

# Dynamique des interactions arbre-herbe en milieu sahélien

Influence de l'arbre sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée

**Michel Grouzis,**  
Ecologue

**Elie Akpo,**  
Botaniste-écologue

## Introduction

Les écosystèmes sahéliens subissent une forte dégradation en raison de la péjoration des conditions climatiques et de l'anthropisation croissante (Grouzis et Albergel, 1989). Cette situation est préjudiciable aux conditions de vie des populations et à l'économie des pays sahéliens, puisque la végétation spontanée constitue la base de l'alimentation des troupeaux et que la production vivrière repose sur la culture pluviale.

Un des problèmes des plus urgents à résoudre dans les régions sahéliennes est la reconstitution des écosystèmes dégradés. Elle doit reposer sur l'association herbacées-ligneux afin de concilier les nécessités de la production herbacée (cultures, espèces pastorales) et la stabilité du milieu apportée par les ligneux en raison de leur moins grande sensibilité aux perturbations de l'environnement.

La compétition pour l'eau entre arbres (Berger *et al.*, 1996) et entre arbre et herbe a très souvent été évoquée dans les modèles de fonctionnement et d'aménagement des savanes (Walker et Noy-Meir,

1982 ; Knoop et Walker, 1985 ; Fowler, 1986 ; Walker, 1987 ; Belsky, 1990). Pourtant, de nombreux auteurs ont montré que dans les milieux semi-arides les arbres favorisent non seulement les facteurs microclimatiques (Tiedeman et Klemmedson, 1977 ; Kellman, 1979 ; Bernhard-Reversat, 1982 ; Ovalle et Avendano, 1988) mais augmentent aussi la diversité et la production de la strate herbacée (Ovalle et Avendano, 1987 ; Coughenour *et al.*, 1990 ; Vetaas, 1992). On peut donc considérer que les arbres augmentent la production des cultures et des herbages à travers les pratiques agroforestières et sylvo-pastorales (Kessler et Breman, 1991).

En Afrique, de nombreux travaux ont été conduits dans les zones sub-humides (moyennes des précipitations annuelles entre 500 et 1 500 mm) (Sanford *et al.*, 1982 ; Georgiadis, 1989 ; Belsky *et al.*, 1989 ; Weltzin et Coughenour, 1990 ; César, 1991), mais les interactions arbre-herbe ont été peu étudiées dans les zones plus arides (précipitations annuelles inférieures à 300 mm). De même, les propriétés écophysologiques des espèces autochtones utilisables dans les aménagements sont loin d'être bien cernées (Ullman, 1985 ; 1989).

L'objectif du programme de recherche « Arbre/herbe en zone sahélienne » a été d'étudier les interactions des ligneux et des herbacées afin de préciser les relations de compétition ou de complémentarité entre ces deux composantes de l'écosystème. Il s'agissait de caractériser les niches exploitées et les mécanismes mis en jeu pour l'utilisation des ressources, notamment l'eau et les éléments nutritifs. La connaissance des propriétés écophysologiques des espèces et des processus d'allocation des ressources permet de mieux définir les moyens techniques à mettre en œuvre pour régénérer des écosystèmes dégradés, l'objectif étant la recherche de la stabilité du milieu. Elle permet également de sélectionner les espèces autochtones les plus appropriées, compte tenu de leurs performances relatives à la tolérance, à la sécheresse et à l'enrichissement du sol.

Les recherches réalisées de 1988 à 1994 par le Laboratoire d'Écologie Végétale ont porté sur la région de Souilène (Ferlo, nord Sénégal, 280 mm de pluies annuelles) et sur celle de Dahra, plus au sud (450 mm de pluies annuelles). Elles s'articulent autour de deux axes : (1) la dynamique des interactions arbre/herbe, c'est-à-dire l'étude de l'influence de l'arbre sur la structure et le fonctionnement du couvert herbacé ;

(2) le fonctionnement hydrique et les réponses adaptatives des espèces ligneuses, notamment les *Acacia*, à l'aridité.

Cette partie de notre travail a eu pour but de définir l'effet de l'arbre sur la structure spatiale de la strate herbacée et de rechercher l'existence d'espèces herbacées strictement inféodées aux biotopes sous couvert. Nous avons caractérisé l'influence de l'arbre sur le niveau de production de la phytomasse épigée et hypogée, sur le déroulement des cycles de vie des espèces herbacées, sur la composition minérale de la strate herbacée et, par là, sur l'immobilisation d'éléments minéraux.

Les caractéristiques des niches écologiques sous et hors couvert (fertilité du sol, microclimat) ont été identifiées. Sur le plan de l'exploitation des ressources pastorales, l'effet de l'arbre sur la production et la qualité des herbages a été apprécié.

## ■ Méthodologies

L'approche repose essentiellement sur des relevés de végétation et des conditions de milieu (fertilité du sol [N, P, C], microclimat [température et humidité relative de l'air, température du sol, rayonnement global]) hors et sous couvert ligneux.

Les investigations ont été menées à l'échelle des communautés végétales (influence de l'arbre sur la composition floristique) et à l'échelle de la station écologique (influence de l'arbre sur la phénologie et la production de la strate herbacée, et sur le bilan hydrique).

## ■ Résultats

### *Influence de l'arbre sur la structure et la phénologie de la strate herbacée*

L'arbre modifie la structure spécifique de la végétation en modifiant la composition floristique et en augmentant significativement la

richesse floristique (Grouzis *et al.*, 1991 ; Akpo, 1993). Les espèces caractéristiques du couvert ligneux, généralement des sciaphytes et des hygrophytes, sont dans leur grande majorité des dicotylédones (*Amaranthaceae*, *Convolvulaceae*, *Cucurbitaceae*) ou des monocotylédones à feuilles larges (*Brachiaria*, *Panicum* [*Poaceae*], *Commelina* [*Commelinaceae*], *Stylochiton* [*Araceae*]). Les espèces caractéristiques des milieux découverts, généralement des xérophytes, appartiennent dans leur majorité à la famille des *Poaceae* à feuilles étroites plus ou moins enroulées (*Eragrostis*, *Leptothrium*, *Aristida*...).

Les cycles phénologiques des espèces caractéristiques des biotopes hors et sous couvert montrent une différence fondamentale (Akpo et Grouzis, 1993). Le cycle phénologique des espèces hors couvert est plus précoce et se caractérise par une durée plus courte (25 jours en moins). En raison de la succession de vagues de germination, cette différence est atténuée au niveau du groupement végétal. L'accomplissement normal des cycles phénologiques des ligneux et des herbacées montre qu'il n'y a apparemment pas d'interaction compétitive entre les espèces ligneuses dominantes étudiées (*Balanites*, *Acacia tortilis*) et la strate herbacée.

Sur le plan structural, il a été possible de confirmer que la végétation herbacée sahélienne est organisée en mosaïques de communautés élémentaires (Akpo, 1993 ; Akpo et Grouzis, 1995), déterminées par deux facteurs essentiels : l'éclairement déterminé par le couvert ligneux et le gradient hydrique généré par la topographie.

### *Influence de l'arbre sur la production et la composition minérale de la strate herbacée*

La production de phytomasse épigée est 1,5 à 3 fois plus élevée sous l'ombrage qu'à l'extérieur. Pour les mêmes conditions écologiques, les productivités moyennes sont 2 à 3 fois plus élevées (Grouzis et Akpo, 1997). En atténuant les effets des déficits pluviométriques, l'ombrage accroît d'un facteur 5 l'efficacité en eau de la strate herbacée sous couvert.

Le couvert ligneux favorise aussi la phytomasse racinaire. Bien qu'une distinction entre les racines des ligneux et celles des herbacées n'ait pas été possible, on peut admettre, compte tenu du décalage important entre les deux courbes de production, que la quantité de racines des herbacées dans la phytomasse racinaire sous l'arbre est plus importante que celle observée à l'extérieur (Grouzis et Akpo, 1997). Le rapport entre la phytomasse hypogée et la phytomasse totale est plus élevé à l'extérieur, indiquant ainsi des conditions plus xériques au niveau de ce biotope.

L'enrichissement des tissus des herbacées en cations majeurs et en N et P est toujours plus important sous l'ombrage, entraînant des restitutions plus importantes (Akpo, 1993 ; Akpo *et al.*, 1995). Cela explique que les flux d'éléments minéraux entre le sol et la végétation passent essentiellement par la strate herbacée.

### *Influence de l'arbre sur la régénération*

L'arbre améliore la régénération de certaines espèces ligneuses (Akpo et Grouzis, 1996). C'est *Acacia tortilis* qui offre le couvert le plus favorable à la régénération. Globalement, c'est *Boscia senegalensis* qui est l'espèce la plus favorisée, suivie par *Balanites aegyptiaca*, *Calotropis procera* et *Acacia tortilis*.

### *Influence de l'arbre sur les conditions écologiques*

Les résultats ont aussi permis de montrer que les meilleures performances de la strate herbacée sous ombrage sont dues, en zone sahélienne, à des conditions écologiques plus favorables. Ainsi, le facteur de transmission du rayonnement global est de l'ordre de 20 %, tandis que la part du rayonnement photosynthétique actif qui traverse le feuillage des arbres pour atteindre la strate herbacée est de 49 %. Par rapport à l'extérieur, la température est moins élevée sous l'arbre quel que soit le moment considéré dans la journée. Au moment du maximum, un écart de 6 °C a pu être observé entre les deux biotopes (Akpo, 1993). De même, un écart de 5 °C a pu être

enregistré entre la température du sol à 10 cm de profondeur sous et hors couvert ligneux. Par ces différents effets l'arbre réduit donc les conditions d'évaporation.

L'arbre augmente la fertilité des sols. Cette fertilité est envisagée sous l'angle du bilan nutritif et de la réserve hydrique des différents biotopes. La matière organique est 2 à 5 fois plus élevée pour l'horizon de surface (0 à 10 cm) et 1,5 fois pour l'horizon plus profond (50 cm) sous l'ombrage que dans la zone découverte. La qualité de la matière organique (C/N) montre que l'humification est quasi inexistante. Les teneurs en N sont 2 fois plus élevées sous l'ombrage pour l'horizon de surface. En profondeur, cette différence ne représente plus que 4 %. Un rapport de même ordre de grandeur est observé pour P (Akpo, 1993). Sous ombrage, nous avons par ailleurs montré l'importance de l'avifaune sur les apports en N et en P (Tréca *et al.*, 1996).

Sous le couvert de l'arbre, la quantité de précipitations arrivant au sol est plus faible de 13 % par rapport à l'extérieur en raison de l'interception par le feuillage de l'arbre. Mais, du fait de l'écoulement le long du tronc, la pénétration est meilleure et ce sol reste sensiblement plus humide. Il présente par ailleurs un dessèchement ascendant. Hors couvert, la réhumectation est plus précoce ; l'assèchement se fait de manière descendante (Nizinski *et al.*, 1992).

Dans les conditions sahéliennes, l'impact positif de l'arbre sur la strate herbacée est principalement dû à l'amélioration des disponibilités en eau et à l'augmentation de la fertilité du sol.

L'amélioration des conditions hydriques sous ombrage est imputable aussi bien à la réduction de l'ETP (Schoch, 1966) qu'à une meilleure infiltration (Tiedeman et Klemeson, 1977 ; Kessler et Breman, 1991).

L'augmentation de la fertilité du sol sous couvert ligneux est largement due à la chute du feuillage des arbres (Belsky *et al.*, 1989 ; Claude *et al.*, 1991). Bernhard-Reversat et Poupon (1980) pensent cependant que l'enrichissement du sol sous ombrage serait plus dû à la décomposition de la végétation herbacée qu'à la litière des arbres, tandis que Menaut *et al.* (1985) rapportent que le *turn-over* des racines est probablement plus important que l'accumulation de la litière épigée. L'aptitude de certaines espèces,

notamment les légumineuses, à fixer l'azote atmosphérique de l'air a aussi été évoquée pour expliquer le relèvement du niveau de fertilité du sol sous ombrage (Gérakis et Tsangarakis, 1970; Shearer *et al.*, 1983). Bien que ce mécanisme soit possible, diverses raisons telles l'amélioration de la teneur en azote sous des espèces non légumineuses comme *Balanites* et *Adansonia* (Bernhard-Reversat, 1982), la limitation de la fixation de l'azote dans les conditions sahéliennes en raison du faible niveau de phosphore et des sévères conditions d'alimentation en eau (Högberg, 1986), conduisent à limiter son effet.

## Conclusion

En milieu sahélien, l'arbre favorise donc les conditions édapho-climatiques de développement de la strate herbacée. Au niveau du système d'exploitation, cet effet se traduit par une amélioration des conditions d'élevage, d'une part par son action à travers la strate herbacée (production, matière azotée digestible, énergie) et d'autre part par son action propre (production de feuilles, apport de matière verte pendant 9 mois de l'année : Akpo et Grouzis, 1992).

Notons enfin que l'augmentation de la production des herbages sous le couvert ligneux peut être due à des réponses adaptatives des espèces herbacées aux conditions microclimatiques du couvert (Maranga, 1986; Weltzin et Coughenour, 1990; Grouzis *et al.*, 1993).

L'étude conduite sur l'influence de l'arbre sur le fonctionnement de la strate herbacée a montré un effet bénéfique de l'arbre en zone sahélienne. Des travaux menés actuellement en zones plus humides du Sénégal (800 à 1 200 mm de précipitations annuelles) montrent que les résultats ne sont pas généralisables. En effet, dans les zones plus méridionales, le couvert, bien que favorisant la diversité spécifique de la strate herbacée, inhibe fortement la production. Des travaux complémentaires sont en cours pour préciser les interactions arbre/herbe en fonction du facteur limitant régional.

## Bibliographie

- AKPO (L. E.), 1993 - Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques, TDM, ORSTOM Paris, 174 p.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1992 - Effets de l'arbre sur la production et la qualité des pâturages sahéliens. Séminaire : Bilan sur les recherches relatives au sylvo-pastoralisme au Sahel. UNESCO/RCS — Sahel/ République d'Allemagne, Dakar, 7-12 mai 1992.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1993 - Etude comparée de la phénologie de la végétation herbacée sous et hors couvert ligneux en milieu sahélien. *Webbia*, 47 (2) : 1-15.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1995 - Structure spécifique d'une végétation sahélienne. Cas de Wiidu Thiengoli (Ferlo, Sénégal). *Bull Mus Natl Hist Nat*, 4<sup>e</sup> sér, 17, section B, *Adansonia*, n° 1-2 : 39-52.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1996 - Influence du couvert sur la régénération de quelques espèces ligneuses sahéliennes (nord Sénégal, Afrique Occidentale). *Webbia*, 50 (2) : 247-263.
- AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), BA (T. A.), 1995 - L'arbre et l'herbe au Sahel : effets de l'arbre sur la composition chimique des pâturages naturels du nord — Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Revue Médicale Vétérinaire*, 146 (10) : 663-670.
- BELSKY (A. J.), 1990 - Tree/grass ratios in East African savannas : a comparison of existing models. *J. Biogeo*, 17 : 483-489.
- BELSKY (A. J.), AMUNDSON (R. G.), DUXBURY (J. M.), RIHA (S. J.), ALI (A. R.), MWONGA (S. M.), 1989 - The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. Appl. Ecol.*, 26 : 1005-1024.
- BREGER (A.), GROUZIS (M.), FOURNIER (C.), 1996 - The water status of six woody species coexisting in the Sahel (Ferlo, Senegal). *J. Trop. Ecol.*, 12 : 607-627.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), 1982 - Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos*, 38 : 321-332.
- BERNHARD-REVERSAT (F.), POUPON (H.), 1980 - Nitrogen cycling in a soil-tree system in a sahelian savanna, example of *Acacia senegal*. In Nitrogen cycling in West African ecosystem. T Rooswal ed. SCOPE/UNEP, RSAS, Stockholm, 363-369.
- CESAR (J.), 1991 - Les facteurs de production herbacée des savanes humides d'Afrique tropicale. IV<sup>e</sup> Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, 4 p.
- CLAUDE (J.), GROUZIS (M.), MILLEVILLE (P.), 1991 - Un espace sahélien : la Mare d'Oursi. Burkina Faso, ORSTOM ed. Paris, 241 p.
- COUGHENOUR (M. B.), DELTING (J. K.), BAMBERS (I. E.), MUGAMBI (M. M.), 1990 - Production an nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia*, 83 : 546-552.

- FOWLER (N.), 1986 -  
The role of competition in plant communities in arid and semi-arid regions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17 : 89-110.
- GEORGIADIS (N. J.), 1989 -  
Microhabitat variation in an African savanna : effects of woody cover and herbivores in Kenya. *J. Trop. Ecol.*, 5 : 93-108.
- GERAKIS (P. A.),  
TSANGARAKIS (C. E.), 1970 -  
The influence of *Acacia senegal* on fertility of sand sheet ("Goz") soil in the central Sudan. *Plant Soil*, 33 : 81-86.
- GROUZIS (M.), AKPO (L. E.), 1997 -  
Influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *J. Arid. Environ.*, 35 : 285-296.
- GROUZIS (M.), ALBERGEL (J.), 1989 -  
Du risque climatique à la contrainte écologique : incidence de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso. *In Le risque en agriculture*, M. Eldin, P. Milleville édés, Orstom Paris, Coll. À travers Champs, 243-254.
- Grouzis (M.), Nizinski (J.), Akpo (L. E.), 1991 -  
L'arbre et l'herbe au Sahel. Influence de l'arbre sur la structure spécifique et la production de la strate herbacée, et sur la régénération des espèces ligneuses. IVe Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, 22-26 avril, 207-210.
- Grouzis (M.), Nizinski (J.), Fournier (C.), 1993 -  
L'arbre et l'herbe au Sahel. Physiologie des arbres et arbustes des zones arides et semi-arides. Interactions entre arbre et herbe au Sahel. Effets sur la composition floristique et sur l'efficience de l'utilisation de l'eau *In* Groupe d'Etude de l'Arbre, A Riedacker, E Dreiser, C Pafadman, H Joly, G Bory eds., Paris France, 131-144.
- HOGBERG (P.), 1986 -  
Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa : a review. *J. Trop. Ecol.*, 2 : 359-372.
- KELLMAN (M.), 1979 -  
Soil enrichment by neo-tropical savanna trees. *J. Ecol.*, 67 : 565-577.
- KESSLER (J. J.), BREMAN (H.), 1991 -  
The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agroforestry Systems*, 13 : 41-62.
- KNOOP (W. T.), WALKER (B. H.), 1985 -  
Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *J. Ecol.*, 73 : 235-253.
- MARANGA (E. K.), 1986 -  
An ecological perspective of the phytosociology of woody *Acacia* / herbaceous understory complex. *In* Proceedings Conf Agr Research Center, Egerton College, Njiro, Kenya, RM Hansem, BM Woie, RD Child eds, 243-252.
- MENAUT (J. C.), BARBAULT (R.), LAVELLE (P.), LEPAGE (M.), 1985 -  
African savannas : biological systems of humification and mineralisation. *In* Ecology and management of the worlds savanna, JC Tothill, JC Mott eds., Aust Acad Sci Cambera, 14-32.
- Nizinski (J.), Morand (D.), Fournier (C.), 1992 -  
Le rôle du couvert ligneux sur le bilan hydrique d'une steppe (nord du Sénégal). Cahiers ORSTOM, sér Pédol. vol. XXVII (2) : 225-236.

- OVALLE (C.), AVENDANO (J.), 1987 - Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. In Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 8 (4) : 385-404.
- OVALLE (C.), AVENDANO (J.), 1988 - Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. 2. Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 9 (2) : 113-134.
- SANFORD (W. W.), USMAN (S.), OBOT (E. O.), ISICHEI (A. O.), WARI (M.), 1982 - Relationship of woody plants to herbaceous production in Nigerian savanna. *Trop. Agric.*, 59 (4) : 315-318.
- SCHOCH (P. G.), 1966 - Influence sur l'évaporation potentielle d'une strate arborée au Sénégal et conséquences agronomiques. *Agronomie tropicale*, 11 : 1283-1290.
- SHEARER (G.), KOHL (D. H.), VIRGINIA (R. A.), BRYAN (B. A.), SKEETENS (J. L.), NILSEN (E. T.), SHARIFI (M. R.), RUNDEL (P. W.), 1983 - Estimantes of  $N_2$  — fixation from variations in the natural abundance of  $^{15}N$  in Sonoran desert ecosystems. *Oecologia*, 56 : 365-373.
- TIEDEMAN (A. R.), KLEMMEDSON (J. O.), 1977 - Effect of Mesquite trees on vegetation and soils in the desert grassland. *J. Range. Manag.*, 30 : 361-367.
- TRECA (B.), TAMBA (S.), AKPO (L. E.), GROUZIS (M.), 1996 - Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du nord Sénégal. *Rev. Ecol., (Terre Vie)* 51 : 259-373.
- ULLMAN (I.), 1985 - Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of sahelian and saharian Acacias in the dry season. *Flora*, 176 : 383-409.
- ULLMAN (I.), 1989 - Stomatal conductance and transpiration of Acacia under field conditions : similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees*, 3 : 45-56.
- VETAAS (O. R.), 1992 - Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *J. Veget. Sci.*, 3 : 337-344.
- WALKER (B. H.), 1987 - Determinants of tropical savannas. IBUS Monograph series n° 3, IRL Press, Oxford, 155 p.
- WALKER (B. H.), NOY-MEIR (I.), 1982 - Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In Ecology of tropical savannas, B H Walker eds., Berlin, 556-590.
- WELTZIN (J. F.), COUGHENOU (M. B.), 1990 - Savanna tree influence on understory vegetation Oand soil nutrients in northwestern Kenya. *J. Veget. Sci.*, 1 : 325-334.