

Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire)

Anne Fournier

Laboratoire de Zoologie de l'Ecole Normale Supérieure, L.A. 258 du C.N.R.S., France

Keywords: Demography, Grass, Leaf, Phenology, Savanna

Abstract

Leaf renewal of two species of Graminae under natural conditions was followed during 1980 in the Lamto savannas (5°02' W, 6°13' N; Ivory Coast) by using a marking method.

A demographic analysis of the leaf populations is presented: fluctuations during the year of birth, mortality, survival curves and life expectancies of successive cohorts, age structure of the populations.

The conclusion is that except rainfall and soil moisture other factors are important, such as the physiological conditions of the plant, annual burnings, and architectural features.

Introduction

Le suivi de la dynamique foliaire en conditions naturelles permet de cerner de près les mécanismes de renouvellement de la matière végétale et fournit ainsi nombre d'informations sur la phénologie des espèces en relation avec les variations climatiques saisonnières.

Bien qu'un certain nombre d'études antérieures aient été consacrées à la dynamique foliaire chez les Graminées (voir par exemple: Hunt, 1965, 1970; Forde, 1966; Gintzburger, 1975; Langer, 1954; Mitchell, 1953; Taylor *et al.*, 1968), les premiers à utiliser des méthodes de marquage d'organes en conditions naturelles pour préciser le renouvellement de la matière végétale ont été Coupland (1974) et Williamson (1976). Plus récemment ces méthodes ont été reprises pour des espèces de régions tempérées (D'Herbès, 1979; Garnier, 1982) ou tropicales (Fournier, 1982). C'est également en s'appuyant sur des méthodes de ce type que Gounot & Yu (1980) ont pu faire fonctionner un modèle mathématique

* Present address: Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, Centre de Oragadouqov, B.P. 182, Haute Volta.

'morphogénétique' pour le calcul de la production primaire de Graminées prairiales.

Le présent article est consacré à l'étude de deux espèces de Graminées des savanes préforestières de Côte d'Ivoire dans deux faciès de la savane de Lamto (5°02' W, 6°13' N).

Présentation du milieu, du matériel d'étude et des méthodes

La végétation

La région de Lamto appartient à la zone phytogéographique guinéenne (Guillaumet & Adjano-houn, 1971); sa végétation est une mosaïque de savanes - régulièrement parcourues par les feux - et de lambeaux forestiers et forêts-galeries. Parmi les travaux consacrés à l'étude de la végétation, trop nombreux pour être tous cités, on rappellera ceux de César (1971), César & Menaut (1974), Menaut & César (1979), Hiernaux (1975), Spichiger (1975) et Vuattoux (1970, 1976) pour les formations savaniques, et de Devineau (1976) pour les formations forestières.

Vegetatio 57, 177-188 (1984).

© Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Printed in the Netherlands.



Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: Bx 15116 Ex: 1

Le climat et les sols

Le climat de Lamto, de type équatorial de transition à deux saisons sèches, se caractérise par une quantité annuelle moyenne des précipitations de 1246 mm; une analyse détaillée en a été faite par Lecordier (1974) puis par Forge (1982).

Les sols, issus surtout de granites, présentent sous couverture de savane une évolution de type ferrugineux tropical. Cette évolution serait liée à la grande irrégularité interannuelle de la pluviométrie et à la pratique du feu de brousse (Riou, 1974).

Les sites d'étude et les espèces choisies

Le premier site d'étude appartient au faciès de savane herbeuse de bas de pente à *Loudetia simplex* défini par César (1971), tandis que le second, localisé à mi-pente, se rattache au faciès de savane arbustive dense à Andropogonées (défini par le même auteur), le recouvrement des ligneux y atteint environ 30%.

Deux espèces particulièrement abondantes ont été choisies pour l'étude de la dynamique foliaire: *Loudetia simplex* (Nees) C. E. Hubbard pour la savane herbeuse, et *Hyparrhenia smithiana* (Hook f.) Stapf, pour la savane arbustive. Toutes deux sont des Graminées pérennes cespitueuses, comme la plupart des espèces de ces milieux.

Le régime hydrique des sols

Les données réunies sur les sols de Lamto et sur leur régime hydrique sont déjà relativement nombreuses (Riou, 1974; Lavelle, 1971, 1978; Clément, 1982; de Jong, 1983; Abbadie, 1983). On peut en retenir qu'une texture généralement sableuse (60 à 80% de sable) leur confère de faibles capacités de rétention: ils s'assèchent ou s'engorgent facilement. Leur régime hydrique, déterminé par le régime des pluies, dépend étroitement de la position topographique. Dans les situations de bas-fond (cas de la savane à *L. simplex*), un engorgement ($pF \leq 2,5$) se maintient pendant la saison des pluies, de manière plus ou moins continue selon que l'année est humide ou non; les jours de sécheresse ($pF \geq 4,2$) y sont peu nombreux. En situation de pente, en revanche (cas de la savane arbustive), l'engorgement, moins fréquent; se produit surtout en juin ou juillet et la période favorable ($2,5 \leq pF \leq 4,2$) est généralement plus longue; les capacités de rétention de ces

sols, moins sableux que les précédents, sont meilleures.

Les conditions hydriques pendant l'année d'étude

Les interprétations proposées dans la suite du texte s'appuient sur la valeur mensuelle des précipitations pendant l'année d'étude (1980) et sur des mesures de la teneur en eau du sol entre 0 et 20 cm effectuées par Abbadie en 1981 dans deux sites (Fig. 1): la savane herbeuse où a été suivie la dynamique des feuilles de *L. simplex* et une savane arbustive très voisine de celle où *H. smithiana* a été étudiée. Les connaissances générales déjà acquises sur le régime hydrique des sols à Lamto ainsi que la similitude des régimes des pluies pendant les années 1980 et 1981 autorisent à admettre que les mesures d'Abbadie (1983) donnent une image correcte de l'évolution de l'humidité du sol des sites d'étude en 1980.

Il faut noter que les conditions hydriques du sol sont plus constantes et plus favorables aux plantes dans la savane arbustive de milieu de pente (Fig. 1b) que dans la savane herbeuse de bas de pente (Fig. 1c).

Au total, l'année 1980 a été plutôt sèche par rapport à la moyenne, avec un total de 1028 mm de pluie.

La méthode de marquage des Graminées et les informations qu'elle fournit

La méthode de marquage utilisée a été décrite en détail et discutée par ailleurs (Fournier, 1983). A intervalles d'un mois, toutes les feuilles nouvellement apparues sur une dizaine de touffes de Graminées sont dénombrées et marquées d'un point de peinture. Lors de chacun de ces relevés, les feuilles anciennement marquées sont à nouveau dénombrées en distinguant les vivantes des mortes. Les informations ainsi réunies sont les suivantes: (1) évolution des effectifs des feuilles vivantes et des feuilles sèches (mortes) sur la plante au cours de l'année; (2) nombre de feuilles apparues ou disparues (par mortalité ou consommation) entre deux relevés; (3) durée de vie des feuilles de la plante; et (4) répartition en classes d'âges des feuilles de la plante.

La présentation des résultats

Les résultats sont présentés sous la forme d'une analyse démographique appliquée aux populations

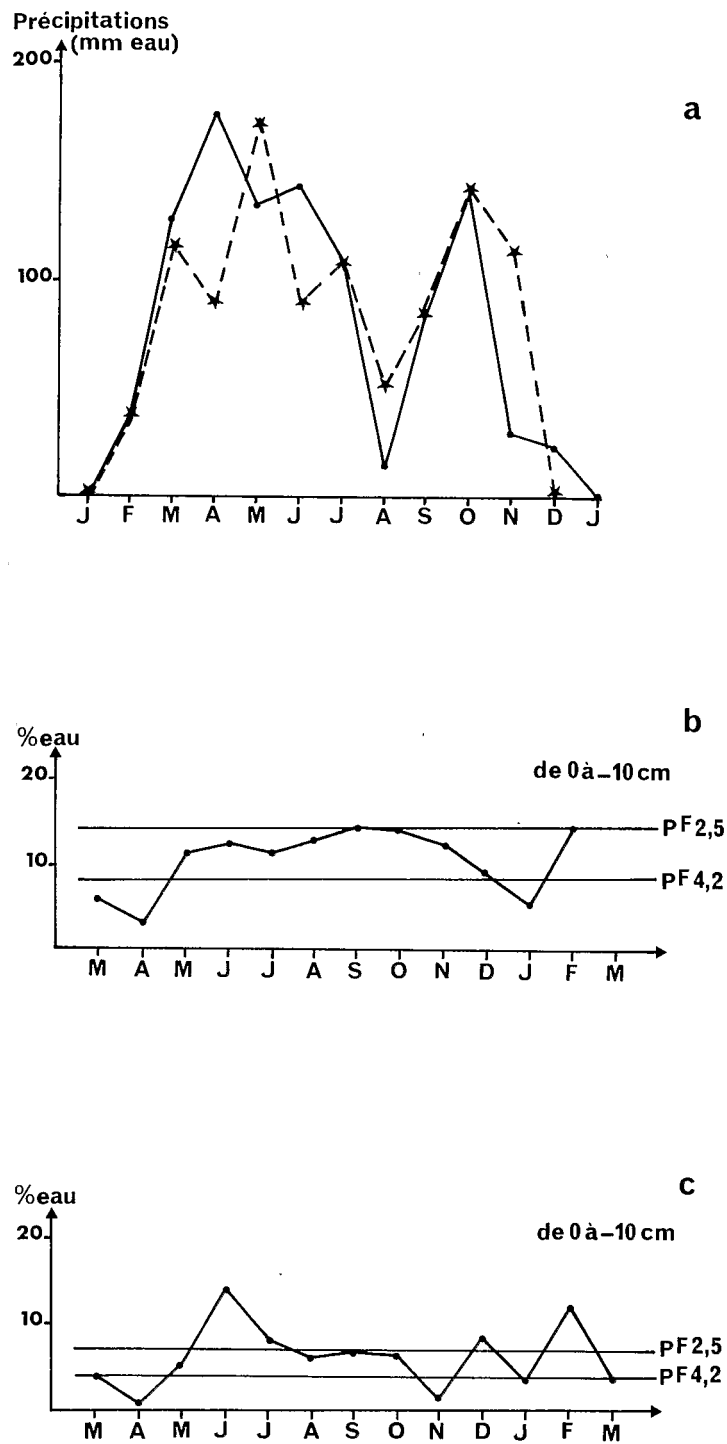


Fig. 1. Conditions hydriques pendant les années 1980 et 1981.

a diagrammes pluviométriques; en tireté, année 1980; en trait continu, année 1981;

b humidité du sol dans une savane arbustive sur pente (année 1981), d'après Abbadie (1983);

c humidité du sol dans une savane herbeuse de bas-fond (année 1981), d'après Abbadie (1983).

de feuilles. L'architecture et le type de croissance clonal des Graminées justifient en effet qu'elles soient traitées comme des populations de parties. Ce type de démarche n'est pas nouveau et les textes consacrés à l'étude des organismes à structure clonale et à la démographie de leurs organes sont maintenant nombreux dans la littérature (voir Harper & White, 1974; Harper, 1977, 1978; White, 1979; Harper & Bell, 1979; Torquebiau, 1979; Lovett Doust, 1981; etc.). La démographie des organismes à structure clonale présente la particularité que l'analyse peut se faire chez eux à plusieurs niveaux: Carpenter (1980) fait ainsi très justement remarquer qu'une plante vasculaire peut être considérée comme une structure 'hiérarchisée' et que chacun de ses niveaux d'organisation (plante entière, branche, rameau, feuille) possède ses propres taux de natalité et de mortalité.

Un résumé de cette approche ainsi qu'un rappel de la définition des termes de démographie utilisés ont été présentés ailleurs et ne seront pas repris ici (Fournier, 1983).

Les diverses touffes de Graminées marquées ayant des tailles différentes, et par conséquent des effectifs de feuilles différents, les données brutes ne sont pas directement comparables. Pour chaque touffe les données ont donc été exprimées pour 100 feuilles présentes lors du maximum des effectifs et le calcul des moyennes a été fait sur ces données 'corrigées'. Le coefficient de variation (écart-type/moyenne) ainsi obtenu est généralement voisin de 10% pour les effectifs du total des feuilles (vivantes + mortes).

Résultats de l'analyse démographique

Variations des effectifs des populations de feuilles et de leurs natalité et mortalité au cours du temps

Après le passage du feu, qui détruit la partie aérienne des végétaux vers la fin du mois de janvier, la repousse est immédiate et très active, comme le montrent les courbes d'évolution des effectifs de feuilles (Fig. 2a, Tableaux 2, 3).

Les effectifs totaux augmentent rapidement pendant le premier mois chez les deux espèces. Chez *H. smithiana* ils continuent ensuite à augmenter, mais plus lentement, avec des paliers, puis une légère diminution apparaît en décembre. La variation des

effectifs de *L. simplex* est moins régulière: l'augmentation rapide du début de l'année (février à mars) est suivie d'un palier de mai à septembre, puis d'une nouvelle augmentation entre septembre et octobre avant une diminution en décembre.

Les feuilles d'une Graminée peuvent, en fait, être séparées en deux catégories bien distinctes qui n'ont pas la même valeur et dont les effectifs varient de manière différente: les feuilles vivantes et les feuilles mortes restées en place.

Le maximum des feuilles vivantes est atteint dès le mois de mars pour les deux espèces. L'effectif des feuilles vivantes de *H. smithiana* diminue ensuite légèrement à partir d'avril, puis se maintient jusqu'en novembre et diminue en décembre.

Le maximum des feuilles mortes se rencontre en fin d'année chez les deux espèces: après une augmentation progressive très régulière pour *H. smithiana* et avec deux paliers entre avril et juillet puis entre septembre et novembre chez *L. simplex*.

Les variations d'effectifs des feuilles vivantes et des feuilles mortes résultent de l'équilibre dynamique entre natalité et mortalité dans la population: ce sont donc ces deux paramètres qu'il importe d'examiner pour mieux saisir le fonctionnement de la plante (Fig. 2c, d).

Les variations de la natalité (Fig. 2c, d) traduisent une activité particulièrement forte après les feux: chez les deux espèces la natalité atteint son maximum en mars, en même temps d'ailleurs que l'effectif des feuilles vivantes. Quant à la mortalité, son maximum absolu se situe en avril, décalé d'un mois par rapport à celui de la natalité. Malgré ces deux points communs, le détail des variations pendant le reste de l'année diffère assez sensiblement chez les deux Graminées. Natalité et mortalité s'équilibrent en effet plus ou moins chez *H. smithiana* entre mai et novembre – diminuant d'abord de mai à septembre, puis augmentant de septembre à novembre – ce qui détermine des variations d'effectifs relativement progressives. Chez *L. simplex* en revanche, cet équilibre n'existe pas et les variations d'effectifs se font de manière bien plus marquée. C'est ainsi que la forte mortalité d'avril n'est pas compensée par la natalité alors faible; le phénomène se produit à nouveau en octobre.

Au total, les variations tant des effectifs que de la natalité et de la mortalité se révèlent donc plus régulières et plus progressives chez *H. smithiana* que chez *L. simplex*. C'est vraisemblablement à la

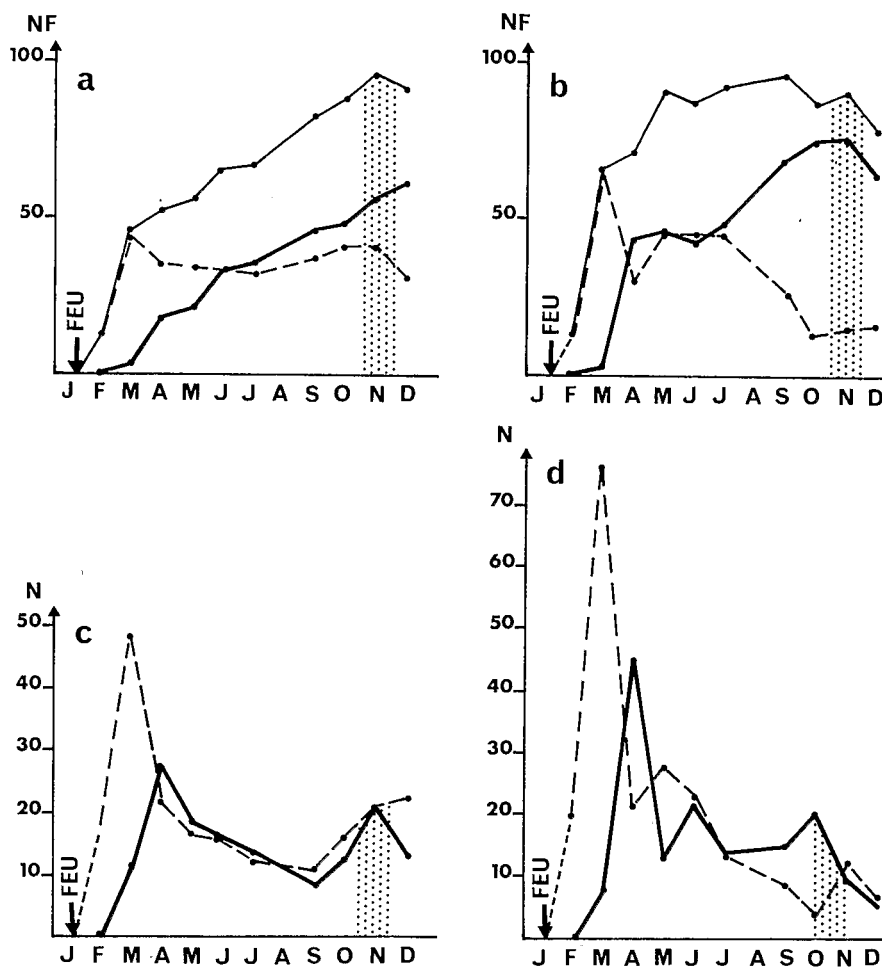


Fig. 2. Variations saisonnières des effectifs, de la natalité et de la mortalité des populations de feuilles de deux espèces de Graminées de Lamto en 1980.

a et c *Hyparrhenia smithiana* en savane arbustive;

b et d *Loudetia simplex* en savane herbeuse;

a et b variation de NF, nombre moyen de feuilles par touffe (pour 100 feuilles lors du maximum des effectifs);
en tireté fort: feuilles vivantes; en trait fort: feuilles mortes; en trait fin: total;

c et d variation du nombre moyen N de feuilles nées (en tireté) ou mortes (en trait plein) par touffe (rapporté à 30 jours et pour l'effectif figuré en a et b).

Les lettres de l'axe des abscisses figurent les mois de l'année; la période de reproduction (floraison-fructification) est indiquée par une bande en pointillés.

plus grande régularité de la disponibilité en eau du sol dans la savane arbustive qu'il convient d'attribuer cette différence globale de comportement des deux espèces (voir Fig. 1b, c). Il paraît en effet logique que sécheresse excessive ou engorgement du sol aient une influence également néfaste sur la croissance et la durée de vie des plantes mais qu'une bonne alimentation en eau ait une influence bénéfique.

Durée de vie des cohortes de feuilles

Les cohortes sont définies par les marquages successifs (à des intervalles d'un mois environ), la cohorte la plus jeune correspondant au groupe des feuilles nées depuis le marquage précédent (Tableau 1). La manière la plus directe d'étudier la durée de vie des cohortes est de s'intéresser à leur survie en fonction du temps; deux autres para-

Tableau 1. Nombre de jours séparant les relevés successifs qui définissent les différentes cohortes de feuilles (Lamto, 1980).

Espèce	Mois									
	fév.	mars	avril	mai	juin	juil.	sept.	oct.	nov.	déc.
<i>H. smithiana</i>	22	24	34	28	32	28	75	28	34	33
<i>L. simplex</i>	21	22	37	29	29	31	72	28	35	33

Tableau 2. Moyennes et écarts-types des effectifs de feuilles, de la natalité et de la mortalité chez *Hyparrhenia smithiana* (Lamto, 1980).

		fév.	mars	avril	mai	juin	juil.	sept.	oct.	nov.	déc.
Effectif des feuilles vivantes	\bar{x}	13,03	43,93	35,31	34,34	32,97	32,19	37,05	40,75	41,14	31,33
	\bar{s}	2,11	10,05	9,65	9,27	7,02	6,16	6,23	5,88	9,05	9,19
Effectif des feuilles mortes	\bar{x}	0	3,28	18,12	21,69	33,65	35,05	46,19	48,21	56,06	60,75
	\bar{s}	-	2,69	4,86	4,18	5,96	7,29	6,93	6,57	7,10	6,62
Effectif total de feuilles	\bar{x}	13,03	47,21	53,43	56,03	66,62	67,69	83,24	88,96	97,20	92,08
	\bar{s}	2,11	10,55	9,58	9,30	9,37	10,49	7,52	8,84	4,10	6,91
Natalité	\bar{x}	17,76	48,75	21,53	16,42	15,58	12,48	11,03	16,53	21,40	13,90
	\bar{s}	2,88	10,97	5,54	4,96	3,24	3,57	1,85	3,85	5,13	3,27
Mortalité	\bar{x}	0	10,12	27,74	18,48	15,83	13,99	8,88	13,02	21,40	22,80
	\bar{s}	-	2,87	8,64	6,96	4,90	4,21	2,33	7,07	9,34	6,70

\bar{x} = moyenne; \bar{s} = écart-type (racine de la variance).

Tableau 3. Moyennes et écarts-types des effectifs de feuilles, de la natalité et de la mortalité chez *Loudetia simplex* (Lamto, 1980).

		fév.	mars	avril	mai	juin	juil.	sept.	oct.	nov.	déc.
Effectifs des feuilles vivantes	\bar{x}	14,34	64,61	30,59	44,88	45,02	44,68	27,99	12,67	15,03	16,22
	\bar{s}	4,03	13,88	3,60	5,60	4,81	5,68	8,17	7,89	3,93	5,79
Effectif des feuilles mortes	\bar{x}	0	2,78	44,42	46,36	43,40	48,87	69,10	75,13	76,53	64,21
	\bar{s}	-	2,02	9,58	9,50	7,63	8,70	8,86	7,09	6,33	7,64
Effectif total de feuilles	\bar{x}	14,34	67,40	72,28	91,25	88,42	93,21	97,10	87,68	91,56	79,51
	\bar{s}	4,03	14,39	10,86	9,42	6,70	6,27	4,42	5,63	7,26	10,61
Natalité	\bar{x}	20,49	76,61	21,52	27,96	23,49	13,57	8,86	3,95	11,81	6,48
	\bar{s}	5,75	18,33	4,00	6,26	6,62	3,37	1,51	3,41	2,68	2,46
Mortalité	\bar{x}	0	7,40	45,11	13,17	21,78	13,90	15,29	20,17	9,79	5,43
	\bar{s}	-	4,10	14,81	5,09	8,17	2,49	2,84	4,08	6,16	3,35

\bar{x} = moyenne; \bar{s} = écart-type (racine de la variance).

mètres, l'espérance de vie et le ' t_{50} ', sont également introduits pour préciser les interprétations.

Courbes de survie des cohortes de feuilles

Les exemples de courbes de survie se rapportant à des cohortes d'organes végétaux en conditions naturelles sont encore rares dans la littérature. Il faut cependant noter que les courbes obtenues chez *L. simplex* et *H. smithiana* ressemblent à celles des quatre espèces de Graminées des savanes du nord de la Côte d'Ivoire présentées ailleurs (Fournier, 1983), ce qui ne surprend pas. Elles sont également assez proches de celles des Graminées de régions tempérées étudiées par Williamson (1976) ainsi que de celles des Renonculacées étudiées par Lovett Doust (1981). Le point commun des séries de

courbes de survie obtenues pour les cohortes successives de feuilles chez ces différentes plantes est de présenter au cours de l'année des variations progressives autour d'une forme de base sigmoïde (en coordonnées arithmétiques). La forme de ces courbes reflète donc vraisemblablement un type de mortalité assez répandu chez les populations d'organes végétaux.

Chez les deux premières cohortes de *H. smithiana*, une importante mortalité au cours du premier mois (supérieure à 50%), se traduit par des courbes de survie à pente forte, presque linéaires. La mortalité devenant plus faible à partir d'avril, la pente diminue et une inversion du sens de courbure s'établit progressivement entre mars et juillet.

Chez *L. simplex* la situation est un peu moins simple: l'inversion est amorcée entre mars et avril puis le mouvement s'annule et la mortalité au cours du premier mois redevient plus forte en juin, restant élevée jusqu'en novembre.

Variations saisonnières et différences entre les deux espèces peuvent être mises en relation avec la nature des sols. Le changement du sens de courbure et la diminution de la mortalité des feuilles au cours du premier mois sont clairement liés au début de la saison des pluies qui n'est véritablement bien engagée qu'en avril (voir Fig. 1). Les conditions deviennent alors plus favorables à la survie des feuilles; elles le restent pendant les mois suivants dans la savane arbustive dont le sol est bien drainé. Le sol sableux de la savane à *L. simplex*, localisée en bas de pente, est en revanche bientôt engorgé, ce qui provoque le retour d'une mortalité élevée, point qui sera repris plus loin.

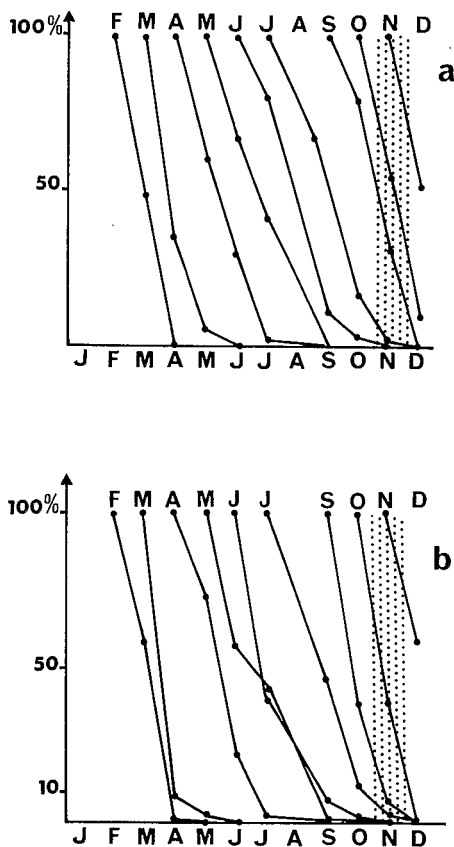


Fig. 3. Courbes de survie des cohortes de feuilles de deux espèces de Graminées (Lamto, 1980).

a *Hyparrhenia smithiana* en savane arbustive;

b *Loudetia simplex* en savane herbeuse;

période de floraison-fructification indiquée par une bande en pointillés.

Espérance de vie des cohortes de feuilles

L'espérance moyenne de vie d'une cohorte d'âge x , soit e_x , est la durée moyenne de vie des individus ayant atteint l'âge x considéré (pour la formule de calcul voir Fournier, 1983).

A partir de e_x a été calculé un paramètre très voisin, $e_x - x$, durée moyenne de survie des individus d'âge x (Fig. 4).

Ces paramètres n'ont été calculés que pour les cohortes de feuilles des sept ou huit premiers mois, qui seules sont mortes par sénescence ou sous l'action de facteurs externes avant le passage du feu. La durée de vie des cohortes suivantes ayant été écourtée par l'incendie, sa valeur n'a pas de signification biologique.

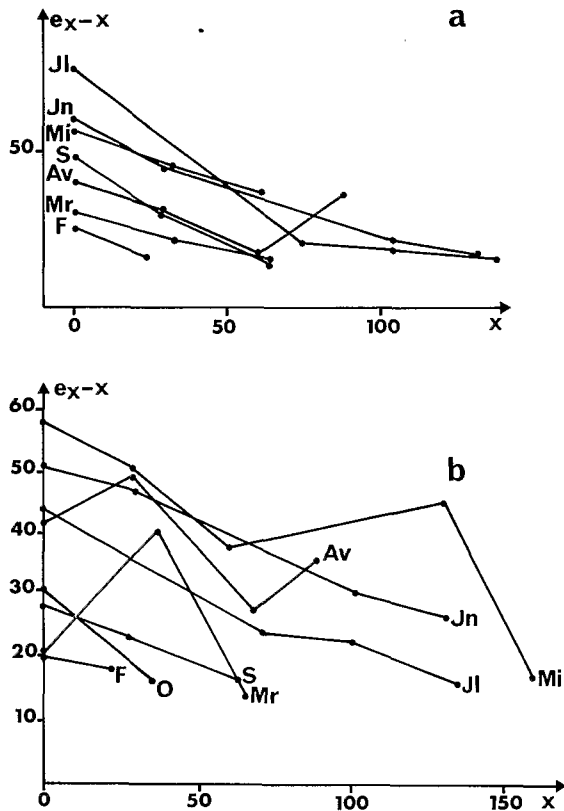


Fig. 4. Durée moyenne de survie des feuilles ($e_x - x$) des cohortes successives en fonction de leur âge en jours x , pour deux espèces de Graminées (Lamto, 1980).

a *Hyparrhena smithiana* en savane arbustive;
b *Loudetia simplex* en savane herbeuse.

L'espérance de vie à la naissance, e_0 , est en moyenne plus élevée pour *H. smithiana* que pour *L. simplex*; elle augmente régulièrement pour les deux espèces de février à juillet et diminue ensuite en septembre et octobre.

Chez *H. smithiana*, la durée de survie diminue assez régulièrement à mesure que l'âge des cohortes augmente, ce qui traduit une mortalité due à la sénescence plutôt qu'à des facteurs externes. Les courbes obtenues chez *L. simplex* sont au contraire très irrégulières. Ainsi l'espérance de survie des feuilles de la cohorte de mars, juste à leur naissance, est bien plus faible que celle qu'elles auront un mois plus tard. Ces irrégularités suggèrent l'influence d'un facteur externe, vraisemblablement l'alimentation en eau; il est toutefois difficile de les relier directement à la pluviosité et l'on est conduit, en-

core une fois, à prendre en compte les variations de l'eau du sol (Fig. 1b, c).

t_{50} des cohortes de feuilles

Le t_{50} est le temps de disparition des 50 premières feuilles d'un lot initial de 100.

Les variations de ce paramètre dans les cohortes successives diffèrent sensiblement chez les deux espèces (Fig. 5). *H. smithiana* présente toujours un comportement régulier qui reproduit assez fidèlement les variations de la pluviosité. Il existe au contraire trois minimums assez nets, aux mois de mars, juin et septembre, chez *L. simplex*, mais ils sont difficiles à relier aux précipitations. Par ailleurs le paramètre t_{50} atteint des valeurs nettement plus élevées chez *H. smithiana* (85 jours) que chez *L. simplex* (65 jours).

La différence de comportement entre les deux espèces, déjà mise en évidence à plusieurs reprises, se confirme donc. L'hypothèse la plus simple est de l'attribuer à la différence du régime hydrique des sols dans les deux sites d'étude, régulier et favorable dans la savane arbustive où pousse *H. smithiana*, plus irrégulier dans la savane herbeuse où pousse *L. simplex* (Fig. 1b, c).

Composition en classes d'âge de la population

La Figure 6 donne la proportion de chaque cohorte dans l'effectif de la population de feuilles et ses variations au cours de l'année (voir également le Tableau 1).

Au cours des trois ou quatre premiers mois, la population de feuilles qui avait été détruite par le feu, se reconstitue et le nombre des cohortes en présence (définies par l'intervalle approximativement mensuel qui sépare deux marquages successifs) augmente. Lorsque ce nombre atteint la valeur de trois, il se stabilise ou fluctue légèrement: il peut ainsi atteindre quatre chez *H. smithiana* (à trois reprises) ou cinq chez *L. simplex* (à deux reprises). Ces maximums se rencontrent dans la deuxième moitié de l'année, en juillet, octobre ou novembre.

Les feuilles de la dernière cohorte - la plus jeune - représentent une part variable mais toujours importante de l'effectif total. Elles correspondent en effet à une proportion toujours supérieure à 37% chez *H. smithiana* et à 29% chez *L. simplex*. Le renouvellement des feuilles semble ainsi se faire un peu plus rapidement chez *H. smithiana* que chez *L. simplex*.

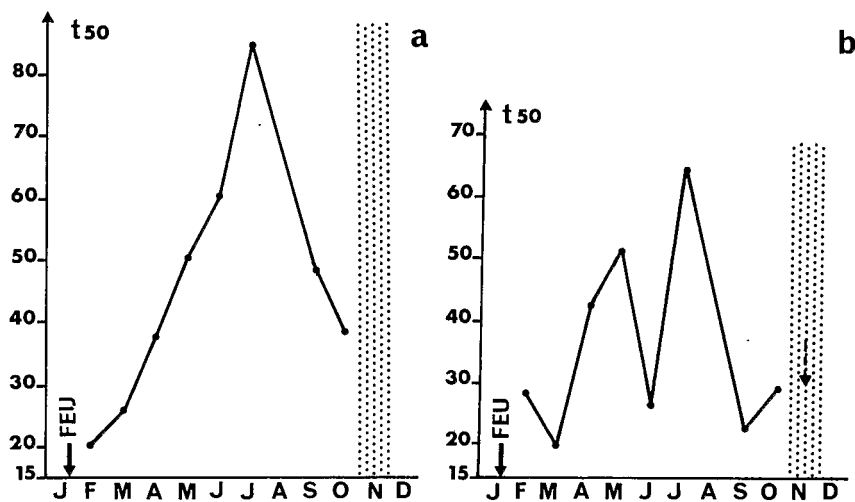


Fig. 5. Survie des cohortes de feuilles de deux espèces de Graminées (Lamto, 1980): temps de disparition des 50 premières feuilles d'un lot initial de 100 (t_{50} exprimé en jours).

a *Hyparrhenia smithiana* en savane arbustive;

b *Loudetia simplex* en savane herbeuse;

période de floraison-fruitification indiquée par une bande en pointillés.

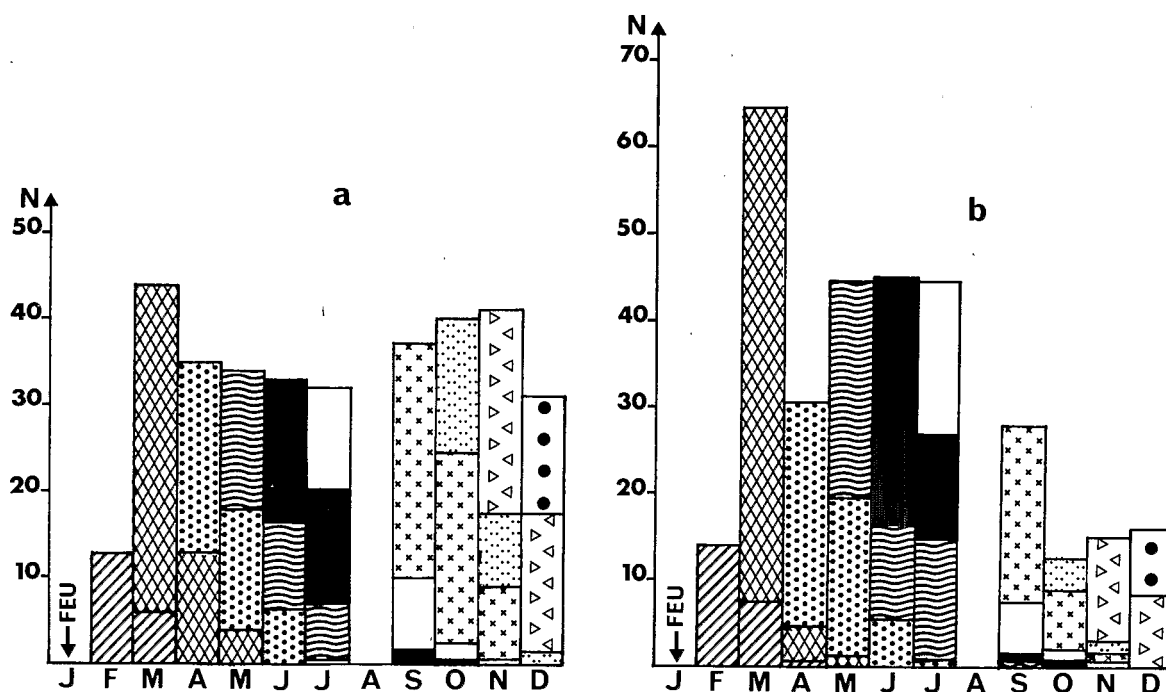


Fig. 6. Répartition en classes d'âge de la population de feuilles de deux espèces de Graminées de savane (Lamto, 1980).

a *Hyparrhenia smithiana* en savane arbustive;

b *Loudetia simplex* en savane herbeuse;

N nombre moyen de feuilles vivantes.

Les lettres de l'axe des abscisses correspondent aux mois de l'année et les différents figurés représentent chacun une cohorte de feuilles.

(NB: pas de relevé au mois d'août).

Discussion et conclusions

L'analyse de la dynamique foliaire de *H. smithiana* et de *L. simplex* a permis de dégager certaines caractéristiques communes ainsi que des différences entre les deux espèces. La quantité de pluie et l'humidité du sol aux différentes périodes de l'année semblent être les facteurs clés pour interpréter les comportements des deux Graminées: sécheresse excessive ou engorgement du sol ont des effets également néfastes sur la croissance des plantes et sur la durée de vie de leurs organes.

Il a été signalé à plusieurs reprises que le comportement globalement plus régulier de *H. smithiana* pouvait être mis en parallèle avec l'alimentation hydrique plus constante du sol de la savane arbustive. Outre cette remarque générale, un certain nombre d'éléments plus précis viennent appuyer l'hypothèse d'une influence prépondérante de l'état hydrique du sol sur la dynamique foliaire.

Ainsi l'importante mortalité observée en avril chez les deux espèces coïncide-t-elle avec une période de sécheresse du sol ($pF < 4,2$) tandis que les variations de la natalité et de la mortalité au mois de mai chez *L. simplex* semblent correspondre au retour de conditions hydriques satisfaisantes. De même l'augmentation de la mortalité des feuilles de *L. simplex* en juin, équilibrée par une natalité équivalente, peut-elle représenter une réponse à l'engorgement du sol.

Il faut également remarquer que chez *L. simplex* l'espérance de survie de la cohorte née en mars, faible pendant le premier mois qui correspond à la période sèche d'avril, augmente nettement au cours du second mois, lorsque l'humidité du sol devient plus élevée, puis diminue à nouveau au cours du troisième mois qui coïncide avec un engorgement du sol. C'est vraisemblablement aussi à l'engorgement du sol qu'il faut attribuer l'irrégularité observée en juin dans l'évolution du paramètre t_{50} chez *L. simplex*.

Plusieurs points montrent toutefois qu'il n'est pas possible de rendre compte de tous les faits en s'appuyant sur les variations du contenu en eau du sol.

Le maximum absolu de la natalité, en mars, coïncide avec une relative sécheresse du sol: c'est donc plutôt à une influence du récent passage du feu et à l'utilisation des rosées, alors abondantes, qu'il faut faire appel pour expliquer l'intense activité des plantes à cette époque. L'élimination des parties

aériennes des Graminées supprime en effet la dominance exercée par les bourgeons supérieurs et permet ainsi une reprise générale de croissance des bourgeons basilaires, déjà mis en place depuis plusieurs mois et bien protégés, mais inhibés. L'hypothèse d'une influence du choc thermique lui-même qui aurait pour effet de stimuler la reprise de croissance, a également été avancée par Granier & Cabanis (1976) pour expliquer la forte activité observée dans les savanes après le passage du feu, même en l'absence de précipitations.

Bien que des conditions optimales d'alimentation hydrique règnent de mai à novembre dans la savane arbustive, les populations de feuilles de *H. smithiana* présentent cependant une natalité et une mortalité variables (mais restant égales entre elles) que n'explique donc pas le facteur humidité. Il faut remarquer que la diminution progressive conjointe des deux paramètres entre mai et septembre coïncide avec une phase de croissance végétative régulière et d'allongement modéré des axes de la plante. Leur augmentation après septembre, se produit alors que la Graminée traverse une nouvelle phase physiologique: les ébauches florales qui terminent les axes se mettent en place tandis que l'allongement des tiges s'accélère avant la floraison-fructification de novembre.

La diminution de t_{50} entre juillet et septembre (*L. simplex*) ou entre juillet et octobre (*H. smithiana*) est vraisemblablement à relier à ces différentes étapes physiologiques à l'approche de la période de reproduction et non pas aux conditions hydriques. La forte élongation des tiges et la mise en place des organes floraux exigent en effet un important apport d'hydrates de carbone que la plante puise dans les feuilles déjà présentes, dont la sénescence est ainsi accélérée. Ce 'sink effect' des auteurs anglosaxons a été maintes fois rapporté dans la littérature et la période de reproduction a même pu être qualifiée de sublétales par Tripathi & Harper (1973).

Si l'hypothèse d'une influence du changement d'état physiologique de la plante est retenue, comment expliquer la différence de comportement observée entre *L. simplex* et *H. smithiana* en octobre et novembre? Chez la première la mortalité des feuilles augmente et leur natalité diminue, tandis que chez la seconde natalité et mortalité augmentent simultanément.

Deux hypothèses peuvent être proposées: la première fait appel à la morphologie et la seconde à

la physiologie. L'architecture des inflorescences est assez différente chez les deux espèces. *H. smithiana*, comme nombre d'Andropogonées, présente une inflorescence très ramifiée, portant beaucoup de véritables feuilles: le passage de la zone végétative à la zone sexualisée se fait progressivement. Chez *L. simplex* ce passage est brusque la région sexualisée, bien plus contractée, est dépourvue de véritable feuille. Cette différence structurale peut expliquer que la mise en place des inflorescences s'accompagne d'une production de feuilles plus importante chez *H. smithiana* que chez *L. simplex*.

L'autre hypothèse est qu'il se produirait une reprise précoce de croissance de certains bourgeons basiliaires immédiatement après la mise à fleur chez *H. smithiana*, phénomène observé chez certaines espèces. Une quantification de ces phénomènes en complément du suivi de la dynamique foliaire serait toutefois nécessaire pour décider de leur importance réelle.

Pour conclure, il faut dire que l'importance primordiale des facteurs hydriques sur la dynamique foliaire est évidente. Elle n'est sans doute pas simple car il est vraisemblable que la sensibilité des feuilles aux conditions hydriques dépende de ces conditions au moment de leur naissance et qu'une variation brusque accélère leur sénescence; une partie des variations de la durée de survie des feuilles de *L. simplex* pourrait s'expliquer ainsi. D'autres facteurs doivent toutefois être pris en compte pour expliquer l'évolution de la dynamique foliaire: passage du feu, étapes physiologiques du développement de la plante, et architecture des parties végétatives et des inflorescences.

Bibliographie

- Abbadie, L., 1983. Contribution à la biogéochimie des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Paris. 135 pp.
- Carpenter, S. R., 1980. Estimating net shoot production by a hierarchical cohort method of herbaceous plants subject to high mortality. *Am. Midl. Nat.* 104: 163-175.
- César, J., 1971. Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Paris VI. 111 pp.
- César, J. & Menaut, J. C., 1974. Le peuplement végétal des savanes de Lamto. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Bulletin des chercheurs de Lamto*, n^o spécial II: 1-181.
- Clément, D., 1982. Modélisation des flux hydriques et thermiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, publ. n^o 23 Lab. Zool., E.N.S., Paris. 176 pp.
- Coupland, R. T., 1974. Producers: V Dynamics of shoot development in grasses and sedges. Matador Project, Technical Report 55. 110 pp.
- Devineau, J. L., 1976. Principales caractéristiques physiologiques et floristiques des formations forestières de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)* IX: 273-303.
- D'Herbès, J. M., 1979. Quelques bases physiologiques simples pour tenter d'interpréter la place occupée par quatre Graminées dans deux communautés herbacées spontanées des guarrigues du Montpelliérais. Thèse de 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier. 154 pp.
- Forde, B. J., 1966. Effect of various environments on the anatomy and growth of perennial ryegrass and cocksfoot. I. Leaf growth. *N. Z. J. Biol.* 4: 455-468.
- Forge, P., 1982. Nouvelle approche de la définition des saisons climatiques de la région de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)* 15: 7-25.
- Fournier, A., 1982. Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier. 168 pp.
- Fournier, A., 1983. Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Côte d'Ivoire). *Acta Oecologica, Oecol. Plant.* 2: 183-203.
- Garnier, E., 1982. Approche démographique de la constitution de l'appareil photosynthétique: étude comparative du Dactyle (*Dactylis glomerata*) et du Brome (*Bromus erectus*) en pelouse et en sous-bois. Mémoire de D.E.A., U.S.T.L., Montpellier. 40 pp.
- Gintzburger, G., 1975. Essai de modélisation du fonctionnement d'une population de Dactyle (*Dactylis glomerata* L.) en phase végétative. Thèse de 3^e cycle, Strasbourg.
- Gounot, M. & Yu, O., 1982. Recherches sur l'évaluation de la productivité primaire épigée des Graminées prairiales. *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 1: 81-102.
- Granier, P. & Cabanis, Y., 1976. Les feux courants et l'élevage en savane soudanienne. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays Trop.* 29: 267-275.
- Guillaumet, J. L. & Adjanohoun, E., 1971. La végétation. In: Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire. Mémoire O.R.S.T.O.M. n^o 50: 157-263.
- Harper, J. L., 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, New York, San Francisco. 892 pp.
- Harper, J. L., 1978. The demography of plants with clonal growth. In: *Structure and Functioning of Plant Populations*. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Tweede Reeks*, pp. 27-48.
- Harper, J. L. & Bell, A. D., 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: R. M. Anderson, B. D. Turner & L. R. Taylor (eds.), *Population Dynamics, 20th Symp. Brit. Ecol. Soc. Oxford Blackwell, Sci. Bull.* 2: 29-52.
- Harper, J. L. & White, J., 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 419-463.
- Hiernaux, P., 1975. Etude phytocéologique des savanes du pays baoulé méridional (Côte d'Ivoire). Thèse de docteur-ingénieur, U.S.T.L., Montpellier. 206 pp.
- Hunt, L. A., 1965. Some implications of death and decay in

- pasture production. *J. Brit. Grassl. Soc.* 20: 27-31.
- Jong, K. de, 1983. Research on the waterbalance in a savannah ecosystem, a study for two soil types at Lamto, Ivory Coast. Rapport Université de Wageningen. 73 pp.
- Langer, R. H. M., 1954. A study of leaf growth in timothy (*Phleum pratense*). *J. Brit. Grassl. Soc.* 209: 275-284.
- Lavelle, P., 1971. Etude démographique et dynamique des populations de *Millsonia anomala* (Acanthodrilidae, Oligochètes) dans la savane de Lamto. Thèse de 3^e cycle, Paris VI. 88 pp.
- Lavelle, P., 1978. Les Vers de terre de la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), peuplements, populations, et fonction dans l'écosystème. Thèse de doctorat ès sciences, Paris VI. 301 pp.
- Recordier, C., 1974. Le climat. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire); I. Les facteurs physiques du milieu. Bull. de liaison des chercheurs de Lamto, Lab. Zool. E.N.S., Paris. n° spécial I: 45-103.
- Lovett Doust, L., 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). II. The dynamics of leaves, in a reciprocal transplant-replant experiment. *J. Ecol.* 69: 757-768.
- Menaut, J. C. & César, J., 1979. Structure and primary productivity of Lamto savannas Ivory Coast. *Ecology* 60: 1197-1210.
- Mitchell, K. J., 1953. Influence of light and temperature on the growth of ryegrass (*Lolium* sp.). I. Pattern of vegetative development. *Physiol. Plant.* 6: 21-46.
- Riou, G., 1974. Les sols de la savane de Lamto. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). I. Les facteurs physiques du milieu. Bull. de liaison des chercheurs de Lamto, Lab. Zool., E.N.S., Paris, n° spécial I: 5-44.
- Spichiger, R., 1975. Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: les groupements écologiques dans une savane à *Loudetia simplex* du sud du pays baoulé. *Candollea* 30: 157-176.
- Taylor, T. H., Cooper, J. P. & Treharne, K. J., 1968. Growth response of orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) to different light and temperature environments. I. Leaf development and senescence. *Crop. Sci.* 8: 441-445.
- Torquebiau, E., 1979. The reiteration of the architectural model: a demographic approach to the tree. Mémoire de D.E.A., U.S.T.L., Montpellier. 51 pp.
- Tripathi, R. S. & Harper, J. L., 1973. The comparative biology of *Agropyron repens* (L.) Beauv. and *A. caninum* (L.) Beauv. I. Growth of mixed populations established from tillers and from seeds. *J. Ecol.* 61: 353-368.
- Vuattoux, R., 1970. Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série E (Ecologie)* 3: 285-315.
- Vuattoux, R., 1976. Contribution à l'étude de l'évolution des strates arbustive et arborée dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, série c*, 12: 35-63.
- White, J., 1979. The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 10-45.
- Williamson, P., 1976. Aboveground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.* 64: 1059-1075.

Accepted 25.6.1984.