tiens, en tant que président du Comité Spécial pour le Programme Biologique International (SCIBP), à remercier pour le concours précieux qu'il a apporté à l'entreprise lancée en 1964 par le Conseil International des Unions Scientifiques (ICSU). Les recherches en cours portent sur l'énergie incidente, les bilans de l'eau, de l'azote et du phosphore, la production ligneuse, la dormance des graines, l'écologie des termites et la dynamique de population des oiseaux granivores.

SUMMARY

The Sahel (dry thornbush savana) of Africa is one of the simplest tropical ecosystems. Its biotic community comprises a small number of plant and animal species and its climate is characterized by a single and short rainy season followed by a long period of drought. This ecosystem has not been drastically modified by man, except for the replacement in some areas of most large wild ungulates by domestic species.

The « Ferlo septentrional » in Northern Senegal (fig. 1) has been selected as a suitable area for long-term ecological studies, as its vegetation and fauna were reasonably well known and the

proximity of the Richard-Toll field station (fig. 2) afforded logistic facilities. Furthermore the region is only partially inhabited by nomadic cattle herders (Fulani), whose herds have an average standing crop biomass of about 30 Kg/ha (fresh weight). This facilitates comparison of « wild » and « managed » components of the same ecosystem type.

A field base has been established at Fété Olé (fig. 3), close to the one square-kilometer reference quadrat, located outside the area regularly visited by fulani cattle herds. All the data presented in this first set of papers have been gathered within this quadrat, or in the 100 Km² area surrounding it.

The ORSTOM/SAHEL Project forms part of the French contribution to the International Biological Programme (PT Section) and the support given by the ORSTOM (French Overseas Research Organization) is gratefully acknowledged. Investigations will be continued for a further two years, and progress reports will continue to be published in this journal.

BIBLIOGRAPHIE

- Principales publications écologiques et éthologiques basées sur des recherches effectuées depuis 1955 à la Station de Richard-Toll (Sénégal)
- BILLE J.C. (1972). — *Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel. Description.* Rapport de l'ORSTOM, Centre de Dakar, 51 p., 11 pl.
- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1971). — *Carte de végétation de la zone d'étude de Fété Olé.* Centre ORSTOM de Dakar. Carte au 1/1000.
- BOURLIÈRE, F. et HADLEY, M.J. (1970). — The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1 : 125-152.
- COLLIAS, N.E. et COLLIAS, E.C. (1969). — Size of breeding colony related to attraction of mates in a tropical passerine bird. *Ecology*, 50 : 481-488.
- COLLIAS, N.E. et COLLIAS, E.C. (1970). — The behaviour of the West African village weaverbird. *Ibis*, 112 : 457-480.
- COLLIAS, N.E. et COLLIAS, E.C. (1971). — Some observations on behavioural energetics in the village weaverbird. I. Comparison of colonies from two species in nature. *Auk*, 88 : 124-133.
- CROOK, J.H. (1958). — Etudes sur le comportement social de *Bubalornis a. albirostris* (Vieillot). *Alauda*, 26 : 161-195.
- CROOK, J.M. (1960). — Studies on the social behaviour of *Quelea q. quelea* (Linn.) in French West Africa. *Behaviour*, 16 : 1-5.
- LESCURE, J. (1971). — L'alimentation du crapaud *Bufo regularis* Reuss et de la grenouille *Dicroglossus occipitalis* (Günther) au Sénégal : *Bull. IFAN*, A, 33 : 446-466.
- MOREL, G. (1959). — Le parasitisme de *Lagonosticta senegala* par *Hypochera chalybeata*. *Ostrich*, Supplément 3 : 157-159.
- MOREL, G. (1968). — L'impact écologique de *Quelea quelea* (L.) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce Ploceidé. *Terre et Vie*, 22 : 69-98.
- MOREL, G. (1969). — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mémoires de l'ORSTOM*, 29 : 1-179.

- MOREL, G. (1969). — Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional. II. Liste des oiseaux. *Bull. IFAN*, A, 31 : 1248-1258.
- MOREL, G. (1972). — Liste commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie. *Rapport de l'ORSTOM, Centre de Dakar*. 139 p., carte.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1956). — Recherches écologiques sur *Quelea quelea quelea* (L.) de la basse vallée du Sénégal. I. Données quantitatives sur le cycle annuel. *Bull. IFAN*, A, 17 : 617-663.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1956). — Recherches écologiques sur *Quelea quelea quelea* (L.) de la basse vallée du Sénégal. II. La reproduction. *Alauda*, 24 : 97-122.
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1962). — Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du bas Sénégal. *Terre et Vie*, 16 : 371-393.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1957). — Notes complémentaires sur l'écologie et l'éthologie du *Quelea quelea quelea* (L.). *Alauda*, 25 : 81-93.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1961). — Une héronnière mixte sur le bas Sénégal. *Alauda*, 29 : 99-117.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1962). — Le reproduction des oiseaux dans une région semi-aride : la vallée du Sénégal. *Alauda*, 30 : 161-203, 241-269.
- MOREL, G. et MOREL, M.Y. (1970). — Adaptations écologiques de la reproduction chez les oiseaux granivores de la savane sahélienne. *Ostrich*, Supplément 8 : 323-331.
- MOREL, G.; MOREL, M.Y. et BOURLIÈRE, F. (1957). — The black-faced weaver bird, or dioch, in West Africa : an ecological study. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 54 : 811-825.
- MOREL, G. et ROUX, F. (1962). — Données nouvelles sur l'avifaune du Sénégal. *Oiseau*, 32 : 28-56.
- MOREL, G. et ROUX, F. (1966). — Le Sénégal, région privilégiée pour les migrateurs paléarctiques. *Ostrich*, Supplément 6 : 249-254.
- MOREL, G. et ROUX, F. (1966). — Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. *Terre et Vie*, 20 : 19-72, 143-176.
- MOREL, M.Y. (1964). — Natalité et mortalité dans une population naturelle d'un passereau tropical, le *Lagonosticta senegala*. *Terre et Vie*, 18 : 436-451.
- MOREL, M.Y. (1967). — Les oiseaux tropicaux élèvent-ils autant de jeunes qu'ils peuvent en nourrir ? Le cas de *Lagonosticta senegala*. *Terre et Vie*, 21 : 77-82.
- MOREL, M.Y. (1969). — Contribution à l'étude dynamique de la population de *Lagonosticta senegala* (L.) (Estrildidés) à Richard-Toll (Sénégal). Interrelations avec le parasite *Hypochoera chalybeata* (Viduinés). Thèse de Doctorat ès sciences, Université de Rennes. A paraître dans les *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris.
- ROUX, F. (1959). — Capture des migrateurs paléarctiques dans la basse vallée du Sénégal. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 31 : 334-340.
- ROUX, F. (1959). — Quelques données sur les Anatidés et Charadriidés paléarctiques hivernant dans la basse vallée du Sénégal. *Terre et Vie*, 13 : 315-321.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL,
SENEGAL : PRESENTATION DE LA REGION

par J.C. BILLE, M. LEPAGE, G. MOREL et H. POUPON *

Fété Olé est un lieu-dit habité par les pasteurs peuls quelques mois chaque année, à l'époque où les troupeaux trouvent eau et nourriture dans un pays peu hospitalier. Le point est proche de l'intersection du 16^e parallèle Nord et du 15^e méridien Ouest, dans le Centre Nord de la République du Sénégal, à plus de 150 kilomètres de la côte atlantique.

Il y a une vingtaine d'années, des forages profonds de 200 à 300 mètres furent réalisés dans cette partie du Sénégal, entraînant de multiples changements pour les habitants qui purent se fixer autour des points d'eau. Mais Fété Olé lui-même est distant de plus de 20 kilomètres des forages de Tatki et Mbidi et a échappé à leur influence.

Cet isolement a été déterminant dans le choix du site comme terrain d'études en 1968 dans le cadre de la participation franco-sénégalaise du Programme Biologique International. Une aire d'un kilomètre carré y fut délimitée, protégée par un double système de pare-feux et partiellement enclose. Dans le même temps, un campement sommaire était aménagé à proximité pour permettre aux biologistes de disposer sur place d'un hébergement, de leur matériel et de conditions de travail un peu moins pénibles.

La zone d'études est presque plate, son altitude est de l'ordre de 40 mètres, et son insignifiance lui vaut de ne porter aucun nom sur les cartes : ce n'est pas le vrai Ferlo, situé plus au sud, ni même le Djoloff dont les paysages sont voisins mais moins déshérités. Ce n'est pas, non plus, le Diéri, pays sableux qui borde la vallée et où les cultures sont encore possibles.

Les éleveurs de bétail transhumants en parlent comme du Fouta, terme vague qui désigne n'importe quelle brousse de l'intérieur des terres, n'importe quelle savane arbustive sèche, ou tout ce qui ne mérite pas d'être précisé.

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

Le « Sahel » :

Une même incertitude se retrouve dans les diverses zonations climatiques ou physionomiques proposées pour l'Afrique de l'Ouest. En 1935, le Commandant Augieras dont le point de vue est celui du chasseur en aurait fait sa « Petite brousse soudanaise ». En 1938, A. Chevalier y voit la zone sahélienne, ou des steppes à épineux, et A. Aubreville la zone « Présahélienne ».

Plus tard, J. Trochain (1940) fait passer par Fété Olé la limite des domaines botaniques sahélo-saharien et sahélo-soudanien, limite marquée par l'apparition du *Combretum glutinosum*. En 1949, Aubreville encore place Fété Olé entre les climats sahélo-sénégalais et sahélo-soudanais. Enfin sur la carte de J.M. Rattray (1960) notre localité d'étude se situe entre le Sahel à *Cenchrus biflorus* et la zone soudanienne à *Andropogon*, les deux plantes coexistant sur la dition.

L'objet de cet article introductif est de préciser à la fois le terme de Sahel et les conditions de milieu propres au site de Fété Olé : géomorphologie, sols, climat, tous éléments dont la connaissance fut indispensable aux travaux de tous les participants au programme PBI.

I. ETUDE DU SUBSTRAT

1. GÉOLOGIE :

Nous nous sommes largement inspirés pour cette rédaction des travaux de P. Michel (1969), document de base en la matière, où il est possible de trouver tous les renseignements complémentaires ainsi qu'une abondante liste de références bibliographiques.

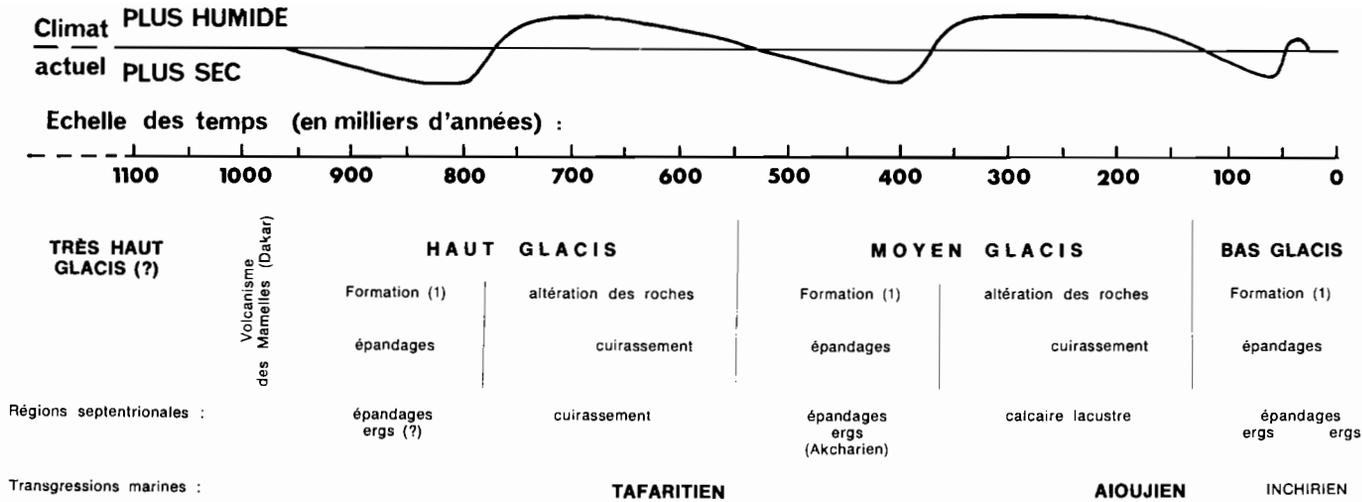
a) *Historique du Secondaire et du Tertiaire :*

La région étudiée fait partie de l'unité géologique du bassin sénégal-mauritanien. Dans ce bassin, les sédiments se sont accumulés sur de grandes épaisseurs (une puissance de plusieurs milliers de mètres dans le Sénégal occidental, diminuant jusqu'à 400 à 600 m dans le Ferlo oriental).

A la fin du Tertiaire, les parties orientale et centrale du bassin sont totalement émergées. Nous avons une accumulation de dépôts continentaux de grès argileux : c'est le Continental terminal. Sous un climat humide, entre la fin du Tertiaire et le début du Quaternaire, la surface aplanie du Continental terminal subit un cuirassement.

b) *Historique du Quaternaire :*

La morphogénèse s'explique par une alternance de périodes sèches et de périodes humides, que l'on peut plus ou moins mettre



(1) Période d'érosion mécanique prédominante : d'abord creusement linéaire, puis érosion aréale par ruissellement diffus ; les cours d'eau déposent des nappes de galets. Les épandages achèvent le façonnement du glacis.

Figure 1. — Schéma morphoclimatique et chronologie du Quaternaire ancien et moyen dans les bassins des fleuves Sénégal et Gambie, d'après P. Michel, 1969.

en rapport avec des variations du niveau marin. Au cours de ces variations, il se forme des glacis étagés en plusieurs niveaux, par entailles successives du réseau hydrographique.

Au cours de la seconde période humide (Fig. 1), des lacs se forment dans le Sahel, alimentés par les crues du fleuve ou par des émergences de la nappe phréatique. Il s'y dépose des calcaires lacustres.

Le climat devenant ensuite plus sec, il se produit un épandage par action éolienne et un grand erg couvre le Ferlo septentrional. Lors de la période humide suivante (40 000 ans B.P.), les dunes subissent une pédogénèse.

Au Quaternaire récent (Fig. 2), une grande période aride aboutit à la formation d'un nouvel erg. Ces dunes sont appelées « dunes rouges » (à cause d'une rubéfaction des horizons supérieurs). Ces dunes sont peu caractéristiques dans notre région ; sous un climat sans doute légèrement plus sec que de nos jours, ces cordons dunaires ont été remaniés en petits alignements.

Au cours d'une dernière phase de transgression marine (Nouakchottien), la mer s'avance dans la basse vallée du Sénégal et le sillon du Lac de Guiers. Certains géologues (P. Michel, 1969) placent une dernière pulsation du climat (plus humide) à l'époque historique — peut-être au Moyen Age — dans toute la zone Nord-sahélienne.

2. DESCRIPTION DES PRINCIPAUX ENSEMBLES :

Le Ferlo septentrional est un plateau en pente douce incliné vers le fleuve. Le matériel dunaire recouvre les dépôts anciens ; la cuirasse ferrugineuse a été presque détruite en totalité.

La cuirasse (affleurante ou subaffleurante par endroits) est recouverte dans les régions septentrionales par une couche de sable d'une épaisseur de 1 à 3 m, correspondant à l'erg ancien (anté-Inchirien). Quelques grands cordons dunaires formés au cours de l'Ogolien recouvrent cette région.

a) *La cuirasse :*

Elle est exclusivement ferrugineuse. Son épaisseur ne dépasse guère 1 m. Elle a été détruite dans sa majeure partie par érosion au cours du Quaternaire. Ses débris ont souvent été cimentés en une nouvelle cuirasse secondaire (gravillonnaire indurée).

b) *Ancien erg :*

Façonné au cours de la période aride précédant la transgression inchirienne, il est aplani et ses sols présentent une accumulation de sesquioxydes de fer. Ce sont des sables de couverture ; leur modelé est mou et contraste avec celui des dunes rouges. Au cours de la transgression inchirienne, il se produit un colluvionnement et un colmatage des interdunes. Les dépôts lacustres ont été

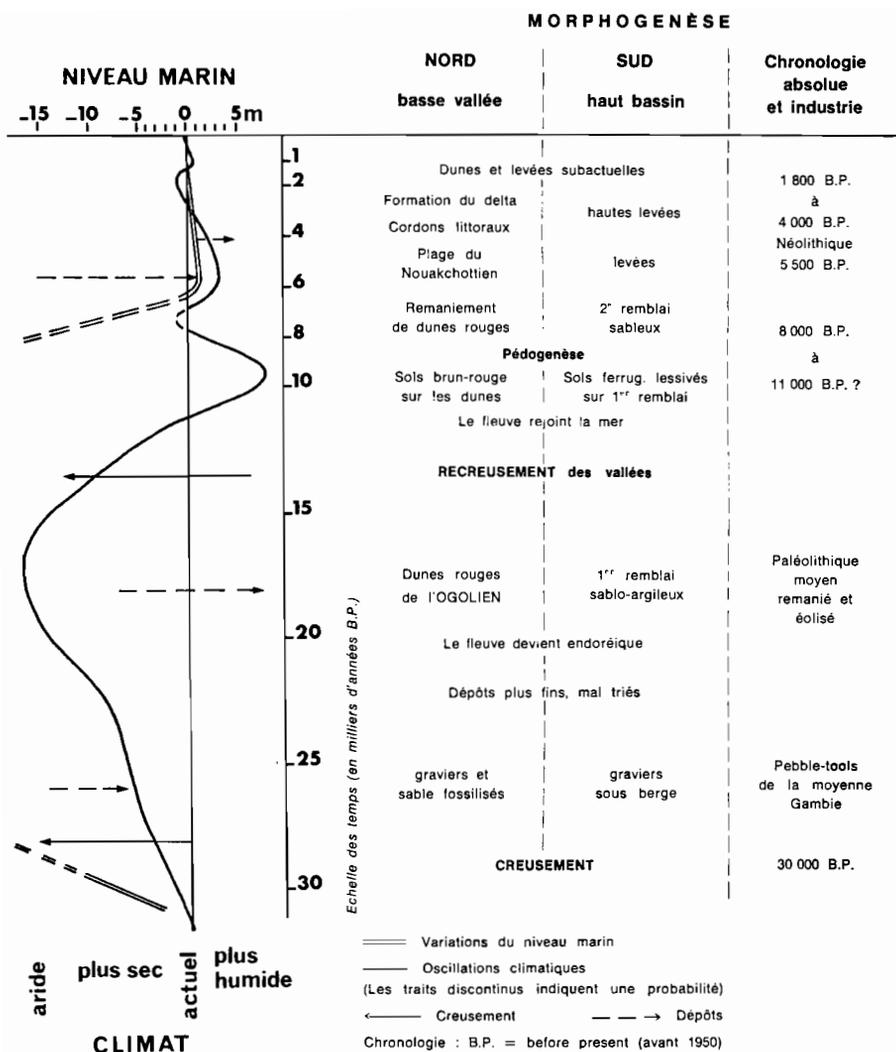


Figure 2. — Schéma morphoclimatique et chronologie du Quaternaire récent dans le bassin du fleuve Sénégal, d'après P. Michel, 1969.

dissous et remodelés en calottes. La végétation arborée semble avoir été très dense à cette époque, stimulant la pédogénèse.

c) *Dunes rouges* :

Ce sont de grands alignements orientés N.E. - S.W., s'étirant sur une dizaine de kilomètres de long. L'intervalle entre deux cordons est d'environ 2 à 3 kilomètres. Leur hauteur relative ne dépasse pas 30 m.

d) *Remaniements de dunes rouges* :

Ils aboutissent à la formation de petits alignements dunaires. Leur orientation est différente (N.N.E. - S.S.W.). Leur longueur moyenne est d'environ 2 kilomètres et leur espacement de 200 à 300 m. Les interdunes sont occupés par des mares temporaires allongées.

3. LES SOLS :

L'étude pédologique de la zone de référence a été effectuée par une mission de la section pédologique de l'ORSTOM de Dakar (R. Boulet et Y. Leprun, 1970).

a) *Description des sols* :

Les sols (Fig. 3) varient suivant la topographie : ferrugineux peu lessivés, typiques sur les sommets et les pentes, ils sont engor-

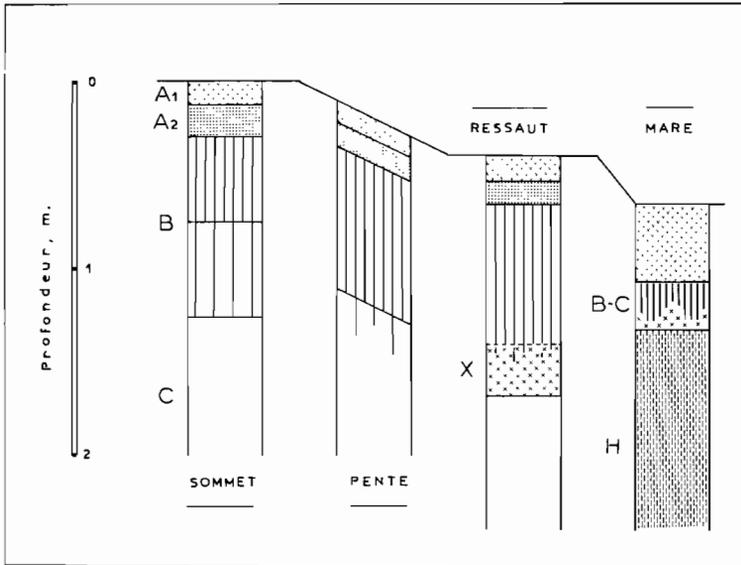


Figure 3. — Chaîne de sols, d'un sommet de dune à un fond de mare : A1, horizon humifère ; A2, horizon lessivé ; B, horizon d'accumulation du fer ferrique ; C, base (sables) ; B-C, horizon à structure prismatique ; H, pseudogley ; X, taches et conérétiens.

gés en profondeur sur les replats et plus ou moins hydromorphes dans les bas-fonds. La présence par endroits d'un niveau calcaire en profondeur entraîne l'existence d'un sol brun sur calcaire.

b) *Analyse :*

L'analyse granulométrique montre que ces sols sont riches en éléments fins, ce qui détermine des phénomènes de battance. Le rapport A/S, ou Argile + Limon/Sables, est particulièrement élevé : entre 10 et 20 sur les sommets et les pentes, 20 et 30 sur les replats et bas de pentes, et supérieur à 30 dans les mares.

Le rapport C/N est faible dans l'ensemble, indiquant une minéralisation rapide de la matière organique généralement présente en faible quantité. Pour les sols ferrugineux peu lessivés, la teneur en matière organique totale décroît de 5 % en moyenne en surface à 1 % deux mètres au-dessous. Les valeurs sont plus constantes en sols bruns (2 à 3 % sur l'ensemble du profil) et plus élevées en surface en sol hydromorphe : 10 à 20 %. En outre, la macro-faune du sol est absente et il n'existe, par exemple, quasi aucune trace de lombrics.

Les faibles teneurs en bases échangeables (sauf dans l'horizon A des mares) traduisent la valeur médiocre du complexe absorbant. La nutrition minérale des plantes est mal assurée. Les cations les plus abondants sont le calcium (dans les horizons superficiels) et le magnésium (dans les horizons profonds).

Il faut noter également les faibles valeurs de la porosité sur l'ensemble des profils, à mettre en relation avec la teneur en sables fins.

Dans le cas des sols bruns sur calcaire, peut-être en rapport avec une activité biologique, les teneurs en argile sont beaucoup plus fortes (15 % entre 0 et 15 cm). Les bases échangeables sont élevées et correspondent essentiellement au calcium (28 méq. de calcium pour 100 g de terre à 2 m de profondeur).

c) *Conclusions :*

Ces sols sont donc fondamentalement des sols ferrugineux peu lessivés présentant des variations de leur pédogénèse selon le matériau et la pente. Sur les pentes dunaires, nous caractérisons un horizon B de couleur et de structure différentes. Il faut noter le jeu subtil des variations dues à la pente (replats), ainsi que l'hydromorphie des bas-fonds (mares) où s'accumule temporairement l'eau des précipitations.

4. RÉGIME HYDRIQUE DES SOLS :

Les mesures de teneur en eau des sols ont été effectuées au cours de l'année 1970, en prélevant des échantillons tous les 40 cm jusqu'à 2 m de profondeur. Les profils hydriques ont été étudiés conjointement avec les profils pédologiques. Nous avons choisi

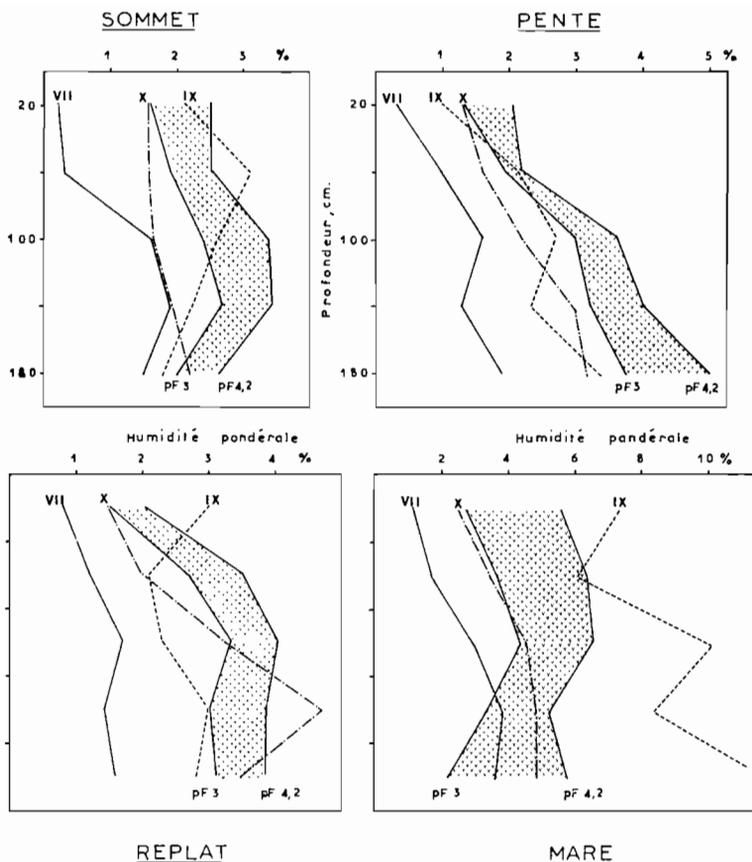


Figure 4. — Profils hydriques des sols. Comparaison entre l'eau disponible théorique (pF 3 à 4,2) et les teneurs en eau du sol en juillet (VII), septembre (IX) et octobre (X).

4 emplacements : sommet de dune, pente dunaire, replats et fonds de mare.

La figure 4 présente les résultats. Les dates choisies sont le 15 juillet, avant le début de la saison des pluies (18-VII), qui peut être considéré comme le profil sec minimum observé ; le 15 septembre, après une chute d'eau de 170 mm, qui sera le profil humide maximum observé ; le 15 octobre, après la fin de la saison des pluies (200 mm). Nous noterons que la dernière pluie enregistrée a eu lieu le 20 septembre (20 mm). On a également schématisé sur les représentations l'eau utile pour les plantes, c'est-à-dire l'eau contenue entre les pF 3 et 4,2.

La comparaison de ces profils et de leur évolution permet de dégager certaines conclusions :

— Rappelons tout d'abord que l'année 1970 fut déficitaire par rapport à la moyenne d'environ 150 mm. Sur sommet et pente, le point de flétrissement n'a été dépassé que dans les horizons supérieurs ; dès le 15 octobre (25 jours après la dernière pluie), les profils sont biologiquement secs.

— En replat, il existe un niveau engorgé en profondeur (cf. l'étude pédologique précédente). Des mesures effectuées le 15 décembre montrent que cet engorgement a entièrement disparu : l'ensemble des valeurs est inférieur au point de flétrissement.

— En mare, les niveaux sont engorgés dès les premières pluies. A noter que cet engorgement se résorbe très vite mais qu'il reste de l'eau utilisable en profondeur (150 cm) pendant un certain temps ; l'équilibre s'effectue aux environs du point de flétrissement.

— En rapport avec la brièveté des pluies, les profils hydriques évoluent très rapidement vers les valeurs déficitaires. A noter les différences entre sommet et pente, et entre pente et replat, variations intéressantes lorsqu'on sait que les fluctuations de pente ne dépassent guère 1 à 2 %.

II. DESCRIPTION DES PAYSAGES

On peut distinguer sur une zone d'environ 250 km², centrée sur le terrain d'étude (figure 5), cinq grands types de paysages. Nos définitions de ces paysages s'appuient sur des critères généraux, tels la présence d'une couche de sable plus ou moins importante, la forme, l'espacement, l'abondance des mares, la densité et la répartition des arbres, l'aspect et l'étendue des surfaces dépourvues de végétation.

a) CUIRASSE affleurante ou subaffleurante (Fig. 6) :

Nous constatons la présence d'un niveau cuirassé ou gravillonnaire, soit en surface, soit à faible profondeur. Le relief général est subhorizontal. Les horizons de surface ont été plus ou moins déblayés par l'érosion, donnant naissance à des étendues découvertes avec affleurement de concrétions ferrugineuses. Des effondrements de la cuirasse forment par colmatage des mares temporaires. Si l'on excepte ces dernières, les arbres sont généralement groupés en bosquets disséminés sans organisation apparente. Les surfaces dépourvues de végétation (essentiellement causées par l'action éolienne) sont très étendues.

b) PETITS SYSTÈMES DUNAIRES :

1. *Systèmes non orientés* (Fig. 7 A).

Le paysage est caractérisé par des dunes de faible amplitude et sans orientation bien définie. Le relief y est faible. Les mares,

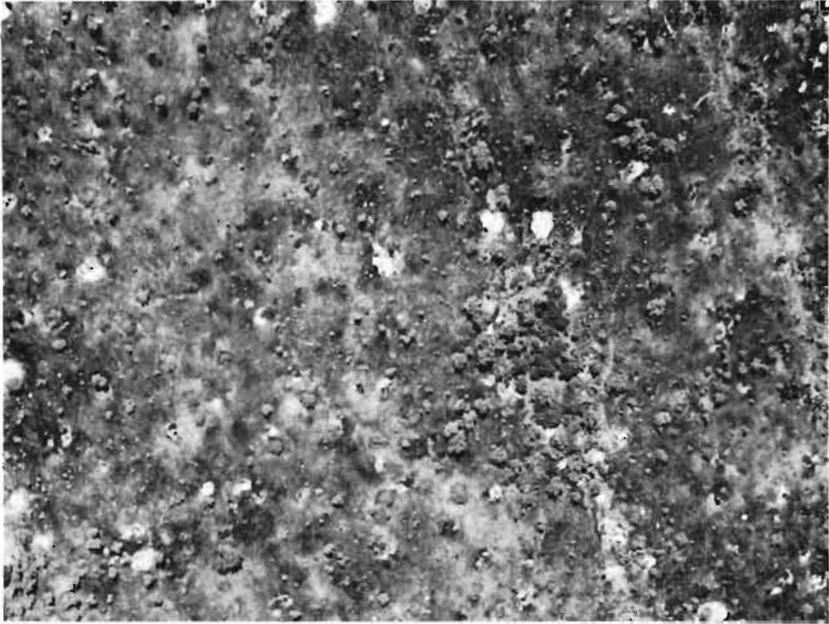


Figure 5. — Vue aérienne verticale du quadrat de référence. On distingue un peu à droite du centre de la photographie un groupe d'arbres occupant une dépression. Les taches claires, sans végétation, correspondent aux grosses termitières.

dépressions fermées, sont de l'ordre de 5 à 7 pour 25 hectares et distantes de 200 m environ. Les arbres sont répartis différemment selon la topographie : groupés dans les mares, ils sont implantés d'une manière plus homogène sur les dunes. C'est le paysage du quadrat de référence.

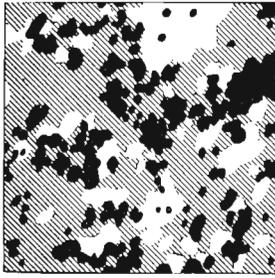
2. *Systèmes orientés* (Fig. 7 B).

Une orientation de ce paysage est bien décelable. Nous avons une série de petites dunes parallèles dont l'orientation peut varier selon la région considérée. Les ondulations sont aussi plus ou moins nettes et il est parfois difficile de trancher entre ces deux formes de petits systèmes dunaires. Les arbres se groupent autour de bas fonds étirés en longueur.

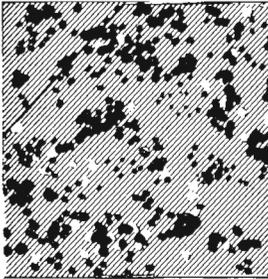
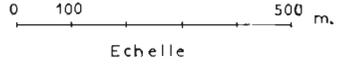
c) GRAND SYSTÈME DUNAIRE :

1. *Cordons dunaires* (Fig. 7 C) :

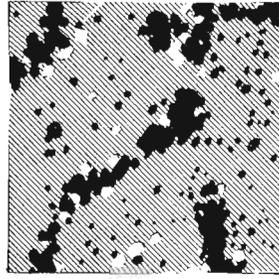
Ce sont des dunes qui forment des alignements de plusieurs dizaines de kilomètres de long sur 1 à 2 de large. Leur orientation est approximativement E.N.E. - W.S.W. ; la végétation arborée est répartie de façon homogène.



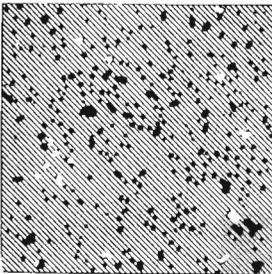
6



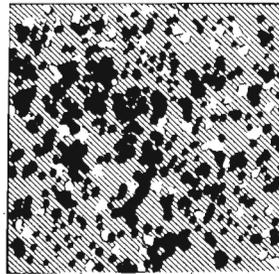
7A



7B



7C



7D

Figures 6 et 7. — Physiologie des paysages, représentation schématique. En 6, cuirasse affleurante ou subaffleurante. — En 7a, petits systèmes dunaires non orientés. — En 7b, petits systèmes dunaires orientés. — En 7c, grand système dunaire, dunes. — En 7d, grand système dunaire, interdune.

2. *Interdunes* (Fig. 7 D) :

Ce sont des surfaces déprimées comprises entre des massifs de dunes. Les arbres, nombreux, sont groupés en bosquets autour de mares anastomosées.

Les proportions relatives de ces paysages sont approximativement de 85 à 90 % pour les sables et de 10 à 15 % pour la cuirasse.

III. CLIMAT

Afin de pouvoir relier les études écologiques entreprises à Fété Olé aux facteurs du climat, on installa dès 1969 un dispositif de mesures climatiques pour la température et l'humidité de l'air et la hauteur des précipitations.

En fait, pour les raisons énoncées plus loin, ces premières données sont fort incomplètes à l'heure actuelle et, Fété Olé se situant approximativement à égale distance de Linguère (15° 23' N. et 15° 09' W.) et de Podor (16° 38' N. et 14° 56' W.), on a utilisé les données obtenues par les services météorologiques du Sénégal pour ces deux villes.

A) INSTALLATION DU POSTE.

La station de Fété Olé comporte :

- un abri anglais en bois de type standard contenant uniquement un thermohygrographe Jules Richard à bande hebdomadaire ;
- un pluviomètre type Association à lecture directe.

L'installation et le fonctionnement de cette station se sont heurtés à de nombreuses difficultés :

- a) Absence sur le terrain d'un observateur permanent.
- b) Passages du personnel scientifique parfois très épisodiques : les rythmes de travail sur le terrain expérimental situé à 70 kilomètres de Richard-Toll sont fort irréguliers ; les fiches climatiques sont donc à certaines périodes très incomplètes.
- c) Manque de matériel de rechange : le seul thermohygrographe disponible a été utilisé sans interruption depuis juillet 1969 et n'a jamais pu être ni vérifié, ni réétalonné.

En ce qui concerne les précipitations, on a pu obtenir du gardien qu'il note le jour, voire l'heure, des pluies.

B) PLUVIOSITÉ.

Ce facteur a une grande importance dans la région étudiée : à partir de juin la mousson s'avance, repoussant l'harmattan.

a) *Pluviométrie* :

La figure 8 résume la distribution des pluies à Fété Olé en 1970 et 1971 et le tableau suivant indique les précipitations

moyennes mensuelles recueillies à Linguère et Podor (en mm, d'après P. Michel et al., 1969 pour la période 1931-1960).

	J	F	M	A	M	J	J
Podor	0,6	1,6	1,0	0,1	3,2	16,2	67,7
Linguère	0,1	1,5	1,6	0,0	3,6	31,4	100,7
	A	S	O	N	D	Total annuel	
Podor	133,3	83,8	23,2	3,0	2,0	335,7	
Linguère	209,0	135,5	45,0	4,3	2,0	534,7	

Plusieurs constatations s'imposent :

— A Fété Olé, en 1970 et 1971, la hauteur annuelle des précipitations a atteint respectivement 208,7 et 202,2 mm. Ce sont donc deux années nettement déficitaires. Par contre, au cours de l'« hivernage » 1969 la pluviométrie a été normale. A cette époque aucune mesure n'a été effectuée à Fété Olé ; cependant, si on se reporte aux chiffres cités par M.Y. Morel (1972) relatifs aux hauteurs de précipitations à Richard-Toll, on remarque que 1969 a été une année normale alors que 1968, 1970 et 1971 ont été déficitaires.

— En 1970 comme en 1971, les pluies ont été exclusivement constituées par les pluies d'été.

— En 1970, les pluies ont été plus précoces qu'en 1971 puisqu'elles ont débuté au mois de juin, et elles représentaient fin juillet environ le tiers de la pluviométrie totale.

— Ces très fortes pluies groupées ont pour effet de saturer très rapidement le profil du sol et dans les bas-fonds s'installent des mares temporaires.

Août apparaît comme étant le mois le plus pluvieux : 31 et 52 % des précipitations à Fété Olé en 1970 et 1971.

b) *Nombre de jours de pluie :*

En moyenne, on compte dans une année 26 jours de pluie à Podor et 39 à Linguère. A Fété Olé, on a noté 13 jours de pluie en 1970 comme en 1971.

Les précipitations sont essentiellement orageuses et parfois particulièrement violentes. Les conséquences sont importantes : fort ruissellement, érosion et moindre utilisation par les plantes.

Les pluies précoces de juin (en 1970) ou de début juillet (en 1971) furent suivies d'une sécheresse atteignant plusieurs jours, voire plusieurs semaines, ce qui a pu être préjudiciable au démarrage de la végétation.

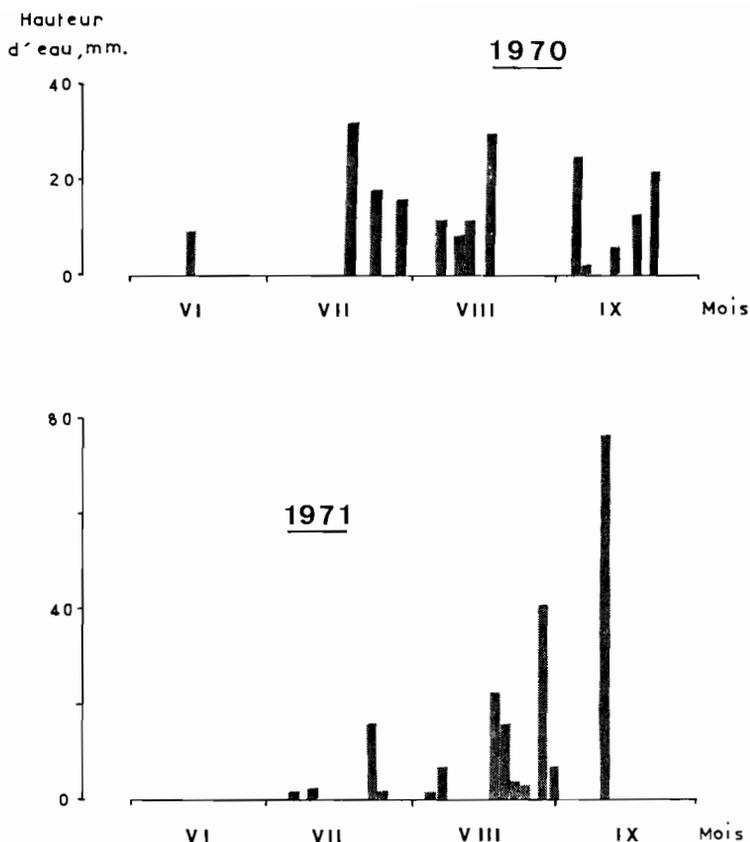


Figure 8. — Distribution des précipitations à Fété Olé, en 1970 et 1971.

C) LES TEMPÉRATURES :

a) *Température sous abri :*

La figure 9 présente l'évolution des moyennes mensuelles des températures maximales à Podor et à Linguère de 1931 à 1960, ainsi qu'à Fété Olé en 1970.

On remarque que :

- par opposition aux précipitations, les variations de température d'une station à l'autre sont beaucoup moins marquées ;
- les températures passent par deux maximums, en mai et en octobre ; les pluies estivales entraînent une baisse sensible des températures ;

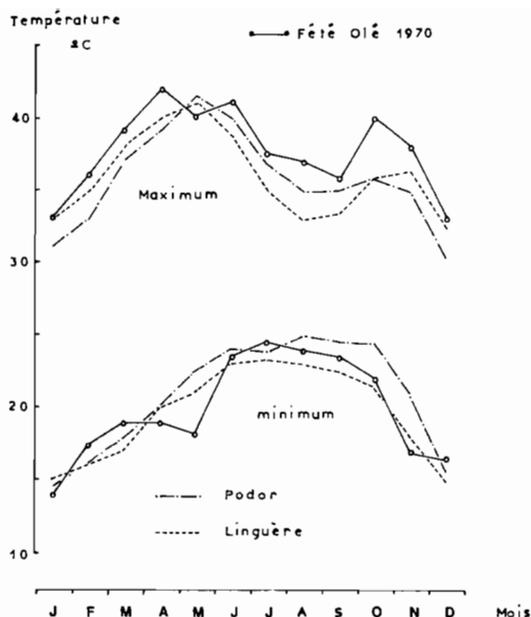


Figure 9. — Les températures moyennes mensuelles à Fété Olé, Linguère et Podor.

- l'amplitude thermique annuelle est faible : 7,3°C à Linguère (entre décembre et mai), 9°C à Podor (entre janvier et juin), et 8,9°C à Fété Olé (entre janvier et juin) ;
- les moyennes annuelles sont élevées : 27,9°C à Linguère, 28,4°C à Podor, et 28,7°C à Fété Olé en 1970 ;
- à Fété Olé en 1970, les courbes de températures ne varient que très légèrement par rapport à celles des deux stations de référence. On peut noter une période relativement fraîche au mois de mai, et par suite d'un arrêt précoce des pluies des températures remarquablement élevées en octobre (température moyenne de 30,9°C).

b) *Indices pluviométriques et diagrammes ombrothermiques :*

L'indice pluviométrique annuel ou indice d'aridité I est calculé à partir de la formule suivante :

$$I = P / (T_2 - 10 T + 200)$$

où P représente la pluie annuelle exprimée en mm et T la température annuelle en degrés centigrades.

Calculés par F. Brigaud (in J.G. Adam et al., 1965), ces indices ont des valeurs de 0,43 à Podor et 0,70 à Linguère. D'après ces calculs, Podor serait en zone subdésertique (I compris entre 0,25

et 0,50) et Linguère en zone aride (I compris entre 0,50 et 1,00). La valeur de ce même indice calculée pour Fété Olé en 1970 s'élève à 0,28. L'année a donc été particulièrement mal arrosée dans notre zone d'études.

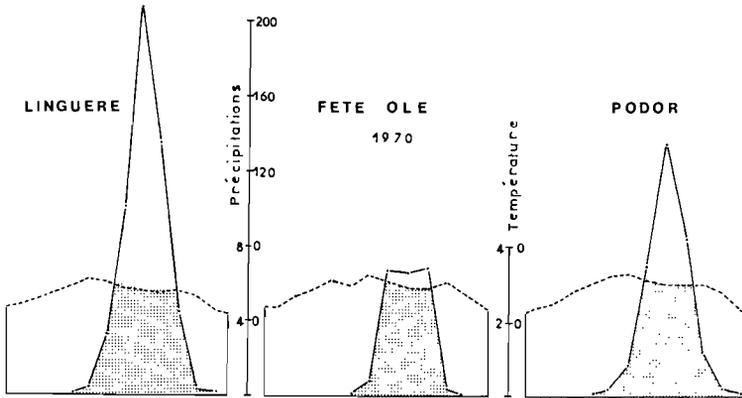


Figure 10. — Diagrammes ombrothermiques pour l'année 1970 à Linguère, Fété Olé et Podor.

Les diagrammes ombrothermiques (figure 10) sont caractéristiques de climats tropicaux à deux saisons nettement contrastées. La courbe des précipitations est recoupée par celle des températures, ce qui permet de déterminer le nombre de mois secs (9 mois) et de mois humides (3 mois).

D) HUMIDITÉ RELATIVE :

L'analyse de l'ensemble des données obtenues (fig. 11) permet quelques remarques :

- C'est en septembre que l'humidité relative est la plus forte.
- La tension de vapeur d'eau (exprimée en millibars) augmente de janvier à septembre, puis diminue d'octobre à janvier.
- Les courbes traduisent à nouveau le fait que 1970 a été à Fété Olé une année sèche.

Conclusions :

Si l'on se réfère aux données recueillies pour les deux stations de Podor et Linguère, on peut admettre que notre région se situe dans une zone sahélienne beaucoup plus caractérisée par le facteur pluie que par le facteur température. Ce domaine sahélien peut être défini par les isohyètes 700 mm au Sud et 100 mm au Nord.

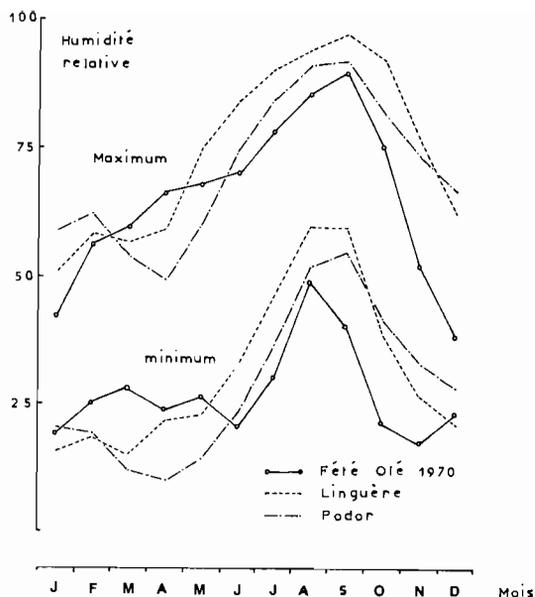


Figure 11. — Moyennes mensuelles de l'humidité relative à Fété Olé, Linguère et Podor.

La faiblesse des totaux annuels de pluie exprime une certaine tendance à l'aridité ; les deux dernières années 1970 et 1971 ont été particulièrement sèches. Mais il ne faut pas oublier que les moyennes établies à Podor et à Linguère de 1931 à 1960 masquent une extrême irrégularité dans la répartition des pluies d'une année à l'autre.

Ce climat sahélien se caractérise en outre par un « hivernage » réduit aux mois de juillet, août et septembre, au cours desquels la « mousson » donne la totalité des pluies. Cette période humide est précédée des mois les plus chauds de l'année avec un maximum en juin. Après les pluies, un maximum secondaire de température est observé en octobre.

CONCLUSIONS

L'uniformité du Sahel n'est donc qu'apparence. Là où le voyageur non averti enregistre la même impression permanente, les substrats, les paysages, en un mot les milieux diffèrent par des détails qui prennent ici un relief particulier.

La question principale est alors de savoir si le terrain de Fété Olé est représentatif du Sahel, si dans un domaine aussi

fluctuant l'échantillon choisi est correctement situé, s'il est assez grand pour symboliser à lui seul ce vaste complexe subdésertique.

Sur le plan climatique, avec 350 mm de précipitations par année et des écarts élevés possibles, avec une saison humide brève et incertaine, Fété Olé ne se distingue en rien des autres points du Sahel.

En ce qui concerne le substrat, les sols reflètent la longue histoire africaine du Quaternaire depuis cinquante siècles : périodes humides et sèches ont laissé leur empreinte sur un pays où l'eau conserve son pouvoir magique. Le « petit système dunaire non orienté » présente en réduction tous les éléments des grands ensembles sableux qui bordent le Sud du Sahara.

Il est possible, comme le firent les pionniers, de prendre pour ultime référence les manifestations de la vie dans ces régions. Les animaux sont rares : quelques oiseaux, quelques rongeurs par kilomètre carré de terrain, et pendant deux mois une éclosion brutale et fugitive d'insectes avec leur cortège de prédateurs.

En ce qui concerne la végétation, J.G. Adam décrit dans la région des forages (1965) ... « des immensités pénéplainées de sables fins, un peu calcaires et ferrugineux qui se colmatent en surface au moment des pluies. La végétation y est très pauvre, rabougrie. Les prairies estivales très clairement arbustives avec parfois des plages stériles sont toujours à prédominance de graminées (*Chloris priurii*, *Schoenefeldia gracilis* et *Panicum laetum*), mais souvent elles font place à d'autres familles dont les espèces vivent en peuplements purs sous une forme nanifiée, tels *Borreria radiata* et *Blepharis linearifolia* »...

Couverture végétale médiocre, flore pauvre dont la centaine d'espèces forme une mosaïque variable, vie brève et intense surgissant entre de longues périodes stériles : ces critères biologiques pourraient être la meilleure définition du Sahel. Dans cette optique, Fété Olé est tout le Sahel.

SUMMARY

The study site is described and its geological history briefly summarized. The area is covered with « fossil » dunes, interspersed with iron crusts, sandstone outcrops and shallow depressions where water accumulates during and after the summer rains. However the whole landscape is quite flat and the average altitude of the study area is 40 m above sea level.

Soils are poor in organic material ; except for termites, soil organisms are rare and earthworms absent.

During the first two years of the study (1970-1971) the annual rainfall has been below the average : 208.7 and 202.2 mm respectively. The rains fell mostly in August and the dry season lasted without break for nine months.

May and October are the hottest months of the year and December and January the coldest. Maximum monthly temperature may reach 43°C in spring.

Relative humidity reaches a maximum in September.

On the basis of the data at hand, it is concluded that the Fété Olé area can be considered as representative of the Sahel vegetation belt in Senegal.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer nos remerciements à :

Monsieur le Préfet de Podor, pour nous avoir autorisés à installer un camp permanent et pour l'intérêt qu'il a bien voulu manifester à nos recherches ;

Monsieur le Chef du Service des Eaux, Forêts et Chasse pour nous avoir régulièrement octroyé les permis scientifiques de capture ;

Messieurs A.F.G. NAEGELÉ et G. FOTIUS pour avoir consacré plusieurs jours à choisir le site de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, J.G. ; BRIGAUD, F. ; CHARREAU, C. et FAUCK, R. (1965). — *Connaissance du Sénégal. Climats, sols, végétation*. C.D.R.S. St-Louis, Etudes sénégalaises 9 (3) : 9-124.
- AUBREVILLE, A. (1949). — *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Paris, Soc. Ed. Géogr. Marit. Col.
- BOULET, R. ; LEPRUN, J.P. (1970). — *Notes de terrain non publiées*. Division de pédologie, ORSTOM Dakar.
- B.R.G.M. (1964). — *Carte géotechnique de la République du Sénégal (avec notice explicative)*. Service des Mines et de la Géologie, Dakar.
- I.G.N. (1954). — Couverture photographique aérienne de l'A.O.F.
- MICHEL, P. (1969). — Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. Thèse de doctorat ès lettres, Université de Strasbourg (ronéotypée).
- MICHEL, P. ; NAEGELÉ, A. et TOUPET, C. (1969). — Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional. 1 - Le milieu naturel. *Bull. I.F.A.N.*, 31 A, 3 : 756-839.
- MOREL, M.Y (1972). — *Rapport annuel d'activité C.N.R.S.*, ronéotypé, non diffusé.
- NAEGELÉ, A.F.G. (1971). — *Etude et amélioration de la zone pastorale du Nord-Sénégal*. Rome, FAO, Pâturages et Cultures Fourragères, Etude N° 4.
- RATTRAY, J.M. (1960). — *Tapis graminéens d'Afrique*. F.A.O., Rome. *Etude Agricole* n° 60.
- SERVICES MÉTÉOROLOGIQUES DU SÉNÉGAL (1960). — *Le climat du Sénégal*. Données statistiques. Dakar.
- TROCHAIN, J. (1940). — Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. *Mémoire I.F.A.N.*, 2. Paris, Larose.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL,
SENEGAL : DESCRIPTION DE LA VEGETATION

par J.C. BILLE et H. POUPON *

Sur le plan botanique, la région de Fété Olé appartient au domaine Sahélo-soudanien d'Aubreville, puisqu'on y trouve déjà le baobab, des *Combretum*, *Sterculia setigera* et des graminées de grande taille comme les *Andropogon*. C'est une savane arbus tive et arborée très ouverte et irrégulièrement soumise aux feux.

Compte tenu de l'isolement et des difficultés d'accès à la zone d'étude choisie, l'influence de l'homme est peu apparente (fig. 1). Les mesures ont été effectuées sur une aire d'un kilomètre carré totalement protégée.

On sait que l'altitude moyenne de cette zone est de l'ordre de 40 mètres et que le relief y est faible. Il s'agit d'un ensemble de dunes de sable dont le modelé a été adouci et remanié, de sorte que l'orientation Nord-Est - Sud-Ouest des alignements dunaires a presque disparu. Les points bas sont des dépressions fermées où l'eau s'accumule pendant la saison des pluies.

Dans la suite du texte, le terme sommet désigne les parties hautes des dunes, le terme dépression les parties basses et le terme replat des méplats situés le long des pentes, étant bien entendu que la dénivellation maximum ne dépasse guère 4 mètres.

En raison du climat subdésertique, la majorité des plantes herbacées effectuent leur cycle de végétation en deux à trois mois. Pour les ligneux, si certains phénomènes annuels se reproduisent de façon assez constante (apparition des feuilles chez les espèces à feuillage caduc, floraison du « baobab des chacals » *Adenium obesum* par exemple), beaucoup d'arbres sont capables d'avoir des fleurs ou des fruits à contre-saison et toute une étude sera nécessaire pour définir exactement les moments où la récolte de fruits est maximale pour chaque espèce.

(*) Travail réalisé avec la collaboration temporaire de M. Bocoum et C. Perrière. Adresse des auteurs : Station d'Ecologie ORSTOM. BP 20, Richard-Toll, Sénégal.



Figure 1. — La végétation sahéenne du quadrat. Un baobab isolé domine les arbustes épars ; le tapis herbacé est clairsemé et irrégulier en début de saison sèche.

En outre, le vieillissement rapide des feuilles et la défoliation partielle de certains arbres ne permettent pas plus de définir a priori l'époque la plus apte à juger de ces éléments. Ainsi, la défoliation de *Guiera* et *Balanites* en saison sèche n'est que partielle ; *Acacia*, *Guiera* et *Grewia* fleurissent au début des pluies, *Balanites* et *Commiphora* vers la fin de cette saison, mais on peut trouver des *Acacia* en fleurs en saison sèche. Les fruits sont généralement mûrs en pleine saison sèche.

En dehors des 19 phanéropytes reconnus à l'intérieur même de la zone de référence, les végétaux se répartissent comme suit :

	Géophytes	Hémicrypto- phytes	Thérophytes
Graminées		4	30
Papilionacées		2	4
Cyperacées		2	3
Convolvulacées		1	4
Capparidacées			4
Rubiacees			4
Molluginacées			3
Autres familles	1	2	18
TOTAL	<u>1</u>	<u>11</u>	<u>70</u>

Par conséquent, la flore est pauvre et comporte environ deux tiers de plantes annuelles. Les graminées constituent un tiers des espèces, et encore certaines d'entre elles sont rares ou ne croissent que certaines années.

Dès la première pluie, un petit nombre d'espèces germent et/ou se développent, de sorte qu'il existe au début du mois d'août une strate herbacée très clairsemée qui semble ensuite disparaître partiellement, car elle est masquée par la grande vague du développement ultérieur.

Ces plantes précoces sont l'unique géophyte (*Pancratium*), quelques graminées (les *Cenchrus*, *Digitaria gayana*, *Elionurus*, *Tragus*, *Tripogon*), les petites Cypéracées (*Fimbristylis* et *Bulbostylis*) et une dizaine d'autres espèces : *Cleome*, *Monsonia*, Molluginacées, *Oldenlandia* et *Tribulus*. A la fin de cette période, le tapis végétal semble uniforme.

Alors ont lieu toutes les autres germinations, toujours en nombre très élevé. Il est possible que beaucoup de graines ne soient aptes à germer qu'après une certaine alternance d'hydratations et de dessiccations. Le phénomène a été partiellement vérifié expérimentalement ; il aurait l'avantage de garantir les plantes contre un démarrage de végétation suivant une pluie précoce isolée.

Il existe aussi un certain étagement des dates de fructification des plantes herbacées, à la fois entre les espèces différentes et à l'intérieur d'une même espèce. Ainsi, *Schoenefeldia* est l'une des dernières graminées à produire des épis, avec *Ctenium* et *Diheteropogon*, et plus généralement les espèces soudaniennes. Néanmoins, il ne faut pas perdre de vue que toutes les espèces ont un cycle court et que les différences dont il est question ici n'excèdent pas 15 jours. Elles seront donc inappréciables sur les courbes de biomasse.

METHODES D'ETUDE

Le dispositif d'étude comprenait :

- 75 lieux repérés où ont été réalisés en 1969 puis en 1970, des relevés floristiques.
- 200 mètres de lignes fixes permettant de suivre au cours de l'année l'évolution de la végétation.
- 240 plots, groupés en blocs de 8 plots, pour les mesures de production à partir de la méthode de Wiegert & Evans modifiée par Lomniki, Bandola et Jankowska (1968).

Pour les ligneux, une étude exhaustive a été faite sur 25 hectares, soit plus de 3 000 individus.

Afin d'avoir une représentation de la structure par âges des populations, on a mesuré sur l'ensemble des individus la hauteur

totale et la circonférence du tronc à 40 centimètres au-dessus du sol.

Le choix de la hauteur à laquelle a été mesurée la circonférence a été imposée par le fait que de nombreux arbustes sont ramifiés au-dessous de 1,3 mètre, hauteur à laquelle se fait plus habituellement la mesure (« breast height »). En outre, pour les espèces croissant en touffes, c'est-à-dire celles qui produisent plusieurs tiges dès le collet (*Grewia*, *Guiera*), on a pris la circonférence de la plus grosse des tiges.

Nous disposons, en outre, d'une couverture photographique aérienne réalisée avec des moyens d'amateur et les résultats de phytosociologie ont été traités au Centre de Calcul de la Faculté d'Orsay selon des programmes établis par M. Roux.

Il existe deux possibilités de comparer globalement les relevés floristiques : ou bien, on envisage pour chacun d'eux la présence ou l'absence de chacune de toutes les espèces reconnues, ou bien on tient compte en outre de l'importance de l'espèce exprimée par un coefficient d'abondance-dominance.

La comparaison mathématique des relevés utilise une analyse factorielle des correspondances : on considère les espèces et les relevés comme un ensemble de réalisations d'une variable aléatoire et les résultats sont exprimés en utilisant le plus petit nombre de ces variables par rotation des axes de référence.

Il devient alors possible de projeter les constellations d'espèces ou de relevés dans les plans définis par les axes pris deux à deux et d'obtenir des représentations parfaitement objectives de la plus ou moins grande affinité des données entre elles. On se limite généralement aux cinq premiers axes (Roux et Roux, 1957).

GROUPEMENTS VEGETAUX

On peut choisir pour un premier classement, l'image particulièrement lisible présentée fig. 2. Les relevés sont symbolisés par des signes en rapport avec leur emplacement : sur sommet, sous ombrage, sur pentes et replats, au centre ou en bordure de dépressions.

On distingue cinq nuages de points sur la projection, déterminant ainsi cinq associations ou groupes d'associations :

- un ensemble dense à l'extrême gauche,
- un ensemble plus lâche immédiatement à la droite du précédent, groupant des relevés réalisés dans deux conditions de terrain supposées différentes,
- un ensemble très lâche en haut et à gauche (végétation sciaphile),
- deux ensembles à droite : centre des dépressions et couronne boisée de ces mêmes points bas.

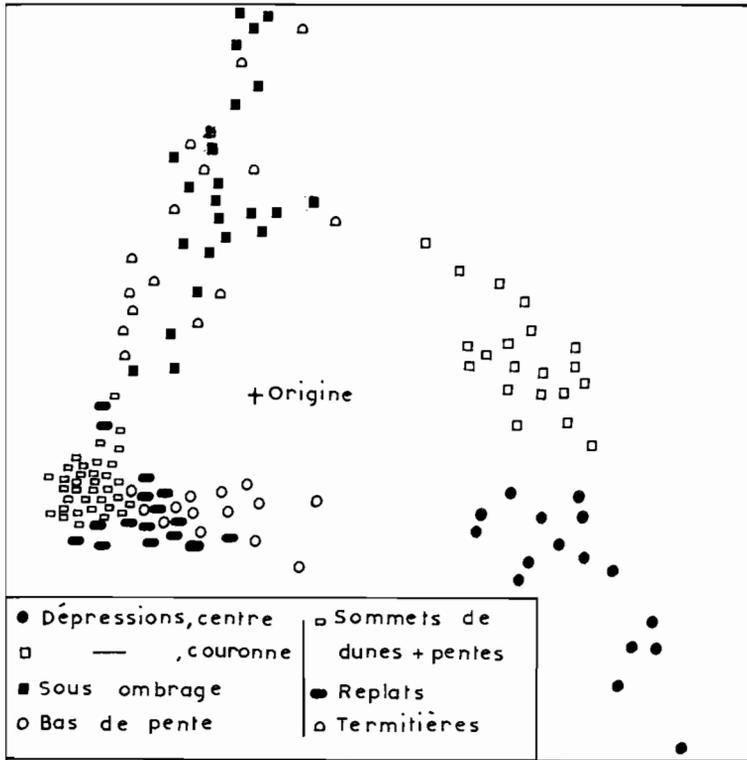


Figure 2. — Projection des points représentatifs des relevés de végétation selon les axes 3 et 4 (analyse mathématique de la végétation, méthode de G. et M. Roux, 1957).

Si on projette les points représentatifs des espèces, ces positions respectives se maintiennent et établissent des ensembles écologiques (fig. 3).

Pour des raisons de clarté, on a limité la représentation des espèces aux ligneux, Graminées et Papilionacées. Aux subdivisions précédentes correspondent :

- un ensemble surtout graminéen (1),
- un mélange très diffus de Graminées et Papilionacées qui semblent avoir une large amplitude écologique,
- un mélange de ligneux et de Graminées (4),
- une zone restreinte où n'existent presque que des arbres et arbustes (5),
- un autre ensemble de Graminées (7).

Des projections complémentaires font ressortir deux nouveaux groupes : l'un sur replats et l'autre sur termitières.

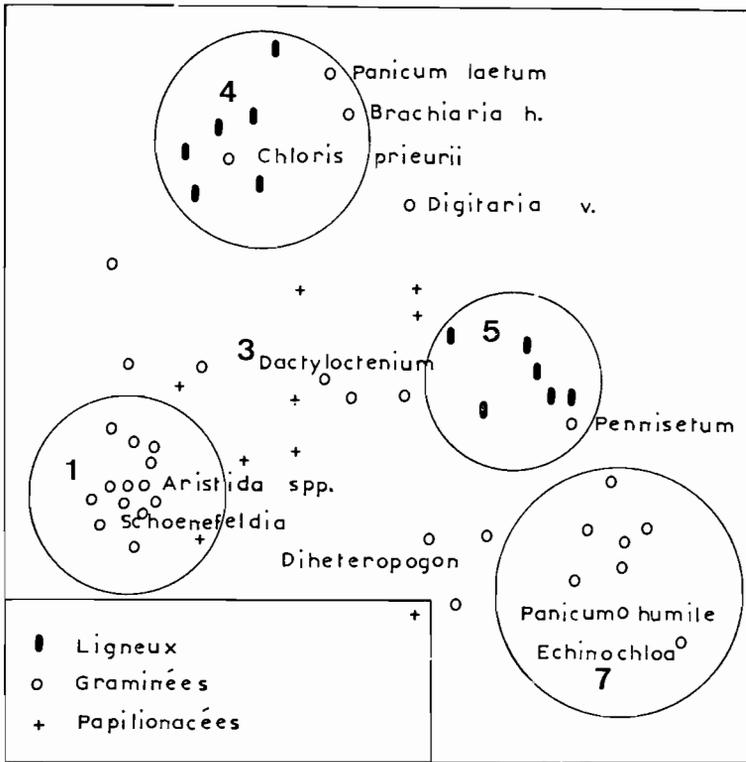


Figure 3. — Projection des points représentatifs des principales espèces et diversification des groupements (analyse mathématique de la végétation, méthode de G. et M. Roux, traitement abondance-dominance, axes 1 et 2).

Enfin, des critères physionomiques permettent de subdiviser :

a) La périphérie des dépressions en deux milieux selon que les graminées y sont présentes ou non.

b) Les sommets en deux faciès en fonction de l'importance de la couverture végétale et des proportions des constituants de la strate herbacée : l'un à végétation plus dense, typique de l'association, l'autre à couverture clairsemée et participation graminéenne moindre.

Les groupements sont donc finalement au nombre de huit :

— GROUPEMENT 1 : (*Aristida mutabilis*, *Blepharis linariifolia*, *Schoenefeldia gracilis*, *Polycarpha linearifolia*).

Il existe sur les sommets et pentes des dunes et forme les deux tiers de la couverture végétale. On y rencontre plus de 25 espèces et le groupement présente deux faciès :

1 a) Facies à graminées nettement dominantes et végétation bien développée ; la couverture du sol est bonne, quoique étroitement liée au climat de l'année.

1 b) Une seule Graminée (*A. funiculata*) reste bien représentée et les plages nues sont nombreuses. En revanche, les petites Cypéracées sont plus abondantes et forment parfois des taches presque monospécifiques.

— GROUPEMENT 2 : (*Ctenium elegans*, *Aristida longiflora* et *A. stipoides*, *Cenchrus* spp).

C'est un groupement des replats moins caractérisé que le précédent car ses constituants ne sont pas toujours tous présents et il y a de nombreux termes de passage entre les groupements 1 et 2, par exemple : plages à *Eragrostis tremula* et *Cenchrus*.

— GROUPEMENT 3 : (*Diheteropogon hagerupii*, *Commelina*, *Dactyloctenium aegyptium* et Papilionacées).

Il suppose généralement une alimentation en eau assez favorable, et ses limites régressent en année sèche. Certains des constituants supportant l'ombrage et ce groupement est moins nettement héliophile que les précédents.

— GROUPEMENT 4 : (*Chloris prieurii*, *Brachiaria hagerupii*, *Panicum laetum*) ; (*Balanites*, *Commiphora*).

Les constituants existent concurremment ou séparément à l'ombre des ligneux, mais il est possible que le caractère sciaphile ne soit pas seul en cause ; *Chloris prieurii* pousse aussi sur l'emplacement d'anciennes souches. En outre, certaines zones d'ombre ne présentent pas le groupement 4 qui est remplacé par 1 ou 3.

— GROUPEMENT 5 : (*Pennisetum pedicellatum*, *Merremia aegyptiaca*, *Indigofera secundiflora*) ; (*Guiera*, *Combretum*).

Très proche de 4 dont il diffère surtout par *Pennisetum* et sa situation sous les ligneux des dépressions. Ses arbres et arbustes sont généralement différents, mais certaines espèces herbacées sciaphiles sont communes à 4, 5 et 6 : *Achyranthes*, *Ipomoea*, ou à 4 et 5 : *Digitaria velutina*.

— GROUPEMENT 6 : (*Triumfetta pentandra*, *Cassia tora*).

Caractéristique des points bas très ombragés et hydromorphes. Le tapis herbacé est toujours faible.

— GROUPEMENT 7 : (*Panicum humile*, *Andropogon* spp., *Echinochloa colona*, *Blainvillea*).

Il s'établit au centre des dépressions, en pleine lumière et comporte aussi de nombreux *Eragrostis* et presque toujours *Zornia glochidiata* qui peut remplacer une partie des graminées si l'année est peu humide et la submersion du sol de courte durée. Ce groupement est d'autant plus caractéristique que le sol est plus engorgé sur l'ensemble du profil.

— GROUPEMENT 8 : (*Tetrapogon spathaceus*, Cypéracées).

Sur les termitières ou leurs abords, la végétation est rare et variable ; éventuellement, on passe brutalement du sol nu au groupement 1 par l'intermédiaire d'une simple frange d'*Aristida funiculata* ou de *Chloris prieurii*.

REPARTITION DES LIGNEUX

Dans la mesure où certains groupes précédents sont définis par la présence d'arbres et arbustes, il est nécessaire de préciser leur répartition ainsi que la structure des populations ligneuses. Il y a en moyenne 133 arbres par hectare, dont :

- *Guiera senegalensis* : 53 %,
- *Balanites aegyptiaca* : 13 %,
- *Grewia bicolor* : 10 %,
- *Commiphora africana* : 8 %,
- *Acacia senegal* : 7 %,
- *Boscia senegalensis* : 7 %,
- Autres espèces : 2 %.

Cependant, les variations entre les différentes parcelles d'un hectare sont élevées, selon que chaque surface comprend ou non une dépression, car les creux sont très boisés.

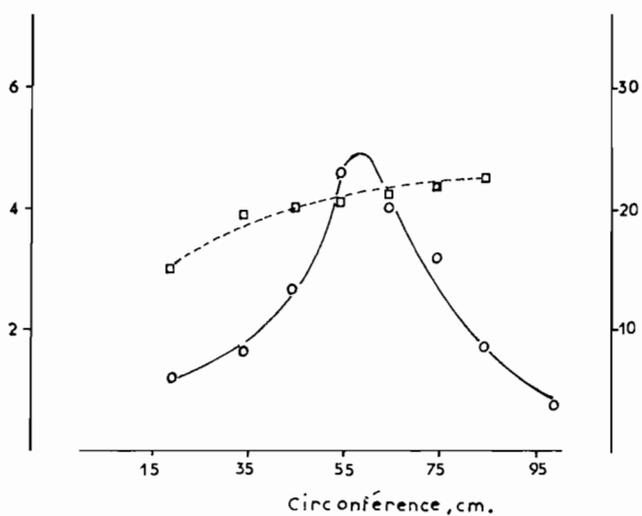
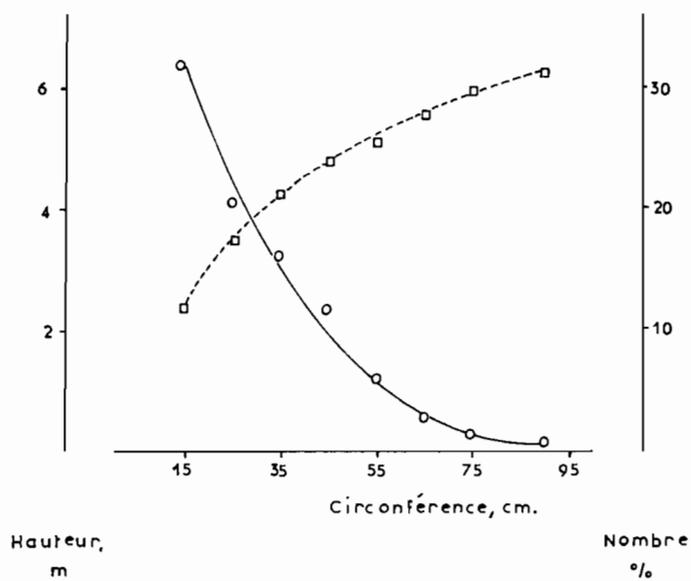
Il est donc préférable d'exprimer la densité des arbres par deux chiffres :

Individus par hectare		
	Parcelle sans dépression	Parcelle avec dépression
<i>Guiera</i>	51,3 ± 7,8	115,3 ± 41,6
<i>Grewia</i>	4,1 ± 2,5	39,1 ± 13,4
<i>Boscia</i>	4,6 ± 1,7	20,1 ± 6,3
<i>Acacia</i>	7,9 ± 2,9	15,3 ± 7,4
<i>Commiphora</i>	10,9 ± 3,8	12,0 ± 5,2
<i>Balanites</i>	19,0 ± 7,8	12,9 ± 6,3
TOTAL	100,5 ± 11,7	217,7 ± 40,3

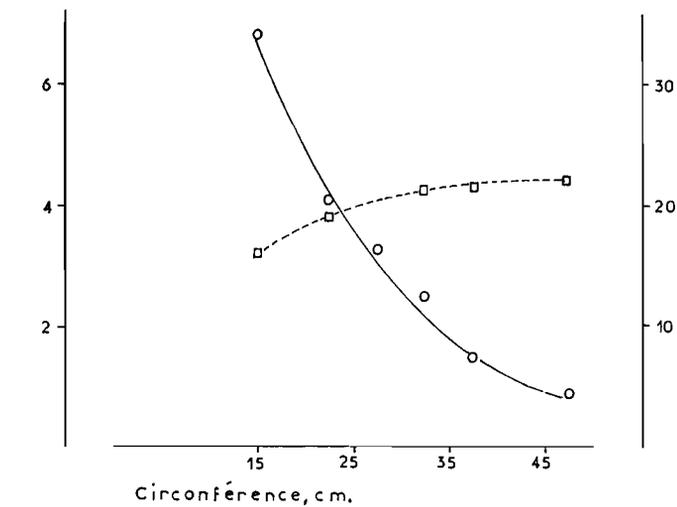
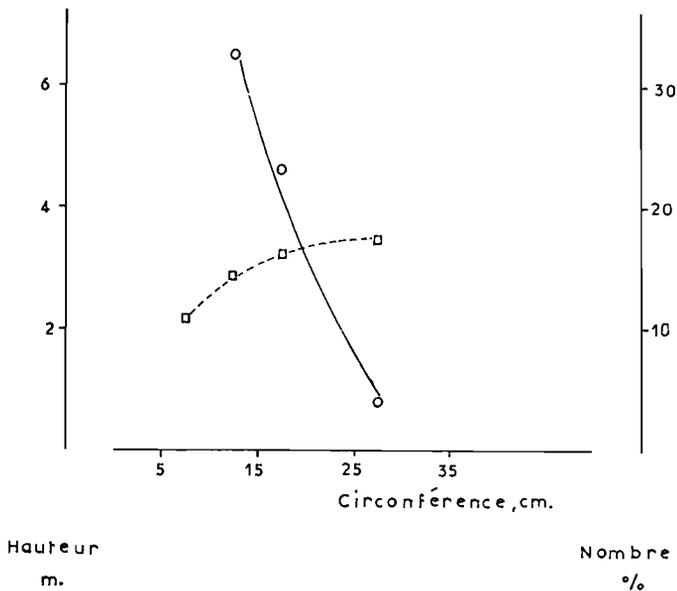
Nous limitons ici l'étude des populations aux quatre espèces les plus fréquentes.

Balanites aegyptiaca

La population est de type classique, les individus étant d'autant plus rares qu'ils sont plus grands. En ce qui concerne la hauteur, les indications du graphique (fig. 4) doivent être lues comme suit :



Figures 4 et 5. — Analyse des populations ligneuses : nombre d'individus et hauteur en fonction de la circonférence du tronc. En haut, *Balanites aegyptiaca*. En bas, *Commiphora africana*.



Figures 6 et 7. — Analyse des populations ligneuses : nombre d'individus et hauteur en fonction de la circonférence du tronc, ou de la tige principale. En haut, *Guiera senegalensis*. En bas, *Grewia bicolor*.

Circonférence (cm)	Hauteur (m)	Nombre par hectare
0 - 20	2,4 ± 0,8	5,2 ± 1,3
21 - 30	3,5 ± 0,1	4,0 ± 1,4
31 - 40	4,2 ± 1,2	2,9 ± 1,2
41 - 50	4,8 ± 1,4	2,4 ± 0,8
51 - 60	5,1 ± 1,4	1,0 ± 0,7

Commiphora africana

Ici, la courbe de distribution des arbres en fonction du diamètre est anormale et tout se passe comme si la régénération était devenue difficile depuis quelques années. Aucune explication d'ordre climatique n'est satisfaisante. Il semble que le phénomène se soit produit à la suite de l'arrivée de troupeaux après la création des forages les plus proches (fig. 5).

En outre, il n'apparaît pas de palier net correspondant à un maximum de hauteur. En effet, *Commiphora* est un arbre fragile qui finit généralement par être brisé et détruit au cours d'une tempête, les individus les plus grands étant les plus exposés et les plus vulnérables. L'arbre est alors brisé au ras du sol et jeté à terre, puis très vite attaqué par les termites et les agents divers de décomposition.

Guiera senegalensis

C'est l'arbuste le plus abondant et, comme *Balanites*, il existe à tous les niveaux des toposéquences. La population globale répond aux caractéristiques suivantes (fig. 6) :

Circonférence	Hauteur	Pourcentage
0 - 10	2,1 ± 0,4	50,4
11 - 15	2,8 ± 0,5	32,3
16 - 20	3,2 ± 0,4	13,2
plus de 20	3,7 ± 0,5	4,1

Comparons à la population des mares :

Circonférence	Hauteur	Pourcentage
0 - 10	2,1 ± 0,4	45,7
11 - 15	2,9 ± 0,6	30,4
16 - 20	3,5 ± 0,5	18,2
plus de 20	3,9 ± 0,5	5,7

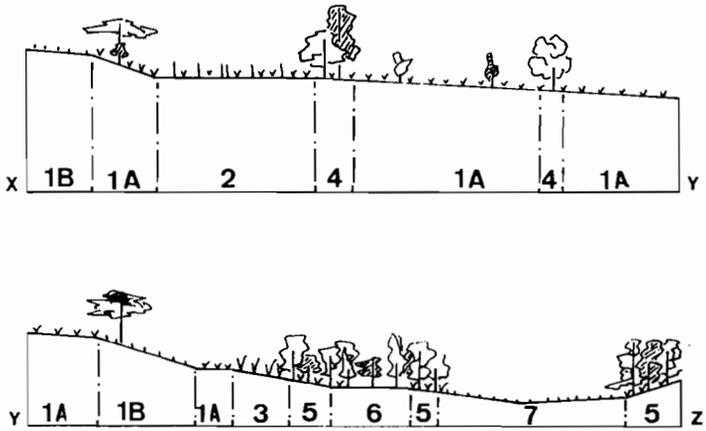
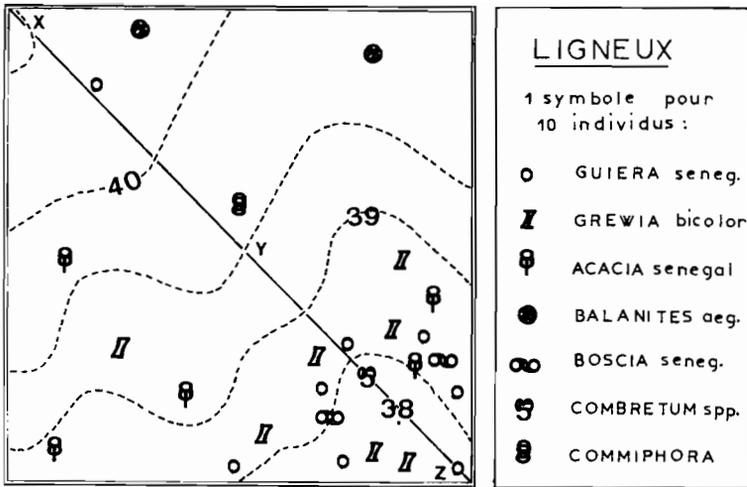


Figure 8. — Répartition des ligneux sur une surface de 1 hectare et transect selon la pente de x à z. Les chiffres portés sur la coupe sont ceux des groupements herbacés.

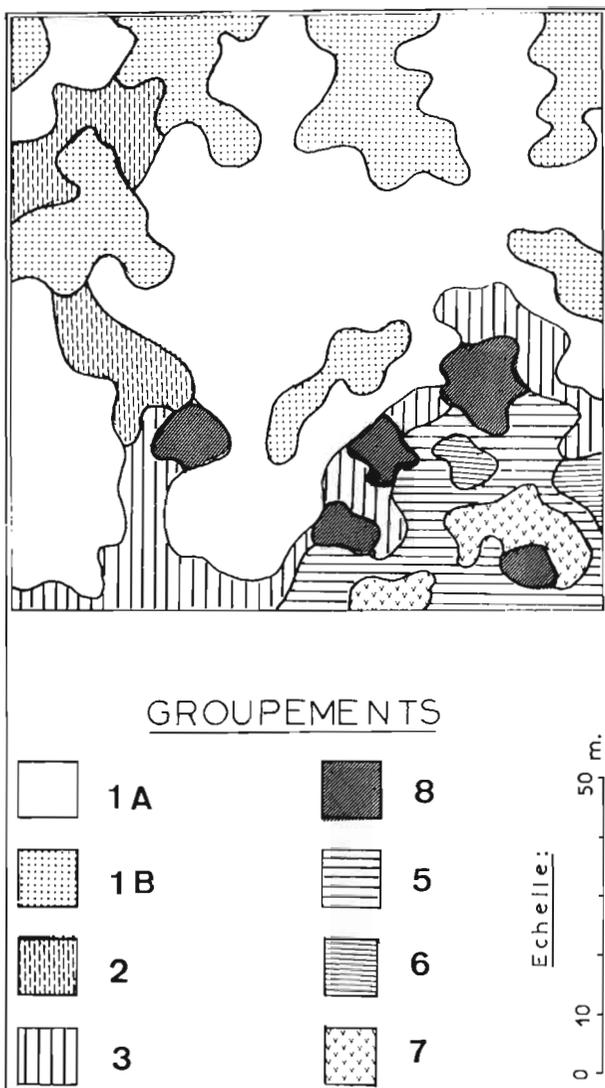


Figure 9. — Cartographie des groupements végétaux herbacés sur la surface de 1 hectare représentée sur la figure 8.

Les *Guiera* des mares ont donc tendance à être plus hauts pour un même diamètre et, en outre, le nombre des grands arbres est significativement plus élevé (à vrai dire faiblement : $t = 2,76$).

Le caractère plus élancé des arbres des mares pourrait s'expliquer par la distance plus faible qui sépare les individus. Il ne sera pas tenu compte dans le calcul des biomasses de l'influence des mares sur *Guiera* qui reste un arbuste et n'a qu'un impact modéré sur la biomasse totale.

Grewia bicolor

La conformité des courbes obtenues (fig. 7) justifie le choix qui a été fait de la mesure exclusive de la circonférence de la plus grosse tige partant de la base.

Enfin, on peut considérer que :

- *Grewia* est rare sur dune,
- *Boscia* présente le même caractère avec une intensité moindre,
- *Balanites* est plus abondant en position haute, à tout le moins par rapport au nombre total d'arbres,
- *Acacia senegal* et *Commiphora* marquent une légère préférence pour les pentes sur lesquelles ils se maintiendraient relativement mieux que les autres espèces.

ORGANISATION DE LA VEGETATION

Les figures 8 et 9 sont destinées à préciser l'arrangement des éléments reconnus précédemment. La coupe présente une toposéquence moyenne de 140 m de longueur, diagonale de la surface d'un hectare schématisée sur la figure 8. Sur les deux croquis, on passe du sommet de la dune, au Nord-Ouest, à une dépression au Sud-Est.

Tous les groupements végétaux y sont représentés.

CONCLUSION

La végétation de la région de Fété Olé est du type sahélo-soudanien et comprend une majorité de plantes herbacées annuelles effectuant leur cycle en deux à trois mois. Le traitement mathématique des relevés floristiques fait ressortir huit groupements écologiques : sommets de dunes, replats, bas de pente, dépressions, termitières, et trois groupements liés à la végétation ligneuse.

Ces arbres et arbustes, dont le nombre moyen par hectare varie de 100 à plus de 200 selon que la surface comprend ou non une dépression boisée, appartiennent pour 98 % à six espèces.

Une étude sommaire de population est présentée pour quatre d'entre elles ; des schémas et photographies précisent enfin l'organisation des éléments décrits dans la végétation.

SUMMARY

The vegetation of the Fété Olé study area is typical of the sahelo-soudanian floristic domain, as conceived by Aubréville (1949). The number of species is low. Some 101 phanerogams have been recorded on the 1 Km² reference quadrat. Most of these species are annual therophytes which complete their vegetation cycle within a 2-3 month period.

Using the Roux and Roux (1957) technique of processing the quantitative data gathered in the field, 8 different types of vegetation (« ecological groupings ») are recognized within this apparently homogenous savana.

The density of trees averages 133/ha, most of them belonging to only four species : *Guiera senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Grewia bicolor* and *Commiphora africana*. For each of these species, data are given on the frequency of the various age-categories. Young *Commiphora* are conspicuously scarce, probably owing to recent human interference. The existence of shallow depressions where water temporarily accumulates during the rains exerts a major influence upon vegetation structure and particularly upon the density of trees.

BIBLIOGRAPHIE

- LOMNICKI, A. ; BANDOLA, E. and JANKOWSKA, K. (1968). — Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. *Ecology*, 49 : 147-149.
- ROUX, G. et ROUX, M. (1957). — A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Rev. Stat. Appl.*, 14 : 59-72.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL,
SENEGAL : BIOMASSE VEGETALE
ET PRODUCTION PRIMAIRE NETTE

par J.C. BILLE et H. POUPON *

Une fois établie la structure de la végétation, le programme ORSTOM/Sahel prévoyait une estimation de la production primaire nette de la zone d'étude. Ce sont les résultats préliminaires de cette étape de notre travail qui font l'objet du présent article. Nous y exposerons successivement les méthodes utilisées et les chiffres obtenus concernant la biomasse souterraine, la biomasse et la production herbacées aériennes, la biomasse ligneuse aérienne, avant d'aboutir à une évaluation de la production nette par unité de surface.

A. — METHODOLOGIE

La biomasse et la production aérienne de la végétation herbacée ont été obtenues à partir de la méthode de Wiegert & Evans modifiée.

Rappelons que, dans cette technique :

- on prélève sur un premier plot au temps t_0 le matériel mort w_0 et on laisse le matériel vivant pour lui permettre de croître et de mourir normalement ;
- au temps t_1 , on collecte sur ce premier plot le matériel mort (h) produit entre t_0 et t_1 , le matériel vivant (b) et sur un second plot le matériel mort (g) : ce terme g représente la somme du matériel mort au temps t_0 , plus le matériel mort produit au cours de la période, moins ce qui a disparu au cours de cette même période, soit :

$$g = w_0 + h - (w_0 - w_1)$$

et par suite $w_1 = g - h$.

(*) Avec la collaboration temporaire de M. Bocoum et C. Perrière. Adresse des auteurs : Station d'Ecologie ORSTOM, BP 20, Richard-Toll, Sénégal.

Mais dans le cas d'une végétation composée exclusivement d'annuelles, il arrive une époque où le terme h devient très grand ; si, en outre, la disparition du matériel mort est rapide, bien que la valeur de h soit mesurée par défaut, h tend vers g , annulant les termes w .

C'est pourquoi nous avons peu envisagé, par la suite, la valeur w , au profit de b (matériel vivant), de h (quantité de matériel mort entre deux mesures successives) et de $b + g$ (« standing crop » classique). Le remède consisterait théoriquement à réduire l'intervalle de temps entre les mesures, par exemple à cinq jours. Il aurait alors fallu faire ainsi chaque mois 540 mesures, ce qui était matériellement irréalisable.

Pour la végétation ligneuse, on a sacrifié une trentaine d'individus. Chaque arbre détruit a été coupé à 30 centimètres au-dessus du sol. Par suite, il restait après abattage une souche où la limite entre parties aérienne et souterraine était parfois imprécise : il y a dans certains cas (*Grewia*, par exemple), possibilité pour un bourgeon situé au-dessous de la surface du sol de s'être développé en rameau aérien. Après extraction, la souche était scindée en deux parties et dans la suite du texte, nous avons appelé « collet » la fraction aérienne et « tronc racinaire » la fraction souterraine.

Un premier tri des feuilles, fruits, rameaux jusqu'à un diamètre de 5 mm, petites branches jusqu'à 5 cm, grosses branches et tronc, était alors effectué.

Grosses branches et tronc furent sectionnés tous les mètres pour prélever une tranche de bois et, pour les individus les plus grands, on procédait à l'observation du mode de ramification de la partie aérienne.

A partir des tranches de bois prélevées étaient effectuées :

- des mesures de teneur en eau (en étuve),
- des mesures de proportion entre écorce et bois,
- des mesures de densité : opération facilitée par le fait que la plupart des bois frais avaient une densité supérieure à l'unité et pouvaient être immergés sans dispositif particulier pour la mesure des volumes,
- l'examen des cernes d'accroissement selon les différentes coupes, généralement après polissage et passage à la cire, ce qui permet une lecture plus aisée.

Les mesures de biomasse souterraine herbacée ont été effectuées à cinq profondeurs différentes : entre 0 et 10 cm, entre 20 et 50 cm, à 75 cm et à 2 mètres. Au-delà de cette profondeur, la biomasse de racines devient négligeable (moins de 1 g par m²). Pour les ligneux, une excavation de 1 à 4 mètres de diamètre était alors pratiquée autour de la souche au ras de laquelle on sectionnait les racines. Les racines de diamètre supérieur à 5 mm étaient dégagées du sol aussi totalement que possible et mesurées.

Les racines fines ont été prélevées le long des parois d'excavations de 2 à 3 mètres de profondeur, plus exceptionnellement jusqu'à 5 mètres. Un cylindre tranchant en acier était enfoncé horizontalement à différents niveaux et son contenu était séché et pesé.

La dessiccation de l'échantillon (1) favorise son traitement ultérieur : passage sur une batterie de tamis (mailles de 0,2 à 3 mm), lavage des fractions avec agitation dans l'eau de façon que le matériel végétal de l'échantillon soit entraîné vers un tamis à mailles de 0,1 mm où il se dépose. Le traitement d'un échantillon demande environ une demi-heure et 550 mesures ont été réalisées.

Dans la suite du texte, les résultats seront limités à trois groupements herbacés (n^{os} 1, 4 et 7) et à trois espèces ligneuses (*Balanites aegyptiaca*, *Guiera senegalensis* et *Grewia bicolor*).

B. — BIOMASSE SOUTERRAINE

La figure 1 exprime en coordonnées logarithmiques les moyennes obtenues pour les trois formations herbacées. On constate que le groupement 1 présente l'enracinement le plus médiocre sur tout le profil ; le groupement 4 a un enracinement surtout superficiel et le groupement 7 aurait un enracinement profond. Si l'on admet comme densité apparente moyenne du sol la valeur 1,8 la quantité de racines exprimée en g/m² (poids sec) serait :

Profondeur	Groupement 1	Groupement 4	Groupement 7
0 à 10 cm	77	108	100
11 à 20 cm	36	40	45
21 à 50 cm	21	40	59
51 à 100 cm	9	13	18
Au-delà	—	18	35

Sur ces chiffres, on a pu commettre une erreur relative atteignant parfois 30 % en raison de la variabilité des résultats et des difficultés techniques de mesure.

Les valeurs moyennes par hectare sont donc les suivantes (en tonnes de matière sèche) :

1,4 ± 0,4 pour le groupement 1,
 2,2 ± 0,6 pour le groupement 4,
 2,5 ± 0,8 pour le groupement 7.

(1) Tous les poids secs ont été mesurés après 48 heures de dessiccation à l'étuve à 105° C.

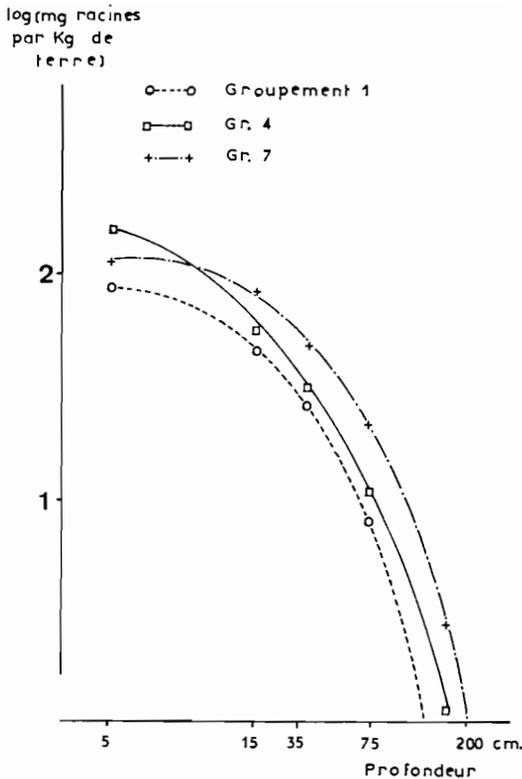


Figure 1. — Enracinement de la strate herbacée : variation de la biomasse de racines en fonction de la profondeur.

Pour les ligneux, on a procédé par différence entre les quantités de racines fines mesurées plus ou moins loin du tronc et la masse de racines de graminées (Fig. 2). Il est apparu que, pour une profondeur déterminée, la quantité de racines d'arbres présentes en un point est relativement constante quelle que soit la taille de l'arbre. De même, la distance des points de prélèvement par rapport au tronc semble avoir une faible influence ; en un point donné du sol, ou bien il n'existe pas de racines d'arbres, ou bien celles-ci sont présentes et alors leur quantité est surtout fonction de la profondeur du point considéré.

La courbe correspondant aux arbres est proche d'une fraction d'ellipse et il apparaît qu'entre 20 cm et 2 mètres de profondeur, c'est-à-dire dans le volume de terre où se trouve la plus grande partie des racines, la « loi d'enracinement » est proche de : $a \log(\text{profondeur}) + b \log(\text{racines}) = K$.

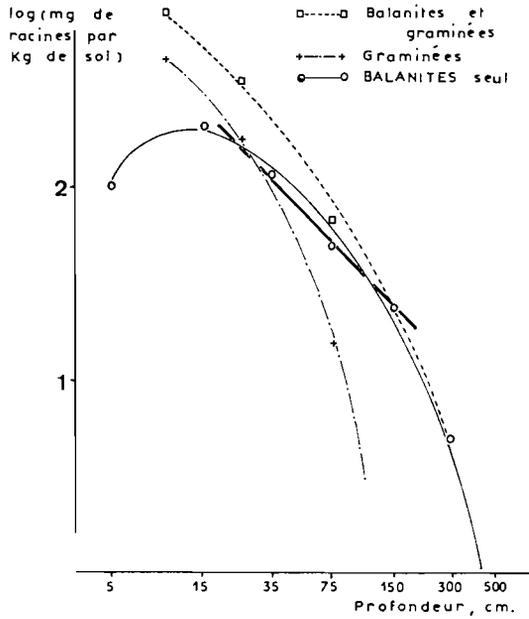


Figure 2. — Enracinement de *Balanites aegyptiaca* : variation en fonction de la profondeur de la biomasse des racines de l'arbre, des graminées et de la végétation totale. Cf. texte.

La pente de cette droite serait caractéristique de l'espèce :

$b/a = 0,95$ pour *Acacia senegal* et *Balanites aegyptiaca* (enracinement profond),

$b/a = - 1,15$ pour *Guiera senegalensis*,

$b/a = - 1,70$ pour *Commiphora africana*,

$b/a = - 2,70$ pour *Grewia bicolor* (enracinement superficiel) (Fig. 3).

A partir de ces courbes et de la connaissance de l'extension du réseau racinaire, il est possible de calculer la masse de racines en kg de matière sèche par individu.

Balanites aegyptiaca

Diamètre de tronc (cm) .. \	5,1	8,0	15,0	14,9	16,8	27,3
Tronc racinaire	0,25	1,9	8,0	11,3	20,5	33,7
Grosses racines	0,45	1,7	9,3	12,1	18,1	51,8
Racines fines	0,45	1,9	12,4	11,3	23,9	39,1
Total souterrain	1,15	5,5	29,7	34,7	62,5	124,6

Guiera senegalensis

Diamètre de tronc (cm) ..	3,8	5,1	7,0	7,3	8,9	10,2
Tronc racinaire	0,2	0,3	1,6	1,4	3,2	8,7
Racines fines	1,1	2,0	3,1	3,1	4,4	5,0
Total souterrain	1,3	2,3	4,7	4,5	7,6	13,7

Grewia bicolor

Diamètre de tronc (cm) ...	6,4	12,0	12,2	12,7	15,6
Tronc racinaire	1,0	2,0	3,5	3,5	20,6
Grosses racines	0,7	7,2	16,8	20,5	29,4
Racines fines	3,8	8,0	8,1	11,1	13,9
Total souterrain	5,5	17,2	28,4	34,8	63,9

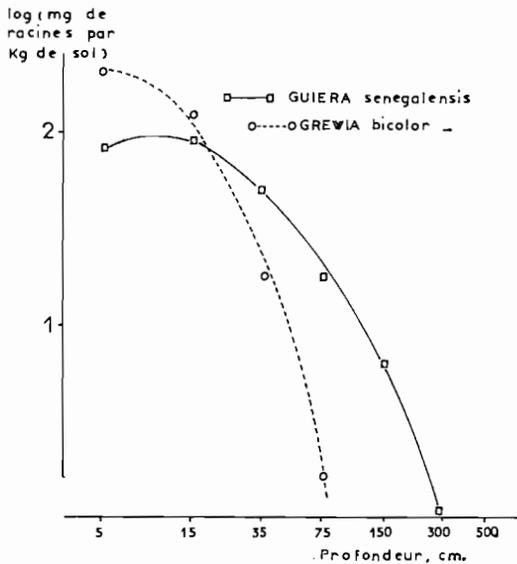


Figure 3. — Enracinement des ligneux : biomasses comparées, en fonction de la profondeur, de *Guiera senegalensis*, espèce à enracinement profond, et de *Grewia bicolor* à racines plus superficielles.

C. — BIOMASSE ET PRODUCTION AERIENNES HERBACEES

On peut considérer trois périodes dans la biomasse du tapis herbacé (groupement n° 1) :

En août et en septembre, le matériel mort de l'année précé-

dente disparaît, le matériel nouveau s'élabore et la biomasse augmente ; le matériel détruit représente une faible masse : il s'agit surtout de l'élimination d'une partie des plantules.

En octobre, la croissance diminue jusqu'à s'annuler. Progressivement, la totalité de l'herbe sèche sur pied et la biomasse atteignent leur maximum.

De novembre à janvier, la biomasse diminue puis tend à se stabiliser (Fig. 4).

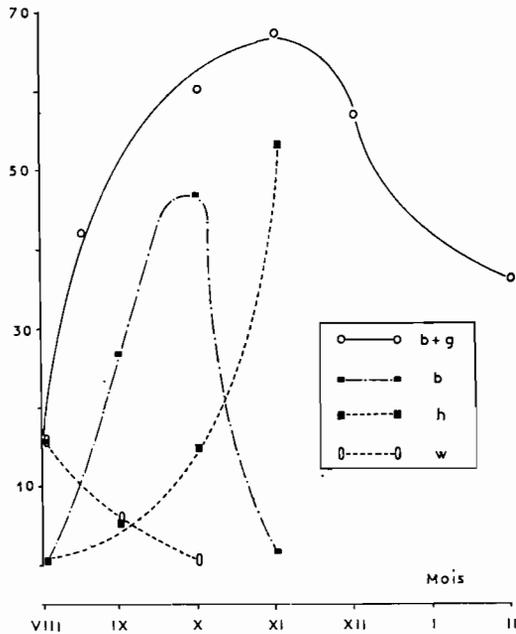


Figure 4. — Résultats des mesures de biomasse et de production aérienne du groupement herbacé n° 1, obtenues par la méthode de Wiegert et Evans modifiée. Les masses sont exprimées en g de poids sec par m² de surface.

L'analyse des résultats pose trois problèmes principaux :

- Pourquoi au 1^{er} novembre, g est-il de nouveau supérieur à h ?
- Quelles sont les causes d'une diminution aussi importante de biomasse après cette date ?
- Peut-on calculer la production primaire nette, alors que le terme w s'est annulé ?

a) COMPARAISON DE h ET g.

Nous avons dit précédemment que pendant la période de végétation très active, la décomposition du matériel mort était beaucoup plus rapide que son élaboration.

Cependant, au 1^{er} novembre, g est supérieur à h de 12 g par m², soit 20 % ou deux fois plus que l'erreur systématique possible.

Les valeurs mesurées pour g et h ont été les suivantes :

Mois	h	g
Septembre 1970	7,2	14,0
Octobre 1970	15,7	15,8
Novembre 1970	53,6	65,4

Il apparaît que g en novembre est voisin de g en octobre + h en novembre. En d'autres termes, il n'y a pas eu de disparition de matériel mort en octobre. La décomposition de la litière est donc un phénomène aussi intense que fugace.

b) DÉGRADATION DE LA BIOMASSE.

Au 1^{er} novembre commence la dispersion des diaspores. Or, si les graines (voir plus loin) ne représentent que 5 à 6 g/m², elles sont accompagnées de leurs enveloppes et de fragments d'inflorescence ; le total atteindrait 20 à 25 g/m² (poids sec).

Cependant, ces éléments devraient se retrouver au sol. En réalité, ils sont généralement déplacés par le vent et les animaux et très irrégulièrement re-répartis.

Nous avons effectivement tenté d'extraire par flottation les débris végétaux présents sur le sol ou plus ou moins enfouis. On a trouvé ainsi de 18 à 37 g/m² (poids sec) de débris végétaux, y compris les graines, débris généralement assez menus pour échapper à une récolte classique.

Par ailleurs, il existe à cette époque une récolte ou consommation certaine de matériel végétal, surtout par les insectes. Dans la plupart des cas, on trouve des traces évidentes de telles actions et dans le cas présent, 26 % des plots avaient été visités en février par des termites ou des fourmis. A priori, seule cette consommation explique la disparition réelle de 6 à 8 g de matière sèche par m².

c) PRODUCTION NETTE.

La production nette entre t₀ et t₁ est théoriquement la somme h₁ + b₁ - b₀. Le calcul donne les résultats suivants, en poids sec :

$$\begin{array}{l}
 \text{En août} \dots\dots\dots 7,2 + 26,8 - 0 = 34,0 \text{ g/m}^2 \\
 \text{En septembre} \dots\dots\dots 15,7 + 47,6 - 26,8 = 36,5 \text{ g/m}^2 \\
 \text{En octobre} \dots\dots\dots 53,6 + 1,6 - 47,6 = 7,6 \text{ g/m}^2
 \end{array}$$

$$\text{Soit au total pour l'année} = \underline{78,1 \text{ g/m}^2}$$

Au cours des deux premiers mois, la production nette apparente serait en moyenne de l'ordre de 1,15 g/m² par jour. En octobre, il n'y aurait également eu production qu'en début de mois, vraisemblablement 6 à 10 jours. La période de végétation active aurait donc été de 70 jours en 1970.

Mais nous savons que les valeurs de *h* en août et septembre sont inférieures à la réalité du fait de la disparition très rapide du matériel mort. Si on appelle *k* le taux mensuel de disparition de la matière végétale, *g* est la somme de *w* (initial) × (1 - *k*) et d'une valeur proche de *h*/2 que multiplie aussi (1 - *k*).

Le calcul montre ainsi qu'en août 1970, *k* = 0,25 ; il faut donc majorer *h* de 0,25 *h*/2, soit 0,9 g. Le même calcul pour septembre donne un *k* voisin de 1/3 et une majoration de *h* voisine de 2,6 g.

Le production nette réelle a donc été :

En août	34,9 g/m ²
En septembre	39,1 g/m ²
En octobre	7,6 g/m ²
Total pour l'année	81,6 g/m ²

Soit un chiffre supérieur de 20 % au « standing crop » maximum.

De la même manière, les productions nettes en g de matière sèche par m² des groupements 4 et 7 s'établissent comme suit :

Mois	Groupement 4	Groupement 7
Août	176,0	323,4
Septembre	65,3	121,0
Octobre	14,4	8,4
Novembre	0,0	33,6 *
TOTAL	255,7	476,4

(*) Cette valeur est surprenante, mais probablement due à l'apparition de plantes tardives (Composées).

On peut établir une corrélation entre les phénomènes de croissance de la strate herbacée et les fluctuations de l'eau du sol. Sur sommet de dune, le point de flétrissement n'a été atteint ou dépassé qu'en septembre, mais les germinations étaient possibles en août où une première tranche de 40 cm de terre était convenablement humectée. Le 15 octobre, l'eau manquait sur presque tout le profil et la période de 70 jours de végétation active déterminée précédemment se retrouve ici.

Dans les dépressions, l'engorgement du sol en eau existe dès le mois d'août et se maintient en profondeur. En octobre, tout le

profil présente encore des conditions d'alimentation en eau favorables et la marge de sécurité est telle qu'on peut raisonnablement estimer qu'il existait encore en profondeur de l'eau accessible jusqu'au 15 novembre, date à laquelle il n'y a malheureusement pas eu de mesures effectuées. Or, il semble bien que la croissance végétale se soit effectivement poursuivie dans le groupement 7 jusqu'à la mi-novembre.

Nous ne disposons pas de profil hydrique dans le groupement 4, mais on sait que les plantes étaient toutes sèches au bout de 60 jours. Il est donc possible d'établir le tableau suivant :

Groupements	1	4	7
Durée de croissance active (en jours)	70	60	100
Production nette totale par jour (en g/m ² et poids sec)	1,2	4,3	4,3

La production de graines au m² varie, suivant les plots, entre 1,4 et 13,0 g/m², mais est le plus souvent de 4 à 6 g (poids sec). A titre d'exemple, voici comment se répartit la production suivant les espèces :

— <i>Cenchrus</i> spp.	0,95
— <i>Chloris</i> spp.	0,52
— Panicées	0,51
— <i>Schoenefeldia</i>	0,35
— <i>Aristida</i> spp.	0,47
— Autres graminées	0,30
— Cypéracées	0,15
— Papilionacées	0,45
— Convolvulacées	0,25
— Divers	0,65
TOTAL	4,60

Les graines représenteraient donc 2 à 3 % de la production herbacée, soit 50 kg/ha.

Chaque année, de 500 à 1 200 plantules apparaissent par m², mais le nombre en diminue très vite au cours des quinze premiers jours de végétation et il n'y aura plus guère en moyenne qu'une centaine de plantes adultes.

La nouvelle strate herbacée provient finalement de 0,1 ou 0,2 g de graines par m² et plus de 95 % des semences produites ne jouent pas de rôle dans le maintien de la couverture herbacée.

D. — BIOMASSE LIGNEUSE AERIENNE

Le découpage en diverses fractions des ligneux a fourni les résultats suivants (en kg de matière sèche) :

Balanites aegyptiaca

Diamètre du tronc (cm) ..	5,1	8,0	14,9	15,0	16,8	27,3
Rameaux	0,15	0,25	6,3	8,4	13,0	36,1
Petites branches	0,45	1,8	6,5	7,4	7,6	27,0
Grosses branches	0,0	0,0	6,3	11,8	15,4	54,8
Tronc	1,7	3,4	10,2	12,0	26,1	71,8
Collet	0,2	1,0	4,4	4,3	5,7	14,2
TOTAL des parties aériennes ..	2,5	6,9	35,0	45,4	69,7	207,8

Guiera senegalensis

Diamètre de tige (cm)	3,8	5,1	7,0	7,3	8,9	10,2
Rameaux + branches	2,2	2,7	2,9	2,55	4,4	11,4
Tige (s)	0,0	0,0	0,0	0,0	2,7	7,6
Collet	0,0	0,1	0,4	0,55	1,3	2,3
TOTAL des parties aériennes ..	2,2	2,8	3,3	3,1	8,4	21,3

Grewia bicolor

Diamètre de tige (cm)	6,4	12,0	12,2	12,7	15,6
Branches	2,4	13,4	20,4	23,1	33,6
Tige (s)	2,8	13,8	21,3	36,4	68,2
Collet	0,2	2,6	2,0	6,8	28,8
Bois mort	0,0	3,6	4,0	9,8	55,0
TOTAL des parties aériennes ..	5,4	33,4	47,7	76,1	185,6

Chez *Balanites*, la variabilité de la forme apparaît lorsqu'on compare deux arbres de diamètres voisins : 14,9 et 15 cm. La partie aérienne est plus développée chez le premier, surtout en ce qui concerne les grosses branches et les petites. De telles différences sont évidentes sur le terrain, certains arbres présentant une couronne très touffue et d'autres non.

Pour les grands arbres, la biomasse du tronc se réduit par rapport aux grosses branches et aux grosses racines. La fraction

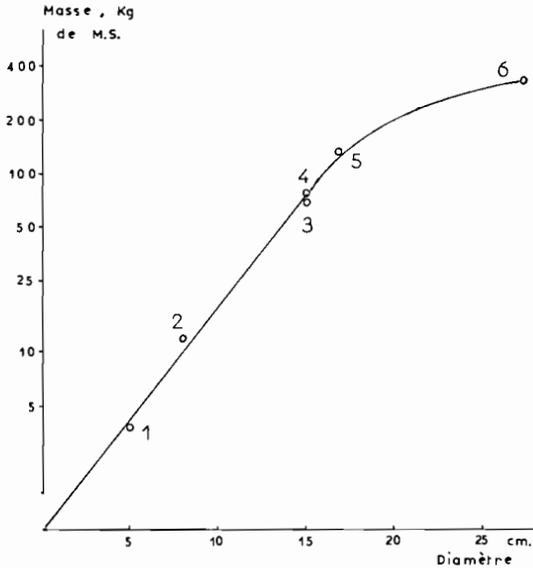


Figure 5. — Biomasse ligneuse aérienne de *Balanites aegyptiaca* en fonction du diamètre du tronc.

souterraine représente en moyenne un peu plus de 40 % de la masse totale.

Le report de ces résultats dans un système de coordonnées est une ébauche de « tarif » de forestier. Sur la figure 5 (où l'échelle des masses est logarithmique), on a inscrit les valeurs des totaux biomasse aérienne + biomasse souterraine.

Pour *Guiera*, il existe une grande variabilité dans la proportion des parties aériennes et souterraines, peut-être en liaison avec le site où se trouvait l'arbre coupé, les arbres 1, 3 et 4 ayant été choisis sur dune et les autres près d'une mare.

Le report des résultats sur le graphique habituel révèle une anomalie : il n'y a pas de limite à la phase exponentielle de croissance (Fig. 6). Or, les *Guiera* 5 et 6 possédaient respectivement 2 et 3 tiges principales issues de la base et on doit supposer que si un arbre est apte à développer des tiges secondaires, tout se passe comme si ces éléments nouveaux se comportaient comme des individus indépendants ; leur intervention dans la masse totale masquerait alors la phase de ralentissement de la croissance.

Dans les *Grewia*, un nouvel élément a été distingué : le bois mort. En effet, on ne peut manquer d'être frappé par son abondance et sa constante, même en dehors de l'influence des termites. L'existence de ce bois mort justifierait par ailleurs la prédilection des termites pour *Grewia*.

La proportion de bois mort augmente notablement pour les arbres les plus vieux, passant de 5 % à plus de 20 %, et il arrive un stade où sa formation devrait théoriquement dépasser la

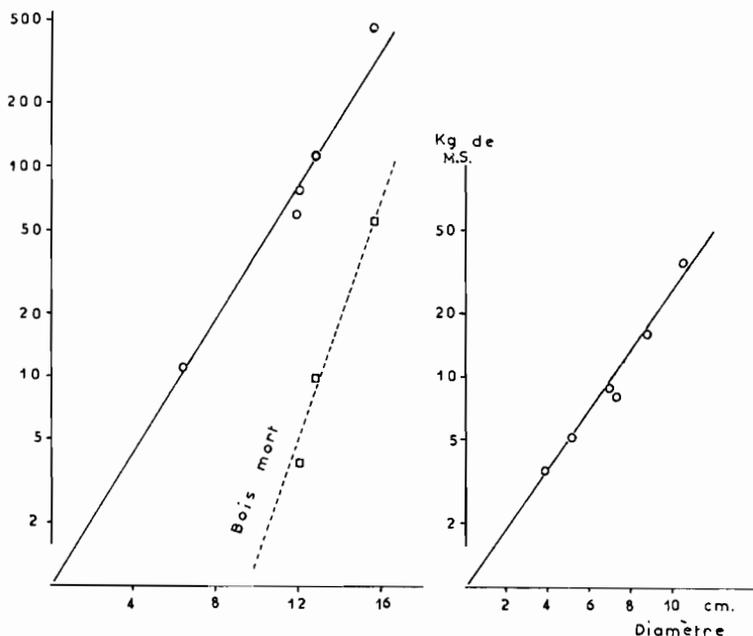


Figure 6. — Biomasse ligneuse aérienne de *Grewia bicolor* (à gauche) et *Guiera senegalensis* (à droite) en fonction du diamètre du tronc.

production de l'arbre. Dans les faits, ce stade n'est jamais atteint en raison des tiges nouvelles qui se développent et « rajeunissent » l'arbre. Ainsi, le plus gros *Grewia* abattu possédait 4 tiges secondaires saines entourant l'ancienne tige totalement morte et dont l'emplacement apparaissait encore au centre de la souche.

Un fractionnement de la biomasse en bois et écorce, ainsi que la caractérisation des fractions, sont proposées ci-après :

	<i>Balanites aegyptiaca</i>	<i>Grewia bicolor</i>	<i>Guiera senegalensis</i>
Pourcentage d'écorce des troncs et grosses branches	19,6	21,8	19,4
Pourcentage d'écorce des branches fines	13,4	18,7	12,6
Teneur en matière sèche des troncs (%)	62,4	83,5	72,8
Teneur en matière sèche des racines	59,0	68,3	63,1
Teneur en matière sèche des feuilles en saison sèche	43,0	—	39,4
Teneur en matière sèche des feuilles en saison humide	32,0	32,0	31,0
Densité du bois	0,78	0,84	0,74
Densité de l'écorce	0,67	0,68	0,66



Figure 7. — Sommet de dune. Les points hauts sont souvent occupés par des bosquets de *Balanites aegyptiaca*. En décembre, les graminées sont totalement sèches et l'on voit bien, au premier plan, la limite des groupements 1 a et 1 b.



Figure 8. — Centre de dépression. En fin des pluies, la strate herbacée à *Diheteropogon hagerupii* et *Zornia glochidiata* est d'assez belle venue. Les arbres sont nombreux : *Sclerocarya birrea* déjà défeuillé, *Grewia bicolor* et *Guiera senegalensis*.

Ces chiffres sont des valeurs moyennes susceptibles de variations en fonction de l'époque à laquelle est faite la mesure, du site où a été choisi l'arbre, de l'âge de ce dernier et sans doute aussi de la portion de végétal choisie.

Cependant, la réduction de la proportion d'écorce lorsque les branches sont plus petites et le dessèchement des feuilles âgées sont des phénomènes constants.

Il est possible, compte tenu de la densité des diverses espèces, de calculer des biomasses ligneuses (en kg de poids sec par hectare). On trouve ainsi :

— <i>Commiphora africana</i>	944 kg/ha
— <i>Balanites aegyptiaca</i>	900 kg/ha
— <i>Guiera senegalensis</i> et <i>Boscia senegalensis</i>	655 kg/ha
— <i>Grewia bicolor</i>	546 kg/ha
— <i>Acacia senegal</i>	311 kg/ha

Ces six espèces représentent 98 % de la flore ligneuse, et probablement de sa masse ; on peut donc estimer la biomasse des arbres et arbustes de la région à environ 3,4 tonnes. Ce chiffre doit à son tour être légèrement majoré pour tenir compte des baobabs, assez clairsemés dans notre région.

E. — PRODUCTION NETTE PAR UNITE DE SURFACE

Pour les arbres, de nombreux comptages de cernes de croissance ont été effectués. Cependant, il n'existe aucune certitude quant à la correspondance entre le nombre de cernes observés et le nombre d'années de vie des arbres du Sahel. On ne peut, dans ces conditions, calculer les accroissements annuels de biomasse pour les ligneux. En ce qui concerne la production caduque, on retiendra seulement que la quantité de matière végétale fournie chaque année par les arbres au sol est de l'ordre de 15 % de leur fraction « rameaux » (en poids sec), soit :

— <i>Balanites aegyptiaca</i>	= 25 kg/ha
— <i>Commiphora africana</i>	= 14 kg/ha
— <i>Acacia senegal</i>	= 11 kg/ha
— <i>Guiera senegalensis</i>	= 16 kg/ha
— <i>Grewia bicolor</i>	= 21 kg/ha
	<hr/>
TOTAL	= 87 kg/ha

En ce qui concerne la végétation herbacée, il suffit de tenir compte de l'importance relative des groupements :

— 1 A et B	environ 55 % de la surface étudiée
— 2 et 3	environ 20 % de la surface étudiée
— 4 et 8	environ 10 % de la surface étudiée
— 5 à 7	environ 15 % de la surface étudiée



Figure 9. — Végétation sciaphile. En janvier, un *Commiphora africana* abrite deux jeunes *Boscia senegalensis* et le groupement 4 à *Chloris prierii* et *Brachiaria hagerupii* occupe l'espace situé à l'ombre.

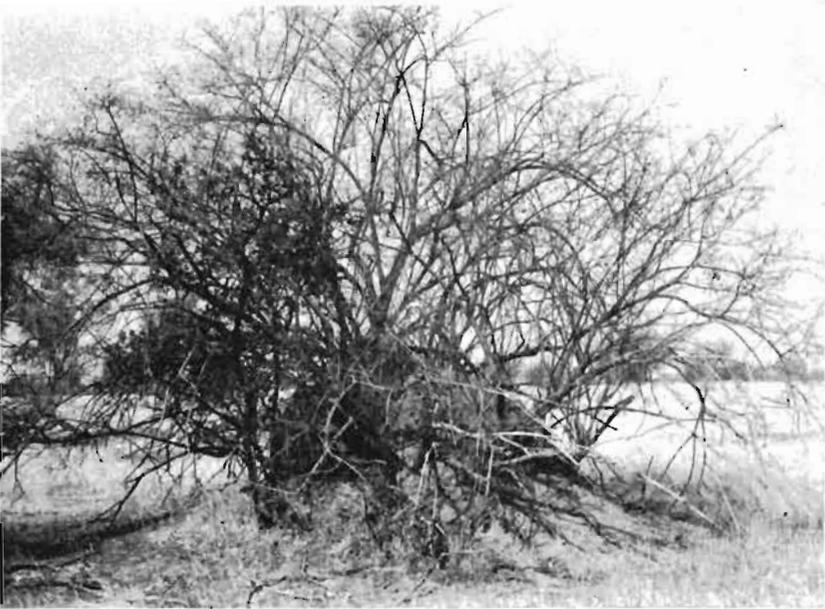


Figure 10. — *Grewia bicolor*. En juin, les feuilles commencent à apparaître. La présence de la termitière a entraîné la formation de nombreux rejets et les reliques de la strate basse à *Schoenefeldia gracilis* et *Aristida* spp. se sont maintenues depuis l'année précédente.

A partir des chiffres qui précèdent, il est possible de calculer une production primaire nette herbacée par hectare, en assimilant les groupements 2 à 4, les groupements 3 et 5 à 7 et en considérant que la production de 6 et 8 est négligeable.

On a ainsi en sommet et pentes 440 + 360 kg de matière sèche produits par hectare et par an, soit 0,8 tonne, et 1,2 tonne dans les creux. La production nette totale serait de 2 tonnes par hectare, et le double si l'on tient compte des racines. Ainsi, la strate herbacée produirait chaque année une masse végétale supérieure à la moitié de la biomasse ligneuse.

CONCLUSION

Les biomasses et productions primaires nettes (en poids sec) des strates herbacée et ligneuse ont été mesurées sur la zone d'étude. La biomasse souterraine herbacée est grossièrement équivalente à la biomasse aérienne, celle des ligneux est légèrement inférieure en moyenne. La production aérienne herbacée dépend principalement de l'alimentation en eau des plantes et est nettement supérieure à la biomasse maximum. La biomasse ligneuse totale, de l'ordre de 3 tonnes et demie en poids sec par hectare, permet une production nette annuelle de 87 kg de feuilles et fruits. La production primaire nette totale atteint ainsi 4 tonnes à 4,5 tonnes de matière végétale sèche par hectare, non comprise la modeste production de bois.

SUMMARY

The standing crop biomass, both above and below the ground, has been estimated for the 3 major grassland vegetation types which cover about 65 % of the study area defined in the previous paper and for the 3 most common tree species as well. The net primary production of the above-ground herbaceous vegetation has been measured in the same vegetation types, using the method of Wiegert and Evans as modified by Lonnicki et al. (1968). The root biomass estimated at the peak of the growth period ranges from 1.4 to 2.5 tons/ha, and the above-ground biomass from 0.7 to 3.5 tons/ha, depending upon vegetation type.

The standing crop biomass of trees and shrubs averages 3.5 tons/ha.

The net above-ground herbaceous production ranges from 0.8 to 1.2 tons/ha, 2 to 3 % of which is represented by seeds. This production is strongly influenced by rainfall.

Litter production by trees and shrubs averages 87 Kg/ha.

All biomass and production figures are given in dry weight.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL.
SENEGAL : DONNEES PRELIMINAIRES SUR L'ECOLOGIE
DES TERMITES

par M. LEPAGE *

La présente étude rassemble les premiers résultats obtenus sur l'écologie des termites de la région de Fété Olé (16° 13' de latitude Nord, 15° 06' de longitude Ouest). Nos travaux, dans cette première phase, furent effectués dans le quadrat de référence de un kilomètre carré.

Rappelons que le paysage est caractérisé par des dunes de faible amplitude, sans orientation clairement décelable, et délimitant des dépressions fermées (cinq à sept pour 25 hectares). Cette disposition entraîne une répartition en mosaïque des milieux. Notre premier travail a consisté dans l'analyse des facteurs susceptibles d'influer sur la distribution des espèces de termites, distribution fortement hétérogène.

Nous avons réalisé des relevés dans des zones où les conditions du milieu étaient apparemment homogènes en ce qui concernait la répartition et l'activité des termites. Sur chacune de ces stations s'exerce l'action d'une série de facteurs, souvent liés entre eux. Nous avons choisi d'étudier tout d'abord les effets du relief et de la végétation.

LE RELIEF

Dans l'article de présentation (Bille et al., 1972), a été évoqué le rôle des variations de pente sur la pédogénèse et sur les mouvements de l'eau dans le sol de notre zone d'étude. Nous avons, à cet effet, distingué cinq formes de relief, dont l'étendue varie de quelques dizaines à quelques centaines de mètres carrés. Nous nous sommes, pour cela, inspirés de la nomenclature proposée par Ph. Dajet (1968) :

(*) Station d'Ecologie, ORSTOM, BP 20, Richard-Toll - Sénégal.

Dépression : C'est une forme de relief concave. Lorsque les pluies sont suffisamment abondantes, l'eau s'accumule temporairement au point le plus bas. L'hydromorphie aboutit à la formation d'un pseudogley plus ou moins étendu. Le rapport des éléments fins sur les éléments grossiers est élevé.

Bas de versant : Sa forme est concave. Il est juxtaposé à la dépression et participe également au versant (pente de 0,2 à 1,6 %). Les sols sont encore riches en éléments fins.

Versant : Sa pente est comprise entre 1 et 4 %. Les éléments grossiers prédominent dans les sols. C'est la forme de relief la plus étendue dans le quadrat de référence.

Replat : La pente du versant devient plus faible, ou même nulle (0 à 1 %). Cette diminution de la pente se traduit sur le profil pédologique qui peut présenter une hydromorphie temporaire des horizons profonds.

Sommet : C'est un relief convexe. Il se localise à l'endroit culminant des dunes. Sa pente est faible (de 0 à 1 % la plupart du temps).

LA VEGETATION

Afin de caractériser plus précisément notre milieu, nous avons fait intervenir certains aspects de la végétation, définis par la composition floristique et l'abondance relative des espèces. Les catégories auxquelles nos observations ont abouti, furent établies dans une perspective différente de celle de nos collègues botanistes (Bille et Poupon, 1972). La correspondance entre nos catégories de végétation, et leurs groupements végétaux, est la suivante :

Première catégorie de végétation (groupement 1 a) : Elle se rencontre en majorité sur les sommets et versants dunaires. Nous y retrouvons les graminées : *Aristida mutabilis* et *Schoenefeldia gracilis*, en proportions variables, mélangées selon les endroits avec *Aristida funiculata* et *Eragrostis tremula*.

Deuxième catégorie de végétation (groupement 1 b) : Elle se traduit par un appauvrissement de la strate herbacée et l'augmentation proportionnelle d'*Aristida funiculata*. On y rencontre parfois *Blepharis linariifolia*.

Troisième catégorie de végétation (groupements 2 et 3) : On remarque, parmi les plantes de la catégorie de végétation 1 (essentiellement *Schoenefeldia gracilis*), les espèces *Cenchrus priurii* et *Cenchrus biflorus*, ainsi que *Zornia glochidiata* et *Diheteropogon hagerupii* quand l'humidité est suffisante.

Quatrième catégorie de végétation (groupements 4, 5 et 6) : Cette catégorie regroupe les végétations situées sous les arbres, définition assez imprécise, mais néanmoins écologiquement importante. On y retrouve : *Pennisetum pedicellatum*, *Brachiaria hage-*

rupii, *Digitaria velutina*, *Merremia aegyptiaca* et *Achyranthes aspera*.

Cinquième catégorie de végétation (groupement 8) : Elle correspond aux stades d'érosion des termitières et se caractérise par une absence presque totale de végétation.

Sixième catégorie de végétation (groupement 7) : Il s'agit de la végétation située au centre des dépressions. Les espèces végétales principales sont, selon les années : *Andropogon* spp., *Panicum humile*, *Eragrostis* spp., *Echinochloa colonum* et *Zornia glochidiata*.

I. — LE PEUPEMENT EN TERMITES

La composition et la répartition de la faune en termites est largement conditionnée par le facteur eau. Les espèces doivent avoir la possibilité de se soustraire à la sécheresse qui sévit pendant la majeure partie de l'année (Bille et al., 1972). Les adaptations à ces conditions extrêmes sont variées : L'architecture des nids peut permettre la création d'un microclimat spécial (murailles massives du nid de *Bellicositermes* qui atteignent 0,5 à 1 m d'épaisseur). Les populations des nids peuvent entreprendre des déplacements journaliers ou saisonniers en profondeur (*Trinervitermes*). Les termites peuvent amener de l'eau sur les



Figure 1. — Coupe verticale d'un nid épigé de *Bellicositermes bellicosus*. L'habitable de la termitière se trouve au centre ; on remarquera la grande épaisseur de la muraille. Le décimètre disposé verticalement est gradué tous les 10 centimètres ; sa base indique le niveau du sol.

parois du nid (*Psammotermes*, Grassé et Noirot, 1948), ou rechercher des microbiotopes favorables (souches d'arbres morts, nids complexes d'autres espèces).

A. — MÉTHODES.

La méthodologie des relevés et leur échelle dépendent de l'espèce ou du groupe d'espèces à étudier.

1. — *Carrés de 16 et 25 m²* : Dans les pays tropicaux, cette technique a été utilisée par Lévieux (1967) pour les fourmis endogées, et par Josens (1971) pour les termites. Elle consiste à opérer une fouille systématique du sol sur une certaine profondeur. Dans notre zone, plusieurs difficultés s'opposent à l'application de cette méthode. La faible densité des nids, ainsi que leur groupement en agrégats, font que nous n'avons rencontré aucun nid ou portion de nid sur une profondeur de fouille de 75 cm dans certains relevés de 25 m² sur versant. L'activité maximum des espèces se localise par ailleurs à une grande profondeur. A titre d'exemple, un nid hypogé d'*Odontotermes smeathmani* en bas de versant, s'étend sur une surface supérieure à 25 m², avec des loges s'étaguant entre 25 cm et 1 m de profondeur.

Pour appliquer cette méthode dans notre région, il faudrait donc, soit augmenter la taille des carrés et leur profondeur de fouille, ce qui est matériellement quasi impossible, soit augmenter considérablement le nombre de nos prélèvements.

2. — *Carrés de 100 m²* : Nous avons opéré sur des aires de 100 m² selon la méthode décrite par Bodot (1967). Sur cette surface, nous explorons toutes les traces d'activité des termites (récolte en strate herbacée et ligneuse, nids, etc.). Cette méthode donne uniquement des indices relatifs d'abondance, comparables pour une même espèce.

3. — *Carrés d'un hectare* : Cette dimension est nécessaire au Sahel, pour étudier la répartition des termitières épigées. Il faut cependant effectuer un nombre suffisant de relevés (85 relevés pour l'espèce *Bellicositermes bellicosus*), pour obtenir des résultats représentatifs.

4. — *Ligne-transect* : Dans le but d'étudier rapidement la physionomie d'un peuplement dans différents paysages, nous avons employé la méthode linéaire qui est décrite en détail dans la seconde partie de cet article.

B. — INVENTAIRE DES ESPÈCES.

Le Tableau I présente l'inventaire des espèces récoltées sur le quadrat de référence. Nous y avons distingué les types de nids et les régimes alimentaires.

Ce peuplement peut être divisé en trois groupes :

- les espèces des étendues herbacées (*Trinervitermes* spp.) et celles pouvant parfois aussi s'attaquer au bois mort, comme *Psammotermes hybostoma* ;
- les espèces tributaires des ligneux pour leur nid ou leur nourriture : *Amitermes* spp., *Microcerotermes* spp. et *Coptotermes* spp. ;
- les espèces champignonistes : *Bellicositermes bellicosus* et *Odondotermes smeathmani*.

Remarquons l'absence complète de termites humivores dans cet habitat, mis à part les cas particuliers d'espèces trouvées à l'intérieur des termitières de *Bellicositermes* (inquilinisme).

C. — LE PEUPEMENT.

L'exploitation des relevés de 100 m² nous permet d'esquisser une répartition des espèces selon les milieux.

La courbe de la figure 2, établie pour les dépressions montre qu'une surface de 400 m² est représentative de 65 à 75 % du peuplement. Ce pourcentage dépend du mode de répartition des espèces ; la même courbe, calculée pour les bas de versant, montre qu'une surface de 400 m² ne renferme que 55 à 65 % des espèces présentes.

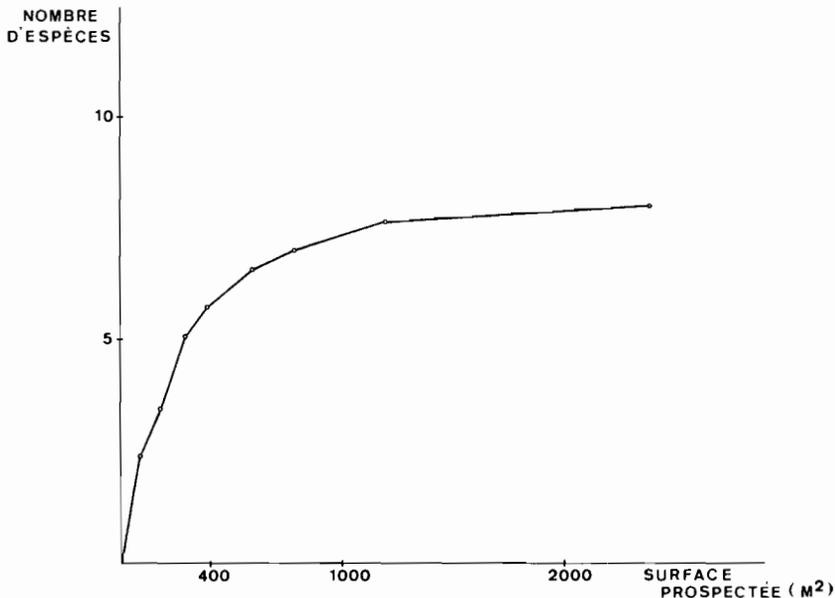


Figure 2. — Variation du nombre d'espèces rencontrées, en fonction de la surface prospectée. Courbe établie pour les dépressions.

TABLEAU I
Inventaire des espèces observées sur le quadrat
de référence de 1 km².

ESPECES	NID				REGIME		
	Hypogé	Epigé	Inquilin	Dans branches et troncs	Herbe	Bois	Humus
RHINOTERMITIDAE.							
Psammotermitinae :							
<i>Psammotermes hybostoma</i> (Desn.)	+				+	+	
Coptotermitinae :							
<i>Coptotermes sjoestedti</i> (Holm.)				+		+	
<i>Coptotermes intermedius</i> (Silv.)			+			+	
TERMITIDAE.							
Amitermitinae :							
<i>Amitermes evuncifer</i> (Silv.)			+			+	
<i>Amitermes stephensoni</i> (Silv.)	+					?	
<i>Amitermes spinifer</i> (Silv.)			+			+	
<i>Microcerotermes</i> aff. <i>parvus</i> (Hav.)	+		+			+	
<i>Microcerotermes parvulus</i> (Sjöst.)	+					+	
Termitinae :							
<i>Tuberculitermes</i> <i>guineensis</i> (Silv.)			+				+
<i>Promirotermes holmgreni</i> (Silv.)			+				+
<i>Angulitermes</i> sp. n.			+				+
Macrotermitinae :							
<i>Macrotermes hollandei</i> (Grassé)	+		+			+	
<i>Odontotermes smeathmani</i> (Fuller)	+		+		+	+	
<i>Bellicositermes bellicosus</i> (Smeath.) (1)		+			+	+	

(1) Nous maintenons la distinction entre les genres *Macrotermes* et *Bellicositermes* (Grassé, 1937 ; Grassé et Noirot, 1951). Dans la révision du genre *Macrotermes* (Ruelle, 1970), cette espèce est appelée : *Macrotermes subhyalinus* (Ramb.).

TABLEAU I (suite)

ESPECES	NID				REGIME		
	Hypogé	Épigé	Inquillin	Dans branches et troncs	Herbe	Bois	Humus
Nasutitermitinae :							
<i>Trinervitermes trinervius</i> (Ramb.)		+	+		+		
<i>Trinervitermes geminatus</i> (Wasm.)		+	?		+		
<i>Trinervitermes oeconomus</i> (Trag.)	+		+		+		
<i>Trinervitermes</i> <i>occidentalis</i> (Sjöst.)		+			+		
<i>Trinervitermes togoensis</i> (Sjöst.)	?	?	+		+		

Le Tableau II précise cette répartition. L'étude a été effectuée en début de saison sèche, alors que l'engorgement du centre de la dépression avait entièrement disparu. Le bas de versant est le plus riche en espèces, ce qui traduit sa nature ambivalente, entre les sols secs et sableux du versant et les sols hydromorphes sablo-argileux de la dépression.

Quatre espèces apparaissent constantes : *Psammodermes hybostoma*, sur les versants, *Trinervitermes trinervius*, apparemment ubiquiste mais qui préfère les milieux bien drainés possédant une humidité suffisante, et les deux espèces de Macrotermitinae : *bellicosus* et *Trinervitermes trinervius*. La répartition des espèces hypogées fera l'objet d'un mémoire ultérieur.

D. — RÉPARTITION DES NIDS ÉPIGÉS.

Nous avons commencé par l'étude de la répartition des espèces à nids épigés, c'est-à-dire essentiellement *Bellicositermes bellicosus* et *Trinervitermes trinervius*. La répartition des espèces hypogées fera l'objet d'un mémoire ultérieur.

1. — *Bellicositermes bellicosus*. Les termitières de cette espèce, en activité ou abandonnées, constituent un des éléments caractéristiques du paysage. Nous avons distingué trois stades d'évolution des termitières abandonnées, en nous basant sur des critères morphologiques : Au stade 1, la termitière conserve un modelé encore important malgré l'érosion par les eaux de ruissellement.

TABLEAU II

Répartition des espèces sur 10 800 m², à l'intérieur du quadrat de référence.

Les espèces constantes sont soulignées deux fois, les espèces accessoires, une fois, les espèces accidentelles ne sont pas soulignées.

Ces chiffres indiquent des pourcentages de présence dans les relevés effectués dans chaque milieu. Lorsque les espèces sont présentes dans plus de 50 % des relevés, elles sont dites constantes ; entre 25 et 50 %, accessoires ; et lorsque leur proportion est inférieure à 25 %, accidentelles.

	RELIEF			
	Sommet	Versant	Replat et bas de versant	Dépression
Surfaces (m ²)	1 200	4 000	3 200	2 400
E S P E C E S				
<i>Psammotermes hybostoma</i>	<u>33</u>	<u>65</u>	<u>44</u>	17
<i>Coptotermes intermedius</i>				4
<i>Amitermes stephensoni</i> .			3	
<i>Microcerotermes</i> (2 espèces)			22	<u>46</u>
<i>Microtermes hollandei</i> ..			3	
<i>Odontotermes smeathmani</i>			9	<u>54</u>
<i>Bellicositermes bellicosus</i>		7	<u>40</u>	<u>83</u>
<i>Trinervitermes trinervius</i>	17	<u>57</u>	<u>72</u>	<u>75</u>
<i>Trinervitermes oeconomus</i>	8	<u>30</u>	<u>44</u>	<u>38</u>
<i>Trinevitermes geminatus</i>	8	3	6	8

Au stade 2, l'érosion poursuivant son action, il se forme un dôme plus ou moins accentué. Au stade 3, nous trouvons à l'emplacement de la termitière une zone plane ou légèrement bombée, circulaire ou elliptique ; une fouille permet de retrouver les structures caractéristiques d'un ancien nid : vestiges d'anciennes chambres à meules, texture argileuse...

Nous avons regroupé dans le tableau III les résultats des relevés. On remarque le nombre relativement faible de termitières en activité (10 % du peuplement, environ 1 termitière pour 2 ha). Les termitières en activité se localisent étroitement autour des

dépansions et des replats : 55 % en bas de versant, 24 % en dépression, 21 % sur les replats. On ne trouve aucun nid habité sur les versants et les sommets ; or, dans ces mêmes milieux, la proportion des nids abandonnés est souvent importante (2,4 % de la surface en sommet, 4,2 % en versant). Il faut donc supposer une évolution du peuplement aboutissant à une concentration plus étroite autour des dépressions. Cette régression des *Bellicositermes* a déjà été signalé ailleurs par d'autres auteurs : Bodot (1964 et 1967) et Noirot (1961) pour *Bellicositermes natalensis* en Basse Côte-d'Ivoire, Roy-Noël (1969) pour *Bellicositermes natalensis* et *B. bellicosus* dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal) en 1971.

TABLEAU III

Répartition des termitières de *Bellicositermes bellicosus*
(85 parcelles de 1 hectare)

Stades d'évolution des termitières		Nombre pour 10 hectares	Pourcentage
Termitières actives		4,9	10,0 ± 2,9
Termitières abandonnées	stade 1	4,1	8,3 ± 2,7
	stade 2	16,7	33,7 ± 4,6
	stade 3	23,8	48,0 ± 4,9

2. — *Trinervitermes trinervius*. Une proportion importante des termitières est localisée, soit sous les arbres (35 à 40 %), soit sur la termitière de *Bellicositermes bellicosus* (25 à 30 %).

Le nombre de termitières par hectare varie avec la saison (il est plus exact de parler de calies épigées en rapport avec un nid en grande majorité souterrain). Nous considérerons uniquement les calies habitées. Chaque année, il y a construction de calies nouvelles dont le volume est petit et la forme en « pain de sucre ». Le maximum des constructions est atteint au milieu de la saison sèche (mars). Ces constructions correspondent à une récolte de nourriture et seront abandonnées par la suite. Ce phénomène a également été étudié par Coaton (1948), chez les *Trinervitermes* du veld sud-africain. Le tableau IV résume les chiffres obtenus.

Ceci suggère une population de termitières en continuelle évolution. Roy-Noël (1971), signale que dans la région du Cap-Vert (Sénégal), les termitières de *Trinervitermes trinervius* ont une durée de vie assez limitée. Nous avons suivi plus précisément les constructions présentes sur 10 hectares, entre le 31 juillet 1969 et

le 1^{er} juin 1970. Sur un total de 30, nous avons constaté la disparition de 16 calies et l'apparition de 15, soit un renouvellement de 52 % en nombre ou 16,5 % en volume.

TABLEAU IV

Evolution des calies épigées de Trinervitermes trinervius au cours d'un cycle annuel (Etude effectuée sur 25 hectares)

Dates	31-VII-1969	15-XII-1969	31-I-1970	15 III-1970	1-VI-1970
Nombre par hectare ..	2,82	2,27	3,20	4,60	2,74
Volume par hectare (1)	0,220	0,225	0,256	0,229	0,240
Volume moyen par calie (1)	0,078	0,099	0,080	0,050	0,088

(1) Le volume des termitières est calculé en adoptant la moyenne arithmétique entre les volumes de deux demi-sphères : l'une ayant pour rayon le rayon de base moyen de la termitière, l'autre la hauteur de la termitière. Ce procédé fournit des mesures légèrement surestimées. Les travaux de Roose et Birot (1970) sur les termitières de *Trinervitermes* en Haute-Volta, établissent des corrélations entre le volume et le poids, ainsi que des valeurs de la porosité et de la densité apparente des constructions épigées.

II. — RECOLTE DE NOURRITURE

La récolte de nourriture par les termites se localise en certaines surfaces privilégiées. Les densités étant par ailleurs très faibles, nous avons été amené à choisir une méthode linéaire pour son estimation ; elle permet seule, en effet, de couvrir commodément de grandes étendues.

Cette partie de notre étude a deux objectifs : d'une part, isoler l'action de divers paramètres du milieu sur la répartition de la récolte et d'autre part, estimer quantitativement l'impact trophique des espèces sur la strate herbacée.

A. — MÉTHODE.

Elle sera exposée en détail dans une publication ultérieure. Nous nous bornerons ici à en indiquer le principe.

Tout d'abord, nous collectons des informations sur les caractéristiques du milieu et sur l'activité des termites, le long de lignes disposées au hasard à l'intérieur du paysage. Les résultats obtenus sont relatifs. Bien entendu, il importe de respecter toutes les conditions d'un échantillonnage rigoureux (dimension des lignes, nombre d'échantillons unitaires, etc.).

Ensuite, nous nous efforçons d'obtenir des résultats absolus. Pour cela, nous transformons notre ligne en une « bande de comptage » correspondant à une surface déterminée.

Nous étudierons l'action, sur la récolte de nourriture, du relief et de la végétation. Ce dernier facteur nous semble intégrer un certain nombre d'autres paramètres (teneur en eau des sols, texture...), en même temps qu'il joue un rôle direct sur la répartition de la récolte (qualité et quantité de nourriture).

Pour récolter leur nourriture en strate herbacée, les termites se manifestent à la surface du sol par des constructions. Ce sont, par exemple, des surfaces de « placages » de terre pour l'espèce *Bellicositermes bellicosus* ; pour le genre *Trinervitermes*, les espèces récoltent à partir de sorties de récolte, plus ou moins disposées en pistes. Nous mesurerons ainsi, le long d'une ligne balisée, soit la longueur de l'intersection avec des surfaces de récolte, soit le nombre de fois où la ligne recoupe des pistes de récolte (nombre de contacts).

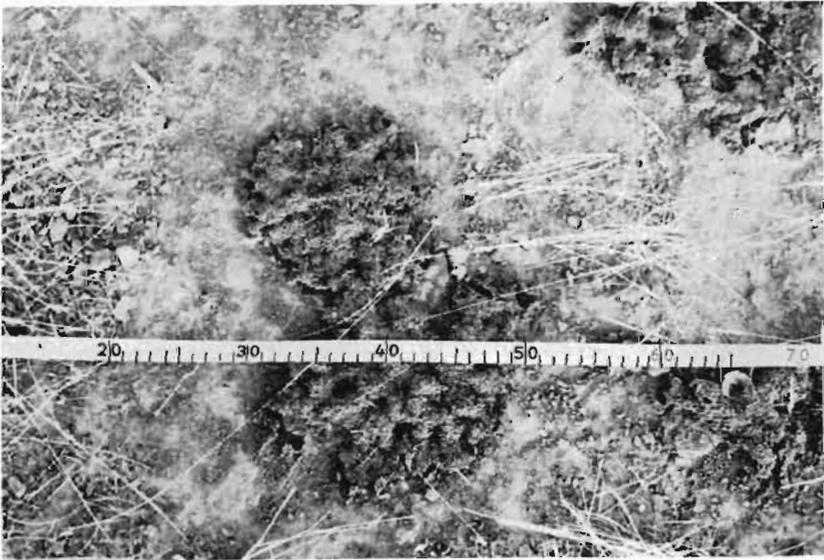


Figure 3. — Placages de récolte de nourriture de *Bellicositermes bellicosus* à la surface du sol.

Précisons que, à l'intérieur du quadrat protégé, ces constructions se conservent très longtemps en l'absence de pluies.

Après une présentation générale de la répartition de la récolte des principales espèces, nous analyserons plus précisément cette récolte sur l'une d'entre elles, choisie pour son abondance, *Bellico-*

sitermes bellicosus. Nous exposerons enfin les résultats d'une étude préliminaire de l'impact trophique de cette dernière espèce.

B. — RÉPARTITION DE LA RÉCOLTE.

Cette étude fut effectuée sur 5 000 mètres de lignes réparties en 10 tronçons de 500 m, disposés au hasard (selon les points cardinaux), à l'intérieur de 50 hectares du quadrat de référence. La ligne a été découpée en unités de 5 m. Nous avons regroupé, à l'intérieur de ces échantillons unitaires, les informations relatives à l'activité de récolte, c'est-à-dire une somme de longueurs pour *Bellicositermes bellicosus*, *Psammotermes hybostoma* et *Odontotermes smeathmani*, ou une somme de contacts pour les espèces du genre *Trinervitermes*.

1. — Répartition de la récolte de nourriture par les différentes espèces de termites.

Sur les figures qui suivent, les données ont été reportées en fonction des formes de relief précédemment définies. Des sommets vers les dépressions, nous voyons se manifester plusieurs gradients d'humidité et de texture des sols, ainsi que d'abondance des matériaux cellulosiques.

La figure 4 (établie le 1^{er} novembre 1971) montre la répartition selon le relief de la récolte des trois espèces édifiant des « placages » à la surface du sol. Bien qu'il soit délicat de comparer ces chiffres (exprimant la longueur moyenne des « placages » interceptés par 5 mètres de ligne), nous constatons que *Bellicositermes bellicosus* est l'espèce la plus fréquente. Sa récolte s'effectue dans les dépressions, sous les arbres (catégorie de végétation 4), ainsi qu'en bas de versant (catégories 3 et 4). La catégorie de végétation 6 n'est tout d'abord pas exploitée, en raison de l'engorgement des sols ; ensuite, elle est exploitée presque totalement au cours de la saison.

L'espèce *Odontotermes smeathmani* récolte peu de matières végétales (du moins au moment de la mesure) et très localement : dans la catégorie de végétation 4 en dépression, bas de versant et replat. La catégorie de végétation 6 est également exploitée progressivement.

Psammotermes hybostoma présente une activité de récolte mieux répartie, mais marque une préférence pour les sols sableux et bien drainés (catégories de végétation 1 et 2 sur les versants et les sommets). Certaines différences qui apparaissent entre ces chiffres et ceux du tableau III, s'expliquent par la dissemblance des méthodes : la première n'apprécie que les traces indirectes de l'activité de récolte de nourriture des espèces, alors que la seconde se base sur les prélèvements des termites. Dans les dépressions, l'activité de *Psammotermes* se manifeste dans la catégorie de végétation 5 (sols plus secs). Le rôle des replats montre cependant

que cette espèce a des besoins complexes (une certaine humidité, des matériaux cellulosiques plus abondants).

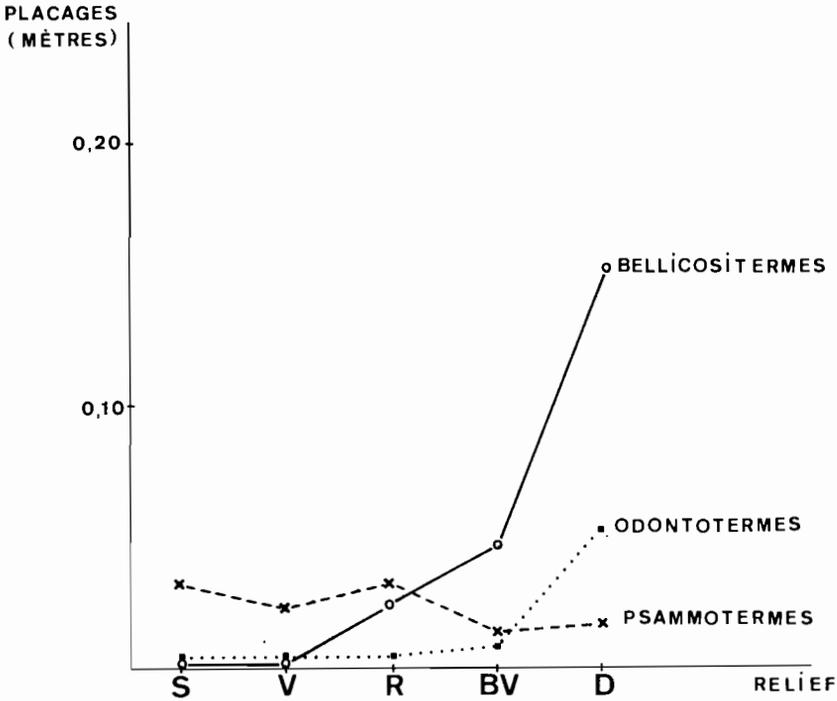


Figure 4. — Répartition de la récolte de nourriture des principales espèces édifiant des placages à la surface du sol.

La répartition des récoltes de *Trinervitermes trinervius* et *T. oeconomus* présente de grandes similitudes dans les deux espèces. Celles-ci se nourrissent au bord des dépressions (catégories de végétation 4 et 5) et en bas de versant dans ces mêmes végétations. Il est à noter que *Trinervitermes trinervius*, dont la récolte est plus abondante, se rencontre plus volontiers dans les végétations plus ouvertes (fait déjà signalé par Josens, 1971). L'expérimentation met aussi en évidence une prédilection de *Trinervitermes oeconomus* pour les anciennes termitières de *Bellicositermes*.

2. — La récolte de nourriture par *Bellicositermes bellicosus*.

Fluctuations spatiales de l'activité de récolte. Nous avons procédé à une mesure de cette activité en avril 1971.

a/ Selon la topographie : Les chiffres du tableau V permettent de préciser l'influence du relief sur l'activité de récolte. Ils donnent la longueur de « placage » par 5 mètres de ligne-transect.

La comparaison 2 à 2 de ces moyennes rangées par ordre décroissant selon le test t de Student, donne les résultats suivants :

- entre dépression et replat, la différence est significative au seuil de 0,01 ;
- entre replat et bas de versant, la différence n'est pas significative au seuil de 0,05 ;
- entre bas de versant et versant, la différence est significative au seuil de 0,01 ;
- entre versant et sommet, la différence est significative au seuil de 0,01.

b/ Selon la végétation : De la même façon, la comparaison 2 à 2 des moyennes du tableau VI rangées par ordre décroissant donne :

- entre 6 et 4, la différence est significative au seuil de 0,01 ;
- entre 4 et 3, la différence n'est pas significative au seuil de 0,05 ;
- entre 3 et 2, la différence est significative au seuil de 0,01 ;
- entre 2 et 1, la différence n'est pas significative au seuil de 0,05.

TABLEAU V

Répartition de la récolte de *Bellicositermes bellicosus* selon le relief, en avril 1971.

RELIEF	Dépression	Bas de versant	Replat	Versant	Sommet
N	48	224	104	456	168
m	1,79	0,371	0,432	0,0481	0,000
v	3,73	1,01	1,12	1,13	0,000

N est le nombre de portions de 5 mètres envisagées : m représente la moyenne des longueurs de « placages » par 5 mètres de ligne, v est la variance de ces longueurs de « placages » (groupées par portions de 5 mètres).

L'intervention du *coefficient* de dispersion « a » de Dajet (1968) (rappelons que $a = v - m/m^2$), permet de préciser la répartition de la récolte. En dépression, le coefficient *a* est de 0,6 et traduit une répartition relativement homogène de la récolte ; en bas de versant et replat, le coefficient s'élève à 4,6 et 3,7 respectivement, ce qui indique et confirme la similitude de la récolte dans ces deux milieux. En versant, *a* est de 36,9, accusant une forte hétérogénéité de la récolte, étroitement localisée dans certaines catégories de végétation (4, par exemple).

TABLEAU VI

Répartition de la récolte de *Bellicositermes bellicosus* selon la végétation, en avril 1971.

VÉGÉTATION	Caté- gorie 1	Caté- gorie 2	Caté- gorie 3	Caté- gorie 4	Caté- gorie 5	Caté- gorie 6
N	450	187	43	72	73	7
m	0,0583	0,146	0,841	1,09	0,635	3,08
v	0,0842	0,388	2,20	3,35	1,58	3,31

N est le nombre de portions de 5 mètres envisagées dans chaque catégorie de végétation, m représente la moyenne des longueurs de « placages » par 5 mètres de ligne, dans chaque catégorie de végétation, v est la variance de ces longueurs de « placages ».

Nous avons exclu de ce tableau les portions de ligne établies sur les sommets (168 unités de 5 mètres), étant donné que nous ne rencontrons aucune activité de récolte sur ces milieux.

Fluctuations temporelles de l'activité de récolte. — Nous avons comparé les récoltes effectuées sur la même longueur de ligne, en avril 1970 (après une saison des pluies abondante) et en avril 1971 (après des pluies déficitaires).

Selon une analyse de variance globale de la répartition de la récolte en fonction des formes du relief, nous trouvons une valeur de 16 du paramètre F du rapport de Snedecor, pour la saison 1969-1970, c'est-à-dire une valeur très largement supérieure à la valeur donnée par les tables pour un seuil de signification de 0,01. Pour la saison 1970-1971, la valeur de F est de 36, les différences dans la répartition de la récolte sont alors plus évidentes.

La longueur de « placages » interceptée présente peu de variations entre les deux années, dans les dépressions, bas de versant et replat (moyennes non significativement différentes) ; par contre, il apparait une différence significative (au seuil de 0,05) entre les moyennes de 1970 (0,135) et de 1971 (0,0481) pour les versants.

C. — IMPACT TROPHIQUE DE *Bellicositermes bellicosus*.

Le prélèvement alimentaire de *Bellicositermes bellicosus* fut mesuré en deux temps :

Dans le premier, le pourcentage d'utilisation alimentaire de chaque catégorie de végétation est calculé à partir du nombre de mètres où la ligne-transect recoupe des « placages » de termites.

Dans le second temps, le prélèvement alimentaire est estimé par différence entre plots situés les uns dans la végétation intacte (témoins) et les autres dans la végétation recouverte de « placages ».

Nous utilisons deux types de plots : Des plots fixes (30 emplacements de 6 plots), destinés plus précisément à suivre l'évolution dans le temps de la récolte, certains étant protégés de l'accès des termites par une feuille de zinc enfoncée à 50 cm de profondeur. L'inconvénient de ces plots fixes est de fournir des chiffres très variables, du fait de l'action d'autres facteurs incontrôlés (piétinement, broutage...). D'autre part, nous employons des plots mobiles placés dans des zones de végétation homogène et à des stades de consommation définie. Cette méthode, pour critiquable qu'elle soit en théorie, nous a donné de bons résultats, particulièrement pour des mesures ponctuelles et rapides dans le temps. Les estimations de biomasse végétale sont effectuées systématiquement le long des lignes, dans une bande de 2,5 m de chaque côté de celle-ci. Tous les paramètres du relevé ont été définis à l'avance, pour éliminer le danger de subjectivité (ou l'atténuer) et nous considérons que le milieu, entre carrés soumis à l'impact de *Bellicositermes* et les carrés témoins, ne diffère que par un seul facteur : la récolte de nourriture par *Bellicositermes*. Nous avons effectué 225 mesures sur plots mobiles en avril 1971.

Notre méthode, dans son principe, établit une relation de proportionnalité entre la surface de « placages » et la nourriture

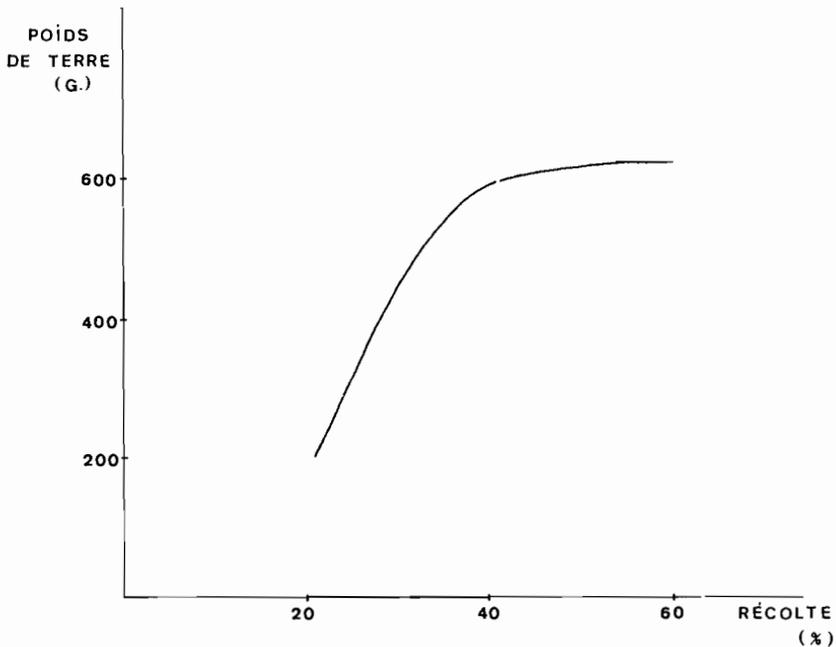


Figure 5. — *Bellicositermes bellicosus* : relation entre le pourcentage de récolte sur plots consommés par le termite et le poids de terre des placages rencontrés sur ces mêmes plots.

disparue. La figure 5 précise ces relations et montre que le problème est complexe. En fait, il semble que la construction des « placages » atteigne un palier, alors que la récolte d'aliments se poursuit encore « en dessous » d'eux.

Résultats : Le tableau VII expose les résultats obtenus sur des plots de 2 500 cm² (1/4 m²), dans les diverses catégories de végétation. Remarquons à ce propos qu'il est quelque peu prématuré d'employer le terme de consommation, tant que des expériences n'auront pas permis d'élucider la composition de cette nourriture et son devenir à l'intérieur de la termitière. Les chiffres du tableau VII représentent donc la quantité de nourriture récoltée par les termites, et non pas forcément la quantité effectivement ingérée.

TABLEAU VII

Récolte de nourriture de Bellicositermes bellicosus dans les différentes catégories de végétation. Les mesures ont été effectuées sur des plots de 2500 cm².

	CATEGORIES DE VEGETATION					
	1	2	3	4	5	6
N	43	30	41	54	24	35
m	12,8	6,6	42,6	41,5	2,6	54,9
dm	5,7	2,2	12,9	7,5	1,9	14,3
%	53	57	59	67	59	79

N est le nombre de plots de mesure ;
 m est la moyenne, en grammes de poids sec, de la quantité de nourriture disparue par 1/4 de m² ; dm est l'erreur sur cette moyenne (au seuil de 0,05). Nous donnons également les pourcentages de matériaux récoltés par rapport aux plots intacts.

La comparaison des tableaux VI et VII fournit une expression de la quantité de matériel disparu dans chaque catégorie de végétation, par hectare. Dans le cas de la catégorie de végétation 6, par exemple, le matériel disparu est de :

$$\frac{54,9 \times 4 \times 3,08 \times 100}{5} = 13\,500 \text{ g pour } 100 \text{ m}^2.$$

Or, cette catégorie de végétation 6 représente sur le quadrat de référence (tableau VI) une surface de : $7/1\,000 = 0,7\%$ par hectare, soit 70 m²/ha. L'impact du termite sur la catégorie de végétation 6 sera donc de : $13\,500 \times 0,7 = 9\,500$ g/ha.

TABLEAU VIII

*Impact trophique de *Bellicositermes bellicosus*
dans les divers types de végétation.
Les données sont exprimées en grammes de poids sec
par hectare moyen.*

	CATEGORIES DE VEGETATION						TOTAL
	1	2	3	4	5	6	
« Consommation » ...	2 700	1 400	12 300	26 100	1 000	9 500	53 000
Intervalle de confiance à 95 %	1 200	500	3 700	4 700	700	2 500	13 000
Pourcentage de « consommation » par rapport à la biomasse herbacée totale obser- vée (IV-1971)	0,5	1,2	10,0	12,7	7,2	49,2	5,4

Le tableau VIII rassemble les mesures se rapportant à l'impact trophique de *Bellicositermes* sur l'ensemble de la strate herbacée de ce même quadrat de référence.

Nos mesures ayant été effectuées alors qu'une diminution importante de la biomasse végétale sur pied s'est opérée, du fait de la dispersion des diaspores entre autres, fournissent donc une estimation par défaut de l'impact trophique de cette espèce de termite. *Bellicositermes bellicosus* utilise au minimum de 40 à 65 kg par an, ou 4 à 6,5 g/m², ce qui est considérable, compte tenu de la pauvreté du milieu (de 1 000 à 1 500 kg/ha en strate herbacée, à l'époque de nos mesures), et du fait que la récolte est fortement localisée dans l'espace.

III. — EFFECTIFS DES COLONIES ET PRODUCTION D'AILES

Comme complément de l'étude du peuplement en termites, nous donnerons ici les premiers résultats obtenus concernant l'effectif de certaines colonies et leurs capacités de production d'aîlés.

A. — EFFECTIF DES COLONIES.

1. — *Méthodes et problèmes généraux.* Pour les espèces hypogées, nous avons recueilli les habitants des nids lors de fouilles systématiques. Ce genre de recensement est d'une réalisation difficile ; nous avons pu cependant estimer l'effectif d'un nid d'*Odontotermes smeathmani* à plus de 300 000 individus.

Pour les espèces édifiant des constructions épigées, on peut supposer que l'ensemble de la colonie est concentré à l'intérieur de celles-ci. Ce n'est souvent pas le cas, en particulier pour les espèces du genre *Trinervitermes* : la majorité du nid, le couple royal et le couvain sont souterrains. Dans un dôme épigé de *Trinervitermes trinervius*, en début de saison sèche, la population peut atteindre 50 000 à 100 000 individus (4 mesures), avec de fortes proportions d'ouvriers (80 %) et de soldats (9 %).

Dans le cas de *Bellicositermes bellicosus*, si la majorité de la population est effectivement concentrée dans l'habitacle au centre de la termitière, il se produit une fuite importante dans les galeries du socle ou dans les galeries latérales de l'exoécie lors de la fouille. Le temps mis pour arriver au centre de la termitière (de 4 à 8 heures) et l'ébranlement causé, sont la cause de cette fuite. Le problème a été résolu en grande part de la façon suivante : Nous déversons préalablement à la fouille (24 h) un produit toxique (mélange d'eau, de pétrole et d'insecticide liquide) ; par des orifices en périphérie de la termitière, ce qui empêche les fuites latérales et une partie des fuites verticales par une certaine imprégnation du socle ; et par des orifices dans différentes parties du dôme, afin que le produit pénètre bien dans l'habitacle. Ce mélange facilite, lorsque les termites en sont imprégnés, leur isolement ultérieur par flottaison. Par ailleurs, la fouille est conduite sur deux ou trois côtés simultanément, ce qui tend à concentrer les fuyards vers la souche de l'arbre implanté sur la termitière. Les termites sont recueillis avec les fragments de leur nid et séparés ultérieurement par flottaison. Les individus, après passage sur une batterie de tamis, sont enfin répartis en plusieurs lots. Ces lots sont pesés et des échantillons aliquotes prélevés pour comptage.

Une telle méthode permet de capturer une proportion satisfaisante de la population du nid que j'estime à 75 %.

2. — *Résultats.* Le tableau IX expose les résultats recueillis au cours de la saison des pluies 1971 pour *Bellicositermes bellicosus* :

Nous avons calculé, très approximativement, la biomasse par ha moyen, en tenant compte de la mosaïque de micro-habitats que représente notre quadrat de référence. On trouve ainsi : 250 000 à 300 000 individus, 775 à 800 grammes en poids sec et 4 750 à 5 000 grammes en poids vif.

Nous remarquons que, lors des opérations de fouille, nous n'avons trouvé aucun ailé ni nymphe de sexué dans la termitière TB2. Des observations sur les essaimages viendront confirmer cette constatation, à savoir que, dans une petite termitière, c'est-à-dire pour une colonie jeune, il n'y a pas production de sexués.

D'autre part, l'examen des pourcentages de larves nous permet



de postuler, avec une grande certitude, que, plus la colonie est âgée, plus ce pourcentage tend à diminuer.

Ces observations rejoignent les exemples cités dans la littérature : Bouillon et Lekie (1964), Bodot (1969) sur *Cubitermes*.

TABLEAU IX

Populations de quelques nids de Bellicositermes bellicosus.

N°	Date	Volume extérieur (m ³)	Population	% larves	% ouvriers	% soldats	Sexués
TB 2	7-VII	1	194 500	54,7	44,0	1,3	0
TB 3	21-VII	10	857 000	42,4	55,9	3,5	8 500
TB 4	10-VIII	30	334 500	41,3	55,2	3,5	± 0
TB 5	25-VIII	5	457 500	52,1	46,0	1,9	100
TB 6	26-VIII	20	737 000	47,4	51,1	1,5	± 0

Dans le cas de *Trinervitermes trinervius* le nombre de calies épigées varie au cours du cycle annuel, passant en moyenne de 3 par ha pendant les pluies à 5 par ha en fin de saison sèche. Ces calies sont en rapport avec un nid souterrain où se tient le couvain. Le nombre d'individus recueilli dans la partie épigée n'a donc guère de signification. Nous avons dénombré, sur 4 prélèvements de calies d'un volume extérieur d'environ 75 litres, de 60 000 à 80 000 individus représentant 55 à 60 g de poids sec et 250 à 300 g de poids vif, soit pour une surface de 1 ha à l'époque des mesures (fin de la saison des pluies) 180 000 à 240 000 individus, 165 à 180 g de poids sec et 750 à 900 g de poids vif.

B. — PRODUCTION D'AILÉS.

En règle générale, les essaimages sont liés directement au régime des pluies; nous n'en avons constaté aucun durant la saison sèche. La répartition et l'abondance des précipitations influent sur le déroulement des calendriers d'essaimage.

1. — *Méthodes.* Pour l'étude du calendrier des essaimages nous avons installé régulièrement un piège lumineux au campement de base. Par ailleurs, tous les essaimants rencontrés sont collectés. La fouille des termitières vient compléter les données.

Pour l'estimation du nombre d'ailés par termitière, nous avons opéré différemment selon les espèces :

— Pour *Bellicositermes bellicosus* nous avons disposé une série de pièges lumineux auprès des termitières, de façon telle que chaque piège soit invisible de la termitière voisine. Nos pièges constituent la seule source de lumière à plusieurs kilomètres à l'entour.

— Pour *Trinervitermes trinervius* la méthode a été différente : Lorsque les ailés n'ont pas encore essaimé, ils sont groupés dans le dôme épigé. Une fouille rapide, sous certaines conditions (heure, conditions météorologiques) permet alors d'estimer le nombre de sexués susceptibles de participer à l'essaimage.

2. — *Analyse globale des essaimages.* La figure 6 analyse la répartition des essaimages pendant les saisons des pluies 1969 et 1970. Nous avons opéré un découpage en décades, en sommant, à l'intérieur de ces périodes, les pluies et les essaimages constatés, et en comptant chaque essaimage pour une unité.

Indépendamment du nombre global d'essaimages qui est différent (nos données étant incomplètes pour 1969), on notera que la répartition des essaimages dans le temps est différente selon les années.

En ce qui concerne la chronologie, les Rhinotermitidae essaiment précocement à l'intérieur de la saison des pluies, ainsi que les Amitermitinae et les Termitinae. Les Nasutitermitinae essaiment au contraire en fin de saison des pluies.

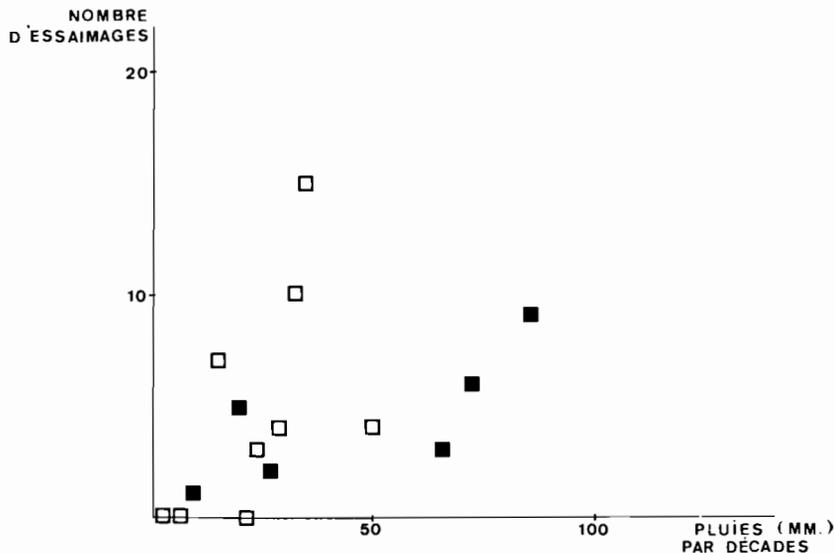


Figure 6. — Relation entre le régime des pluies et les essaimages. Les données de la saison des pluies 1969 sont représentées par les carrés noirs, celles de la saison 1970 par des carrés blancs.

3. — *Nombre de sexués. Bellicositermes bellicosus* : Le Tableau X regroupe les chiffres obtenus en 1970 grâce aux pièges lumineux disposés auprès des termitières. Nous avons surveillé personnellement le piège de la termitière n° 19 c, en nous assurant que tous les ailés étaient capturés. L'efficacité des autres pièges fut de l'ordre de 10 %. Lors de tels dénombrements, il faut tenir compte de l'inversion du phototropisme des sexués après la chute des ailes.

Nous avons noté un essaimage simultanée pour la majorité des termitières le 6 août. Ce fut le plus important de la saison. Les essaimage qui précédèrent ou qui suivirent de gros essaimage furent irréguliers. Une même termitière peut essaimage plusieurs fois par an. Nos observations concordent avec celles de Ruelle (1964) sur *Macrotermes natalensis*.

L'essaimage le plus important produit, pour une termitière mature, environ 50 000 ailés — chiffre également constaté le 31 juillet 1969 pour la termitière 5 c.

La termitière 18 c qui n'a apparemment pas essaimage est une termitière jeune (0,60 m de hauteur). Il faut rapprocher cette observation de ce que nous avons dit à propos des effectifs des colonies.

Nous avons procédé, le lendemain de l'essaimage du 6 août, à un relevé systématique des termitières ayant essaimage. Bien que la présence d'ailes en périphérie du nid, ou de trous d'essaimage rebouchés ne soient pas des critères absolus d'un essaimage (Roy-Noël, 1971), nous les avons utilisés conjointement. 66 termitières ont été examinées.

Nous pouvons calculer, selon les mêmes approximations que nous avons utilisé pour le calcul des biomasses, une production d'ailes par ha moyen et par an de : 10 000 à 20 000 individus, soit environ 1 000 g en poids sec et 2 800 g en poids vif.

Le nombre d'essaimage représente environ 5 à 10 % de la population d'une colonie.

Trinervitermes trinervius. Les résultats sont regroupés dans le tableau XI. Nous y avons distingué le volume extérieur de la calie épigée et séparé les estimations selon leur place dans le calendrier des essaimage.

Comme il semble n'exister aucune corrélation évidente entre le volume extérieur de la calie et le nombre de sexués qu'elle contient, nous avons calculé le nombre moyen d'ailes susceptibles d'essaimage (avant le premier essaimage constaté) : celui-ci s'élève à environ 5 000. En prenant le nombre de calies indiqués dans le tableau IV, au 31 juillet 1969, soit 2,82/ha, nous aboutissons à une production d'ailes d'environ 15 000 individus par ha et par an, soit 200 g en poids sec et 500 g en poids vif.



Figure 7. — Essaimage de *Bellicositermes bellicosus*. Sortie des ailés par un trou d'essaimage, sur la muraille de la termitière (heure d'essaimage : 21 heures g.m.t.).

TABLEAU X

*Essaimages de Bellicositermes bellicosus en 1970.
Résultats des piégeages lumineux.*

DATE	TERMITIERES						
	1c	2c	3c	5c	17c	18c	19c
18-VII	?	?	?	?	?	?	800
19-VII	?	?	?	?	?	?	50
23-VII	10	115	16	17	109	0	5 000
6-VIII	0	3 500	4 000	4 500	4 000	0	60 000
7-VIII	0	0	0	0	0	0	0
13-VIII	0	90	0	0	0	0	120
16-VIII	0	18	0	0	0	0	0

TABLEAU XI

*Nombre de sexués de Trinervitermes trinervius
contenus dans une calie épigée*

I. — AVANT LE PREMIER ESSAIMAGE CONSTATE			
Volume de la calie (m ³)	Nombre d'ailés	Volume de la calie (m ³)	Nombre d'ailés
0,015	350	0,060	300
0,015	6 500	0,060	2 750
0,030	1 000	0,060	5 000
0,030	1 000	0,060	6 500
0,030	2 700	0,060	6 500
0,030	5 000	0,060	9 500
0,030	5 000	0,060	9 500
0,030	6 000	0,060	10 500
0,030	6 000		
II. — ENTRE LE PREMIER ET LE SECOND ESSAIMAGES CONSTATES			
Volume de la calie (m ³)	Nombre d'ailés	Volume de la calie (m ³)	Nombre d'ailés
0,015	336	0,030	2 500
0,030	500	0,060	10 000
III. — APRES LE SECOND ESSAIMAGE CONSTATE			
Volume de la calie (m ³)	Nombre d'ailés	Volume de la calie (m ³)	Nombre d'ailés
0,015	6 500	0,030	500
0,030	10	0,060	750
0,030	100	0,060	1 700

SUMMARY

Nineteen species of termites have been found within the 1 Km² reference quadrat of Fété Olé. Eight species (*Bellicositermes bellicosus*, *Psammotermes hybostoma*, *Odontotermes smeathmani* and five species of *Trinervitermes*) feed entirely upon grass material, whereas seven species are wood-eaters, three are fungus-growers and only three are humivorous. The distribution of the various species is undoubtedly influenced by soil conditions. Only four species are found in each of the four major micro-habitats (table II).

The mounds of *Bellicositermes bellicosus* are conspicuous components of the local landscape. The density of living colonies reach 0.5/ha and the volume of earth used for mound-building averages 20-25 m³/ha. Population estimates for colonies of *Bellicositermes bellicosus* at various stages of growth are given in table IX. The standing crop biomass averages 4,750-5000, g/ha for *Bellicositermes bellicosus* and 750-900 g/ha for *Trinervitermes trinervius* (fresh weight).

An estimate of the trophic impact of *Bellicositermes bellicosus* upon the grass cover has been attempted (table VIII). This species alone is able to consume at least 5.4 % of the grass produced in the quadrat as a whole. In the shallow depressions, where this termite is particularly abundant, it can consume up to 49.2 % of the grass produced.

An attempt has been made to estimate the production of sexuals in two species : *Bellicositermes bellicosus* and *Trinervitermes trinervius*. The production of sexuals of these two species is respectively of 10,000 - 20,000/ha (2,800 g/ha, fresh weight) and 15,000/ha (500 g/ha, fresh weight). Swarming takes place at different times of the year in different species : Rhinotermitidae, Amitermitinae and Termitinae generally swarm at the beginning, and Nasutitermitinae at the end, of the rains.

REMERCIEMENTS

Nous remercions les Docteurs W.V. Harris et W.A. Sands qui ont accepté de déterminer nos échantillons.

Nous voulons également remercier J.C. Bille, botaniste de l'équipe, dont les suggestions furent essentielles à la mise en place de nos catégories de végétation.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLE, J.C. (1970). — Observations préliminaires sur quelques arbres du sahel sénégalais. *ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar*, 49 p.
- BILLE J.C. (1971). — Principaux caractères de la végétation herbacée du sahel sénégalais. *ORSTOM-Sahel, Rapport du Centre de Dakar*, 50 p.
- BIROT, Y. & ROOSE, E.J. (1970). — Mesure de l'érosion et du lessivage oblique et vertical sous une savane arborée du plateau Mossi (Gonsé - Haute-Volta). I : Résultats des campagnes 1968-1969. CTFT. *ORSTOM Abidjan, Rapport multigraphié*, 148 p.

- BODOT, P. (1964). — Etudes écologiques et biologiques des termites de Basse Côte-d'Ivoire. In : *Etudes sur les termites africains*. (Bouillon A. édit.), pp. 251-262.
- BODOT, P. (1964). — Etudes écologiques et biologiques des termites de Basse Côte-d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14 : 229-258.
- BODOT, P. (1967). — Cycles saisonniers d'activité collective des termites des savanes de Basse Côte-d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14 : 359-388.
- BODOT, P. (1969). — Composition des colonies de termites : ses fluctuations au cours du temps. *Ins. Soc.*, 16 : 39-54.
- BOUILLON, A. & LEKIE, R. (1964). — Populations, rythme d'activité diurne et cycle de croissance du nid de *Cubitermes sankurensis* Wasmann. In : *Etudes sur les termites africains* (Bouillon A. édit.), pp. 197-213.
- COATON, W.G.H. (1948). — *Trinervitermes* species. The snouted harvester termites *U.S. Dept. Agric., Bull.* n° 261, 19 p.
- DAGET, J. (1967). — Les modèles mathématiques en Ecologie. Conférence au D.E.A. d'Ecologie, Faculté des Sciences de Paris.
- DAJET, Ph. (1968). — Les caractères externes du substrat de la végétation. In : Godron et al. *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. C.N.R.S., Paris, 292 p.
- DAJET, Ph. & POISSONET, J. (1971). — Principes d'une technique d'analyse quantitative de la végétation des formations herbacées. In : Méthodes d'inventaire phyto-écologique et agronomique des prairies permanentes (Dajet Ph. édit.). *Document n° 56, C.N.R.S.-C.E.P.E.*, Montpellier, pp. 85-100.
- GODRON, M. (1968). — Le relevé d'inventaire écologique de la végétation. In : Godron & al. *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*. C.N.R.S., Paris, 292 p.
- GRASSE, P.P. (1937). — Recherches sur la systématique et la biologie des termites de l'Afrique occidentale française. Première partie. Protermitidae, Mesotermitidae, Metatermitidae (Termitinae). *Ann. Soc. Ent. France*, 106 : 1-100, 4 pl., 53 fig.
- GRASSE, P.P. & NOIROT, C. (1948). — La « climatisation » de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 297 : 869-871.
- GRASSE, P.P. & NOIROT, C. (1951). — Nouvelles recherches sur la biologie des divers termites champignonistes (Macrotermitinae). *Ann. Sc. nat., Zool.*, 11^e série, 13 : 291-342, 22 fig., 4 pl.
- JOSENS, G. (1971). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : Données préliminaires sur le peuplement en termites. *La Terre et la Vie*, 25 : 255-272.
- KRISHNA, K. & WEESNER, F.M., édit. (1969-1970). — *Biology of Termites*. Vol 1, 598 p. ; vol. 2, 643 p. Academic Press, New York and London.
- LEVIEUX, J. (1967). — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) : Données préliminaires sur le peuplement en fourmis terricoles. *La Terre et la Vie*, 21 : 278-296 .
- LEVIEUX, J. (1969). — L'échantillonnage des peuplements de fourmis terricoles. In : Lamotte, M. & Bourlière, F. *Problèmes d'Ecologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson & Cie, Paris.
- NOIROT, C. (1958-1959). — Remarques sur l'écologie des Termites. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 89 : 151-169.
- NOIROT, C. (1961). — L'évolution de la faune des termites des savanes côtières de Côte-d'Ivoire. *Verh. XI, int. Kongr. Ent. Wien*, 1960, pp. 658-659.
- NOIROT, C. (1970). — The nests of Termites. In : *Biology of Termites*. Academic Press, pp. 73-125, 23 fig.
- NUTTING, W.L. (1966). — Colonizing flights and associated activities of termites. I. The desert damp-wood termite *Paraneotermes simplicicornis* (Kalotermitidae). *Psyche*, 73 : 131-149.

- NUTTING, W.L. (1970). — Composition and Size of some Termite Colonies in Arizona and Mexico. *Ann. Ent. Soc. America*, 63 : 1105-1110.
- POISSONET, P. (1971). — Comparaison des résultats obtenus par diverses méthodes d'analyse de la végétation dans une prairie permanente. In : *Méthodes d'inventaire phyto-écologique et agronomique des prairies permanentes* (Dajet Ph. édit.), Document n° 56.
- ROY-NOEL, J. (1969). — Le parc national du Niokolo-Koba (Sénégal), VIII, Isoptera. *Mémoires IFAN*, 84 : 113-167, 10 pl.
- ROY-NOEL, J. (1971). — Recherches sur l'Ecologie et l'Ethologie des Isoptères de la presqu'île du Cap-Vert. *Thèse Univ. Paris*, 280 p., 40 fig., 33 pl., 2 cartes.
- RUELLE, J.E. (1964). — L'essaimage de *Macrotermes natalensis* Haviland dans la région de Léopoldville (Isoptera, Termitinae). In : *Etudes sur les termites africains* (Bouillon, A., édit.), Edit. Univ. Léopoldville, pp. 231-245.
- RUELLE, J.E. (1970). — A revision of the termites of the genus *Macrotermes* from the Ethiopian region (Isoptera : Termitidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Ent.)*, 24 : 365-444, 12 cartes, 152 fig.
- SANDS, W.A. (1965). — Foraging behaviour and feeding habits in five species of *Trinervitermes* in West Africa. *Ent. exp. appl.*, 47 : 277-288.
- SPITZ, F. (1969). — L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In : Lamotte, M. & Bourlière, F. *Problèmes d'Ecologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson & Cie, Paris.
- WIEGERT, R.G. & COLEMAN, D.C. (1970). — Ecological Significance of Low Oxygen Consumption and High Fat Accumulation by *Nasutitermes costalis* (Isoptera. Termitidae). *Bioscience*, 20 : 663-665.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL,
SENEGAL : L'AVIFAUNE ET SON CYCLE ANNUEL

par G. MOREL et M.Y. MOREL *

Au cours de cette première étape de l'étude synécologique du quadrat de référence de Fété Olé, nous nous sommes limités à l'inventaire de l'avifaune, et à l'évaluation de ses effectifs au cours du cycle annuel. Nous avons, ce faisant, réuni un certain nombre d'observations sur la périodicité de reproduction, les niches écologiques d'espèces sympatriques et la consommation de graines par certains oiseaux granivores.

Les dénombrements et la recherche des nids ont été effectués sur un sous-quadrat de 25 hectares découpé dans le kilomètre carré de référence. Ce sous-quadrat est contigu à celui des botanistes et peut lui être assimilé du point de vue de la végétation. Les méthodes utilisées furent celles exposées précédemment (Morel, G. & Bourlière, F., 1962 ; Morel, G., 1968). Toutefois, au lieu de deux observateurs, trois ont été employés au cours des dénombrements afin de mieux couvrir la bande de parcours de 50 mètres. Malgré les critiques que l'on peut faire à cette méthode, nous l'avons conservée pour obtenir des chiffres comparables à ceux de nos travaux antérieurs dans des milieux voisins ; d'autre part, bien que la méthode du quadrat semble parfois moins bonne que celle de la bande de comptage linéaire, elle permet de se limiter à un milieu plus homogène.

Outre les dénombrements dont ils étaient l'objet sur le quadrat lui-même, les Colombidés ont dû être observés également ailleurs pour tenir compte de leur grande mobilité. Ces observations furent faites au puits de Tatki, à 20 kilomètres à l'ouest de Fété Olé : c'est là que nous avons effectué les prélèvements de Tourterelles pour l'analyse des jabots et l'examen morphologique, l'enregistrement des heures de passage à l'abreuvoir, et l'estimation du nombre total de Colombidés rassemblés.

(*) Station d'Ecologie ORSTOM, BP 20, Richard-Toll, Sénégal.

I/ L'INVENTAIRE DES ESPECES.

Il est donné dans le tableau I, où sont cataloguées séparément, dans chaque famille, les espèces sédentaires, celles de statut douteux, les migrateurs éthiopiens et les migrateurs paléarctiques.

- *Les sédentaires* : ce sont les espèces que l'on peut s'attendre à rencontrer toute l'année sur le quadrat mais qui le quittent parfois pour gagner des secteurs voisins plus favorables. Ils comportent donc un certain nombre d'erratiques au sens strict du terme.
- *Les espèces de statut douteux* : pour un certain nombre d'espèces, on ne sait encore si elles sont réellement sédentaires ou migratrices, faute d'observations. C'est le cas d'*Hirundo senegalensis* et *Mirafra cordofanica*. Il est encore impossible de savoir si *Hieraaetus pennatus* hiverne réellement dans notre région ou s'il s'agit de *H. spilogaster*, espèce éthiopienne. Nous savons d'autre part que *Cercotrichas galactotes* existe au Ferlo sous ses deux formes, paléarctique et éthiopienne, mais comme elles ne peuvent être distinguées qu'en main, toute observation dans la nature demeure douteuse ; il en est de même pour les deux huppés.
- *Les migrateurs éthiopiens* : certains viennent se reproduire au nord du Sahel en saison des pluies : *Merops albicollis* en est un bon exemple. D'autres, tels que *Cursorius chalcopterus* et *Pterocles quadricinctus* se reproduisent plus au sud en saison sèche et passent la saison des pluies au nord.
- *Les migrateurs paléarctiques* provenant essentiellement d'Europe et d'Afrique du Nord (Morel et Roux, 1966).

Ces espèces sont en outre groupées dans le tableau I d'après leur « indice de présence ». Cet indice est établi sur la base du nombre de fois qu'une espèce est comptée sur le quadrat. Pour ces 24 mois d'étude, l'indice 1 correspond au nombre le plus faible compris entre 1 et 5, et l'indice 5 au nombre le plus élevé, entre 20 et 24. Cet indice n'a, bien entendu, pas été calculé pour les oiseaux migrateurs paléarctiques.

Dans l'annexe du tableau I figurent les espèces qui n'ont pas été recensées sur le quadrat mais qui doivent raisonnablement être incluses dans une liste de l'avifaune de ce milieu. C'est évidemment le cas des Rapaces qui ne pouvaient tous être rencontrés sur une surface aussi réduite ; cette liste annexe ne comporte ni espèces rares, ni espèces accidentelles.

TABLEAU I

Liste des espèces observées sur le quadrat de Fété Olé
avec leur statut (nomenclature de White, 1960-1965). IP = Indice de Présence.

	IP	Espèces sédentaires	IP	Espèces de statut douteux	IP	Migrateurs éthiopiens	Migrateurs paléarctiques
ACCIPITRIDAE	1	<i>Gyps bengalensis</i> <i>africanus</i>	1	<i>Hieraaetus</i> sp.	1	<i>Accipiter badius</i> <i>sphenurus</i>	<i>Neophron</i> <i>p. percnopterus</i>
FALCONIDAE	1	<i>Falco chiquera</i> <i>ruficollis</i>			1	<i>Circaetus</i> sp.	<i>Circus macrourus</i> <i>Circaetus gallicus</i> <i>Falco tinnunculus</i> <i>Coturnix coturnix</i>
PHASIANIDAE	3	<i>Francolinus b.</i> <i>bicalcaratus</i>					
	1	<i>Numida meleagris</i> <i>galeata</i>					
	2	<i>Ptilopachus</i> <i>p. petrosus</i>					
OTIDAE	2	<i>Eupodotis ruficrista</i> <i>savilei</i>			1	<i>Neotis d. denhami</i>	
	1	<i>Eupodotis</i> <i>s. senegalensis</i>					
CHARADRIIDAE	2	<i>Vanellus t. tectus</i>					
GLAREOLIDAE					1	<i>Cursorius</i> <i>chalconotus</i>	
PTEROCLIDIDAE	4	<i>Pterocles e. exustus</i>			1	<i>Pterocles</i> <i>quadricinctus</i>	
TURNICIDAE	2	<i>Ortyxelos meiffrenii</i>			1	<i>Turnix sylvatica</i> <i>lepurana</i>	
COLUMBIDAE	4	<i>Oena capensis</i>					
	5	<i>Streptopelia</i> <i>r. roseogrisea</i>					
	4	<i>Streptopelia</i> <i>s. senegalensis</i>					
	4	<i>Streptopelia vinacea</i>					
	3	<i>Turtur abyssinicus</i>					

TABLEAU I (suite)

	IP	Espèces sédentaires	IP	Espèces de statut douteux	IP	Migrateurs éthiopiens	Migrateurs paléarctiques
PSITTACIDAE	2	<i>Poicephalus</i> <i>s. senegalus</i>					
	2	<i>Psittacula k. krameri</i>					
CUCULIDAE	1	<i>Centropus</i> <i>s. senegalensis</i>				<i>Chrysococcyx caprius</i>	
STRIGIDAE	1	<i>Otus l. leucotis</i>					
	2	<i>Bubo lacteus</i> <i>Glaucidium</i> <i>p. perlatum</i>					
CAPRIMULGIDAE					2	<i>Macrodipteryx</i> <i>longipennis</i>	
APODIDAE	1	<i>Cypsiurus p. parvus</i>					<i>Apus a. apus</i>
COLIIDAE	2	<i>Colius m. macrourus</i>					
ALCEDINIDAE					1	<i>Halcyon leucocephala</i>	
MEROPIIDAE					3	<i>Merops albicollis</i>	
CORACIIDAE	4	<i>Coracias abyssinica</i>					
UPUPIDAE	1	<i>Phoeniculus</i> <i>purpureus</i>				<i>Upupa epops</i> <i>senegalensis</i>	<i>Upupa e. epops</i>
	1	<i>Phoeniculus</i> <i>a. aterrimus</i>					
BUCEROTIDAE	1	<i>Bucorvus</i> <i>abyssinicus</i>					
	4	<i>Tockus</i> <i>e. erythrorhynchus</i>					
	4	<i>Tockus n. nasutus</i>					
CAPITONIDAE	4	<i>Lybius vieilloti</i> <i>rubescens</i>					
PICIDAE	3	<i>Campethera</i> <i>p. punctuligera</i>					
	1	<i>Dendropicor elachus</i>					

TABLEAU I (suite)

	IP	Espèces sédentaires	IP	Espèces de statut douteux	IP	Migrateurs éthiopiens	Migrateurs paléarctiques
ALAUDIDAE	3	<i>Eremopterix leucotis melanocephala</i>	4	<i>Mirafra javanica chadensis</i>			
HIRUNDINIDAE			1	<i>Mirafra cordofanica</i>	1	<i>Hirundo rustica lucida</i>	<i>Hirundo r. rustica Riparia r. riparia Anthus campestris Lanius s. senator</i>
MOTACILLIDAE							
LANIIDAE	1	<i>Tchagra s. senegala</i>			1	<i>Oriolus auratus</i>	
ORIOOLIDAE							
STURNIDAE	1	<i>Lamprotornis c. caudatus</i>					
	4	<i>Lamprotornis ch. chalybaeus</i>					
	5	<i>Spreo pulcher</i>					
	1	<i>Buphagus a. africanus</i>					
PYCNONOTIDAE	1	<i>Pycnonotus barbatus inornatus</i>					
MUSCICAPIDAE	1	<i>Myrmecocichla ae. aethiops</i>	2	<i>Cercotrichas galactotes minor</i>			<i>Saxicola rubetra Oenanthe oe. oenanthe Oenanthe h. hispanica Phoenicurus ph. phoenicurus Cercotrichas g. galactotes Locustella naevia Hippolais polyglotta H. pallida Sylvia hortensis S. atricapilla</i>
	1	<i>Cercotrichas p. podobe</i>					
	2	<i>Turdoides plebejus platycercus</i>					
	2	<i>Cisticola a. aridula</i>					
	1	<i>Prinia clamans</i>					
	3	<i>Camaroptera brachyura brevicaudata</i>					
	4	<i>Eremomela icteropygialis alexanderi</i>					

TABLEAU I (suite)

	IP	Espèces sédentaires	IP	Espèces de statut douteux	IP	Migrateurs éthiopiens	Migrateurs paléarctiques
MUSCICAPIDAE (suite)	1	<i>Sylvietta</i>					<i>S. communis</i> <i>S. cantillans</i> <i>Phylloscopus trochilus</i> <i>Ph. collybita</i> <i>Ph. bonelli</i> <i>Ficedula hypoleuca</i>
	1	<i>b. brachyura</i> <i>Batis senegalensis</i>					
REMIZIDAE	1	<i>Remiz punctifrons</i>			2	<i>Nectarinia</i>	
NECTARINIDAE					2	<i>p. pulchella</i>	
EMBERIZIDAE					2	<i>Emberiza tahapizi</i> <i>gostingi</i>	
PLOCEIDAE	4	<i>Ploceus velatus</i>			1	<i>Quelea qu. quelea</i>	
		<i>vitellinus</i>					
	5	<i>Bubalornis</i>					
		<i>a. albirostris</i>					
	1	<i>Passer g. griseus</i>					
	1	<i>Passer l. luteus</i>					
	1	<i>Petronia xanthocollis</i>					
		<i>pallida</i>					
	1	<i>Sporopipes</i>					
		<i>f. frontalis</i>					
	3	<i>Vidua orientalis</i>					
	<i>aucupum</i>						
2	<i>Amadina f. fasciata</i>						
4	<i>Pytelia melba</i>						
	<i>citerior</i>						
3	<i>Estrilda b. bengala</i>						
1	<i>Lonchura</i>						
	<i>malabarica cantans</i>						
1	<i>Estrilda troglodytes</i>						

TABLEAU I : Annexe
Liste des espèces non recensées mais probables.

	Espèces sédentaires	Espèces de statut douteux	Migrateurs éthiopiens	Migrateurs paléarctiques
ACCIPITRIDAE	<i>Aegyptius tracheliotus</i> <i>Trigonoceps occipitalis</i> <i>Gyps r. ruppellii</i> <i>Neophron monachus</i> <i>Terathopius ecaudatus</i> <i>Polemaetus bellicosus</i> <i>Aquila rapax belisarius</i>	<i>Aquila wahlbergi</i>	<i>Polyboroides radiatus</i> <i>pectoralis</i> <i>Circaetus beaudouini</i> <i>Circaetus cinereus</i> <i>Melierax gabar</i> <i>Butastur rufipennis</i>	
OTIDAE	<i>Otis arabs stieberi</i>			
BURHINIDAE	<i>Burhinus capensis</i> <i>maculosus</i>			
GLAREOLIDAE				<i>Cursorius c. cursor</i>
COLUMBIDAE	<i>Streptopelia decipiens</i> <i>shelleyi</i>			
CUCULIDAE			<i>Clamator levaillantii</i> <i>Chrysococcyx caprius</i>	<i>Clamator glandarius</i> <i>Cuculus c. canorus</i>
STRIGIDAE	<i>Tyto alba affinis</i>			
APODIDAE			<i>Apus a. affinis</i>	
ALCEDINIDAE	<i>Halcyon ch. chelicuti</i>			
CORACIIDAE	<i>Coracias n. naevia</i>			
PICIDAE	<i>Mesopicos g. goertae</i>			
HIRUNDINIDAE		<i>Hirundo s. senegalensis</i>		
LANIIDAE	<i>Laniarius b. barbarus</i> <i>Nilaus a. afer</i>			

Les totaux des différentes catégories et leur pourcentage par rapport au total des espèces présentes sont donnés dans le tableau II.

TABLEAU II
Nombre d'espèces par catégories.

Espèces éthiopiennes sédentaires	Espèces de statut douteux	Espèces éthiopiennes migratrices	Espèces paléarctiques	Total
<i>1) Espèces effectivement recensées sur le quadrat</i>				
Nombre 60	4	17	27	108
Pourcentage . 56	4	15	25	100
<i>2) Espèces de la liste annexe</i>				
Nombre 16	2	8	5	31

On remarquera que le total des espèces effectivement observées s'élève à 108, dont 44 migrateurs éthiopiens ou paléarctiques, soit 40 %. Ce chiffre peut paraître élevé, mais il exprime bien l'un des caractères fondamentaux de cette région comme l'ont montré nos études antérieures.

La liste annexe permet d'estimer le nombre d'espèces qui ont échappé aux recensements, soit 22 %. Ce taux est certes élevé mais n'a rien de surprenant : aucun des oiseaux de cette liste n'est commun. On y remarque un nombre considérable d'espèces de Rapaces (13) et la combinaison des deux listes ferait passer la proportion des migrateurs de 40 à 43 %.

II/ LES VARIATIONS DES EFFECTIFS ET DES BIOMASSES (1) AU COURS DES SAISONS

Sur les figures 1 et 2, et le tableau III, sont représentées les variations mensuelles de densité d'oiseaux à l'hectare pendant les

(1) Les biomasses ont été calculées sur la base des poids vifs d'oiseaux récoltés dans la région et consignés dans les fichiers de la Station ORSTOM de Richard-Toll.

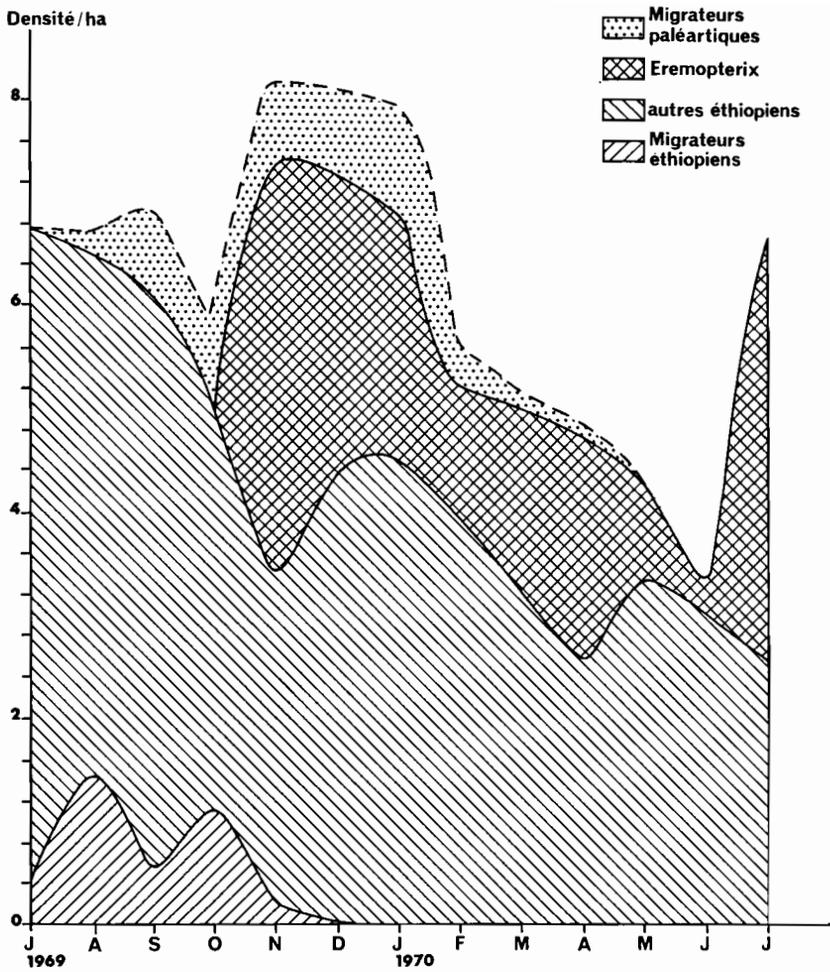


Figure 1. — Variations de la densité à l'hectare de la population avienne de Fcété Olé de juillet 1969 à juillet 1970.

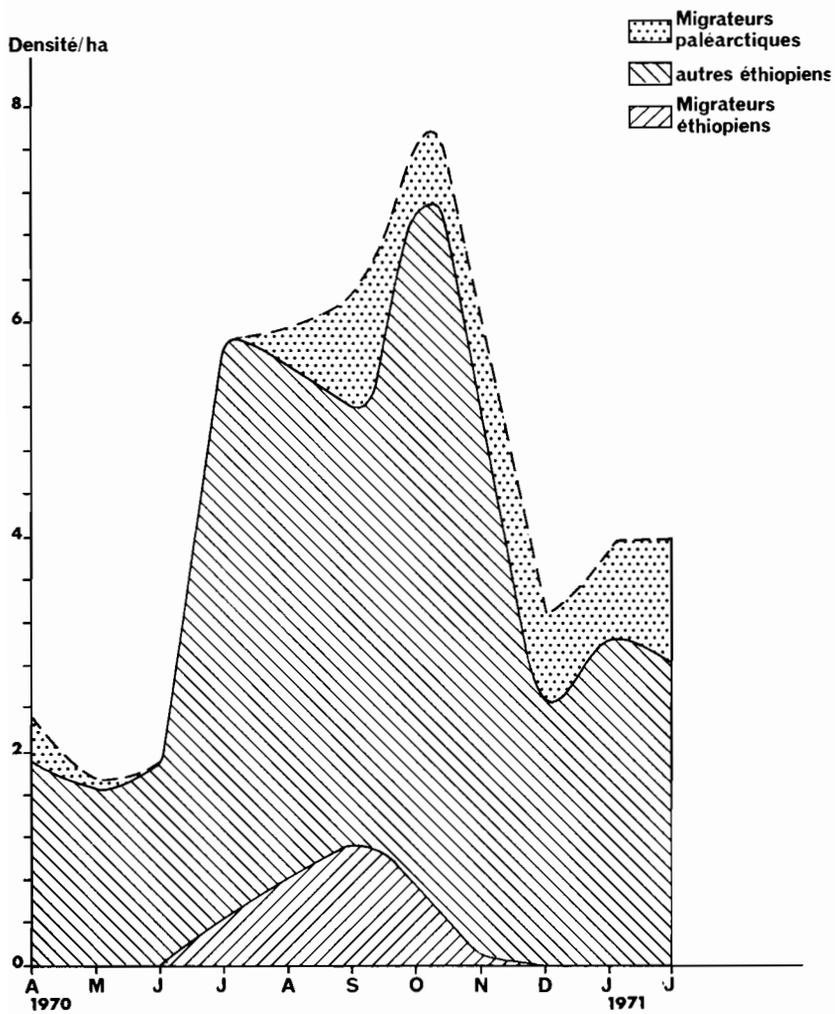


Figure 2. — Variations de la densité à l'hectare de la population avienne de Fété Olé d'avril 1970 à février 1971.

TABLEAU III

Bilan des recensements mensuels de l'avifaune éthiopienne effectués à Fété Olé de juillet 1969 à février 1972.

	Saison des pluies				Saison sèche							
	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J
I. Nombre total d'espèces éthiopiennes recensées (*) :												
1969-1970 :												
— migratrices	2	5	4	3	1	—	—	—	—	—	—	—
— sédentaires	20	20	29	23	22	20	21	20	20	21	15	22
TOTAL	22	25	33	26	23	20	21	20	20	21	15	22
1971-1972 :												
— migratrices	2	7	9	4	1	—	—	—	—	—	—	—
— sédentaires	23	27	30	32	21	15	17	17	—	17	19	20
TOTAL	25	34	39	36	22	15	17	17	—	17	19	20
II. Répartition des espèces sédentaires d'après la densité de leurs effectifs à l'hectare (en %) :												
1969-1970 :												
— 0,00 — 0,16 ind./ha ..	58	68	76	68	81	60	66	65	75	76	67	76
— 0,20 — 0,56 ind./ha ..	32	22	14	27	5	25	14	25	15	14	12	18
— 0,60 — 0,96 ind./ha ..	5	5	10	5	9	5	15	0	5	5	21	6
> 1,00 ind./ha ..	5	5	—	—	5	10	5	10	5	5	—	—

(*) Année 1969/1970 - année « riche »,
 Année 1971/1972 - année « pauvre »,
 (avril à juin 1971),
 (juillet 1971 à février 1972).

TABLEAU III (suite)

	Saison des pluies				Saison sèche								
	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	
1971-1972 :													
— 0,00 — 0,16 ind./ha ..	81	65	76	72	57	73	70	70	—	76	84	85	
— 0,20 — 0,56 ind./ha ..	15	27	24	25	33	20	24	30	—	24	16	15	
— 0,60 — 0,96 ind./ha ..	4	8	—	3	5	7	6	—	—	—	—	—	
> 1,00	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	
III. Nombre d'individus à l'hectare :													
1969-1970 :													
— migrants	0,4	1,4	0,5	1,1	0,1	—	—	—	—	—	—	—	
— sédentaires													
— <i>Eremopterix</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	3,0	2,4	1,4	1,2	2,2	1,0	0,3	
— <i>St. vinacea</i> + <i>Toxokus nasutus</i> ...	0,2	0,3	0,4	0,4	0,2	0,3	0,2	0,1	0,1	0,1	0,0	0,2	
— autres sédentaires	6,0	4,7	5,2	3,6	3,0	3,9	4,3	3,6	3,2	2,4	2,3	2,7	
TOTAL	6,6	6,4	6,1	5,1	7,3	7,2	6,9	5,1	4,5	4,7	4,3	3,2	
1971-1972 :													
— migrants	0,4	0,8	1,1	0,7	(0,04)	—	—	—	—	—	—	—	
— sédentaires													
— <i>Eremopterix</i>	0,0	0,6	0,1	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	
— <i>St. vinacea</i> + <i>Toxokus nasutus</i> ...	0,2	0,5	0,4	0,2	0,3	—	—	—	—	—	—	—	
— autres sédentaires	3,3	3,9	3,9	5,7	4,5	2,4	2,4	2,5	—	1,8	1,7	1,8	
TOTAL	3,9	5,8	5,5	7,0	4,8	2,4	2,4	2,5	—	1,8	1,7	1,8	

TABLEAU III (suite)

	Saison des pluies				Saison sèche							
	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J
IV. Biomasse (g/ha) des espèces sédentaires :												
1969-1970 :												
— <i>Eremopterix</i>	—	—	—	—	52	39	31	19	16	28	12	4
— <i>St. vinacea</i> + <i>Tockus nasutus</i> ...	23	46	48	48	32	37	19	10	12	10	—	25
— autres sédentaires	413	247	326	274	246	295	239	295	249	374	306	344
TOTAL	436	293	374	322	330	371	289	324	277	412	318	373
1971-1972 :												
— <i>Eremopterix</i>	—	8	1	6	—	—	—	—	—	—	—	—
— <i>St. vinacea</i> + <i>Tockus nasutus</i> ...	23	67	54	20	35	—	—	—	—	—	—	—
— autres sédentaires	193	376	188	462	297	139	139	111	—	158	109	238
TOTAL	216	451	243	488	332	139	139	111	—	158	109	238

24 mois d'étude. Il apparaît immédiatement que les courbes de population 1969-1970, 1970-1971 et 1971-1972 montrent, malgré une parenté évidente, d'importantes différences attribuables à la saison des pluies : bonne en « été » 1969, mauvaise pendant les « étés » 1970 et 1971. D'autres variations intermensuelles s'expliquent par les mouvements temporaires des oiseaux qui se regroupent momentanément en un point.

Nous avons divisé l'année en deux périodes d'inégale longueur, correspondant aux changements climatiques : saison des pluies (juillet à octobre inclus) et saison sèche (novembre à juin).

Nous exposerons séparément les résultats concernant les oiseaux éthiopiens et les migrateurs paléarctiques.

A/ AVIFAUNE ÉTHIOPIENNE.

1°/ *Effectifs et biomasses en saison des pluies.*

Entre juillet et novembre, le nombre d'espèces éthiopiennes passe par un maximum en 1969 (33 espèces en septembre) et en 1970 (38 espèces en octobre). Cette augmentation tient d'une part aux mouvements de certains sédentaires déclenchés par l'apparition de mares temporaires (maximum de 29 espèces en septembre 1969 et de 32 en octobre 1971) et à l'arrivée et au séjour des migrateurs éthiopiens (maximum de 6 espèces en août 1969 et de 9 en septembre 1971).

Sédentaires. — L'augmentation de la population sédentaire lors des pluies tient davantage à l'augmentation du nombre d'espèces qu'à celui des individus, la densité spécifique à l'hectare restant habituellement inférieure à 0,2 (tableau III). La moyenne mensuelle des biomasses pour les deux « étés » 1969 et 1971, pourtant si différents climatologiquement, peut être évaluée à 350 g/ha de poids vif (tableau IV).

TABLEAU IV

*Biomasses moyennes pendant les deux saisons de pluies
1969 et 1971 (g/ha).*

Années	Saison des pluies	Juillet	Août	Sep-tembre	Octobre	Moyenne générale
1969	normale	436	293	374	322	356
1971	déficitaire	216	451	243	488	349

Migrateurs. — Leur biomasse est difficile à calculer car, sur les 17 espèces dénombrées au total, 5 seulement furent recensées à la fois en 1969 et en 1971 : 3 à effectifs très faibles (densité inférieure à 0,2) et n'étant pas présentes chaque mois : *Macrodipteryx longipennis*, *Emberiza tahapisi* et *Cursorius chalcopterus* et 2 espèces à effectifs plus importants et de présence continue : *Nectarinia pulchella* et *Merops albicollis*. Ces 5 espèces nous donnent une biomasse minimale moyenne mensuelle à l'hectare de 20 grammes de poids vif.

De cette liste, ont été exclus *Tockus nasutus* et *Streptopelia vinacea* qui, bien que migrants, laissent déjà à notre latitude des éléments permanents, les années « riches ».

En conclusion, la biomasse moyenne mensuelle à l'hectare de l'avifaune éthiopienne en saison des pluies s'élève à Fété Olé à 370 grammes/hectare de poids vif (20 grammes pour les migrants et 350 grammes pour les sédentaires).

2°/ Effectifs et biomasses en saison sèche.

A la lecture du tableau III, il apparaît que la densité est inférieure à 0,2 oiseaux/ha dans au moins 50 % des cas. Toutefois, les poids respectifs des espèces varient considérablement, comme le montrent dans l'année 1969-1970 les variations de densité et de biomasses d'*Eremopterix leucotis* d'une part (densité élevée et faible poids) et *Streptopelia vinacea* et *Tockus nasutus* (relation inverse) d'autre part. On comprend alors pourquoi il existe d'un mois à l'autre des fluctuations de biomasses sans rapport avec celles des densités d'oiseaux.

En dépit de ces fluctuations mensuelles de biomasse, il y a une différence importante entre années « pauvres » et « riches ». Dans les premières, une chute brusque s'observe en décembre : l'avifaune y atteint son minimum (145 grammes) qu'elle maintiendra pendant toute la durée de la saison sèche. En année « riche », la situation est différente : (a) l'invasion d'*Eremopterix leucotis* est si importante que nous l'avons fait figurer sur le graphique 1 et le tableau III ; (b) *Streptopelia vinacea* et *Tockus nasutus* (biomasse relativement élevée) manquent en année « pauvre » et : (c) la densité plus forte de trois espèces : *Streptopelia roseogrisea*, *Spreo pulcher* et *Bubalornis albirostris* (de biomasse relativement grande également) fait qu'en dépit du départ des migrants et des erratiques éthiopiens, la biomasse reste à peu près semblable à celle qu'elle était en saison des pluies.

En définitive, la biomasse avienne mensuelle en année « riche » se décompose de la façon suivante : 293 g représentés par les espèces toujours présentes à cette époque de l'année quelle que

soit l'importance des pluies d'été, 25 g d'*Eremopterix leucotis* et 18 g de *Streptopelia vinacea* et *Tockus nasutus*. Le total s'élève à 336 g de poids vif.

Le tableau V, ci-après, résume les données précédentes et donne les biomasses moyennes annuelles observées sur le quadrat de référence de Fété Olé.

TABLEAU V
Biomasses annuelles (g/ha) de l'avifaune éthiopienne sur le quadrat de Fété Olé.

	Saison des pluies (4 mois)	Saison sèche (8 mois)	Totaux (g/ha) (12 mois)
Année « pauvre » .	1 500	1 350	2 850
Année « riche » ..	1 500	2 700	4 200

B) MIGRATEURS PALÉARCTIQUES.

La population d'oiseaux paléarctiques, en hivernage à Fété Olé, présente les particularités suivantes :

1°/ Le nombre d'espèces est élevé mais chacune d'elles est représentée par de faibles effectifs. La densité de chaque espèce ne dépasse habituellement pas 0,2 individus à l'hectare.

2°/ Plusieurs espèces migratrices, figurant sur le relevé général, ne sont qu'occasionnelles et ont des domaines vitaux très grands. Comme leur poids est très élevé (*Neophron percnopterus*, *Circus macrourus*, etc.), nous n'en tiendrons pas compte dans le calcul de la biomasse.

3°/ Parmi les espèces habituellement représentées, la plupart ont un poids frais compris entre 10 et 30 g. Seuls, *Upupa epops* et *Coturnix coturnix* s'en distinguent par leur poids nettement plus élevé (60 et 120 g). Pour plus de clarté, ces deux espèces seront traitées séparément (tableau VII).

La biomasse des migrateurs s'élève progressivement du mois d'août au mois de janvier et février pour décroître ensuite et devenir nulle suivant les années entre avril et mai. La différence entre les biomasses annuelles des années « pauvres » et « riches » ne semble pas attribuable aux conditions climatiques, mais seulement à la présence d'une ou deux cailles en plus certains mois.

TABLEAU VI

Bilan mensuel des recensements de l'avifaune paléarctique entre août 1969 et février 1972.

	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M
<i>Densité des espèces à l'hectare :</i>										
1969-1970 - 0,00 - 0,16	3	3	8	5	4	5	5	4	1	—
- 0,20 - 0,36	—	2	1	1	2	2	—	1	—	—
- > 40	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Nombre d'espèces recensées	3	5	9	6	7	7	5	5	1	—
<i>Densité des espèces à l'hectare :</i>										
1971-1972 - 0,00 - 0,16	3	6	7	6	9	6	8	—	3	2
- 0,20 - 0,36	—	—	1	—	—	—	3	—	1	—
- > 40	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—
Nombre d'espèces recensées	3	7	8	6	9	7	11	—	4	2
<i>Densité à l'hectare des oiseaux :</i>										
1969-1970	0,2	0,8	0,8	0,8	1,6	1,0	0,5	0,7	0,4	0,0
1971-1972	0,1	0,8	0,7	0,4	0,8	0,9	1,2	—	0,4	0,8
<i>Biomasse/ha (corrigée) :</i>										
1969-1970 - <i>Coturnix</i>	—	10	10	5	10	25	20	—	—	—
- <i>Upupa</i>	—	—	—	—	5	5	—	—	—	—
- autres	6	7	12	14	28	12	8	10	(0,5)	—
TOTAL	6	17	22	19	43	42	28	10	(0,5)	—
1971-1972 - <i>Coturnix</i>	—	—	5	5	5	15	5	—	—	—
- <i>Upupa</i>	—	2	—	—	2	—	—	—	—	—
- autres	3	9	8	8	12	15	21	—	6	1
TOTAL	3	11	13	13	19	30	26	(10)	6	1

Année 1969-1970 : année « riche ». — Avril à juin 1971 et juillet 1971 à février 1972 : années « pauvres ».

TABLEAU VII

*Biomasses (g/ha) de la population avienne paléarctique
à Fété Olé.*

Année	Espèces	Août à octobre	Novembre à mai	Totaux (g/ha) (10 mois de présence des migrateurs)
« Pauvre »	<i>Coturnix</i> et <i>Upupa</i> ..	7	32	39
	Autres petits migrants ..	20	73	93
	TOTAL	27	105	132
« Riche »	<i>Coturnix</i> et <i>Upupa</i> ..	20	70	90
	Autres petits migrants ..	25	72	97
	TOTAL	45	142	187

La biomasse moyenne de l'avifaune paléarctique se situe autour de 150 g/ha/an (poids vif) : soit, par mois et par hectare, 9 g en saison des pluies et 21 g en saison sèche pour l'année « pauvre » et 15 g en saison des pluies et 28 g en saison sèche pour l'année « riche ». Peu touchée par les variations du milieu liées aux pluies, cette biomasse représente entre 4 et 8 % de la biomasse totale de l'avifaune recensée.

III/ LES PERIODES DE REPRODUCTION

Les nids ont été recherchés systématiquement chaque mois sur le sous-quadrate de 25 hectares où ont également eu lieu les dénombrements. Les chiffres que nous obtenons doivent être considérés comme des *minimums*, particulièrement pendant la saison des pluies. En effet, certains nids échappent presque toujours aux recherches grâce à la façon dont ils sont cachés et d'autre part, un seul relevé mensuel est insuffisant pendant le maximum de la reproduction.

Le nombre d'espèces que l'on peut s'attendre *théoriquement* à voir nicher sur le quadrat est de 62, sédentaires et migrants éthiopiens réunis. En réalité, les nids de 23 espèces seulement y ont été trouvés. Tous les régimes alimentaires y sont représentés : 6 espèces granivores, 8 à régime mixte, 6 insectivores, 1 prédateur et 1 frugivore (tableau IX).

TABLEAU VIII

Comparaison des biomasses (g/ha)
des avifaunes éthiopienne et paléarctique à Fété Olé.

	Saison des pluies	Saison sèche	Total	% biomasse paléarcti- que sur biomasse totale
<i>Année « pauvre »</i>				
Avifaune :				
— éthiopienne	1 500	1 350	2 850	
— paléarctique	27	105	132	44
TOTAL	1 527	1 455	2 982	
<i>Année « riche »</i>				
Avifaune :				
— éthiopienne	1 500	2 700	4 200	
— paléarctique	45	142	187	4
TOTAL	1 545	2 842	4 387	

TABLEAU IX

Liste des espèces nicheuses à Fété Olé
classées d'après leur régime alimentaire.

Régime granivore	Régime mixte	Régime insectivore	Régime prédateur	Régime frugivore
<i>Streptopelia roseogrisea</i> <i>St. senegalensis</i> <i>St. vinacea</i> <i>Oena capensis</i> <i>Turtur abyssinicus</i> <i>Pterocles exustus</i>	<i>Ploceus velatus</i> <i>Bubalornis albirostris</i> <i>Pytelia melba</i> <i>Vidua orientalis</i> <i>Spreo pulcher</i> <i>Petronia xanthocollis</i> <i>Estrilda hengala</i> <i>Mirafra javanica</i>	<i>Caprimulgus climacurus</i> <i>Sylvietta brachyura</i> <i>Turdoides plebeja</i> <i>Eremomela icteropygialis</i> <i>Prinia clamans</i> <i>Nectarinia pulchella</i>	<i>Otus leucotis</i>	<i>Colius macrourus</i>
6	8	6	1	1

Le milieu paraît convenir particulièrement à certaines espèces : les Colombidés, les Ptéroclididés, *Pytelia melba* et *Vidua orientalis* son parasite, *Mirafra javanica*, *Bubalornis albirostris*, *Spreo pulcher* et *Ploceus velatus*. 3 nids de *Prinia clamans* ont été trouvés et l'on est tenté d'attribuer la relative fréquence de cette Fauvette déserticole à l'influence des récentes années sèches qui lui ont peut-être permis d'étendre son aire de répartition vers le sud.

Les recensements de nids ont mis en évidence des variations inter-annuelles importantes : en 1969-1970 (pour 11 mois) 75 nids furent trouvés alors que 39 seulement le furent pour 1970-1971.

Il est remarquable (tableau X) que, quelle que soit la pluviosité d'une année, l'intensité de nidification demeure pratiquement constante pendant la saison humide (juillet à octobre inclus). En revanche, cette dernière varie considérablement d'une saison sèche à l'autre : élevée lorsque les pluies ont été normales, très faible quand les pluies ont été déficitaires. Les Colombidés en sont un bon exemple : *Streptopelia roseogrisea* a niché sans interruption du 1^{er} novembre 1969 au 30 juin 1970, alors que cette tourterelle a cessé de se reproduire pendant les mois correspondants de 1970 et 1971.

Il nous est encore impossible de relier avec certitude ce comportement avec un ou plusieurs facteurs du milieu.

TABLEAU X

Nombre de nids trouvés par saisons.

Nombre de	Saison des pluies		Saison sèche				Nombre total de nids
	1 ^{er} juillet — 30 octobre		1 ^{er} novembre — 30 mars		1 ^{er} avril — 30 juin		
	Nids	Espèces	Nids	Espèces	Nids	Espèces	
1969-1970 (*) (année « riche »)	22	2	37	9	16	4	75
1970-1971 (année « pauvre »)	33	8	2	1	4	2	39
1971-1972 (année « pauvre »)	28	10	2	2	5	1	35

(*) Le recensement n'a commencé qu'au 1^{er} août 1969.

TABLEAU XI

Comparaison de quelques caractéristiques écologiques et comportementales des Colombidés et des Pteroclididés de Fété Olé.

	Poids en g	Habitat			Présence		Comportement				Distribution	Heures d'abreuvoir aux forages, en saison sèche
		boisé	dé-couvert	rive-rain	perma-nente	tem-po-raire	gré-gaire	solitaire	en couple	autres éléments		
<i>Oena capensis</i> .	40		×		×					Sociale à l'abreuvoir	Pan-africaine	12 - 15 h
<i>Turtur abyssinicus</i> .	70	×				×		×		Assez rare, Mares de pluie	Paléotropicale nord	
<i>Streptopelia senegalensis</i> .	100				×				?	Anthropophile	Pan-africaine	Surtout au milieu de la matinée
<i>St. vinacea</i>	110					×				Absente les années pauvres	Paléotropicale nord	
<i>St. turtur</i>	130			×		×	×			De passage	Paléarctique	
<i>St. roseogrisea</i>	150		×		×	×					Paléotropicale nord	Tôt le matin
<i>St. decipiens</i> ..	190			×		×				Colonise les mares de pluie	Pan-africaine	
<i>Pterocles exustus</i>	210		×		×					Sociale à l'abreuvoir	Paléotropicale nord	Milieu de matinée, 9 - 10 h
<i>Pt. quadricinctus</i>	210		×			×					Paléotropicale nord	Crépuscule

IV/ LES NICHES ECOLOGIQUES DES ESPECES GRANIVORES SYMPATRIQUES

Environ 25 espèces de granivores vivent sur notre sous-quadrat ; ce chiffre doit être considéré comme approximatif à cause de notre mauvaise connaissance des régimes alimentaires et des espèces à régime mixte. Pour des raisons pratiques, nous avons limité nos efforts à l'étude intensive des Colombidés et des Ptéroclidés : *Oena capensis*, *Turtur abyssinicus*, *Streptopelia decipiens*, *St. roseo-grisea*, *St. senegalensis*, *St. turtur*, *St. vinacea*, *Pterocles exustus* et *Pt. quadricinctus*.

Le tableau XI résume les différents éléments constitutifs de la niche écologique des espèces de Colombidés et Ptéroclidés ci-dessus. On notera que *Oena capensis* et *Turtur abyssinicus* appartiennent à une catégorie de Colombidés caractérisés par des taches métalliques aux ailes et des œufs jaunâtres ; les *Streptopelia* forment un groupe homogène, plus récent, encore en cours de différenciation (Harrison, 1967). Le comportement de certaines espèces demeure mal connu et difficile à préciser ; c'est le cas de *St. vinacea* en particulier.

Le tableau XII résume nos premières observations sur les régimes alimentaires des Colombidés et des Ptéroclidés. A Fété Olé, *Streptopelia decipiens*, *St. turtur* et *Turtur abyssinicus* sont trop rares pour que nous les fassions figurer ici ; elles sont étudiées par ailleurs dans la vallée du fleuve Sénégal. Nos données concernant les *Pterocles* sont encore incomplètes. Ce tableau résume les observations de deux années : une année sèche, de septembre 1968 à août 1969, et une année humide, de septembre 1969 à avril 1970.

Le régime alimentaire des Colombidés paraît profondément affecté par ces variations climatiques. En année « pauvre » (sèche), les fruits épineux de la Zygophyllacée *Tribulus terrestris* dominent dans le régime de *Streptopelia roseo-grisea*, tandis que *Oena capensis* et *St. senegalensis* consomment les petites graines de la Molluginacée *Gisekia pharnacioides*.

En année « riche » la Graminée *Panicum laetum* domine dans le régime de *St. roseo-grisea* et *St. senegalensis* qui s'attaquent aussi aux cultures (*Sorghum*, *Colocynthis*, *Arachis*), tandis que *Oena capensis* consomme du *Panicum* et *St. vinacea* plusieurs Graminées (*Panicum*, *Brachiaria* sp., *Echinochloa* sp.). A noter que les fruits de plantes ligneuses *Boscia senegalensis*, *Maytenus senegalensis* et *Tinospora bakis* contribuent à faire la « soudure », et que *St. vinacea* quitte le Ferlo lors des années sèches, ce qui explique l'absence de données en ce qui la concerne. *Pterocles exustus* consomme beaucoup de graines de Légumineuses.

Bien que l'analyse des contenus stomacaux ne soit pas encore achevée, il apparaît que les 4 espèces de Colombidés résidant au

TABLEAU XII

Ségrégation alimentaire des Colombidés à Fété Olé (septembre 1968 à avril 1970).

Espèces	Année	Saison des pluies		Saison sèche		Régime dominant
		Début	Fin	Novembre - Mars	Avril - Juin	
<i>Oena capensis</i>	Pauvre	<i>Gisekia pharnacioides</i> * <i>Fimbristylis exilis</i>	<i>Gisekia pharnacioides</i>	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> * <i>Gisekia pharnacioides</i> * <i>Fimbristylis exilis</i> Sorghum (C)	<i>Gisekia pharnacioides</i>	Peu varié Petites graines
	Riche		<i>Panicum laetum</i> <i>Dactyloctenium aegyptium</i>	<i>Panicum laetum</i> * <i>Pennisetum typhoides</i> (C)	Pas d'oiseaux	
<i>Streptopelia senegalensis</i>	Pauvre	<i>Gisekia pharnacioides</i> * <i>Zornia glochidiata</i> <i>Ceratotheca sesamoïdes</i> <i>Boscia senegalensis</i> <i>Limeum diffusum</i>	<i>Gisekia pharnacioides</i> *	<i>Gisekia pharnacioides</i> * <i>Dactyloctenium aegyptium</i> <i>Brachiaria</i> sp. <i>Pennisetum</i> (C) Sorghum (C) <i>Trianthema portulaca</i> <i>Tribulus terrestris</i> <i>Arachis hypogea</i> (C)	<i>Gisekia pharnacioides</i> * <i>Brachiaria</i> sp. <i>Dactyloctenium aegyptium</i> <i>Fimbristylis exilis</i> <i>Zornia glochidiata</i>	Très varié Céréales et cultures à cause d'anthropophilie
	Riche		<i>Panicum</i> sp. <i>Brachiaria</i> sp. <i>Pennisetum</i> (C) <i>Trianthema portulacastrum</i> <i>Colocynthis citrullus</i> (C)	<i>Panicum</i> sp. * <i>Brachiaria</i> sp. <i>Pennisetum</i> (C) <i>Trianthema portulacastrum</i> <i>Oryza</i> sp. <i>Colocynthis citrullus</i> (C)	<i>Brachiaria</i> sp. <i>Fimbristylis exilis</i> <i>Trianthema portulacastrum</i>	

TABLEAU XII (suite)

Espèces	Année	Saison des pluies		Saison sèche		Régime dominant
		Début	Fin	Novembre - Mars	Avril - Juin	
<i>St. vinacea</i>	Pauvre	<i>Zornia glochidiata</i> <i>Gisekia pharnacioides</i> <i>Limeum diffusum</i> Espèce non identifiée	<i>Zornia glochidiata</i> <i>Gisekia pharnacioides</i> * <i>Limeum diffusum</i>	Pas d'oiseaux	Pas d'oiseaux	Graminées et accessoirement Dicotylédones ; Migre quand la nourriture manque
	Riche		<i>Panicum sp.</i> * <i>Brachiaria sp.</i>	<i>Panicum sp.</i> * <i>Brachiaria sp.</i> * <i>Colocynthis vulgaris</i>	<i>Echinochloa sp.</i> <i>Panicum sp.</i>	
<i>St. roseogrisea</i>	Pauvre	<i>Tribulus terrestris</i> * <i>Limeum diffusum</i> <i>Gisekia pharnacioides</i>	<i>Tribulus terrestris</i> <i>Gisekia pharnacioides</i>	<i>Pennisetum</i> (C) <i>Colocynthis citrullus</i> (C) <i>C. vulgaris</i> <i>Tribulus terrestris</i> * <i>Tinospora bakis</i> <i>Ceratotherca sesamoides</i>	<i>Tribulus terrestris</i> <i>Trianthema portulacastrum</i> <i>Gisekia pharnacioides</i> <i>Limeum diffusum</i>	Très liée aux cultures
	Riche		<i>Panicum sp.</i> <i>Trianthema portulacastrum</i> <i>Colocynthis citrullus</i> (C)	<i>Brachiaria sp.</i> <i>Colocynthis vulgaris</i> <i>Panicum sp.</i> <i>Vigna sp.</i> (C)	<i>Panicum sp.</i> <i>Brachiaria sp.</i> <i>Pennisetum</i> (C)	

Il est entendu qu'une année commence avec la fructification des plantes du tapis herbacé, c'est-à-dire à la période dénommée sur ce tableau « Fin de la saison des pluies ». Ces analyses portent de septembre 1968 (début d'année pauvre) à avril 1970 (année riche).

Un astérisque * suivant un nom d'espèce indique une graine largement consommée, et (C) une espèce cultivée.

Un astérisque * suivant un nom d'espèce indique une graine largement consommée, et C) une espèce cultivée.

Ferlo ont une spécialisation alimentaire suffisamment marquée pour exploiter différentes catégories de graines, surtout pendant les années sèches ; *Pterocles exustus* a un régime très particulier. *St. decipiens* et *Turtur abyssinicus* sont occasionnelles au Ferlo ; *T. abyssinicus* a un régime très varié ; *St. decipiens* aurait des exigences voisines de celles de *St. roseogrisea* mais leur habitat sépare les deux espèces.

V/ LA CONSOMMATION DES GRAINES PAR LES OISEAUX GRANIVORES

Les chiffres présentés dans le tableau XIII correspondent à deux années : d'août 1969 à juillet 1970 (considérée comme année « riche »), d'avril 1971 à mars 1972 (considérée comme année « pauvre »).

Les densités moyennes annuelles à l'hectare ont été calculées à partir des chiffres de dénombrements mensuels, en supposant qu'un oiseau vu au cours d'un dénombrement occupe le quadrat pendant le mois considéré. Pour les Colombidés, les rations quotidiennes ont été établies en volière pour *Oena capensis* et *Streptopelia senegalensis* ; ces volières étant en plein air, on n'a tenu compte ni des variations de température, ni des activités des oiseaux. Toutes les *Streptopelia* ont été assimilées à *S. senegalensis* quant à la ration. Pour les *Pterocles*, nous avons estimé arbitrairement la ration quotidienne à 8 g en nous basant sur le poids. Pour les Passereaux, nous avons ramené toutes les espèces à la taille d'un *Quelea* dont nous connaissons la consommation qui est de 1,5 g/jour (Morel, 1968).

A la différence des Pteroclididés et des Plocéidés dont la consommation annuelle se maintient entre 400 et 450 g/ha du fait de la stabilité de leurs effectifs, la consommation des Colombidés et des Alaudidés est profondément affectée par les fluctuations saisonnières de leurs populations. Pour les Colombidés, cette consommation passe de 1,4 kg à 2,6 kg et celle d'*Eremopterix leucotis* de 94 g à 876 g.

Si nous comparons cette consommation à la production de graines calculée par notre collègue J.C. Bille pour l'année 1969-1970, soit 40 à 60 kg par hectare, le prélèvement opéré par l'ensemble des oiseaux granivores s'élève à 7 ou 10 %. Les Colombidés mangent à eux seuls entre 4 et 6 % de la biomasse de graines produites.

TABLEAU XIII

Estimation de la consommation annuelle de graines en année « pauvre » et en année « riche » dans la savane de Fété Olé.

Famille	Espèces	Densité moyenne annuelle/ha		Consommation moyenne annuelle (g/ha/an)		Estimation consommation journalière (g/24 h, poids sec)
		Année		Année		
		Pauvre	Riche	Pauvre	Riche	
Colombidés	<i>Oena capensis</i>	0,19	0,31	285	465	4,1
	<i>Streptopelia senegalensis</i>	0,16	0,24	340	510	5,8
	<i>Streptopelia vinacea</i> ..	0,09	0,15	190	320	5,8
	<i>Streptopelia roseogrisea</i>	0,28	0,62	595	1 315	5,8
	TOTAL	0,72	1,32	1 410	2 610	
Pteroclididés	<i>Pterocles</i> 2 espèces (cf. Tab. I)	0,16	0,14	470	410	3,0
Alaudidés	<i>Eremopterix leucotis</i> ..	0,17	1,60	94	876	1,5
	<i>Mirafra javanica</i>	0,32	0,03	175	16	1,5
	TOTAL	0,49	1,63	269	892	
Plocéidés	12 espèces (cf. Tab. I)	0,76	0,78	416	428	1,5
	TOTAL GÉNÉRAL ..	1,97	3,78	2 565	4 340	

VI/ DISCUSSION

108 espèces d'oiseaux ont été dénombrées sur le quadrat de Fété Olé alors que la liste de la Sénégambie en compte à ce jour 534 (Morel, 1972). C'est là un chiffre important mais le nombre d'espèces que l'on rencontre toute l'année sur la zone d'étude est très faible : une quinzaine.

Le classement par groupes trophiques (granivores, frugivores, insectivores et régime mixte) en fonction de leur indice de présence nous donne, par exemple pour les espèces à indice 4 et 5 : 7 granivores, 2 insectivores et 7 espèces à régime mixte (Tabl. XIV). On note que les insectivores sont les moins bien représentés ici alors que leur nombre en classe 1 est de 14 ; cela signifie que ces oiseaux sont largement disséminés du fait de la rareté de leur nourriture.

La densité moyenne de l'avifaune à l'hectare est faible. 50 à 75 % des espèces ont une densité inférieure à 0,2 individu/hectare ; 25 % ont une densité comprise entre 0,2 et 0,6 individu/hectare. Exceptionnellement, quelques espèces dépassent certains mois la densité de 0,6 individu/hectare. Nombre d'espèces relativement élevé et faible densité s'expliquent probablement par la diversité des micro-milieus mise en lumière par les botanistes, allant de pair avec la faible productivité alimentaire de ces habitats.

En saison des pluies, la densité varie peu d'une année à l'autre : les effectifs maximums des populations aviennes semblent donc indépendants de l'importance de la pluviosité. En saison sèche, en revanche, les effectifs minimums sont nettement affectés par le volume des précipitations de la saison des pluies précédente. Les différences d'effectifs d'une année sur l'autre sont imputables aux granivores, groupe soumis plus directement que les autres aux différences de nature du tapis graminéen. En saison sèche, il y a par ailleurs déplacement partiel des populations d'oiseaux « sédentaires » vers les zones-refuge que constituent les forêts riveraines et les abords des points d'eau permanents (Morel, 1968).

Les populations de migrateurs paléarctiques ne changent pas sensiblement d'une année à l'autre. Il faut noter que leurs effectifs sont toujours faibles, ce qui va de pair avec la relative pauvreté de ce milieu en insectes et en baies.

La comparaison entre Fété Olé et le quadrat de savane arbustive étudié précédemment à Keur Mor Ibra situé à 22 kilomètres au N/W révèle quelques différences notables : Dans le premier nous avons trouvé 81 espèces éthiopiennes et 27 paléarctiques, alors que dans le second nous avons dénombré 63 espèces éthiopiennes et 31 paléarctiques (Morel, 1968).

TABLEAU XIV

*Répartition des espèces éthiopiennes
d'après leur indice de présence et leur régime alimentaire.*

(Indice de fréquence : 1 = espèce rarement vue sur le quadrat ;
5 = espèce vue presque continuellement.)

Fréquence \ Régime	Régime		
	Granivore + Frugivore	Insectivore	Mixte
1	4	14	5
2	4	5	1
3	4	2	1
4 et 5	7	2	7
TOTAL	19	23	14

Ces différences, quoique faibles, sont vraisemblablement attribuables d'une part à la plus grande richesse de la flore de Fété Olé, ce qui avantage les espèces éthiopiennes, et d'autre part à la plus grande richesse de Keur Mor Ibra en *Acacia* sp. et *Balanites aegyptiaca* considérés comme plus favorables aux migrants paléarctiques.

Quelques espèces paléarctiques n'ont jamais été observées à Fété Olé : *Anthus trivialis*, *Motacilla flava*, *Phylloscopus bonelli*, *Sylvia atricapilla*, *Cursorius cursor*, *Oena capensis*, *Streptopelia roseogrisea* et *Ploceus vitellinus* sont importants et constants dans les deux milieux. *Anthreptes platyura* est inconnu à Fété Olé, sans doute à cause de la rareté des *Acacia* ; de même *Pycnonotus barbatus* et *Vanellus tectus*, assez communs à Keur Mor Ibra, sont inconnus à Fété Olé. *Nectarinia pulchella* constant à Keur Mor Ibra est saisonnier à Fété Olé.

Parmi les espèces à effectifs variables, deux méritent quelques commentaires : *Eremopterix leucotis* apparut en grand nombre sitôt le tapis herbacé brûlé : en octobre 1960 à Keur Mor Ibra et en novembre 1969 à Fété Olé ; inversement, *Mirafrja javanica* n'apparaît que les années où le tapis ne brûle pas. *Eremopterix* se nourrit de graines sur le sol nu et *M. javanica* d'insectes qui vivent dans l'herbe sèche (et de graines ?). En 1971, *St. roseogrisea* disparut complètement en mai-juin, alors qu'elle nicha ces mêmes mois sur le quadrat en 1970. *St. vinacea* n'apparaissait qu'en saison des pluies à Keur Mor Ibra alors qu'elle peut être sédentaire à Fété Olé ; il en est de même pour *Tockus nasutus*.

La biomasse à l'hectare d'oiseaux éthiopiens dans les deux milieux est de l'ordre de 400 g en saison des pluies (ce maximum, comme nous l'avons déjà signalé, varie peu). En saison sèche pauvre, la biomasse est comparable pour les deux localités :

115 g/ha. Mais en saison sèche d'année pluvieuse, la biomasse à Fété Olé est très supérieure à celle de Keur Mor Ibra : 335 g/ha contre 135 g/ha.

La comparaison des biomasses de migrateurs paléarctiques dans les deux quadrats est plus difficile. Apparemment, elle varie peu en saison sèche à Fété Olé : 21 et 28 g. A Keur Mor Ibra au contraire nous avons trouvé 24 g et 83 g. La différence est considérable : peut-être s'explique-t-elle par la plus grande richesse de cette dernière savane arbustive en insectes et en baies.

SUMMARY

Monthly counts of the birds present on a 25 ha area located within the 1 Km² reference quadrat of Fété Olé have been made during two consecutive years. Some 108 different species were observed, 40 % of which are migrants, both ethiopian and palaeartic.

Seasonal changes in the number of species present, their densities and biomass, are summarized in tables III and VI. Densities and biomass of ethiopian birds (both resident species and local migrants) are generally higher during the rainy season than during the rest of the year. For instance, the montly standing crop biomass of ethiopian species averages 370 g/ha (fresh weight) during the rains and ranges from 145 to 336 g/ha during the dry season, depending upon the importance of the previous rains. Palaeartic migrants are present during ten months of the year, but their numbers and biomass are at highest levels from November to March. Their monthly biomass is low, 9-15 g/ha during the rains and 21-28 g/ha during the dry season, depending upon the length and magnitude of the previous rains.

Data are given on the food preferences and periodicity of reproduction of 22 of the most common resident species. The duration of the breeding season, at least in some doves, depends upon the importance of the previous rains.

The ecological isolation of the seven sympatric species of Columbidae living in the area is discussed. The four commonest species of doves certainly select between different kinds of seeds, at least during the dryer period of the year.

A preliminary estimation is made of the trophic impact of the graminivorous birds upon the stock of seeds produced in the area. Birds probably consume up to 10 % of the available biomass of seeds.

BIBLIOGRAPHIE

- HARRISON, C.J.O. (1967). — Apparent zoogeographical dispersal patterns in two avian families. *Bull. B. Orn. Club*, 87 : 49-56.
- MOREL, G. (1968). — Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais. *Mém. ORSTOM*, n° 29, 179 p.
- MOREL, G. (1968). — L'impact écologique de *Quelea quelea* (L.) sur les savanes sahéliennes. Raisons du pullulement de ce Plocéidé. *Terre et Vie*, 22 : 69-98.
- MOREL, G. (1972). — Liste commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie. ORSTOM, Dakar, 139 p. (ronéo).
- MOREL, G. et BOURLIÈRE, F. (1962). — Relations écologiques des avifaunes sédentaire et migratrice dans une savane sahélienne du Bas Sénégal. *Terre et Vie*, 16 : 371-393.
- MOREL, G. et ROUX, F. (1966). — Les migrateurs paléarctiques au Sénégal. *Terre et Vie*, 20, I. Non-Passereaux, pp. 19-72. II. Passereaux et synthèse générale, pp. 143-176.
- WHITE, C.M.N. (1960-1965). — (A revised check list...). *Occ. Pap. Nat. Mus. S. Rhodesia*, 24 B, 399-738, et Lusaka, Gvt Print., 5 fasc.

RECHERCHES ECOLOGIQUES
SUR UNE SAVANE SAHELIENNE DU FERLO SEPTENTRIONAL,
SENEGAL : LES MAMMIFERES

par A.R. POULET *

L'objectif qui nous avait été assigné, dans le cadre du programme ORSTOM/SAHEL, était double. D'une part, nous devons faire l'inventaire des mammifères sauvages présents sur les 100 km² entourant le « quadrat de référence » de Fété Olé. D'autre part, il nous était demandé d'estimer la densité de population, la biomasse et la production aux différentes saisons du plus abondant des petits mammifères de la région.

Avant d'exposer les résultats de notre travail, il nous paraît utile de rappeler quelques caractéristiques des principaux habitats de cette zone de 100 km², beaucoup plus vaste que celles dans lesquelles ont travaillé nos collègues qui ont centré leurs efforts sur le « quadrat de référence » de 1 km² et ses alentours immédiats. Comme l'indique la carte de la figure 1, cette région n'est nullement homogène, même du point de vue du mammalogiste ne tenant compte que des différences majeures de topographie, de nature des sols et de physionomie de la végétation.

Nous avons, en effet, été rapidement amenés à distinguer deux grandes « zones », la cuirasse (A) et les zones sableuses (B). Dans ces dernières, il est aisé de distinguer trois « milieux » principaux : les sables de couverture (B1), les alignements dunaires (B2) et les réseaux dunaires ou milieux mixtes (B3). C'est dans ce dernier « milieu » que se situe entièrement le km² de référence.

Chacun des « milieux » B2 et B3 peut lui-même être subdivisé en « sous-milieux ». Dans les alignements dunaires il est possible de distinguer la dune alignée (B2a) et l'interdune (B2b). Dans les réseaux dunaires il faut, de même, opposer les dunes (B3a) aux bas-fonds (B3b).

D'une façon encore plus générale, on peut opposer deux grands types de paysages : les savanes ouvertes à tapis graminéen

(*) Centre ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal.

continu parsemé d'arbres et arbustes isolés que l'on rencontre sur les terrains sablonneux bien drainés (B2a, B3a) et les savanes plus fermées à taillis arbustifs denses installés sur les terrains à sols durs et à tendance hydromorphe (A, B1, B2b, B3b).

1. LA FAUNE MAMMALIENNE DU NORD FERLO

Nous donnerons tout d'abord la liste des espèces observées ou récoltées lors de nos séjours dans notre zone d'étude du Nord Ferlo, entre 1968 et 1971. Sur cette surface de 100 km² (coordonnées : 15° 02' et 15° 07' de longitude Ouest ; 16° 11' et 16° 16' de latitude Nord) les espèces identifiées avec certitude sont les suivantes (celles marquées d'un astérisque sont exceptionnelles) :

Insectivora.

Soricidae :

Crocidura sericea,
Crocidura lusitania
Crocidura lamottei.

Erinaceidae :

Atelerix albiventris.

Chiroptera.

Nycteridae :

Nycteris thebaica,
Tadarida major.

Lagomorpha.

Leporidae :

Lepus crawshawi.

Rodentia.

Sciuridae :

Heliosciurus gambianus,
Xerus erythropus.

Muridae :

Arvicanthis niloticus.

Cricetidae :

Taterillus pygargus,
Taterillus gracilis,
Desmodilliscus braueri.

Hystriidae :

Hystrix cristata.

Carnivora.

Canidae :

Canis aureus,
Canis adustus *,
Vulpes pallida.

Mustelidae :

Mellivora capensis.

Viverridae :

Genetta genetta,
Ichneumia albicauda.

Hyaenidae :

Hyaena hyaena.

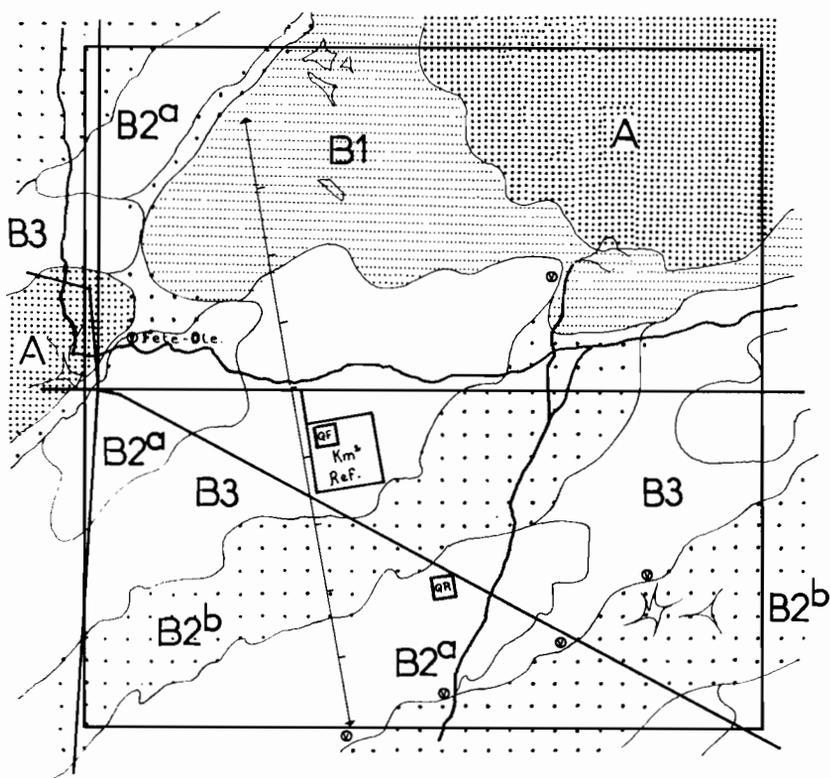


Figure 1. — Carte des milieux de la zone d'étude de 100 km² autour du quadrat de référence de Fété Olé. A, cuirasse ; B1, sables de couverture ; B2a, dunes alignées ; B2b, interdunes ; B3, milieu mixte. Les traits droits et forts correspondent aux pare-feux. Les traits forts et sinueux aux pistes et le trait fin parallèle au côté Ouest du quadrat de référence, à la coupe Nord-Sud de la figure 2. Les emplacements de campements temporaires sont signalés par un v entouré d'un cercle.

Felidae :

Felis sylvestris lybica,
Felis serval *.

Tubulidentata.

Orycteropidae :

Orycteropus afer.

Artiodactyla.

Suidae :

Phacochoerus aethiopicus.

Bovidae :

Gazella rufifrons,
Gazella dorcas *,
Gazella dama *.

Outre ces 28 espèces, dont la présence même occasionnelle sur notre zone d'étude ne fait pas de doute, il nous faut en citer six autres qui ont été observées en dehors de son périmètre, mais à proximité et dans un habitat analogue. Il est donc probable qu'elles y pénètrent de temps à autre. Ce sont :

Chiroptera.

Pteropidae :

Rousettus aegyptiacus occidentalis.

Emballonuridae :

Taphozous perforatus.

Rhinolophidae :

Aselia tridens.

Primates.

Cercopithecidae :

Erythrocebus patas.

Rodentia.

Muridae :

Mastomys sp.

Carnivora.

Mustellidae :

Zorilla striatus.

Ajoutons que l'inventaire des chauves-souris n'est certainement pas complet, comme il sera dit plus loin.

L'abondance relative, la période d'activité habituelle, le régime de base et les milieux fréquentés dans notre région par les espèces sur lesquelles nous avons pu effectuer des observations sont résumés dans le tableau I.

TABLEAU I
*Caractéristiques écologiques
de quelques espèces de Mammifères du Nord Ferlo.*

<i>Abondance</i>	<i>Période d'activité</i>	<i>Régime de base</i>	<i>Milieux préférés</i>
— : très rare	n : nocturne	gran. : granivore	Voir le texte
0 : rare	d : diurne	herb. : herbivore	et la fig. 1
+ : peu fréquente		frug. : frugivore	pour les
++ : fréquente		carn. : carnivore	abréviations
		ins. : insectivore	utilisées.
		omn. : omnivore	

<i>Espèces</i>	<i>Abondance</i>	<i>Période d'activité</i>	<i>Régime</i>	<i>Milieux</i>
<i>Crocidura</i> 3 spp.	++	n	ins.	A, B1, B2b, B3b
<i>Atelerix albiventris</i>	0	n	ins.	A, B1, B2b
<i>Nycteris thebaica</i>	++	n	ins.	
<i>Tadarida major</i>	++	n	ins.	
<i>Orycteropus afer</i>	0	n	ins.	A, B1
<i>Lepus crawshawii</i>	+	n	herb.	
<i>Heliosciurus gambianus</i>	+	d	herb., frug.	A1, B1, B2b, B3b
<i>Xerus erythropus</i>	++	d	herb., frug.	Ubiquiste, sauf B2a
<i>Arvicanthis niloticus</i>	+	n, d	gran.	Campements
<i>Taterillus pygargus</i>	++	n	gran., ins.	B2a, B3a
<i>Desmodilliscus braueri</i>	+	n	gran.	B2a, B3a
<i>Hystrix cristata</i>	+	n	racines bulbes	Ubiquiste
<i>Canis aureus</i>	++	n, d	carn., omn.	Ubiquiste
<i>Vulpes pallida</i>	++	n	carn., omn.	B2, B3
<i>Mellivora capensis</i>	+	n	carn.	B2a, nomade ?
<i>Genetta genetta</i>	++	n	carn.	A, B1, B2b
<i>Ichneumia albicauda</i>	++	n	carn. ins. frug.	A, B1, B2b
<i>Hyaena hyaena</i>	0	n	omn., charognard	Ubiquiste
<i>Felis sylvestris lybica</i>	++	n	carn.	Ubiquiste
<i>Felis serval</i>	—	n	carn.	Eratique
<i>Phacochoerus aethiopicus</i>	+	n, d	racines, bulbes	Ubiquiste
<i>Gazella rufifrons</i>	+	d	herb., feuilles	Ubiquiste

Aux indications données dans ce tableau nous ajouterons quelques commentaires.

Insectivora. Les Insectivores extrêmement voraces que sont les *Crocidura* fréquentent les lieux les moins secs (B2b, B3b), susceptibles d'abriter toute l'année les insectes qui leur servent de proies. L'abondance de ces musaraignes semble beaucoup varier d'une année sur l'autre, en fonction de l'importance des pluies, donc de l'abondance de la faune entomologique. Elles se rencontraient communément en 1969, alors qu'elles se raréfient en 1970-1972, années déficitaires sous l'angle de la pluviométrie.

Les hérissons *Atelerix albiventris* sont partout communs au Sénégal, sauf dans le Sahel où il ne nous a jamais été possible d'en observer un vivant. Ils existent cependant dans notre région, puisqu'ils forment fréquemment le menu d'un couple de grands-ducs *Bubo lacteus* surveillé régulièrement depuis trois ans autour du quadrat de référence de 1 km². Le biotope préféré de l'*Atelerix* semble être l'interdune B2b, et probablement aussi A et B1.

Chiroptera. Il existe certainement dans la zone étudiée d'autres chauves-souris que celles déjà identifiées. On observe en effet des arrivées et des départs de Chiroptères en liaison avec les pluies. C'est ainsi que nous n'avons observé *Aselia tridens* que de juillet à novembre. Comme tant d'oiseaux, les chauves-souris insectivores n'ont la possibilité de pénétrer dans le Nord Ferlo que pendant la saison où les insectes ailés abondent, et de s'en retirer pendant la saison sèche.

Quant aux Pteropidac frugivores, ils manquent à Fété Olé, mais on en trouve un plus au Sud (Lagbar), dès que les arbres à fruits deviennent plus abondants, les *Sclerocarya* en particulier.

Rodentia. C'est le principal groupe de consommateurs primaires parmi les mammifères sauvages de notre région, du fait de la raréfaction des Ongulés.

Parmi les écureuils, le Rat palmiste *Xerus erythropus* est partout présent, sauf en milieu dunaire (B2a). Il creuse ses terriers en des lieux où le sol est bien drainé, mais il reste à proximité des fonds de mare et des interdunes, où il trouve sa nourriture et où la végétation lui procure aussi une protection contre les prédateurs ailés. Le rat palmiste vit solitaire. En milieu mixte, son domaine vital est formé d'un fond de mare et des pentes des dunes avoisinantes, le tout pouvant s'étendre sur 4 à 5 hectares.

L'Écureuil de Gambie *Heliosciurus gambianus* est au contraire arboricole. Il vit partout où se trouvent des fourrés et des arbres. Son domaine vital se superpose souvent à celui d'un Rat palmiste, mais les deux espèces n'entrent jamais en compétition, puisque la seconde est strictement terrestre.

Arvicanthis niloticus ne semble pas capable de vivre à l'état naturel dans la région de Fété Olé, du fait de la sévérité et de la

longueur de la saison sèche. Par contre, on le trouve dans les clôtures des campements des pasteurs peuls, où il se reproduit. Lorsque ces hameaux temporaires sont abandonnés après la saison des pluies, les *Arvicanthis* privés de nourriture et surtout d'eau quittent leurs abris et émigrent apparemment au hasard. La plupart doivent périr, mais quelques-uns atteignent un nouveau campement où ils prolifèrent.

Parmi les trois espèces de Gerbillinae présentes dans notre zone d'étude, les *Taterillus* sont certainement les mieux adaptés aux conditions locales, ce qui explique qu'ils sont aussi les plus nombreux. Deux espèces coexistent dans la région de Fété Olé : *Taterillus pygargus* (Cuvier) dont la femelle a 22 chromosomes et le mâle 23, et *Taterillus gracilis* Thomas dont la femelle a 36 chromosomes et le mâle 37 (Mathey, 1972 ; Petter et al., 1972). Ces deux formes coexistent au Nord Ferlo et peuvent d'ailleurs s'hybrider en captivité, mais *T. gracilis* y est très rare et tout ce qui va être dit par la suite s'applique à *T. pygargus*.

L'habitat préféré de ce Gerbilliné est bien mis en évidence par la figure 2 qui indique les résultats d'un piégeage en ligne réalisé suivant un axe Nord-Sud de 9 kilomètres dans la région

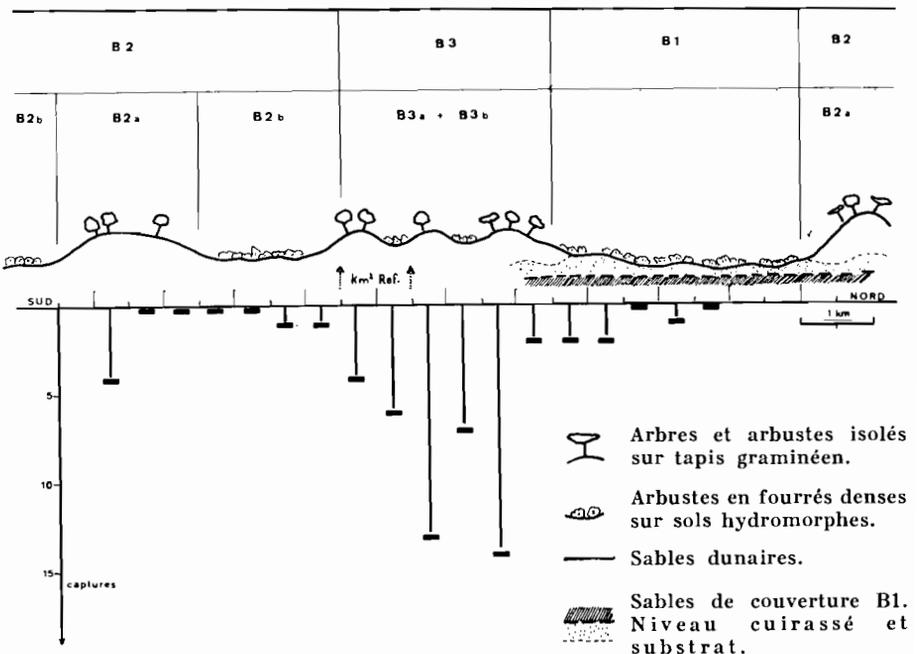


Figure 2. — Coupe Nord-Sud de 9 km dans la région de Fété Olé : répartition des captures de *Taterillus* par tranches de 500 m. L'emplacement de cette coupe est figuré par un trait léger et fléché sur la figure 1.

de Fété Olé, et où le nombre de captures faites par unités de 500 m est indiqué en dessous du profil du paysage. Il y apparaît avec évidence que les habitats les plus fréquentés sont le milieu mixte (B3) et le flanc des alignements dunaires (B2a). Il semble que la cause de la préférence du *Taterillus* pour les pentes de dunes soit plus d'ordre édaphique que d'ordre alimentaire. En effet, si ces gerbillinés passent toute la journée dans leurs abris souterrains qu'ils remanient sans cesse, ces terriers ne sont en réalité construits que par les membres de certaines générations soumises à un état physiologique particulier. Ils ne sont, en effet, creusés que les années où les conditions climatiques sont assez favorables pour permettre aux *Taterillus* adultes d'atteindre un haut degré d'activité reproductrice. Dans la quinzaine qui suit la dernière pluie, on peut alors observer le creusement d'une multitude de terriers par un très petit nombre d'individus. Une fois abandonnées par leurs auteurs, ces constructions seront colonisées par les générations suivantes, et cela pendant plusieurs années parfois, jusqu'à ce que les conditions favorables d'humidité se reproduisent à nouveau. Ce comportement de fouissement intensif étant strictement limité à l'époque où les sols d'interdunes, les bas-fonds et les sables de couverture sont encore gorgés d'eau, ou au contraire en voie de durcissement rapide, et où seul le sol des dunes est encore meuble, on conçoit facilement pourquoi les terriers sont localisés dans ce type d'habitat.

Desmodilliscus braueri est un très petit Rongeur sahélien (l'adulte ne dépasse guère plus de 10 g) qui atteint à Fété Olé la limite Sud de son aire de répartition. Celle-ci est formée par les marges méridionales du Sahara (« Sahel » sensu-lato) depuis le Soudan jusqu'à la côte atlantique où nous l'avons trouvé au Nord à la latitude d'Akjoujt. La capture de cet animal discret est difficile. Contrairement aux *Taterillus* dont le terrier est très simple, *Desmodilliscus* habite des galeries compliquées à entrées multiples. Son habitat est, par ailleurs, le même que celui de *Taterillus*.

Le Porc-épic *Hystrix cristata* est peu fréquent et passe la journée dans les vieux terriers d'Oryctérope. Il semble très friand de bulbes (*Bulbostylis* sp., etc.) qu'il déterre d'une manière caractéristique. La formation des couples a lieu en juin et les naissances interviennent durant les pluies.

Carnivora. Aussi étrange que cela puisse paraître dans des milieux aussi pauvres, les petits Carnivores sont nombreux dans notre région : 9 espèces. Parmi celles-ci cinq sont communes, le Chacal doré, le Renard des sables, la Genette, la Mangouste à queue blanche et le Chat sauvage. Chacals et chats semblent avoir au nord Ferlo des mœurs erratiques. Genettes et mangoustes ne fréquentent que les zones arbustives (A, B1, B2b).

Vulpes pallida creuse des terriers à entrées multiples au sommet des dunes (B2a, B3a). Chaque groupe de terriers abrite

un couple avec ses jeunes, ces derniers naissant au moment des pluies. Les constructions étant remaniées chaque année, celles-ci deviennent de plus en plus importantes. Nous avons ainsi pu dénombrer jusqu'à 80 entrées. Bien entendu, seule une partie de ce réseau souterrain est réellement utilisée. Le régime alimentaire du Renard des sables n'est que partiellement carnivore (*Taterillus*, *Desmodilliscus*), les insectes, les arachnides (Solifuges) et les fruits de *Balanites*, *Grewia* et *Boscia* formant le fond de son alimentation.

Bien que plus rare, le Ratel attire l'attention du visiteur de notre région par ses travaux de terrassement spectaculaires, toujours situés au sommet d'un axe dunaire (B2a). Il s'agit de groupes de terriers occupant une surface d'environ 500 m² et comptant 5 à 10 ouvertures (fig. 3 et 4). Les galeries s'enfoncent très rapidement dans le sol et chaque entrée est précédée par



Figure 3. — « Cité » de ratels sur le quadrat B5 ;
les trous sont fraîchement remaniés.

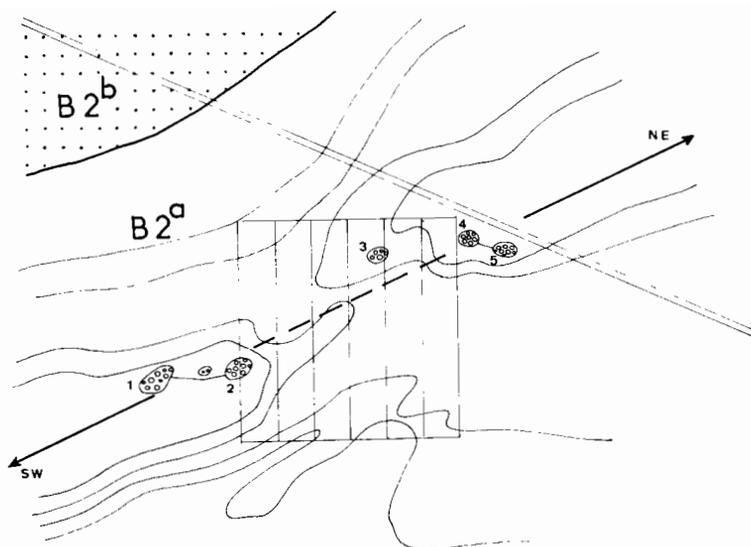


Figure 4. — Localisation des groupes de terriers de ratels suivant l'axe S.O.-N.E. d'une dune alignée, près du quadrat QR.

un tas de sable rouge. Ces constructions ne sont pas réparties au hasard dans notre milieu, mais alignées dans l'axe des dunes (SW-NE). Généralement inoccupés par leurs auteurs, ces groupes de terriers ne sont jamais isolés ; on en trouve toujours plusieurs dans un même périmètre, de 4-5 à plus d'une cinquantaine. Il semble que les ratels, animaux qui vivent en général solitaires ou par couples, passent constamment d'un groupe de terriers à un autre, les occupant et les remaniant pendant quelques semaines, puis les abandonnant. La cause d'un tel comportement n'est pas claire. Il est possible que *Mellivora capensis* soit plus ou moins nomade au Sahel et que les terriers lui servent tout autant, sinon plus, à se nourrir qu'à s'abriter pendant la journée et à mettre bas ses jeunes. En effet, les laissées de cet animal contiennent fréquemment, outre des restes de *Taterillus*, des os d'Amphibiens. Or nous avons à plusieurs reprises observé que des crapauds en estivation (1) avaient été déterrés par les ratels lors de « remaniements nocturnes » de leurs terriers, et mangés.

Tubulidentata. La plupart des terriers d'Oryctérope observés le furent à la jonction entre la zone à cuirasse et les sables de couverture.

(1) Cinq espèces d'Amphibiens fréquentent les mares temporaires du Sahel : *Bufo regularis*, *Tomoptera delalandii*, *Leptopelis viridis*, *Pixicephalus adpersus* et *Cassina senegalensis*. Les adultes passent la plus grande partie de l'année en estivation dans les couches supérieures du sol, ne sortant qu'aux premières pluies. Le développement des jeunes est extrêmement rapide.

Artiodactyla. Les phacochères sont présents en permanence dans la zone étudiée, mais ils deviennent beaucoup plus nombreux pendant la saison humide. Seuls des adultes solitaires restent dans le Sahel en saison sèche, s'abritant dans certains terriers d'Oryctéropes. Comme ailleurs, le régime alimentaire est surtout composé de racines et de bulbes.

Victime d'une chasse trop intensive, la Gazelle à front roux se fait de plus en plus rare dans notre région. Diurne dans ses activités, elle passe la nuit au sommet d'une dune, dans un endroit bien découvert, sur un « reposoir » caractéristique.

Les trois *Gazella dama* que nous avons observé en avril 1969, à faible distance, aux jumelles et par bonne visibilité, sont probablement des visiteurs occasionnels et temporaires venus du Nord et de l'Est en fin de saison sèche. Il en est de même de la *Gazella dorcas* vue à la même époque et dans la même région.

2. LES POPULATIONS DE *TATERILLUS PYGARGUS*

a) APERÇU GÉNÉRAL SUR LE CYCLE VITAL DE L'ESPÈCE.

Dans cette espèce la naissance a lieu entre novembre et mars, dans un terrier sommairement aménagé par la mère sur un flanc de dune. La portée compte, en moyenne, 4 jeunes, allaités durant trois semaines, à l'issue desquelles interviennent le sevrage et l'émancipation.

Le juvénile, qui ne pèse alors que 10 grammes, ne s'éloigne guère du terrier maternel et n'est pas encore piégeable. Sa croissance est plus ou moins rapide suivant la saison ; dans les meilleures conditions, le poids de 30 grammes est atteint à 2 mois et le poids de 41 grammes à 3 mois.

Si les circonstances sont favorables et la reproduction possible, le juvénile entre alors dans une période d'erratisme intense qui correspond à la « phase de dispersion ». Au bout d'un temps indéterminé, de quelques jours à quelques semaines, l'animal étant devenu sexuellement mûr et ayant choisi un certain emplacement, se sédentarise pour le reste de sa vie ; il est alors âgé de 3 à 5 mois. Comme nous le montrerons plus loin, il a désormais chaque mois environ 75 chances sur 100 d'être encore en vie le mois suivant.

Si l'individu considéré est une femelle, la sédentarisation a lieu sur un domaine vital dont le rayon ne dépasse pas une douzaine de mètres autour de son terrier ; l'ensemble de ce domaine n'est pas déplacé de plus de 65 mètres au cours de la vie de l'individu.

La gestation dure 3 semaines, ainsi que la lactation, et une femelle est susceptible d'avoir une nouvelle portée toutes les 6 semaines. Il semble qu'il y ait changement de terrier à chaque nouvelle portée.

Si l'individu est un mâle, son domaine vital est de l'ordre d'une cinquantaine de mètres et recoupe les domaines vitaux de plusieurs femelles. Malgré des déplacements journaliers de forte amplitude, les mâles, une fois fixés, restent sédentaires jusqu'à leur mort (Poulet, 1972).

b) TECHNIQUES D'ÉTUDE.

Nos prélèvements ont été effectués dans les habitats susceptibles d'abriter constamment des *Taterillus*, c'est-à-dire le milieu mixte (B3) et la dune alignée (B2a).

Nos buts étant de connaître, chaque mois, la structure démographique des populations et également leur densité, nous avons dû recourir à deux catégories de techniques : la collecte de spécimens à fins d'autopsie d'une part, et la capture et la recapture d'individus vivants d'autre part. La récolte de spécimens permettait, outre la prise de mensurations détaillées et un bilan plus précis de l'état physiologique, de réunir une série de spécimens de collection et d'établir leur caryotype. Grâce à l'étude par capture-recapture d'animaux marqués (1) habitant une surface donnée nous avons pu évaluer l'amplitude des déplacements et la surface des domaines vitaux, estimer la densité de population et mesurer ses fluctuations saisonnières.

Ce dernier type de recherches nécessite un protocole expérimental rigoureux. De nombreux auteurs ont montré que les méthodes de piégeage ont une action directe sur la qualité des estimations de densité obtenues. La nature des pièges, leur écartement, le type d'appât, la durée des sessions de piégeage sont autant d'éléments qui doivent faire l'objet d'une évaluation critique préalable, si l'on veut que les résultats obtenus puissent être valablement interprétés. Nous donnerons donc ci-après quelques précisions sur les méthodes que nous avons utilisées.

Le moyen de capture utilisé dans cette étude fut le piège-trappe à parois grillagées ou ratière du commerce, à fermeture déclenchée par l'animal dès que celui-ci touchait à l'appât. Les dimensions étaient de $30 \times 10 \times 10$ cm. Du beurre d'arachide renouvelé chaque jour fut utilisé pour l'appâtage. Les pièges tendus le soir étaient relevés très tôt le matin suivant. Ils étaient soit placés à l'entrée de terriers soigneusement repérés, soit disposés à égale distance les uns des autres, indépendamment de toutes traces, « en ligne » et « en grille » ou réseau à maille carrée.

L'écart entre les pièges mérite pour chaque espèce d'être minutieusement choisi : la proportion de la population soumise à l'échantillonnage dépend, en effet, de façon directe de sa valeur. Pour que tous les individus présents sur une surface donnée aient

(1) Par amputation d'un doigt d'une patte postérieure et encoche à l'oreille.

une chance d'être détectés, il faut disposer au moins un piège sur chaque domaine vital. Sur cette base et une fois défini un « domaine vital moyen » pour l'espèce considérée, Spitz (1963 et 1969), Kott (1965) et Tanaka (1966) ont montré expérimentalement que l'écart le plus favorable entre les pièges était de l'ordre du quart du diamètre de ce domaine vital moyen. Chez les *Taterillus*, le domaine vital moyen des femelles adultes et des juvéniles, groupe le plus important, peut être assimilé à un cercle de 25 m de diamètre (Poulet, 1972). L'écart le plus favorable serait donc 6,25 m, mais on peut calculer qu'une distance de 17,6 m entre les pièges permet encore d'échantillonner la totalité de la population présente. Pour des raisons matérielles nous avons été amenés à choisir un écart intermédiaire de 10 m.

Calcul de la surface piégée. Les animaux capturés sur une grille de piégeage vivent en réalité sur une surface plus grande que celle recouverte par la grille elle-même. On ajoute donc d'habitude à celle-ci une zone marginale de largeur égale à la moitié de la distance entre deux pièges. Mais, compte tenu de la mobilité de nos animaux, nous avons préféré une largeur plus grande et utilisé 12,5 m — soit la largeur d'un demi-diamètre du domaine vital moyen. Il en a été de même pour l'interprétation du résultat des piégeages en ligne. Dans ce cas, nous avons estimé la largeur de la bande prospectée à 25 m de part et d'autre de la ligne. En fait, le centre du domaine vital des individus capturés était situé au plus à 12,5 m de cette ligne de pièges.

Durée du piégeage. Pour nos « recensements absolus » nous avons utilisé des grilles de pièges disposés à 10 m les uns des autres et tendus jusqu'à ce que tous les individus présents sur la surface donnée soient capturés. Deux modalités ont été employées :

— soit le « calendrier de captures » (Andrzejewski et Wierzbowska, 1961) qui consiste à capturer vivant chaque individu et à le relâcher sur place après marquage ; on connaîtra l'effectif de la population lorsque tous les animaux capturés par la suite seront des individus déjà marqués ;

— soit le « piégeage total » (« quadrat method » de Bole, 1938) qui consiste à ne pas relâcher les individus capturés et à continuer le piégeage jusqu'à ce que la surface explorée soit complètement vidée de ses occupants.

Dans les deux cas, l'expérience nous a montré qu'il fallait de 8 à 12 nuits consécutives de piégeage avec des pièges disposés à 10 m d'intervalle pour effectuer un recensement de la population de *Taterillus*.

Pour nos « recensements relatifs » nous avons utilisé des lignes de pièges disposés à intervalles de 10 m et tendus 3 nuits consécutives, que nous avons appelées « lignes standard ».

Choix des protocoles d'expérimentation. Chaque mois nous nous sommes efforcés d'obtenir le plus grand échantillon possible afin d'avoir une idée précise sur la structure démographique de la population. Pour l'estimation des densités, le « calendrier de captures » et le « piègeage total » sont les meilleures techniques, car elles donnent les résultats les plus facilement interprétables. Mais la densité des *Taterillus* est toujours faible et leurs populations sont réparties par « micro-foyers », ce qui contraint le plus souvent à travailler sur de grandes surfaces. Pour ce faire, nous avons dû très fréquemment nous contenter de « recensements relatifs » et employer des « lignes standard » de plusieurs centaines de mètres à plusieurs kilomètres de longueur. L'interprétation des chiffres obtenus de cette façon est souvent difficile et force nous a été d'adopter le postulat suivant : l'effectif capturé par un élément de ligne est en relation directe avec la densité réelle moyenne de la population de la surface échantillonnée. Ceci posé, on définit d'abord les conditions du piègeage. La longueur des « lignes standard » est un multiple de 100 mètres (300 et 500 m). Les animaux capturés peuvent être relâchés sur place ou non ; dans le premier cas, on ne décompte pour le recensement que la première capture de l'individu. On relève le nombre de captures par élément de 100 m ; cette valeur, ou « densité de ligne » (d') est, d'après notre postulat, directement proportionnelle à la densité réelle moyenne (D) sur une surface de 100 sur 50 m, axée sur l'élément de ligne. La relation est la suivante : $D/d' = C$. C est un simple nombre, appelé coefficient de ligne, matérialisation du postulat ; il est supposé constant, quels que soient le milieu et les densités rencontrées. Il a été calculé 14 fois, par superposition de lignes avec des grilles, et sa valeur moyenne est de $4,0 \pm 0,7$ (Poulet, 1972).

Utilisation des « lignes standard ». Nous avons employé ce piègeage en ligne de deux façons :

— Sous forme de « lignes d'exploration » (L.E./500) : Ce sont des « lignes standard » de 500 m de long dont toutes les captures sont autopsiées. Elles permettent d'estimer rapidement la structure et la densité instantanées de la population d'une bande de 2,5 ha.

— Sous forme de « lignes prospectives parallèles » (L.p.p.), destinées à la surveillance mensuelle de la population de quadrats fixes : les animaux capturés sont, dans ce cas, immédiatement relâchés sur place après marquage. On peut ainsi suivre le devenir de certains individus dans le temps et l'espace, et estimer les densités de peuplement et leurs variations.

Cette étude a été poursuivie sur deux quadrats de 9 ha situés, l'un en milieu mixte (QF) dans le km² de référence de janvier 1970 à mai 1971, l'autre sur la pente d'un alignement dunaire (QR) d'octobre 1969 à janvier 1972 ; ces emplacements sont mentionnés sur la carte de la figure 1.

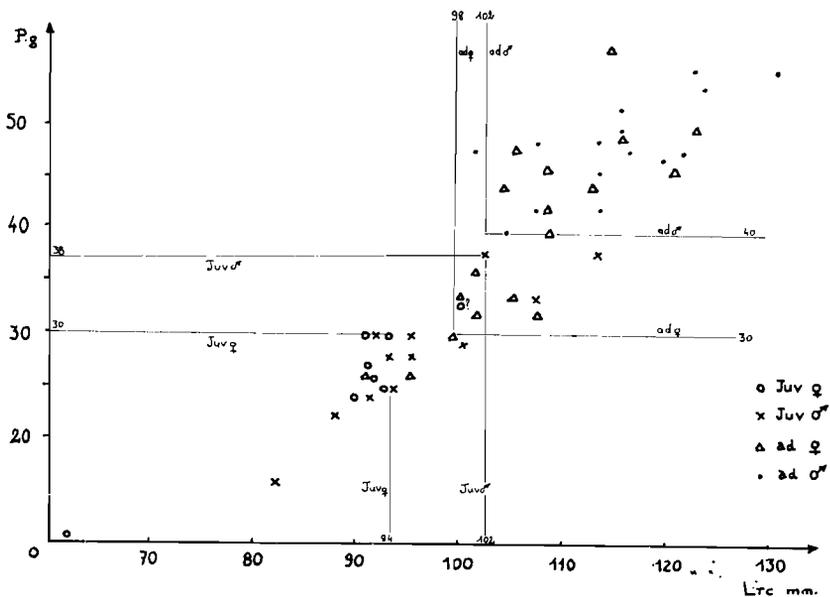


Figure 5. — Rappports entre âge physiologique, poids et taille chez *Taterillus pygargus*.

On opère de la façon suivante : chaque mois, 6 « lignes standard » de 300 m de long (pièges espacés tous les 10 m et tendus 3 nuits consécutives) sont disposées parallèlement, à 50 m les unes des autres suivant des axes Nord-Sud permanents. Comme une « ligne standard » échantillonne un rectangle de la longueur de la ligne et de 50 m de large, la totalité de la surface des quadrats se trouve ainsi concernée.

c) STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE DES POPULATIONS.

Définition des catégories. Dans l'impossibilité de déterminer les âges avec précision, il faut se contenter de classer les individus selon les critères physiologiques classiques d'activité ou d'inactivité sexuelle. Au total, nous avons distingué six catégories physiologiques réparties entre deux grands groupes d'âge, les juvéniles et les adultes.

Les juvéniles sont des individus sexuellement inactifs et qui ne l'ont jamais été.

Les mâles adultes sont considérés comme sexuellement actifs (+) si les testicules sont dans les bourses, et inactifs (—) si les testicules sont intra-abdominaux.

Les femelles adultes actives (+) présentent un vagin ouvert, sauf si elles sont gestantes ou allaitantes, alors que les femelles adultes inactives ont un vagin fermé (—).

S'il est relativement facile de séparer des animaux sexuellement actifs et inactifs, il est parfois difficile de distinguer les juvéniles des adultes inactifs. Les relations entre états physiologiques et âges réels peuvent être analysées à l'aide des mensurations des individus d'une population dont tous les adultes sont sexuellement actifs : la séparation adultes-juvéniles ne présente alors plus aucune difficulté.

Le graphique de la figure 5 permet, à l'aide de la répartition des adultes et des juvéniles suivant leurs poids et leurs longueurs corporelles, de fixer les limites de mensurations entre les adultes et les juvéniles des deux sexes. Ces valeurs sont consignées dans le tableau II. Le fait que les juvéniles ont les poids les plus faibles et surtout les tailles les plus petites montre que le caractère « juvénile » peut être utilisé comme critère d'âge.

TABLEAU II

*Séparation des adultes et des juvéniles
de Taterillus pygargus par les mensurations corporelles.*

(Ltc : longueur de la tête et du corps)

	Individus juvéniles	Individus adultes
Mâles	Poids inférieur à 38 g Ltc inférieure à 102 mm	Poids supérieur à 40 g Ltc supérieure à 102 mm
Femelles	Poids inférieur à 30 g Ltc inférieure à 94 mm	Poids supérieur à 30 g Ltc supérieure à 98 mm

Le tableau III résume les données obtenues sur la structure de la population en milieu mixte à différents mois de l'année. En mars 1970, par exemple, on constate que sur 73 individus vivant sur une surface de 10 ha, il y a 44 % de juvéniles et 56 % d'adultes.

L'activité sexuelle est très importante à cette période, les adultes inactifs ne représentent que 10 % de la population.

Il y a 39 mâles et 34 femelles, soit 53 % de mâles, proportion non significativement différente de 50 %.

Par contre, chez les juvéniles, où il y a 22 mâles pour 10 femelles, la proportion de mâles (69 %) est significativement différente de 50 %.

Les histogrammes de la distribution de fréquence des poids, par classes de 5 g, de 62 individus de la population, dont les poids sont connus (fig. 6), laissent apparaître deux modes :

- un mode pour la classe 26-30 g, constituée chez les mâles uniquement de juvéniles, alors qu'il y a à la fois des juvé-

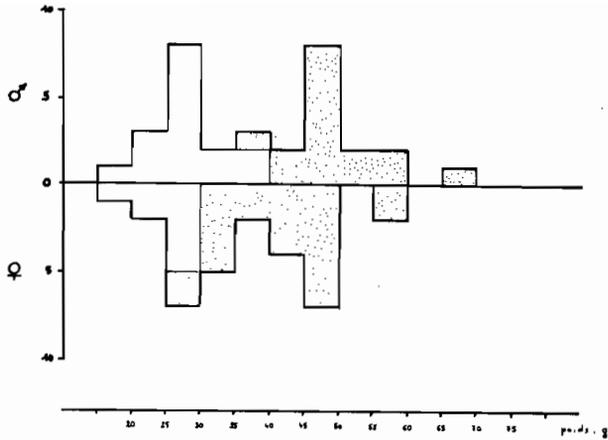


Figure 6. — Histogrammes des fréquences des poids, par classes de 5 g, dans une population de *Taterillus pygargus* en mars 1970 (62 individus capturés lors du « piégeage total » de 10 hectares. En blanc, les juvéniles. En pointillé, les adultes.

niles et des adultes chez les femelles, bien que l'amplitude totale soit comparable ;

- le second mode correspond à la classe 46-50 g qui n'est formée que d'adultes.

Il est remarquable que dans l'ensemble des individus dont le poids est inférieur à 40 g, il se trouve autant de mâles que de femelles, de même, pratiquement, que dans l'ensemble des individus dont le poids est supérieur à 40 g ; la disproportion entre les mâles et les femelles juvéniles n'est donc pas due à une disparition sélective des femelles, mais plutôt à leur maturation sexuelle plus précoce.

Les courbes de croissance d'individus nés en élevage permettent d'expliquer ce phénomène : le rythme de croissance est pratiquement identique dans les deux sexes, le poids de 30 g étant atteint au même âge (2 mois) ; mais quand ce poids est atteint les femelles deviennent sexuellement actives, donc adultes, si les conditions le permettent. Les mâles ne peuvent en faire autant ; ils devront d'abord atteindre le poids de 40 g. En conséquence, les individus d'une même cohorte, arrivés à l'âge de deux mois, présenteront un excès de mâles juvéniles.

L'existence d'un mode particulièrement net pour la classe 26-30 g révèle que les naissances ont été groupées, et que les juvéniles et les femelles adultes de petite taille sont les membres d'une même cohorte ; il n'est possible de distinguer clairement les générations que parce que les densités sont très faibles ; pour des densités supérieures, un « étalement » se produit entre

TABLEAU III

*Structures de populations en effectifs et en pourcentages
fournies chaque mois par l'ensemble des piégeages de Taterillus
dans la région de Fété Olé.*

♀ : Femelles. ♂ : Mâles. G : Femelles gestantes.
(+) : Individus sexuellement actifs. (—) : Individus sexuellement inactifs.
p : Nombre moyen d'embryons par femelle gestante.

Mois	Total	Juvéniles			Femelles adultes				Mâles ad.	
		♀	♂	Total	actives (+)	G	p	(—)	(+)	(—)
1969										
XI	31 100 %	2 6,5 %	2 6,5 %	4 13 %	16 50 %	5 17 %	6	0	11 35 %	0
XII	29 100 %	4 14 %	9 31 %	13 45 %	11 38 %	7 24 %	4	0	5 17 %	0
1970										
I	40 100 %	7 17,5 %	9 22,5 %	16 40 %	12 30 %	5 12,5 %	4	2 5 %	7 17 %	3
II										
III	73 100 %	10 14 %	22 30 %	32 44 %	22 30 %	17 23 %	2	2	12 16 %	5
IV										
V	22 100 %	8 36,5 %	4 18,5 %	12 55 %	5 23 %	3 13,6 %	2	0	3 14 %	2
VI	17 100 %	7 41 %	0	7 41 %	4 23 %	0		0	1 6 %	5
VII	31 100 %	4 13 %	5 16 %	9 29 %	7 23 %	1 3,2 %	2	1	12 38 %	2
VIII	56 100 %	9 16 %	2 4 %	11 20 %	8 14 %	3 5,3 %	2	6 11 %	24 43 %	7
IX	28 100 %	3 11 %	0	3 11 %	9 32 %	5 18 %	4	4 14 %	10 36 %	2
X	41 100 %	1 2,4 %	2 4,6 %	3 7 %	15 37 %	10 24 %	4	9 22 %	14 34 %	0

TABLEAU III (suite)

Mois	Total	Juvéniles			Femelles adultes				Mâles ad.	
		♀	♂	Total	actives (+)	G	p	(-)	(+)	(-)
1970										
XI	52 100 %	3 6 %	3 6 %	6 12 %	9 17 %	3 5,7 %	2	21 40 %	7 13 %	9
XII	48 100 %	3 6,5 %	6 12,5 %	9 19 %	2 4 %	1 2,1 %	2	12 25 %	9 19 %	16
1971										
I	35 100 %	1 3 %	12 34 %	13 37 %	3 8,5 %	2 5,7 %	2	9 25 %	3 8 %	7
II	64 100 %	17 26,5 %	18 28,5 %	35 55 %	4 6 %	4 6,2 %	2	9 14 %	9 14 %	7
III	12 100 %	2 17 %	1 8 %	3 25 %	1 8 %	0		3 25 %	4 33 %	1
IV										
V	67 100 %	11 16 %	7 11 %	18 27 %	0	0		20 30 %	0	29
VI	38 100 %	8 21 %	7 19 %	15 40 %	1 3 %	0		7 18 %	0	15
VII	14 100 %	3 21,5 %	3 21,5 %	6 43 %	0	0		7 50 %	0	1
VIII	6 100 %	0	0	0	0	0		3 50 %	2 33 %	1
IX	13 100 %	0	0	0	3 23 %	2 15 %	4	1 8 %	9 70 %	0
X	1	0	0	0	0	0		0	1	0

les naissances et il existe des juvéniles de tous les âges, donc de tous les poids.

Variations de la structure des populations au cours de l'année.
Le tableau III réunit les données fournies chaque mois par les animaux prélevés dans la région de Fété Olé. Ce tableau indique :

- l'effectif de l'échantillon mensuel et sa répartition dans différentes catégories physiologiques ; on a ajouté le nombre de femelles gestantes (G) et le nombre moyen d'embryons par femelle gestante (p) ;
- le pourcentage représenté par chaque catégorie dans l'ensemble de la population.

A partir de ces données, ont été construites les courbes de la figure 7, qui montrent les variations du pourcentage mensuel de juvéniles dans la population, celles du pourcentage mensuel de mâles adultes actifs dans la population et celles du pourcentage mensuel de femelles adultes actives (sexuellement aptes, gestantes et allaitantes) dans la population. Les trois graphiques sont placés les uns sous les autres, afin de rendre les comparaisons plus faciles ; en outre, on a ajouté des repères indiquant les dates des saisons des pluies en 1970 et 1971.

Variations du pourcentage de juvéniles : Ce pourcentage est élevé durant la plus grande partie de la saison sèche ; ses variations sont caractérisées par une très forte augmentation en décembre ou janvier, suivant l'année, et par une diminution rapide au début de la saison des pluies. Au cours des deux cycles annuels observés, on remarque chaque fois deux maximums correspondant aux pourcentages les plus élevés, à intervalles de cinq mois, séparés par un plateau de valeurs élevées.

Variations du pourcentage de mâles actifs : L'activité sexuelle des mâles est à son maximum en août, au milieu de la saison des pluies ; elle est encore forte jusqu'en novembre, puis décroît régulièrement tout au long de la saison sèche.

Variations du pourcentage de femelles actives : L'activité sexuelle est maximum dès le mois qui suit la fin des pluies, c'est-à-dire en septembre, octobre ou novembre, suivant les cas. Ensuite, on assiste, au cours de la saison sèche, à une décroissance plus ou moins rapide suivant les années.

La comparaison des trois courbes précédentes montre qu'il y a un net décalage entre le début de l'activité sexuelle des mâles et celui des femelles : les mâles sont actifs dès le début des pluies, les femelles ne le sont qu'à la fin de celles-ci ; comme la proportion de mâles actifs est encore importante à ce moment, la reproduction atteint son maximum et les jeunes commencent à apparaître dans les piègeages dès le mois suivant.

Pour analyser le sens de la variation de la proportion de juvéniles, et surtout la position des maximums, il est nécessaire d'examiner la répartition des pourcentages mâles et femelles dans cette catégorie d'âge, ainsi que les variations de la proportion de femelles adultes inactives dans la population (voir figure 7).

Aux mois de décembre et janvier, au moment où les jeunes deviennent nombreux, la proportion de mâles juvéniles est très

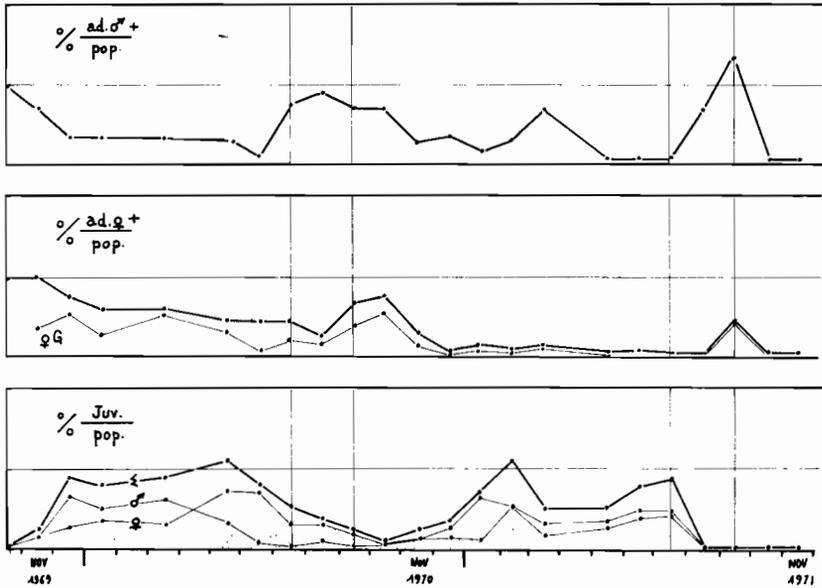


Figure 7. — Evolution des pourcentages des diverses catégories d'individus dans la population.

supérieure à la proportion de femelles, ce phénomène étant dû à la maturation sexuelle plus précoce de ces dernières.

Au début de la saison sèche, quand les conditions sont les meilleures, les juvéniles atteignent rapidement 30 g, les femelles entrant alors dans la catégorie des adultes, mais non les mâles. En fin de saison sèche, au contraire, les conditions écologiques deviennent difficiles, et la croissance se trouve ralentie. La période juvénile se prolonge alors pour les deux sexes, augmentant la proportion de non-adultes dans la population, jusqu'au second maximum, à la veille de la nouvelle saison des pluies.

En juin, la totalité des mâles devenus adultes est encore en repos sexuel, la pleine activité n'intervenant qu'en juillet-août, au cœur de la saison des pluies ; les juvéniles pendant ce temps ne sont plus représentés que par des femelles, qui atteindront l'âge adulte et se reproduiront dès la fin des pluies.

Le premier maximum de juvéniles, en majorité des mâles, représente une première génération née au début de la saison sèche lors du maximum de reproduction. Si les conditions sont assez favorables, comme en 1969-1970, les individus de la première génération peuvent se reproduire au milieu de cette même saison sèche, et l'accumulation de non-adultes en fin de saison sera due à cette seconde génération.

Lors d'une année moins favorable, comme 1970-1971, la période de reproduction qui suit immédiatement la fin de l'hiver-

nage, est courte. Le premier maximum de juvéniles est, cette fois, la conséquence d'une augmentation brusque du nombre de femelles, ce qui implique un net ralentissement de la croissance à cette époque. De plus, ce maximum n'apparaît que deux mois après la fin de la reproduction. La raison de ce retard n'est pas très claire, elle est probablement à rechercher dans un biais d'échantillonnage, les individus trop petits échappant au recensement.

En mars 1971, la première génération est devenue adulte, mais les animaux ne sont pas sexuellement actifs, et la nouvelle augmentation du pourcentage de juvéniles en fin de saison sèche, assez restreinte d'ailleurs, ne correspond pas à une seconde génération ; il ne s'agit que des individus nés tardivement et dont la croissance très lente ne permet pas d'atteindre les normes adultes avant la saison des pluies suivante.

L'activité sexuelle femelle, c'est-à-dire la reproduction, est en retard par rapport à l'activité sexuelle mâle, à l'époque des pluies, pour les individus nés avant celle-ci. Au contraire, pour les individus nés après les pluies, l'activité sexuelle femelle est en avance sur l'activité sexuelle mâle. *Tout se passe comme si la reproduction était concentrée dans les trois mois qui suivent les pluies* : on peut considérer qu'il s'agit là de la véritable saison de reproduction des *Taterillus* de notre région. C'est évidemment l'époque la plus favorable, celle où le stock de graines est à la fois le plus abondant et le plus frais, celle où les insectes sont nombreux, et celle où les conditions micro-climatiques au sol sont les plus favorables.

d) EVOLUTION DES DENSITÉS.

Evolution des densités observées. L'évolution des densités a été étudiée sur deux quadrats de 9 hectares : le premier, situé sur un alignement dunaire (QR), le second situé sur un réseau dunaire (milieu mixte). En outre, un certain nombre de contrôles ont été effectués, en milieu mixte, soit par piégeage total de la population, soit par Calendrier de captures, soit par l'utilisation de « Lignes d'exploration » ou lignes standard de 500 m de longueur (L.E/500). Les tableaux IV, V et VI réunissent les données recueillies au cours des deux années 1969-1970 et 1970-1971. Les graphiques des figures 8 et 9 indiquent l'évolution des densités « observées » en fonction du temps.

La superposition des courbes obtenues, dans des milieux différents et éloignés l'un de l'autre, montre que les très fortes variations enregistrées ne sont pas dues au hasard. Dans les deux cas, les courbes de densités laissent apparaître successivement une brusque chute au milieu de la saison sèche, une persistance des faibles valeurs jusqu'à la saison des pluies suivante puis une remontée brusque dans le courant du mois d'août, suivie d'une nouvelle baisse en septembre-octobre et d'une remontée en novembre-décembre.

TABLEAU IV

Evolution des densités « observées » sur le quadrat QR.

Mois	N° expérience	TYPE	CAP- TURES nombre	CONVER- SION coeff.	DENSITÉS ind./ha
1969					
Octobre	N° 20	L.p.p.	2	4/18	0,44
Novembre	N° 25	L.p.p.	15	4/18	3,33
Décembre	N° 29-30	Grilles	29	1/9	3,22
1970					
Janvier	N° 35	Grilles	40	1/9	4,44
	décès accidentels : 12, reste : 28 vivants			1/9	3,0
Février	N° 36	L.p.p.	3	4/18	0,64
Mai	N° 40	Grilles	9	1/9	1,0
Juin	N° 41	L.p.p.	0		0
Juillet	N° 43	L.p.p.	3	4/18	0,64
Août	N° 45	L.p.p.	20	4/18	4,44
Septembre	N° 47	L.p.p.	13	4/18	2,9
Octobre	N° 49	L.p.p.	12	4/18	2,64
Novembre	N° 51	L.p.p.	19	4/18	4,22
Décembre	N° 53	L.p.p.	13	4/18	2,9
1971					
Janvier	N° 55	L.p.p.	13	4/18	2,9
Février	N° 57	L.p.p.	1	4/18	0,22
Mars	N° 59	L.p.p.	5	4/18	1,11
Juillet	N° 67	L.p.p.	5	4/18	1,11
Août	N° 69	L.p.p.	7	4/18	1,55
Septembre	N° 70	L.p.p.	5	4/18	1,11
Octobre	N° 73	L.p.p.	1	4/18	0,22
Novembre	N° 74	L.p.p.	1	4/18	0,22
Décembre	N° 75	L.p.p.	0		0

Toute augmentation réelle de population a pour conséquence une apparition de nouveaux individus sur la parcelle ; comme il faut exclure les phénomènes migratoires saisonniers du type rencontré chez certains grands mammifères, force est d'admettre que cette apparition d'individus est liée à l'activité reproductrice.

TABLEAU V

Evolution des densités « observées » sur le quadrat QF.

Mois	N° expérience	TYPE	CAP- TURES nombre	CONVER- SION coeff.	DENSITÉS ind./ha
1969					
Octobre	N° 18	lignes st.	1	4/50	0,08
Décembre	N° 26	L.p.p.	3	4/18	0,64
1970					
Mars	N° 37	L.p.p.	5	4/18	1,11
Juin	N° 42	L.p.p.	5	4/18	1,11
Juillet	N° 44	L.p.p.	15	4/18	3,33
Août	N° 46	L.p.p.	27	4/18	6,0
Septembre	N° 48	L.p.p.	9	4/18	2,0
Octobre	N° 50	L.p.p.	19	4/18	4,2
Novembre	N° 52	L.p.p.	22	4/18	4,9
Décembre	N° 54	L.p.p.	24	4/18	5,3
1971					
Janvier	N° 56	L.p.p.	11	4/18	2,5
Février	N° 58	L.p.p.	13	4/18	2,9
Mars	N° 60	L.p.p.	9	4/18	2,0

Si la comparaison des courbes de densités avec la courbe de variations du pourcentage de femelles gestantes dans la population (fig. 7) permet d'attribuer l'augmentation des densités en novembre-décembre à la présence d'une nouvelle génération, il n'en est pas de même pour juillet-août, car cette période n'est précédée d'aucune mise-bas. Les densités réelles ne peuvent pas être inférieures, pendant la seconde moitié de la saison sèche précédente, aux valeurs observées en août, puisqu'en juin et juillet la reproduction est nulle et que le seul facteur agissant sur les densités est la mortalité.

L'accroissement des densités au début de la saison des pluies ne peut s'expliquer que par la capture systématique d'individus qui n'étaient pas piégeables pendant la seconde moitié de la saison sèche. Un rapide examen des captures fournies par les « piégeages standard » de mars à juillet montre l'absence complète des juvéniles, alors que les techniques de « piégeage total » indi-

TABLEAU VI

Evolution des densités « observées » en Milieu Mixte.

Mois	N° expérience	TYPE	CAP- TURES nombre	CONVER- SION coeff.	DENSITÉS ind./ha
Mars 1970	N° 38	Grille	73	1/10 esti- mation	7,3 8,0
Février 1971	N° 61-62 moyennes	7 L.E./500	6 à 13 9	4/5	4,8 à 10,4 7,2
Mai 1971	N° 63 moyennes	9 L.E./500	3 à 13 7	4/5	2,4 à 10,4 5,6
Juin 1971	N° 64 moyennes	4 L.E./500	2 à 14 7	4/5	1,6 à 11,2 5,4
Juillet 1971	N° 68	Grille (C.C)	12	1/4	3,0
Septembre 1971 . .	N° 71 moyennes	9 L.E./500	0 à 3 1	4/5	0, à 2,4 0,7

Données diverses en milieu mixte (Réseau dunaire).
— Estimations des lignes d'exploration de 500 m. (L.E./500) et calendrier des captures (C.C).

quent de très fortes proportions de juvéniles dans la population réelle. Les faibles densités de fin de saison sèche sont donc un artefact introduit par l'utilisation systématique du piégeage standard.

Les juvéniles ne sont pas les seuls individus non piégeables à partir de février ; il semble bien que la probabilité de capture de nombreux adultes soit réduite en fin de saison sèche ; le cas d'individus adultes absents, en apparence seulement, de nos quadrats entre mars et juillet n'est pas exceptionnel. Février correspond à la fois à l'arrêt de l'activité sexuelle chez beaucoup d'individus, et à une détérioration des conditions microclimatiques nocturnes. En février 1970, les minimums nocturnes, à 2 cm du sol, étaient couramment de 10°C, et en 1971 de 7°C. Il semble qu'à de telles températures l'activité des *Taterillus* soit considérablement réduite, ce qui pourrait expliquer à la fois le ralentissement de la reproduction et la diminution de la probabilité de capture.

On peut donc conclure que le « piégeage standard » permet le recensement de la majeure partie de la population lorsque les animaux sont mobiles, c'est-à-dire pendant la période des pluies (dispersion juvénile et activité sexuelle des mâles) et pendant le premier tiers de la saison sèche (époque de reproduction) ; mais

TABLEAU VII — *Table de présence de l'ensemble des individus après (n) mois.*

Calcul du taux de présence de l'ensemble des individus identifiés après une période de 1 à 12 mois
et de celui des individus un mois après l'autre (% mois/mois).

Mois	Individus présents après (n) mois													
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Octobre	4	4	2	2	2	—	—	0	0	0	0	0	0	
Novembre	27	14	11	8	—	—	1 (23)	0	0	0	0	0	0	
Décembre	27	14	11	—	—	(22)	0	0	0	0	0	0	0	
Janvier	17	13	—	—	2	1 (12)	1	1	0	0	0	0	0	
Février	35	—	—	9	7	7	6	4	4	4	3	3	2	
Mars	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Avril	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Mai	15	10	10	8	5	4	4	3	3	2	2	—	—	
Juin	10	10	8	5	4	4	3	3	2	2	—	—	—	
Juillet	11	8	5	4	4	3	3	2	2	—	—	—	1	
Août	22	10	8	8	7	5	4	4	—	—	—	2	1	
Septembre	18	10	9	8	6	4	4	—	—	—	2	1	0	
Octobre	14	9	8	6	4	4	—	—	—	2	1	0	0	
Novembre	21	12	8	5	4	—	—	—	2	1	0	0	0	
Décembre	15	10	6 (14)	5	—	—	—	3	2	1	0	0	0	
Janvier	12	9	8	—	—	—	5	4	2	0	0	0	0	
Février	9	8	—	—	—	5	4	2	0	0	0	0	0	
<i>Total</i>	257	141	94	68	45	38	35	26	17	12	8	6	4	
Origine	257	222	195	191	162	168	189	190	179	171	164	150	147	
%	100	63,5	48	35,6	27,8	22,7	18,5	13,7	9,5	7	5	4	3	
Sécurité ±		6,3	7	6,8	6,8	6,3	5,8	4,9	4,3	3,8	—	—	—	
% mois/mois ...		63,5	75,5	74	79	82	80	80	68	74	70	82	68	
Valeurs théoriques .		82,4	63,5	48,3	37,0	28,3	21,6	16,2	12,7	9,7	7,5	5,7	4,5	3,5

pendant le reste de l'année, la population est sous-estimée (activité sexuelle et mobilité restreintes). Comme la mobilité des *Taterillus* est très variable suivant les âges, les sexes et les saisons, il n'est pas possible d'évaluer les densités réelles en ajoutant simplement aux densités observées une proportion correspondant à certains éléments de la population (juvéniles, par exemple).

Evolution des densités calculées. Nous avons tenté de reconstituer l'évolution saisonnière réelle des populations de *Taterillus* en nous basant sur un certain nombre de certitudes et en faisant quelques hypothèses plausibles. Le principe de ce calcul de la variation mensuelle des effectifs est le suivant.

Tout d'abord nous disposons, à l'époque où l'ensemble des individus présente un maximum d'activité, d'estimations de densités certainement assez proches de la réalité, grâce aux « calendriers de captures » et aux « piègeages exhaustifs ». Tel est le cas des piègeages 29-30 et 35 de décembre 1969 et janvier 1970 sur le quadrat QR et des piègeages 38 et 68 de mars 1970 et juillet 1971 sur le quadrat QF (voir tableaux IV, V et VI).

Par ailleurs, nous pouvons supposer raisonnablement qu'immigration et émigration se compensent chez *Taterillus*, puisqu'elles ont pour seule origine la dispersion juvénile qui a lieu partout en même temps dans notre région.

Toutes les variations d'effectifs sont donc finalement imputables à l'action de la natalité et de la mortalité. La différence entre les « accroissements » et les « diminutions » dus à ces deux facteurs doivent donc permettre d'estimer les fluctuations mensuelles des effectifs réels. Nous nous sommes donc efforcés de calculer les taux de natalité et de mortalité.

Le taux mensuel de natalité dépend de la proportion de femelles gestantes dans la population et de la taille moyenne des portées. Nous pouvons par ailleurs faire l'hypothèse que le nombre moyen d'embryons est égal à la taille moyenne des portées, puisque nous n'avons pas détecté de résorption embryonnaire lors de nos autopsies.

Le taux mensuel de mortalité a été estimé en examinant le devenir de l'ensemble des individus marqués pendant une année sur un quadrat de 9 hectares. La construction d'un tableau couvrant la période d'octobre 1969 à février 1971 (Tableau VII) et le cumul vertical des valeurs donne une image du devenir de la population globale. Les pourcentages restants de la population initiale, après un intervalle de temps de 1 à 12 mois, et les taux de présence d'un mois sur l'autre (% mois/mois) permettent de construire la courbe de présence observée et de calculer une courbe théorique à décroissance constante de formule $\log_{10} y = -0,12x + 1,9$ (fig. 10). On constate que le taux de disparition des individus d'un mois sur l'autre est constant, 25 % en moyenne, ce

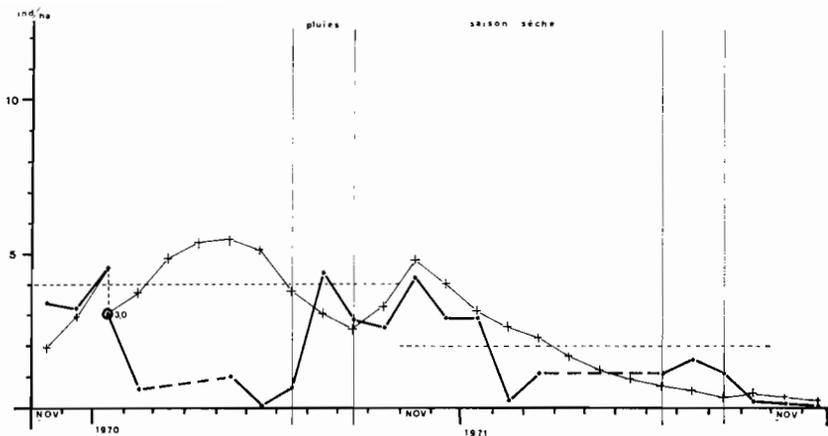


Figure 8. — Evolution des densités sur le quadrat QR, sur dune alignée, de novembre 1969 à décembre 1971. En trait fort, les densités « observées » ; en trait léger, les densités « calculées ».

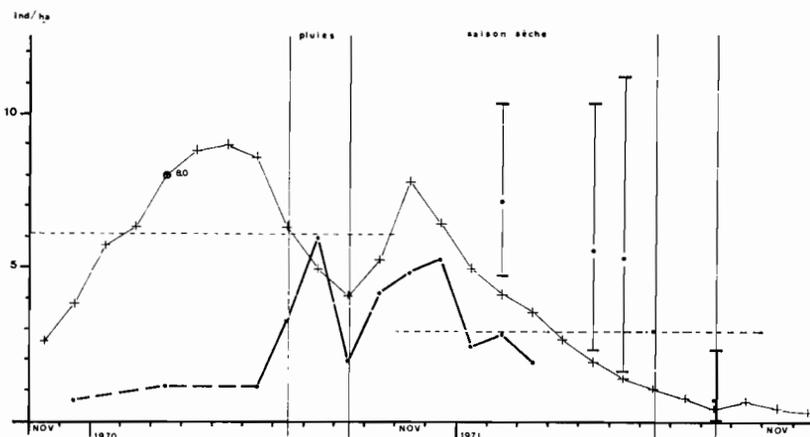


Figure 9. — Evolution des densités sur le quadrat QF, en milieu mixte, de novembre 1969 à décembre 1971. En trait fort, les densités « observées » ; en trait léger, les densités « calculées ». Ont été également ajoutées à la droite du graphique quelques autres valeurs obtenues dans ce milieu, à différentes périodes de l'année 1971. Dans ce cas on a indiqué la moyenne par un point.

TABLEAU VIII

*Calcul de l'évolution mensuelle des densités à l'aide des rapports
Natalité - Mortalité.*

Mois	A	A'	B	C	D	E	F	G	H
XI 1969 ..	17	12,7	6	76	+ 51 %	2,0	3,0	2,6	3,9
XII 1969 .	24	18	4	72	+ 47 %	3,0	4,5	3,9	5,7
1970									
I	12,5	9,4	4	37,6	+ 12,6 %	3,0	3,8	5,7	6,4
II	18	13,5	4	54	+ 29,0 %	3,8	4,9	6,4	8,0
III	23	17,3	2	34,6	+ 9,6 %	4,9	5,4	8,0	8,8
IV	18	13,5	2	27	+ 2 %	5,4	5,5	8,8	9,0
V	13,6	10,2	2	20,4	— 4,6 %	5,5	5,2	9,0	8,6
VI	0	—	—	0	— 25 %	5,2	3,9	8,6	6,4
VII	3,2	2,4	2	4,8	— 20,2 %	3,9	3,1	6,4	5,0
VIII	5,3	4	2	8	— 17 %	3,1	2,6	5,0	4,1
IX	18	13,5	4	54	+ 29 %	2,6	3,3	4,1	5,3
X	24	18	4	72	+ 47 %	3,3	4,9	5,3	7,8
XI	5,7	4,3	2	8,6	— 16,4 %	4,9	4,1	7,8	6,5
XII	2,1	1,6	2	3,2	— 21,8 %	4,1	3,2	6,5	5,0
1971									
I	5,7	4,3	2	8,6	— 16,4 %	3,2	2,7	5,0	4,2
II	6,2	4,6	2	9,2	— 15,8 %	2,7	2,3	4,2	3,6
III	0	—	—	0	— 25 %	2,3	1,7	3,6	2,7
IV	0	—	—	0	— 25 %	1,7	1,3	2,7	2,0
V	0	—	—	0	— 25 %	1,3	1,0	2,0	1,5
VI	0	—	—	0	— 25 %	1,0	0,75	1,5	1,1
VII	0	—	—	0	— 25 %	0,75	0,56	1,1	0,8
VIII	0	—	—	0	— 25 %	0,56	0,42	0,8	0,6
IX	15	11,2	4	44,8	+ 19,8 %	0,42	0,50	0,6	0,7
X	0	—	—	0	— 25 %	0,50	0,37	0,7	0,5
XI	0	—	—	0	— 25 %	0,37	0,27	0,5	0,4
XII	0	—	—	0	— 25 %	0,27	0,20	0,4	0,3

qui correspond au taux mensuel de mortalité. Le taux de disparition de 0 à 1 mois est significativement supérieur à la moyenne des mois suivants, ce qui est probablement dû à l'erratisme juvénile.

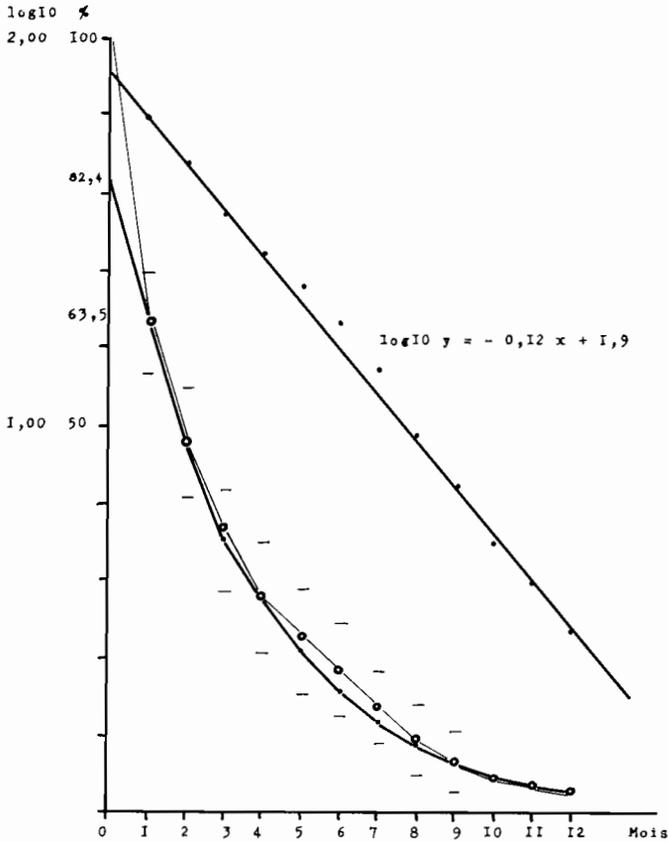


Figure 10. — Courbes observées et calculées du taux de présence de l'ensemble des individus après n mois.

Nous ne disposons, par contre, d'aucun élément susceptible de permettre l'évaluation de la mortalité réelle au nid. Il est cependant possible de supposer que les femelles gestantes ont au minimum le même taux de mortalité que l'ensemble de la population, c'est-à-dire 25 %. Par ailleurs, quand une femelle gestante ou allaitante meurt, sa progéniture disparaît obligatoirement. La production de jeunes sera donc inférieure d'un quart à la production maximale théorique calculée en multipliant le nombre de femelles pleines par la taille moyenne des portées.

C'est sur ces bases qu'est construit le tableau VIII où les densités ont été calculées à l'aide des rapports Natalité-Mortalité.

La colonne A y indique le pourcentage de femelles gestantes dans la population ; la colonne A', le pourcentage de femelles gestantes amenant leurs portées à l'émancipation (A—25 %) ; la colonne B, l'effectif moyen des portées ; la colonne C, l'accroissement mensuel de la population par l'apport de juvéniles ; la colonne D, la variation effective de la population (C—25 %).

Disposant de quelques estimations de densité considérées comme proches de la réalité (3,0 individus/ha sur le quadrat QR en janvier 1970 et 8,0 individus/ha sur le quadrat QF en mars 1970), il est possible alors de calculer chaque mois la variation réelle des densités (colonnes E-F et G-H du tableau VIII) et de construire les courbes de densités « calculées » reportées sur les figures 8 et 9. L'allure de ces courbes reflète une évolution plus vraisemblable que celle suggérée par les courbes de densités « observées ».

e) PRODUCTIVITÉ DE LA POPULATION.

Connaissant le nombre mensuel de naissances, on peut évaluer aisément la production en poids vif de la population de *Taterillus*, en tenant compte de la croissance pondérale jusqu'à l'âge adulte et d'une mortalité moyenne de 25 % des individus chaque mois. Pour simplifier les calculs, on a supposé la croissance continue de 2,0 g (poids à la naissance) à 41 g (poids à l'âge de 3 mois). Dans ces conditions une naissance correspond à la production de 28,25 g de poids vif. En tenant compte de l'accroissement mensuel de la population (colonne C du tableau VIII), on peut ensuite évaluer la production mois par mois, et faire le total pour l'année.

Ce calcul donne les résultats suivants pour le quadrat QR :

Année	Densité moyenne individus/ha	Production g/ha	Consommation (1) g/ha
1969-1970	4,0	392,8	4 380
1970-1971	2,0	42,4	2 190

Pour le quadrat QF on obtient les chiffres suivants :

Année	Densité moyenne individus/ha	Production g/ha	Consommation g/ha
1969-1970	6,1	599,0	6 680
1970-1971	3,0	63,6	3 285

(1) La consommation est calculée sur la base d'une ration quotidienne de 3 g de graines par 24 h, chiffre nécessaire en captivité pour assurer la survie « normale » des captifs, sans reproduction toutefois. Pour obtenir celle-ci, l'absorption de certains insectes (criquets) pourrait être nécessaire.

On remarquera qu'en année favorable « normalement » pluvieuse (1969-1970) le rapport production/consommation est de l'ordre de 1 à 10, alors qu'en année défavorable à pluies déficitaires (1970-1971) ce rapport est seulement de 1 à 50.

f) IMPACT TROPHIQUE DE LA POPULATION.

Un hectare de Ferlo produit en moyenne de 40 à 60 kg de graines, en poids sec (Bille et Poupon, 1972). Ce même hectare supporte 2 à 6 *Taterillus* d'un poids moyen de 36 g, soit une biomasse de 72 à 216 g, poids vif. Leur subsistance est assurée par la consommation de 2,1 à 6,6 kg de graines par an, poids sec. Sur la production totale de graines, 10 kg germent, mais 1 à 2 kg seulement donnent le nouveau couvert herbacé. Sur les 30 à 50 kg qui restent disponibles pour les divers consommateurs animaux, les *Taterillus* en prélèvent de 4 à 20 %. La quantité de graines disponibles n'est donc très probablement pas le facteur qui limite les populations de ce Gerbilliné au Ferlo, sauf peut-être en fin de saison sèche quand la compétition avec les insectes et les oiseaux granivores sédentaires peut se faire sentir. Un facteur beaucoup plus important paraît être l'influence de la sécheresse sur la reproduction. En effet, la saison des naissances est déjà normalement courte (3 à 5 mois), les portées sont peu nombreuses (4 jeunes en moyenne) et la croissance est relativement lente. Mais en cas de pluies déficitaires, la reproduction s'en ressent immédiatement et les populations tombent à un niveau très bas, de l'ordre d'un individu pour 4 à 5 ha. Seule une succession d'années particulièrement humides peut créer les conditions favorables à une pullulation ; mais cela arrive très rarement dans la région étudiée. Il semble donc que *Taterillus pygargus* se trouve là très près de sa limite nord de répartition géographique.

SUMMARY

Twenty eight species of wild mammals have been observed in the 100 Km² area surrounding the 1 Km² reference quadrat of Fété-Olé. Six other species have been found in similar habitats in the immediate vicinity and their occasional occurrence in the study area is therefore probable. During the last century most of the wild ungulates (and one large carnivore, the lion) have disappeared from the Ferlo and have been replaced by the cattle herds of nomadic Fulani tribesmen.

Taterillus pygargus is the commonest terrestrial rodent in the area. After a short period of juvenile nomadism (dispersion phase of the population) adults settle for life on very small home ranges. That of an adult female averages 300 m², and that of an adult male 1100 m². The home-range of an adult male overlaps those of several adult females. Gestation lasts 3 weeks and the most frequent litter

size is 4 young. A female may have a litter every 6 weeks changing its burrow each time. However births only take place after the rains, from November to March. The population turnover is high, mortality rate among adults averaging 25 % per month. Data are given on population fluctuations over two consecutive years. Net production in a given year is strongly influenced by the importance of the previous rains. On quadrat QR, production (fresh weight) was 392.8 g/ha in 1969-70 after « normal » rains, and only 42.4 g/ha in 1970-71 after sub-normal rains. On quadrat QF, the respective figures were 599.0 g/ha in 1969-70 and 63.6 g/ha in 1970-71. A first estimation of the trophic impact of *Taterillus pygargus* on the production of seeds is made : out of the 40-60 Kg/ha produced, 2.1 to 6.6 Kg/ha are consumed by this species alone.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRZEJEWSKI, R. and WIERZBOWSKA, T. (1961). — An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate of interchange between individuals. *Acta Theriologica*, 5 : 153-172.
- BILLE, J.C. (1971). — Principaux caractères de la végétation herbacée du Sahel sénégalais. *Rapport ORSTOM, Centre de Dakar*, 51 p.
- BILLE, J.C. et POUPON, H. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Biomasse végétale et production primaire nette. *La Terre et la Vie*, 26 : 366-382.
- BOLE, B.P. (1939). — The quadrat method of studying small mammals populations. *Cleveland Mus. Nat. Hist., Sci. Publ.*, 5 : 15-77.
- KOTT, E. (1965). — Factors affecting estimates of meadow mouse populations. *Ph. D. Thesis, University of Toronto*.
- MATHEY, R. et JOTTERAND, M. (1972). — L'analyse du caryotype permet de reconnaître deux espèces cryptiques confondues sous le nom de *Taterillus gracilis*. Th. (Rongeurs, Gerbillidés). *Mammalia*, 36 : 193-209.
- PETTER, F.; POULET, A.R.; HUBERT, B. et ADAM, F. (1972). — Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal. *Mammalia*, 36 : 210-213.
- POULET, A.R. (1972). — Ecologie des populations de *Taterillus pygargus* (Cuvier) [Rongeurs, Gerbillidés] du Sahel sénégalais. Thèse de 3^e Cycle, Faculté des Sciences, Université de Paris VI.
- SPITZ, F. (1963-1964). — Etude des densités de population de *Microtus arvalis* en Vendée. *Mammalia*, 27 : 497-531 et 28 : 40-75.
- SPITZ, F. (1969). — L'échantillonnage des populations de petits mammifères. In Lainotte, M. et Bourlière, F. *Problèmes d'Ecologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Paris, Masson, 153-188.
- TANAKA, R. (1966). — A possible discrepancy between the exposed and the whole population depending in range size and trap spacing in vole populations. *Res. Pop. Ecol.*, 8 : 93-101.