

**Université Paul Sabatier
(Toulouse III)**

Dossier de candidature

Diplôme d' Habilitation à Diriger des Recherches

Comprenant :

- ☛ Un curriculum Vitae
- ☛ Une synthèse des travaux
- ☛ Une liste des publications et stages encadrés

Présenté par :

Josiane SEGHIERI

I.R.D.

Centre d'Etudes Spatiales de la BIOsphere (CESBIO)
UMR IRD-CNES-CNRS-UPS (ERS 2043)

Aux amis du CEFE, mon berceau.
A Flavienne et Xavier, pour leur
tolérance obligée.



OMMAIRE

Structure, fonctionnement et dynamique des communautés végétales en milieu semi-aride

- CURRICULUM VITAE -	1
- SYNTHÈSE DES TRAVAUX -	3
Contextes scientifique, géographique et institutionnel successifs	5
Problématique et fil conducteur	11
Principaux résultats	17
Facteurs de répartition de la ressource hydrique : déclenchement \Rightarrow transfert \Rightarrow réserve	21
<i>Déclenchement : la pluie</i>	21
<i>Transfert et mise en réserve : redistribution spatiale de l'eau précipitée</i>	21
Relations entre les rythmes d'activité de la végétation et l'hétérogénéité de la répartition de la ressource hydrique : réserve \Rightarrow impulsion	33
<i>Végétation herbacée annuelle</i>	33
<i>Végétation ligneuse</i>	39
Perspectives	45
En théorie	47
En pratique	49
<i>Les attributs et les groupes fonctionnels de plantes</i>	49
<i>La spatialisation</i>	50
Contexte de mise en oeuvre des perspectives pour les prochaines années	51
Liste des références citées auxquelles l'auteur n'a pas participé	53
- PUBLICATIONS ET STAGES ENCADRÉS -	61
Articles et notes	63
Contributions orales ou affichées à des congrès	64
Contribution à des ouvrages collectifs	66
Mémoires pour l'obtention de diplômes	66
Rapport de fin de contrat	66
Programmes de coopération	67
Mémoires et diplômes encadrés	67

SEGHIERI JOSIANE

ETAT CIVIL

Situation de famille : Divorcée, 2 enfants (7 et 3 ans)

Nationalité : Française

Âge : 41 ans (née en 1960)

Lieu de naissance : Zinder (Niger)

Adresse : CESBIO, 18 avenue Edouard Belin, bpi 2801, 31401 Toulouse Cedex 4. Tel. +33 (0)5 61 55 85 01, Fax. +33 (0)5 61 55 85 00, Email : Josiane.seghieri@cesbio.cnes.fr

FORMATION

1990 Doctorat de Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations, option : Biologie des Populations et Ecosystèmes, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II).

1985 Diplôme d'Etudes Approfondies (D.E.A.) en Ecologie générale, Université P. et M. Curie (Paris VI).

1984 DESS d'Aménagement Intégré des Territoires et Ecologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II), Université Paul Sabatier (Toulouse III), INAPG Paris, Commission Française pour l'Unesco Paris.

1983 Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations, option Ecologie, Université d'Orsay, (Paris XI)

EXPERIENCE PROFESSIONNELLE

Depuis 2001 Chargée de Recherche à l'IRD (ex-ORSTOM), UMR IRD-CNRS-CNRS-UPS (ERS 2043) CESBIO, Toulouse.

1998-2001 Chargée de Recherche à l'IRD (ex-ORSTOM), Centre de Montpellier.

1997-1998 Chargée de Recherche à l'ORSTOM, accueillie par le CSIRO Canberra (Australie), division Wildlife and Ecology.

1991-1996 Chargée de recherche à l'ORSTOM, Niamey (Niger).

1988-1989 Project leader, à l'UICN (Union Mondiale pour la Nature), Programme Forêts Tropicales, Gland, Suisse

1985-1987 Allocataire de Recherche ORSTOM, Maroua, Nord-Cameroun.

LANGUES

Français, langue maternelle

Anglais, lu, parlé, écrit

ACTIVITES DE COOPERATION

1985-1988 Projet CEE au Cameroun. « *Utilisation et conservation des ressources en sol et en eau*

(Nord-Cameroun) », T.S.D. A.216 CAM (5).

1993-1995 HAPEX-Sahel, « *Hydrological and atmospheric Pilot Experiment* », Niger (période de mesures intensives : 1994).

1993-1996 SALT, « *SAVanna on the Long Term* », GCTE core project, Global Change and Terrestrial Ecosystems.

1994-1996 Projet CEE en Afrique de l'Ouest « Amélioration et gestion de la jachère en Afrique de l'Ouest ».

ANIMATION ET EVALUATION DE LA RECHERCHE

Participation à l'organisation :

1995 Atelier sur « la gestion et régénération des formations forestières contractées au Sahel », Niamey, Niger, 20-24 novembre 1995.

1996 Colloque international « Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environments », Paris, France, 2-6 avril 1996

Divers :

2000-2001 Membre élu du Conseil Scientifique de l'I.R.D.

1998-2001 Relecteur pour *Landscape Ecology, Restoration Ecology, Journal of Tropical Forest Science*

ENCADREMENT

1992 Djerambete B. Stage de fin d'études d'Ingénieur des Techniques Agricoles, option Eaux et Forêts, Université A.M. Dioffo, faculté d'Agronomie, Niamey, Niger.

1993 De Kok R. Stage de 6^e année, Agricultural University of Wageningen, Dep. Forestry, Wageningen, Pays-Bas.

1994 Ehrmann M. D.E.A., Univ. P. & M. Curie-Paris VI, UFR Sciences de la nature et de la vie, sous la Direction du Pr. A. Perrier. Co-responsable de stage Galle S.

Mahamane A. Formation pratique continue. Université A.M. Dioffo, faculté d'Agronomie, Niamey, Niger.

Abdoulkadri M. & Adamou H. Stage d'aptitude professionnelle DGC3, option topographie. Lycée d'Enseignement Professionnel Issa Béri, Niamey, Niger.

1995 Aboubakar I. Stage de 4^e année, Institut Polytechnique Rural de Katibougou (Mali).

Adamou A. Stage de fin d'études d'ingénieur des Techniques Agricoles, option Eaux et Forêts. Université A.M. Dioffo, faculté d'Agronomie, Niamey, Niger.

1996 Mounkaïla H. Stage de fin d'études d'Ingénieur des Eaux et Forêts. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire.

1999 Ehrmann M. Thèse de Doctorat, Univ. P. & M. Curie-Paris VI, sous la direction du prof. A. Perrier. Co-encadrement des travaux de terrain au Niger, de la rédaction du mémoire et de la rédaction des publications.

Structure, fonctionnement et dynamique des communautés végétales en milieu semi-aride

- Caractérisation et quantification des relations à l'interface sol-eau-végétation -

Mots-clefs : aridité, dynamique, fonction, hétérogénéité, phénologie, physiologie, ressource hydrique, structure.

Note : les références précédées d'un astérisque (*) font partie de la liste des publications et stages encadrés de la candidate (2^{ème} partie)

**Contextes scientifique, géographique
et institutionnel successifs**

L'objectif de mes recherches était de comprendre le rôle de la combinaison des activités humaines et des variations spatiales et temporelles des pluies sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes secs hétérogènes. Plus précisément, il s'agissait d'analyser comment la végétation répond et s'adapte à la variation spatiale et temporelle des ressources en eau. La situation socio-économique des pays africains concernés nécessitait de répondre à ce type de problématique dans un contexte relativement alarmiste.

En effet, il est communément admis que les écosystèmes secs (soit 37% des surfaces continentales et 47 millions de kilomètres carrés) occupés par 15 à 20% de la population du monde, sont les plus dégradés en même temps que les plus vulnérables (Mainguet 1998). Ainsi, en Afrique, les écosystèmes sahéliens et soudaniens sont les plus fréquemment affectés par la sécheresse tout en constituant les "écozones" dans lesquelles la sensibilité à la sécheresse est la plus élevée (Mainguet 1994). De 1968 à 1972 une sécheresse sévère afflige la zone sahélo-soudanienne, depuis la côte atlantique jusqu'à la corne est de l'Afrique. En 1975, une autre sévit au Sahel. La notion de "désertification" est définie lors d'une conférence internationale sur ce thème, à l'instigation des Nations Unies. La diminution, ou la destruction, du potentiel biologique et l'expansion de la dégradation des écosystèmes sont considérées comme conséquence du seul facteur anthropique : l'intensification de l'exploitation des ressources et l'accroissement des surfaces exploitées. Les populations humaines à démographie galopante en quête d'amélioration de leurs conditions de vie en sont acteurs (Mainguet 1994). De 1983 à 1984, une nouvelle sécheresse anéantit les pays sahélo-soudaniens et du Sahara. L'irréversibilité de la situation semble acquise. Parallèlement, le Sommet de la Terre de Rio de Janeiro en juillet 1992 complète la définition de la « désertification » qui devient "la dégradation des terres dans les écosystèmes arides, semi-arides et sub-humides secs, résultant de différents facteurs, les variations climatiques et les actions humaines" (Mainguet 1998). La notion de dégradation du milieu est devenue privilégiée. D'une part l'homme devient acteur et victime du phénomène, d'autre part la dégradation des terres procède d'abord de mécanismes naturels, ensuite induits, ou exacerbés, par l'homme. Elle se manifeste par la détérioration de la couverture végétale, des sols et des ressources en eau (Cornet 1998). Elle aboutit, à l'échelle de la génération humaine, à une diminution ou une destruction de la capacité des terres à supporter les populations qui y vivent (Cornet 1998). Cependant, les causes, les mécanismes et les conséquences, et donc la nature et l'intensité, de la dégradation sont éminemment hétérogènes. Identifier les combinaisons de facteurs qui prédominent et les situer par rapport à des contextes locaux et/ou régionaux précis devient une priorité pour comprendre le processus de dégradation et son évolution.

C'est dans ce cadre que s'inscrivent les travaux de recherche que j'ai menés depuis 1990 sur les ressources végétales non cultivées des zones semi-arides africaines. Mes travaux se sont toujours déroulés au sein de programmes pluridisciplinaires. Mes collaborations les plus étroites furent établies avec une hydrologue (S. Galle), mais j'ai également travaillé avec des pédologues (L. Seiny Boukar, R. Pontanier, J.L. Rajot, C. Valentin). J'ai collecté des données en zone soudano-sahélienne au Nord-Cameroun, et en zone sahélienne au Niger. Dans l'ordre chronologique, voici le résumé des étapes de ma carrière.

Au Nord-Cameroun, j'ai conduit entre 1985 et 1987 les travaux de terrain pour ma thèse de Doctorat sous le statut d'allocataire de recherche ORSTOM. Je faisais partie d'une équipe pluridisciplinaire constituée de pédologues et d'hydrologues camerounais qui m'accueillaient au sein de l'Institut de la Recherche Agronomique du Cameroun (IRA). J'étais la seule écologue de l'équipe la première moitié de mon séjour. Nous collaborions dans le cadre du projet « *Utilisation et conservation des ressources en sol et en eau dans le Nord-Cameroun* » financé par la CEE (STD1), sous l'égide de l'IRA associé à d'autres institutions nationales et françaises, dont l'ORSTOM. Les résultats obtenus ont

permis, entre autres, de définir de nouvelles actions de recherche-développement visant à la réhabilitation de terres marginales par un meilleur contrôle du ruissellement et de l'érosion. Ces dernières recherches ont fait l'objet d'un projet, dans le cadre du programme STD2, qui a succédé à celui auquel j'avais participé. L'ensemble de ces travaux rejoignait les approches pluridisciplinaires d'autres équipes du Réseau de Recherche de la Résistance à la Sécheresse (R3S) au Sénégal, au Mali et au Burkina Faso.

Au cours de ce séjour de deux ans au Nord-Cameroun, je me suis familiarisée avec l'environnement et la végétation de zones semi-arides. Au cours de la deuxième moitié de mon séjour, j'ai pu former sur le terrain en taxonomie mon homologue Camerounais qui venait de rejoindre l'équipe. C. Floret, phytoécologue des zones arides du CEFEC-CNRS de Montpellier, et R. Pontanier, pédologue de l'ORSTOM de Montpellier supervisaient mon travail de terrain. Le professeur M. Godron, de l'Institut de Botanique de l'USTL, dirigeait ma thèse. Sur mes travaux au Cameroun, j'ai publié 3 articles en anglais et 2 en français.

Au Niger, j'ai passé six années (1990-1996) basée au centre ORSTOM de Niamey, comme chargée de recherche à l'ORSTOM en première affectation outre mer. Mes activités s'intégraient à trois programmes de recherche : L'expérience internationale « *Hydrological And Pilot Experiment in Sahel* » (HAPEX-Sahel), le projet « *Savane A Long Terme* » (SALT) et le programme « *Amélioration et gestion de la jachère en Afrique de l'Ouest* » (Jachère).

- De nombreux grands programmes nationaux et internationaux ont soutenu l'expérience **HAPEX-Sahel** (voir Hoepffner *et al.* 1996). L'objectif de cette expérience menée sur un degré carré (100 x100 km incluant 3 sites de mesures intensives) était d'améliorer la prise en compte les caractéristiques hydriques et thermiques du sol et de la végétation dans les modèles de circulation atmosphérique et les modèles d'hydrologie continentale, avec comme défi principal le changement d'échelle du local au régional. La « ceinture » sahélienne de l'Afrique de l'Ouest est particulièrement sensible aux fluctuations climatiques et les modèles de simulation du climat montrent que les variations des caractéristiques des états de surface dans cette partie de l'Afrique peuvent contribuer aux variations de la distribution des précipitations. Il avait donc été considéré comme nécessaire de conduire une expérience *in situ* pour fournir un ensemble de données adapté à la compréhension et à la modélisation des processus en jeu.
- Le projet **SALT** était l'un des projets pilotes du grand programme international Global Change and Terrestrial Ecosystems (IGBP/GCTE) et visait à comprendre le fonctionnement et l'évolution des savanes africaines le long d'un gradient Nord-Sud et d'un gradient Est-Ouest. L'objectif final était de synthétiser les résultats obtenus à différentes échelles spatiales et temporelles, par une spatialisation à l'échelle régionale. La diversité des savanes rend difficile, en effet, une généralisation des mécanismes qui contrôlent leur dynamique (Seghier 1990).
- Enfin le programme **Jachère** (bénéficiant également d'un soutien financier de la CEE) visait à comprendre les principes d'une réhabilitation, ou d'une substitution raisonnée, de la jachère en Afrique de l'Ouest (Floret & Pontanier 2001). Cette problématique partait du constat que le temps de mise en jachère devenant de plus en plus court, il ne permet plus un relèvement de la fertilité entre deux cultures, et ce quelle que soit la zone agro-écologique : forêt dense, savane, Sahel. Ce programme se poursuit actuellement par une deuxième phase de recherches d'accompagnement de la mise en application des résultats fondamentaux de la première phase par les équipes nationales impliquées.

Au cours de ces 3 programmes et pendant toute la durée de mon séjour au Niger, j'étais

affectée au Département Eaux Continentales (DEC) de l'ORSTOM. C'était un département constitué d'hydrologues et de pédologues. J'étais la seule de ma discipline. Au Niger, j'ai pu largement mettre à profit l'expérience que j'avais acquise au cours de la préparation de ma thèse.

J'ai encadré 6 étudiants nigériens, essentiellement au niveau ingénieur (baccalauréat plus 4 années) agricole ou forestier. J'ai également encadré un hollandais en 6^o année de l'Agricultural University of Wageningen, Forestry department, et co-encadré avec ma collègue S. Galle (hydrologue actuellement au LTHE de Grenoble) le travail de terrain et de rédaction d'un DEA et d'une thèse de doctorat d'une étudiante française de l'Université P. & M. Curie (Paris VI), sous la direction du professeur A. Perrier.

En Australie, j'ai séjourné pendant 11 mois (en 1997) au CSIRO, division Wildlife and Ecology dirigé par B.H. Walker, éminent écologiste international. J'ai apprécié tout particulièrement ce séjour au sein d'une équipe poursuivant des recherches de haut niveau, tant sur le plan fondamental et théorique que sur le plan appliqué à la gestion des ressources naturelles d'Australie.

J'ai travaillé plus particulièrement avec D. Tongway, « *landscape ecologist* », pour faire avancer nos publications communes sur les brousses tigrées. En effet, nous avons co-organisé avec C. Valentin, pédologue de l'ORSTOM, un colloque international sur les paysages à végétation en bandes (les brousses tigrées) qui a eu lieu en 1996, à Paris. A la suite de ce colloque et sur le même sujet, D. Tongway et moi avons édité un numéro spécial d'Acta Oecologica à partir des communications sélectionnées concernant les aspects biologiques des brousses tigrées. A partir des papiers invités, nous avons aussi co-édité, D. Tongway, C. Valentin et moi-même, un livre de synthèse des connaissances aux éditions Springer-Verlag, dans la collection Ecological Studies.

Ce séjour en Australie m'a également permis d'assimiler un modèle conceptuel de fonctionnement de paysages hétérogènes arides, qui s'est avéré généralisable à tous les types de paysage. Ce modèle est devenu le support théorique de mes recherches. J'ai beaucoup appris sur la façon optimale de théoriser à partir de résultats scientifiques sectoriels, et sur la manière d'entretenir une recherche d'excellence, néanmoins finalisée pour le développement et la gestion des ressources naturelles. Ce dernier aspect est toujours une question brûlante à l'ORSTOM, devenu IRD.

En France, depuis mon retour début 1998, je m'applique à achever la valorisation de mes travaux de terrain menés au Niger. Sur la brousse tigrée, j'ai déjà publié, en anglais, 3 articles et 3 chapitres d'ouvrage, et co-édité un numéro spécial et un livre (voir plus haut). Plusieurs contributions orales à des colloques ont été l'objet de chapitres d'ouvrages qui faisaient office d'actes (voir liste de publications). Sur la jachère, j'achève actuellement 2 articles en anglais, dont l'un est accepté.

Les résultats sur la brousse tigrée et ma collaboration avec les scientifiques australiens m'ont conduite à m'interroger sur la signification et la représentativité de la relation entre la structure et le fonctionnement de la végétation hétérogène.

Enfin, dans le cadre de la restructuration de l'ORSTOM en IRD, j'ai participé à la conception d'un nouveau projet (Sud-Med) et travaillé à mon intégration dans une nouvelle équipe (UMR Centre d'Etudes Spatiales de la BIOSphère, CESBIO, à Toulouse). Je me sens maintenant apte, à faire profiter

des étudiants de troisième cycle de mon expérience, en particulier sur la thématique concernant "*l'estimation et la prédiction de la dégradation des paysages hétérogènes à différentes échelles*" que je souhaite développer (voir les perspectives). C'est pourquoi je postule à l'obtention d'une Habilitation à Diriger des Recherches.



Problématique et fil conducteur

La variation des ressources en eau en environnement semi-aride est grande, d'une part dans le temps, d'autre part dans l'espace. Elle est conditionnée, dans le temps, par la variation inter-annuelle de la répartition des pluies. Elle dépend, dans l'espace, de la géomorphologie, qui influe sur la redistribution des pluies le long des versants (ruissellement), et des caractéristiques locales des sols dont les propriétés (texture, état de dégradation) modulent l'accessibilité des plantes à l'eau.

Dans notre secteur d'étude, entre les isohyètes 900 et 500 mm, la végétation est adaptée à l'obligation de supporter annuellement une période d'environ 8 mois de sécheresse (octobre-mai). La redistribution des pluies le long des pentes du relief, associée à la variation des types de sols, conduit à la mise en place d'un couvert herbacé et ligneux rarement fermé et de structure hétérogène, même sur de courtes distances. Des plages végétalisées alternent avec des plages de sol nu. Cette hétérogénéité structurelle impose une hétérogénéité fonctionnelle qui peut être qualifiée de primaire (en référence à l'influence de facteurs naturels). A cette mosaïque primaire, se surimpose une mosaïque secondaire (en référence à l'influence de facteurs anthropiques) due à la dégradation du milieu de nature (feu, pâturage, coupes, mise en culture) et d'intensité variables. La surexploitation conduit, dans la plupart des cas, à la compaction progressive du sol et à la formation en surface d'une croûte dont la perméabilité est réduite. Il en résulte une aridification édaphique hétérogène à l'échelle du paysage (Casenave & Valentin 1989 ; Escadafal 1989).

Quelles que soient les causes de sa variation - climatiques, topographiques, pédologiques, ou anthropiques - la ressource hydrique est le principal facteur déterminant des savanes en Afrique tropicale sèche. C'est pourquoi ces milieux constituent de bons modèles pour l'étude de l'hétérogénéité structurelle et fonctionnelle de la végétation spontanée en relation avec la variation de cette ressource.

Trois questions sur le déterminisme hydrique et biologique de la structure et du fonctionnement de la végétation des savanes sèches ont orienté mes recherches :

- ☛ Comment la répartition de l'eau dans le temps et dans l'espace conditionne-t-elle la structure et le fonctionnement du couvert végétal ?
- ☛ Comment le couvert végétal s'organise-t-il, structurellement et fonctionnellement, pour exploiter de façon optimale des ressources en eau variables dans le temps et dans l'espace ?
- ☛ Comment les espèces ajustent-elles leur développement et leurs rythmes d'activité aux variations de la disponibilité hydrique ?

Pour comprendre la structuration, le fonctionnement et la dynamique des couverts végétaux dans un environnement où la ressource hydrique est toujours limitante pour au moins une partie du cycle de vie, j'ai choisi d'analyser l'interface eau-sol-végétation à une échelle locale et saisonnière.

Cela m'a permis d'identifier et de caractériser assez finement une partie des déterminismes physique et biologique de la répartition entre- et de l'utilisation par- les plantes de la ressource en eau.

Les caractéristiques des savanes sèches d'Afrique ont été bien décrites dans des ouvrages généraux (Aubreville 1950, Schnell 1971a et b, Huntley & Walker 1982, Bourlière 1983, White 1983, Le Houérou 1989, Whittaker *et al.* 1984, Breman & Kessler 1995). En revanche, les études sur leur fonctionnement et leur dynamique *in situ* demeurent moins abondantes. Elles sont pourtant essentielles pour appréhender le déterminisme de la productivité végétale (Bille 1976, Cornet 1981, Penning de Vries & Djiteye 1982, Menaut & César 1979, Frost *et al.* 1986, Grouzis 1987, Fournier 1990). Des études sur les milieux semi-arides et arides américains et australiens (Evenari *et al.* 1985, Ludwig *et al.* 1997, Noble 1997, autres...) m'ont permis de comparer et de compléter mes connaissances acquises sur les milieux africains, afin de mieux généraliser les règles dynamiques et fonctionnelles. D'un point de vue des théories écologiques, l'étude des interactions eau-sol-végétation devait apporter un éclairage particulier sur les concepts de « *compétition* » (Tilman 1982, Keddy 1989), de « *stratégies adaptatives* » (Grime 1974, 1977, 1982, Grime *et al.* 1988), et de « *équilibre dynamique* » (Godron 1984 p 42, Van der Maarel 1988, George *et al.* 1992, Hobbs 1998). En effet, mes investigations ont contribué, entre autres, à répondre aux questions suivantes :

- ☞ une aridité croissante sous une même pluviosité entraîne-t-elle une modification radicale de la composition floristique ou bien simplement une réduction de la richesse spécifique (« *compétition* ») ?
- ☞ les réponses adaptatives de la végétation sont-elles fonction du type de sol ou peut-on identifier des règles plus générales (« *adaptation* ») ?
- ☞ comment les caractéristiques intrinsèques de croissance et de reproduction des espèces contribuent-elles à expliquer la structure du couvert et son potentiel évolutif (« *équilibre dynamique* ») ?

D'un point de vue application, l'amélioration de la gestion et de la planification de l'aménagement des territoires semi-arides doit pouvoir s'appuyer sur une compréhension toujours plus fine de leur fonctionnement et de leur évolution. Par exemple, je mentionnerai plus loin un exemple d'aménagements forestiers en brousse tigrée au Niger qui se révéla être en totale contradiction avec les règles de fonctionnement identifiées au cours de nos travaux (d'Herbès *et al.* 1997).

Les entrées possibles dans une problématique de « *écologie fonctionnelle* » sont multiples. En dehors des études sur la productivité, des études phénologiques ont, par exemple, permis de mettre en lumière la grande complexité du déterminisme du cycle de vie des plantes, ainsi que les propriétés adaptatives et résilientes de leur diversité au sein des communautés de savane (Granier & Cabanis 1975, Monasterio & Sarmiento 1976, Menaut & César 1979, Poupon 1979, Sarmiento & Monasterio 1983). Certains auteurs ont préféré adopter le point de vue de l'importance du stock de graines viables dans le sol (Carrière 1989) et du déterminisme biologique des germinations (Grouzis 1987). Concrètement, en fonction des moyens dont je disposais, ma démarche fut de tester quelques hypothèses fortes issues d'études antérieures sur les savanes africaines. Parmi les principales :

- ☞ la répartition des disponibilités hydriques pour les plantes en début de saison de croissance est essentielle dans la dynamique et le succès d'établissement des espèces annuelles ayant des conditions variées de germination et de survie des plantules. C'est le déterminant majeur de la composition et de la structure floristiques du tapis herbacé à maturité Cissé (1986).
- ☞ Il y a absence de compétition pour l'eau entre le couvert ligneux et le couvert herbacé en savane grâce à une stratification de leurs systèmes racinaires (Walker & Noy-Meir 1982).

- ☛ cette absence de concurrence est limitée aux couches profondes du sol et on admet l'existence d'une superposition des racines herbacées et ligneuses dans les horizons de surface (Knoop & Walker 1985).
- ☛ non seulement le PAM (Plant Available Moisture) mais aussi le PAN (Plant Available Nutrients) constituent les principaux déterminants de la structure et de la dynamique des savanes (Walker et Menaut 1988).

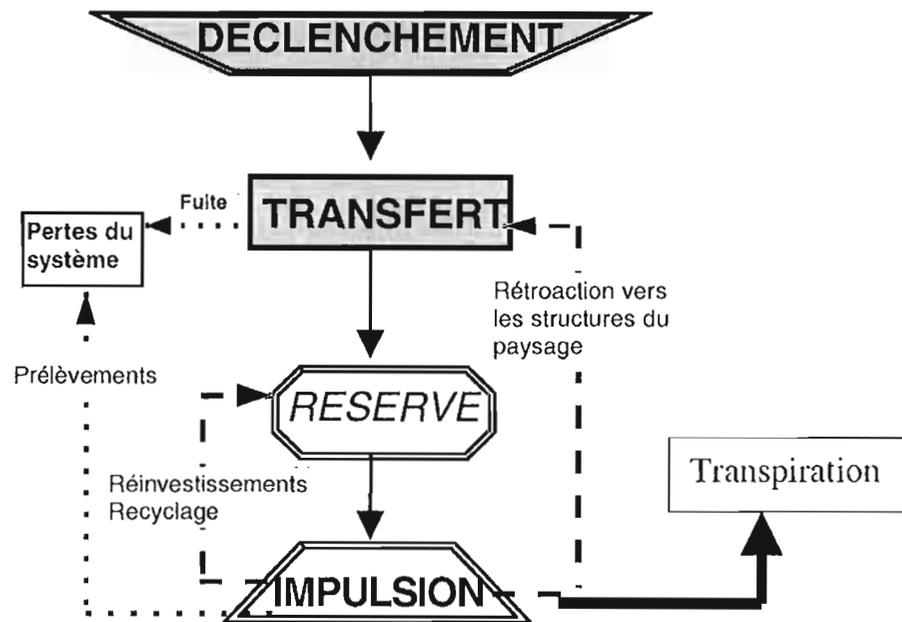
J'ai eu la chance de pouvoir collaborer avec des hydrologues travaillant à l'échelle de la toposéquence. Cette collaboration a été mise à contribution pour analyser la mise en place, le développement jusqu'à sa maturité, et la phénologie du tapis herbacé, ainsi que la phénologie des principales espèces ligneuses, en relation avec l'évolution de l'humidité du sol. L'analyse des relations phénologie-humidité du sol constitue la colonne vertébrale de mes travaux depuis 10 ans. J'ai complété ponctuellement les observations et mesures évoquées plus haut par des évaluations du stock de graines viables dans le sol (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1997), l'examen de profils racinaires (*Adamou 1995, *Seghieri 1995) et l'analyse des évolutions journalières et saisonnières du potentiel hydrique foliaire d'espèces ligneuses (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999, *Seghieri et Simier soumis). L'évolution intra-saisonnière de la pluviosité était systématiquement suivie et, en fonction de leur disponibilité, les paramètres bioclimatologiques étaient pris en compte. La durée possible des suivis sur le terrain étant limitée à quelques années (3 ans au plus), compte tenu des contraintes de travail en expatriation, l'expérimentation *in situ* a permis de compléter la variété des régimes d'apport hydrique par rapport aux opportunités pluviométriques naturelles (*Seghieri 1990, *Galle *et al.* 1997, *Seghieri et Galle 1999).

L'analyse a consisté à comparer les résultats entre différentes situations topographiques (effet redistribution des pluies), différents types de sol (effet comportement hydrique et fertilité chimique surtout) et différents niveaux de dégradation et d'encroûtement (effet anthropique et historique) de façon plus ou moins combinée suivant les situations. Les publications dont je suis l'auteur, ou l'un des co-auteurs, peuvent être consultées pour connaître les détails des protocoles utilisés.



P rincipaux résultats

(a)



(b)

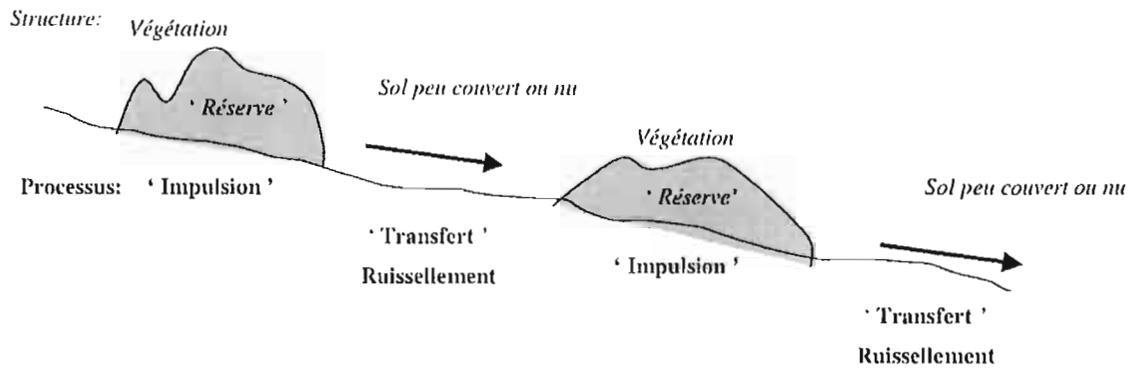


Figure 1 - Modèle australien de fonctionnement du paysage hétérogène (Ludwig *et al.* 1997 modifié)
Description dans le texte.

L'ordre de présentation de mes résultats n'est pas chronologique. J'ai préféré une présentation basée sur le modèle conceptuel australien de fonctionnement du paysage. En effet, issu de l'étude du fonctionnement de paysages arides, il représente particulièrement bien celui des savanes tropicales sèches que j'ai étudiées. C'est pourquoi, il constitue également l'ossature de mes futures recherches.

Le modèle australien '*Signal-Transfert-Reserve-Pulse*' (Déclenchement-Transfert-Réserve-Impulsion, Figure 1a) est issu de 10 années de recherches pluridisciplinaires sur les brousses tigrées australiennes (300 mm de pluviosité moyenne annuelle répartie de façon totalement imprévisible). L'équipe du programme '*Sustainable Landscape*' de la division '*Wildlife & Ecology*' du CSIRO a conçu ce modèle générique comme une synthèse de l'interprétation des résultats pluridisciplinaires qu'elle avait obtenus sur le fonctionnement de ces écosystèmes. La généralisation de cette conception systémique à d'autres paysages a fait l'objet d'un ouvrage (Ludwig *et al.* 1997).

L'hypothèse forte sous-jacente est la suivante. Etant présentes naturellement dans tous les environnements arides ou semi-arides, les taches nues, ou peu couvertes, permettent d'optimiser l'utilisation de la ressource hydrique par les organismes (Noy-Meir 1973). Ces taches sont en effet le siège d'un ruissellement plus ou moins abondant dans presque tous les milieux. Mais dans les milieux semi-arides et arides, **ce ruissellement garantit la stabilité de la production**. Sous les climats à contrainte hydrique forte, il fournit le complément de ressources indispensable à la végétation quelle que soit la variabilité des pluies (run-on). Un exemple typique illustrant la nécessité naturelle de ce processus est la brousse tigrée. C'est un paysage constitué d'une alternance de bandes nues et de bandes boisées orientées perpendiculairement à la pente. Les bandes nues constituent des impluviums pour les bandes boisées (Figure 1b).

Les principes du modèle sont les suivants (Figure 1a et 1b). Au départ, la pluie est le « *déclencheur* » de processus en chaîne. Le premier processus est la mise en mouvement, « *le transfert* », de l'eau et d'autres ressources au niveau des zones nues entre deux zones végétalisées. Il y a redistribution, d'une part de l'eau précipitée, d'autre part des nutriments, de la matière organique et des ressources biologiques à partir des zones végétalisées de mise en « *réserve* » où elles ont été immobilisées lors de l'événement pluvieux précédent. L'eau et les autres ressources transportées par le ruissellement vont s'accumuler alors dans les zones végétalisées qui obstruent le flux hydrique et de matière en aval des premières. Là, elles sont à nouveau stockées et remises en « *réserve* ». Cet apport soudain de ressources à « *la réserve* » déclenche l'intensification de l'activité (« *l'impulsion* ») des organismes présents: prélèvement des ressources de la « *réserve* », production, décomposition, minéralisation. « *L'impulsion* » produit donc elle-même des ressources qui vont, soit être recyclées ou stockées sur place (augmentation de la « *réserve* »), soit être transportées en aval (intensification du « *transfert* »). Il y a donc action directe (ruissellement) et retro-action (activité biologique, « *impulsion* ») de l'enchaînement des processus « *déclenchement-transfert-impulsion-mise en réserve* » sur la structure spatiale du système (Figure 1). Les tailles relatives des zones de transfert et des zones de réserve évoluent alors en fonction de l'intensité de l'activité biologique et de l'efficacité du système (processus et structure) à réguler les fuites (rapport pertes/recyclage minimisé).

Je me propose maintenant de montrer comment mes propres résultats, depuis 10 ans sur l'Afrique soudano-sahélienne et sahélo-saharienne, alimentent et éclairent sur les plans hydrique et végétal ce schéma conceptuel de base.

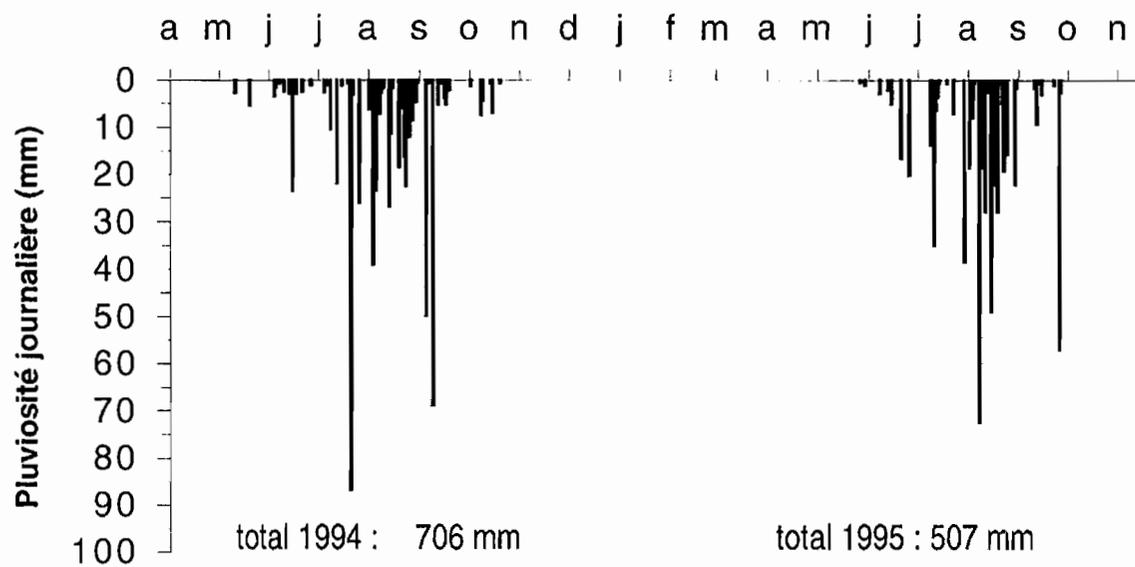


Figure 2 – Exemple de répartition des pluies en 1994 et 1995 au Sahel au Niger (site de Banizoumbou)

Facteurs de répartition de la ressource hydrique : déclenchement ⇨ transfert ⇨ réserve

Déclenchement : la pluie

Comme les autres écosystème semi-arides, le fonctionnement de la savane tropicale sèche est fortement conditionné par la répartition des pluies. Le caractère saisonnier marqué de la répartition des pluies (juin-septembre) caractérise leur climat (Figure 2), contrairement, par exemple, à des environnements arides à la pluviosité aléatoire (Noy-Meir 1973, Beatley 1974, Ludwig *et al.* 1997). Cette périodicité limite l'intervalle annuel au cours duquel l'activité de la majorité des plantes bénéficie d'un apport hydrique substantiel. D'un autre côté, l'abondance des pluies pendant cette période (500 à 800 mm par an) permet un développement diversifié de la végétation. Les effets, à la fois, de la rigueur et de la durée relativement longue de la saison sèche se traduisent par l'abondance des espèces caducifoliées, que ce soit en zone soudano-sahélienne comme au Nord-Cameroun (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1995, *Seghieri 1996), ou en zone typiquement sahélienne comme au Niger (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999). Cependant, la mise en réserve de l'eau dans certains types de sol peut aller jusqu'à un report hydrique d'une saison des pluies à l'autre comme dans les sols ferrugineux du Nord Cameroun (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994, 1995) ou les bas-fonds des jachères au Niger (*Seghieri & Simier, accepté). C'est pourquoi des espèces sempervirentes ou semi-sempervirentes sont toujours présentes. Dans les savanes étudiées, le tapis herbacé est composé à 90 % d'espèces annuelles, se dessèchant totalement entre deux saisons des pluies (sauf les graines). Le sol est donc presque nu en saison sèche, excepté la présence des arbres et arbustes feuillés ou non.

Une saison des pluies se caractérise aussi par la quantité totale de précipitations, mais surtout par la répartition des pluies au sein de la saison. Cette répartition peut présenter certaines variations d'une année à l'autre (Figure 2). Nos résultats démontrent l'influence de la variation des pluies en début de saison sur le recouvrement et la composition du couvert herbacé à maturité (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994). C'est dans une moindre mesure que la quantité de pluies après la période d'établissement des plantules influence leur croissance (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994). Juillet et août sont les mois où les pluies sont toujours les plus abondantes et les plus fréquentes. Elles permettent toujours aux plantules de germer et de se développer jusqu'à la dispersion des graines.

L'effet de la répartition des pluies, facteur déclencheur de l'apport et de la mise à disposition des ressources, est fortement modulé par la topographie et les caractéristiques des sols qui font varier la disponibilité hydrique pour les plantes (« *la réserve* ») dans l'espace et dans le temps.

Transfert et mise en réserve : redistribution spatiale de l'eau précipitée

Les trois facteurs principaux qui contrôlent la redistribution spatiale des pluies, et que j'ai abordés, sont : la topographie, les états de surface (incluant les croûtes de surface du sol et la densité de couvert végétal), et le type de sol.

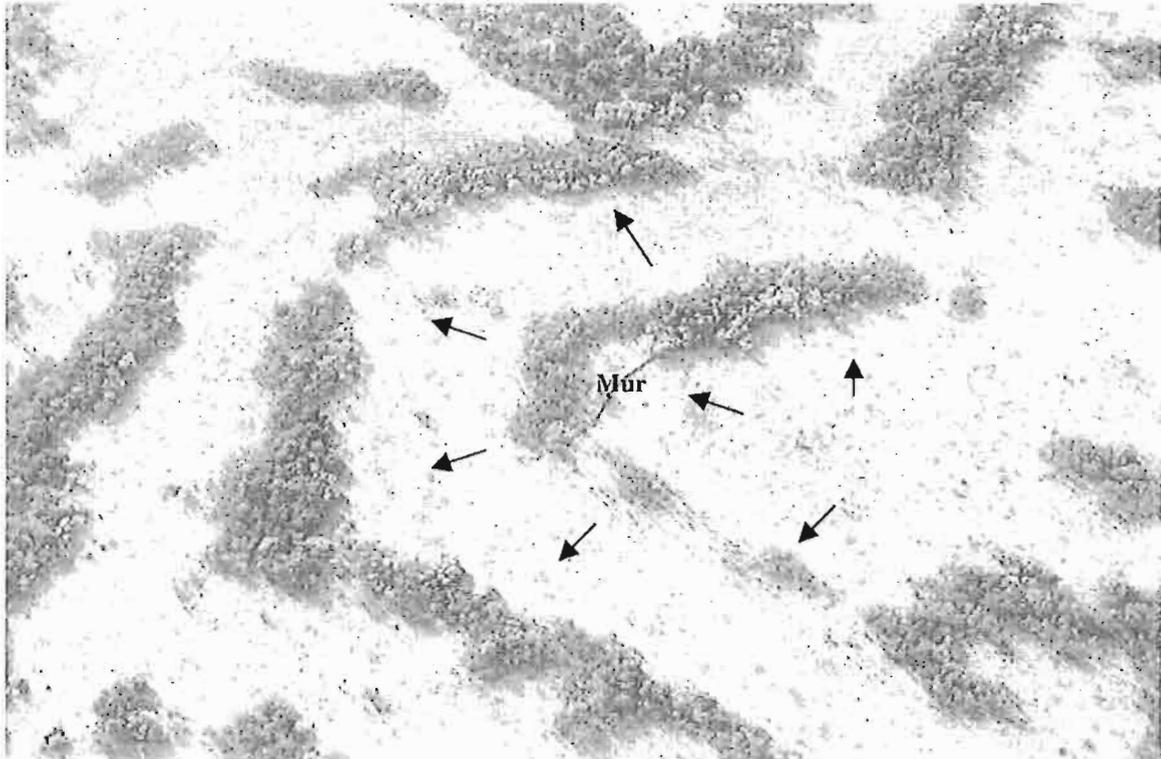


Figure 3 - Expérimentation sur la déviation du ruissellement en brousse tigrée au Niger (photo décembre 1999, B. Mougenot)

La topographie

- A l'échelle de la toposéquence -

La topographie s'est révélée déterminante pour expliquer les variations spatiales de l'amplitude des phénomènes et de l'évolution journalière et saisonnière du potentiel hydrique foliaire d'une Combretaceae semi-caducifoliée (*Guiera senegalensis*) sous des conditions climatiques invariantes et sur un même type de sol (sableux) au Niger (*Seghieri & Simier accepté, soumis). En effet, sept populations de *G. senegalensis* ont été suivies pendant deux saisons des pluies et une saison sèche. Les caractéristiques qui différenciaient les populations étaient la situation topographique, l'âge de la jachère, la densité d'arbustes, l'état de dégradation (encroûtement, nanisme des arbustes). Ne disposant pas de données exploitables concernant la variation du contenu en eau du sol sur l'ensemble des sept stations au cours des deux cycles, j'ai exclusivement basé mon analyse sur les processus ecophysiologiques observés à l'échelle de la population. Deux typologies, l'une sur la base de l'état hydrique des populations, l'autre sur la base de leur phénologie, ont été obtenues par des méthodes analytiques différentes et ont abouti à deux classifications différentes des sept populations. Mais ce qui est remarquable est que, dans les deux cas, le premier facteur de différenciation des groupes obtenus a été la situation topographique. Les peuplements en bas de pente bénéficient de plus d'eau (« run-on ») et subissent donc moins de stress hydrique que les peuplements en sommet de toposéquence. De plus, les argiles sont plus fréquentes en bas de toposéquence qu'en haut du fait du transport de sol par le ruissellement (phénomène d'érosion/dépôt de particules fines, Shackleton 1999). **Cet effet combiné, de la topographie et de la texture du sol**, sur la végétation a aussi été mesuré dans d'autres savanes, en particulier sur des Combretaceae semi-caducifoliées (Murphy & Lugo 1986, Breman & Kessler 1995, Devineau 1999).

- A l'échelle d'un plateau -

Avec S. Galle (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999) nous avons démontré, par une expérimentation *in situ* l'importance d'une pente même inférieure à 1% sur le « run-on » bénéficiant à la végétation ligneuse de fourrés situés en aval de zones dénudées. Il s'agit d'une expérimentation menée dans un site de brousse tigrée au Niger. Les bandes de végétation font de 5 à 10 mètres d'épaisseur (recouvrement le long de la pente) et plusieurs dizaines de mètres de largeur le long des courbes de niveau. Elles alternent avec des bandes de sol nu de 25 à 50 mètres d'épaisseur. Dans cette situation, un mur de béton installé en amont d'une bande boisée, et judicieusement orienté, déviait totalement le ruissellement, privant ainsi de ce complément hydrique la portion de la bande boisée située immédiatement en aval (Figure 3). Des fondations de 20 centimètres de profondeur évitaient les infiltrations latérales éventuelles. Au cours de la saison des pluies qui a suivi, les infiltrations mesurées à l'aval du mur, en bordure et au cœur du fourré, ont été comparées à celle d'une bande témoin. Nous avons ainsi mis en évidence une baisse très nette de l'infiltration au-delà de 10 cm de profondeur par rapport au témoin. Cette baisse s'accompagnait d'une remontée nette du front d'humectation (Figure 4). L'infiltrabilité du sol au départ et la diminution de l'infiltration du fait de la déviation du ruissellement étaient moins grandes dans la partie amont du fourré (upslope) que dans le cœur (central, Figure 4). Au contraire, au cœur du fourré, la remontée du front d'humectation fut particulièrement spectaculaire, en passant de plus de 5 m de profondeur (profondeur maximale des trous d'accès de la sonde à neutrons, non illustré) à seulement 2,50 m (Figure 4). Cette expérience sur le terrain démontre l'effet de pente sur **l'apport de ruissellement (« transfert », « run-on »), y compris quand ce ruissellement est généré sur de petites surfaces (quelques m²) et sur de faibles pentes (0.5%)**. Cependant, l'effet de la topographie sur le maintien d'un processus run-off/run-on aussi important est indissociable de l'effet de l'état de surface du sol abordé ci-dessous.

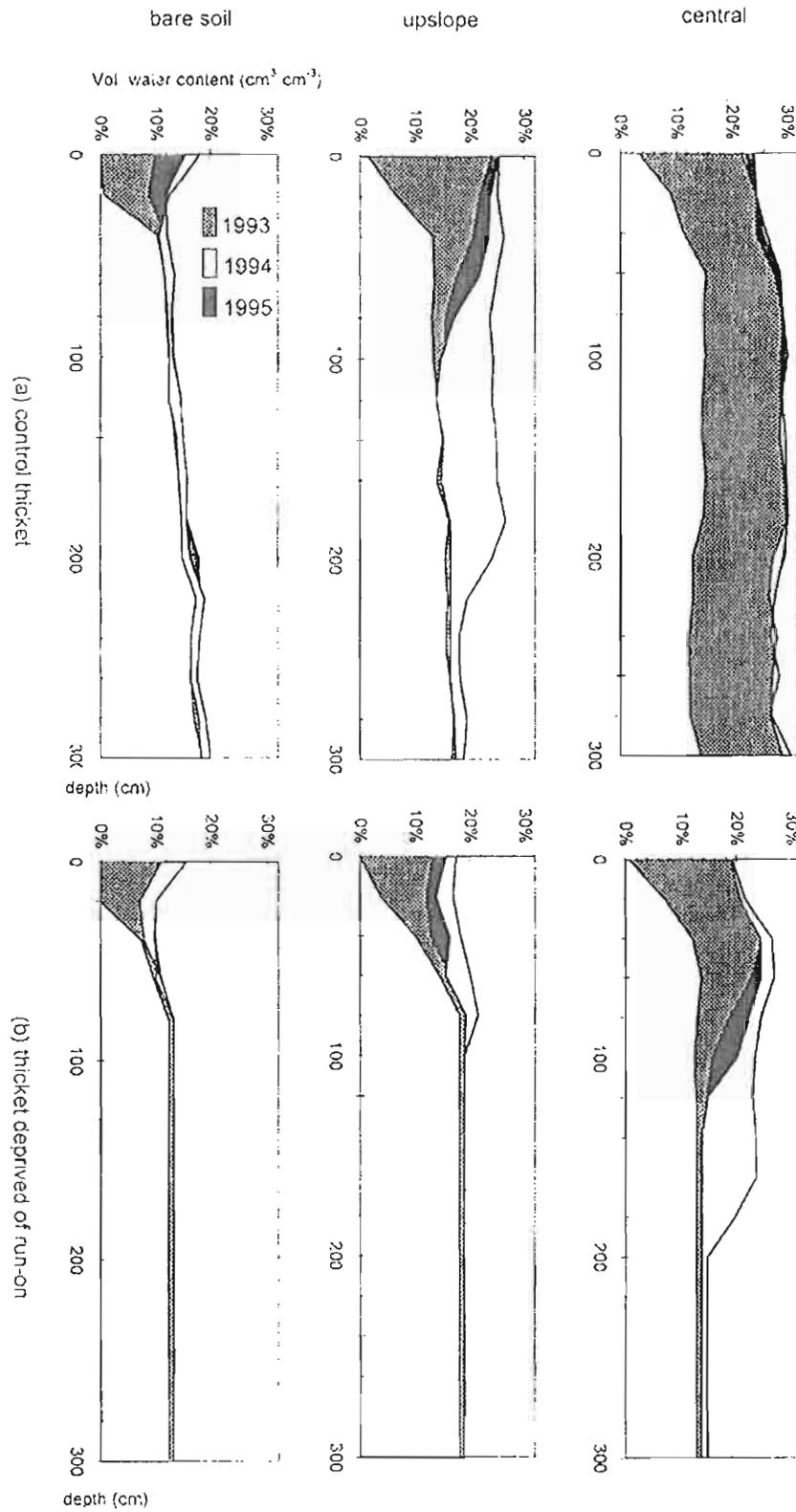


Figure 4 – Variation de l'infiltration d'amont en aval dans un fourré de brousse tigrée (a) témoin, (b) privé de l'apport de ruissellement (Seghier & Galle 1999)

Les états de surface : encroûtement et couvert végétal

L'encroûtement de la surface d'un sol détermine son niveau d'infiltrabilité (Casenave & Valentin 1989). Cet encroûtement est toujours inversement proportionnel au recouvrement et à la densité du couvert végétal avec lequel il caractérise l'état de surface du sol. Nos résultats ont montré l'importance de l'état de surface du sol sur la baisse ou l'augmentation des disponibilités hydriques pour les plantes et ses conséquences sur les caractéristiques stables de la végétation. **L'hétérogénéité des états de surface détermine celle de la disponibilité hydrique, et donc du couvert végétal**, et réciproquement, mais l'existence d'une faible infiltration dans un sol encroûté et peu couvert a différentes origines.

- La dégradation -

Même en situation topographique basse, un sol dégradé et encroûté en surface, comme par exemple le « hardé » que nous avons étudié au Nord-Cameroun, présente une infiltration réduite aux horizons de surface. Cette faible infiltrabilité ne permet le développement que d'un faible couvert végétal et d'un nombre d'espèces réduit. On a pu ainsi observer une réduction du nombre des espèces quand on passe du vertisol en bon état au Nord-Cameroun au « hardé » issu de vertisol (Seiny Boukar 1990) par dégradation (Tableau 1, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994, 1995). L'aridité se traduit aussi par la dominance d'espèces sahéliennes, ou résistantes au stress hydrique, au sein des communautés d'annuelles. Il s'agit par exemple de *Schoenefeldia gracilis*, *Microchloa indica*, *Aristida adscensionis* sur le « hardé » au Nord-Cameroun (Seghieri 1990, Seghieri *et al.* 1994). Nous avons aussi démontré, par une expérimentation simple *in situ*, que la stérilité des « hardés » était uniquement due à un dysfonctionnement hydrique issu de son encroûtement en surface (*Seghieri 1990). Ce sol ne présentait pas, en effet, de baisse de fertilité chimique. Une infiltration forcée à l'aide d'un arrosage effectué de telle manière que l'eau apportée stagnait sur place a permis de rendre ce « hardé » aussi productif que le vertisol resté en bon état dont il était issu. Le couvert herbacé a répondu par un développement proportionnel à l'augmentation de l'infiltration, avec un recouvrement (%) 10 fois supérieur à celui de la parcelle contrôle (Figure 5). De plus, la hauteur de la strate herbacée est passée de quelques centimètres à plusieurs dizaines. Le recouvrement s'est maintenu au moins une année au-delà de l'arrêt des arrosages (Figure 6, Seghieri 1990). La dynamique successionale a donc été relancée.

- L'équilibre naturel entre zones de transfert et zones d'accumulation -

Cependant, il peut également exister, à l'échelle du paysage, des sols encroûtés générateurs de ruissellement en nappe essentiellement. Ces croûtes ne sont pas issues de processus de dégradation, mais, au contraire, alimentent naturellement en ruissellement la végétation située immédiatement en aval. Le cas le plus typique est, évidemment, la brousse tigrée, confirmé par l'expérience du mur décrite précédemment. La végétation en bandes bénéficie d'une quantité d'eau très supérieure (jusqu'à 7 fois la pluie au Niger, Galle *et al.* 1999) à la seule pluie incidente, et ceci simplement du fait de l'apport du ruissellement (run-on) généré sur les bandes nues et encroûtées en amont. De l'amont vers l'aval, on constate une succession organisée et orientée des croûtes de surface (Casenave & Valentin 1989). Les croûtes grossières (indicateur de faible infiltrabilité), les croûtes d'érosion (indicatrices de départ de sol) et les croûtes de ruissellement (indicatrices de départ d'eau) dominant dans la bande nue (Figure 7). Puis elles disparaissent progressivement en aval pour faire place, à l'orée du fourré, à des croûtes de décantation (indicateur de dépôt de sol et d'eau stagnante) qui elles-mêmes disparaissent au profit de surfaces très perméables, dites « biologiques » au cœur du fourré dense (Figure 7, *Seghieri *et al.* 1996, 1997). Les croûtes d'érosion réapparaissent assez brutalement en aval du fourré, tandis que la réapparition des croûtes de ruissellement est plus progressive (Figure 7). Il existe une structuration de la végétation parallèle à l'organisation de ces croûtes. La densité de couvert croît de la bande nue amont jusqu'au cœur de la bande boisée.

Tableau 1 – Structure du couvert herbacé à maturité en relation avec l'année et le type de sol au Nord Cameroun (Seghier et al. 1994)

Types de sol	Structure	1986	1987
Sol ferrugineux	Nombre total d'espèces	22	28
		<i>Brachiaria stigmatifera</i> (43)	<i>Setaria pumila</i> (44)
	Couvert relatif (%) des espèces dominantes	<i>Schizachyrium exile</i> (27)	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (25)
		<i>Setaria pumila</i> (27)	<i>Brachiaria stigmatifera</i> (15)
Vertisol	Nombre total d'espèces	14	14
		<i>Loudetia togoensis</i> (34)	<i>Loudetia togoensis</i> (44)
	Couvert relatif (%) des espèces dominantes	<i>Schizachyrium exile</i> (20)	<i>Schizachyrium exile</i> (28)
		<i>Andropogon pseudapricus</i> (15)	<i>Andropogon pseudapricus</i> (15)
Hardé	Nombre total d'espèces	7	9
		<i>Schoenefeldia gracilis</i> (64)	<i>Schoenefeldia gracilis</i> (48)
	Couvert relatif (%) des espèces dominantes	<i>Microchloa indica</i> (34)	<i>Tetrapogon cenchriformis</i> (23)
			<i>Microchloa indica</i> (18)

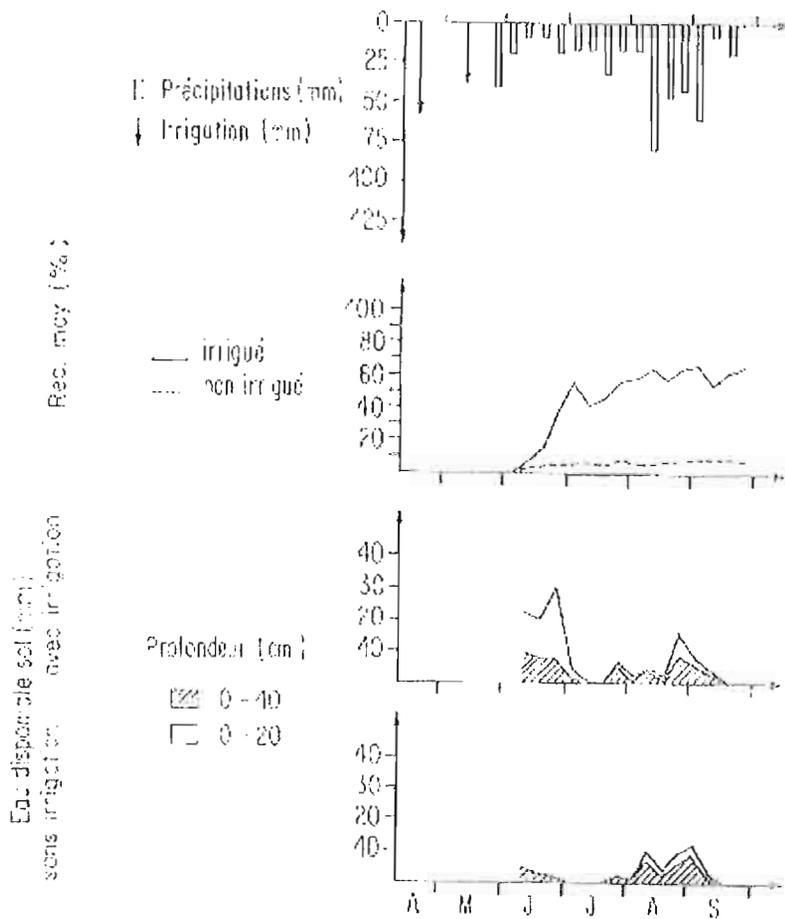
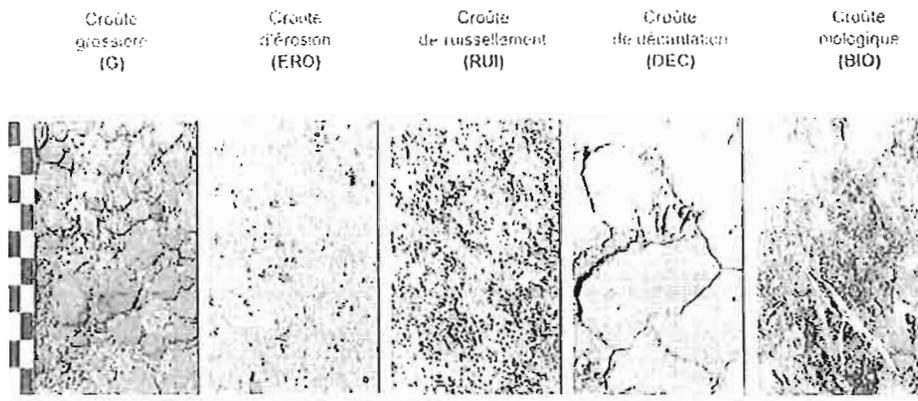


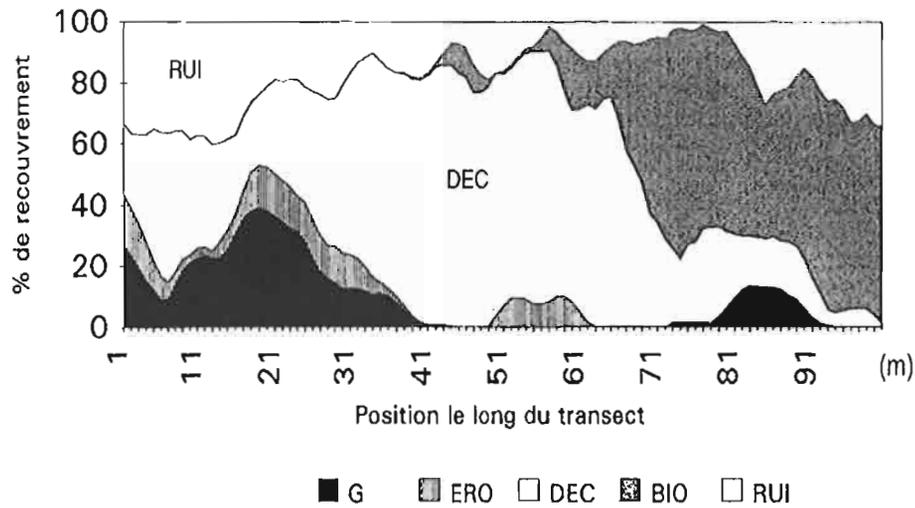
Figure 5 – Recouvrement herbacé (Rec. moy.) et eau disponible pour les plantes dans les tranches 0-10 et 0-20 cm de sol irrigué et témoin, sur « hardé » au Nord-Cameroun en 1987 (Seghieri 1990, Seghieri & Floret 1993)



Figure 6 – Surface irriguée en 1986 mais pas en 1987 (avant-plan) et surface irriguée en 1987 seulement (arrière-plan), photo juillet 1987 J. Seghieri, Seghieri & Floret 1993)



(a) Les 5 types de croûte reconnues le long de transects allant d'amont en aval d'un fourré (photo J.L. Rajot)



(b) Répartition des 5 types de croûte d'amont en aval d'un transect moyen de 20 m de long

Figure 7 – Reconnaissance et répartition des croûtes à la surface du sol le long de transects allant du sol nu en amont jusqu'au centre d'un fourré de brousse tigrée au Niger (Seghieri *et al.* 1996)

Au centre du fourré, la macro- et la micro- porosité de la surface du sol sont très élevées et conduisent à une absorption, au cours de la majorité des événements pluvieux (« déclencheurs »), de la totalité du ruissellement qui lui arrive de l'amont en plus de la pluie (Galle *et al.* 1999, *Ehrmann 2000). Cette porosité élevée est due à la densité racinaire et à l'activité de la faune du sol, en particulier les Termites qui y trouvent eau et nourriture (Ouédraogo & Lepage 1994). C'est donc **la combinaison de la topographie, de l'encroûtement et de la densité de végétation qui détermine l'hétérogénéité spatiale de la répartition des ressources hydriques à l'issue du « transfert »**. Le gradient de densité végétale s'accompagne d'une augmentation du nombre d'espèces et de changements de préférences écologiques des espèces. Sur le front amont des bandes végétalisées, *Guiera senegalensis* (espèce soudano-sahélienne) est quasiment la seule espèce ligneuse qui subsiste et *Microchloa indica* la seule espèce annuelle (*Seghieri *et al.* 1997, *Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999, *Couteron *et al.* 2000). En revanche, plusieurs espèces à tendance soudaniennes coexistent dans la communauté ligneuse du cœur du fourré, par exemple *Acacia macrostachya*, *Combretum nigricans*, *Grewia flavescens*, *Gardenia sokotensis* (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999, *Couteron *et al.* 2000). *Combretum micranthum* domine cette partie de la bande jusqu'en aval. Cependant les changements dans la composition du couvert peuvent également être moins marqués, comme en Australie où une seule espèce ligneuse (*Acacia aneura*) est présente dans tout le fourré boisé (Tongway & Ludwig 1994, Ludwig & Tongway 1995 et 1996, Tongway & Ludwig 1996, Ludwig *et al.* 1997, 2000). Couteron (1998) a travaillé sur la structure et le déterminisme d'autres formes de végétation contrastée qui ne peuvent être expliquées ni par des différences pédologiques, ni par des différences de niveau de dégradation ou d'exploitation passée, entre les bandes nues et végétalisées. Elles ne peuvent être comprises qu'en regard de l'action de la végétation elle-même (traces de séjour de l'eau, enrichissement en matière organique ou en éléments fins, microrelief surélevé sous l'action des racines et des Termites, *etc.*). La combinaison actuelle des états de surface du sol sous le couvert végétal ne peut être que postérieure à l'installation de ce couvert. Des structures analogues à la brousse tigrée, et autres structures dérivées, ont été décrites dans le monde entier sur des substrats divers, tant du point de vue de la géologie que de celui de l'épaisseur du sol, de sa texture et de ses caractéristiques chimiques. La composition de la végétation est également très diversifiée (*Montaña *et al.* 2001), mais des espèces différentes tiennent des fonctions comparables de structuration de la bande boisée, de capture du ruissellement venant de l'amont et d'augmentation de l'infiltrabilité du sol. *Tongway *et al.* (2001) proposent une synthèse des connaissances acquises sur les brousses tigrées qui ont été décrites dans la plupart des continents. On comprend qu'en **absence de toute perturbation, les tailles relatives des bandes végétalisées et des bandes nues reflètent un équilibre dynamique entre l'apport de ressources (eau et nutriments) et la biomasse que cet apport peut entretenir** (d'Herbès & Valentin 1997, Ichaou & d'Herbès 1997, Ichaou 2000, Ludwig *et al.* 2000). La plupart des projets forestiers au Niger consistaient à reboiser les bandes nues de brousse tigrée, y compris celles des brousses en bon état. En supprimant l'apport du ruissellement à la bande boisée immédiatement en aval, ce type d'aménagement aboutit inmanquablement, si le reboisement est techniquement bien réalisé, à la dégradation des bandes végétalisées préexistantes (*Galle *et al.* 1997, Ichaou 2000). **Pour l'aménagement, on peut donc mesurer l'importance des surfaces nues et encroûtées pour estimer l'ampleur de la dégradation, mais à condition de la ramener à leur importance naturelle dans le fonctionnement du même système en bon état.** Les brousses tigrées sont la preuve la plus immédiate de l'existence d'une échelle d'hétérogénéité naturelle du couvert végétal en l'absence de toute perturbation (Noy-Meir 1973, Ludwig *et al.* 2000). Cependant, les fonctions d'impluvium des zones nues, et d'accumulateurs de ressources des zones végétalisées peuvent être généralisées à tout autre milieu (Ludwig *et al.* 1997, 2000).

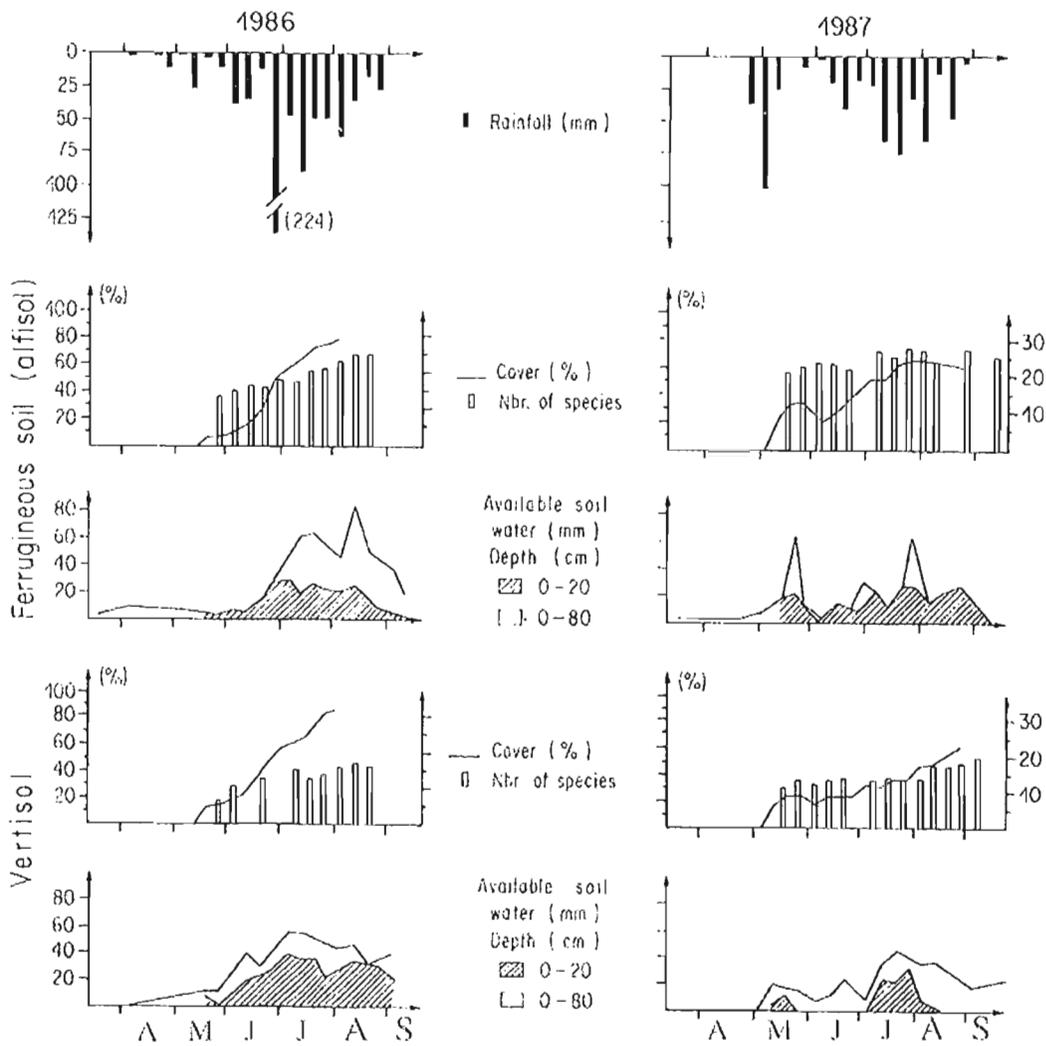


Figure 8 – Evolution saisonnière du recouvrement (cover) et du nombre d'espèces (Nbr. of species) du tapis herbacé, de la disponibilité en eau pour les plantes dans les tranches 0-20 et 0-80 cm de sol et de la pluviosité en 1986 et 1987 au Nord-Cameroun (site de Banizoumbou, Seghier *et al.*, 1994)

Type de sol

En conditions de non-encroûtement, à partir du moment où l'eau s'infiltré, c'est essentiellement la texture du sol qui intervient dans sa capacité d'infiltration, de rétention et de mise en réserve de l'eau. Les conséquences sont importantes sur le développement du couvert, en particulier herbacé.

Par exemple, en dépit d'une fertilité chimique élevée, le recouvrement herbacé sur sol argileux peut varier considérablement d'une année à l'autre. Ainsi au Nord-Cameroun, j'ai pu montrer que, sous des précipitations peu abondantes et espacées, le vertisol accuse une aridité plus marquée que le sol ferrugineux dans les 20 premiers centimètres de sol (Figure 8, Seghieri 1990, Seghieri *et al.* 1994). La forte capacité de rétention hydrique du vertisol se traduit par une possibilité d'extraction de l'eau par les plantes à partir de volumes infiltrés plus élevés que dans les sols à texture grossière (Hillel 1988). Sur vertisol, le report hydrique disponible pour les plantes entre deux pluies est supprimé dans les 20 premiers centimètres de sol pour des espacements de pluies inférieurs comparé au sol ferrugineux (Figure 8, année 1987). C'est pourquoi, le vertisol accentue, en quelque sorte, l'effet de l'aridité climatique. Cela confirme les résultats obtenus, ou pressentis, dans d'autres sites africains (Frost *et al.* 1986, Fournier 1990) concernant la faible production sur les sols argileux en conditions de pluies peu fréquentes et peu abondantes. En revanche sous des conditions de pluies abondantes et fréquentes, cette forte capacité de rétention de l'eau du sol argileux lui confère une disponibilité hydrique supérieure au sol ferrugineux (Figure 8, année 1986). La saturation est atteinte après l'infiltration d'un plus grand volume d'eau, et constitue donc un avantage par rapport à un substrat à texture grossière (plus forts drainage et évaporation, saturation pour des volumes infiltrés inférieurs). La réserve utile du vertisol est supérieure à celle du sol ferrugineux (Seiny Boukar 1990). Les vertisols accentuent, de façon relativement homogène sur toute leur épaisseur, les effets des variations de la pluviosité. Ils peuvent être hydromorphes ou avoir tendance à s'aridifier. Dye & Spear (1982) avaient également constaté une variation inter-annuelle de la production végétale plus grande sur les sols à forte teneur en argile que sur les sols sableux. Ces caractéristiques hydriques se reflètent dans la composition de sa communauté herbacée. Sur le vertisol en bon état, les espèces répandues en zone soudanienne dominant (*Loudetia togoensis*, *Andropogon pseudapricus*) accompagnées d'un nombre non négligeable d'espèces tolérant l'excès hydrique (*Sporobolus festivus*, *Panicum laetum*, *Fimbristylis hispida*, *Spermacoce filifolia* etc., *Seghieri *et al.* 1994).

Les horizons de surface du sol ferrugineux sont à texture grossière, sableuse (Seiny Boukar 1990). L'eau, qui n'est retenue qu'en faible quantité, est également vite disponible pour la végétation, mais cependant peu de temps car rapidement drainée et évaporée. Les reports d'eau disponible pour les plantes sont, dans ces horizons, possibles à des fréquences de pluies inférieures aux fréquences nécessaires dans des argiles comme celles du vertisol. Les variations de disponibilité en eau reflètent étroitement les variations de la pluviosité (*Seghieri 1990, 1996, Seghieri *et al.* 1994, 1995). Cependant, en profondeur, le sol ferrugineux présente des horizons argileux (Seiny Boukar 1990), que peuvent atteindre les racines des arbustes et des arbres (*Seghieri 1995). Ils permettent un report hydrique entre les 2 saisons des pluies meilleur non seulement que dans les horizons de surface du même sol, mais également que dans le vertisol (Figure 8, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994, 1995). Les sols ferrugineux présentent une capacité de stockage plus importante dans les horizons argileux de profondeur. La profondeur irrégulière de la cuirasse rend variable l'épaisseur d'un sol à texture déjà hétérogène. La densité élevée des arbres et arbustes contribue également à la multiplication des micro-sites. Cette forte hétérogénéité locale du substrat offre autant de niche-refuges potentielles pour les espèces les moins bien adaptées aux conditions moyennes de la station (Godron *et al.* 1981, Frost *et al.* 1986). Par conséquent, le sol ferrugineux présente une diversité biologique considérable comparativement à tous les autres types de sol sur lesquels j'ai travaillé, et ce même si le recouvrement végétal (%) est comparable (Figure 8). Cette diversité se traduit par la présence d'un nombre

d'espèces, tant herbacées que ligneuses, plus élevée que sur les autres types de sol (Figure 8, Tableau 1, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994, *Seghieri *et al.* 1995).

Le type de sol intervient donc sur la répartition des ressources hydriques pour la végétation (« réserve ») par sa texture et par sa structure à différentes échelles.

Tableau 2 – Répartition spécifique des graines viables dans les 15 premiers centimètres de profondeur, par type de sol, au Nord-Cameroun (Seghieri 1990 modifié).

Types de sol	Espèces	Nbr graines/m ²
Sol ferrugineux	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	496
	<i>Cyperus esculentus</i>	207
	<i>Digitaria leucardii</i>	100
	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	85
	<i>Fimbristylis hispidula</i>	85
	<i>Setaria pumila</i>	68
	<i>Tetrapogon cenchrifomis</i>	62
	<i>Schizachyrium exile</i>	49
	<i>Spermacoce ruelliae</i>	20
	<i>Andropogon pseudapricus</i>	10
	Vertisol	<i>Loudetia togoensis</i>
<i>Schoenefeldia gracilis</i>		604
<i>Schizachyrium exile</i>		18
<i>Andropogon pseudapricus</i>		9
<i>Setaria pumila</i>		9
<i>Fimbristylis hispidula</i>		4
<i>Digitaria leucardii</i>		4
<i>Cyperus esculentus</i>		4
<i>Tetrapogon cenchrifomis</i>		4
Hardé		<i>Schoenefeldia gracilis</i>
	<i>Andropogon pseudapricus</i>	40
	<i>Loudetia togoensis</i>	22
	<i>Schizachyrium exile</i>	22
	<i>Fimbristylis hispidula</i>	2
	<i>Setaria pumila</i>	6
	<i>Brachiaria stigmatisata</i>	4

Relations entre les rythmes d'activité de la végétation et l'hétérogénéité de la répartition de la ressource hydrique : réserve ⇨ impulsion

Végétation herbacée annuelle

Graines : potentiel hérité

La communauté d'espèces annuelles qui se met en place est issue du stock de graines viables du sol qui résulte lui-même des contraintes et des opportunités de reproduction des générations antérieures. Ceci a été démontré dans l'étude sur l'influence des facteurs de « *transfert* » sur l'hétérogénéité des caractéristiques végétales stables. Les graines sont le seul élément de survie des plantes annuelles pendant la saison sèche (Went 1979), autrement dit entre des générations éminemment variables et fluctuantes et soumises à des perturbations fatales au cours de leur développement. Le stock de graines viables dans le sol constitue le potentiel des communautés d'espèces annuelles. A une exception près (sur le sol ferrugineux au Cameroun, *Seghieri 1990), j'ai observé des dominances globalement comparables dans le spectre floristique des graines viables dans le sol et celui du couvert aérien (Tableaux 1 et 2). Selon un cycle de rétroactions, la dominance des espèces sous forme de graines contribue et entretient l'avantage compétitif des espèces qui tiennent ce rang dans la communauté et inversement. J'ai également pu observer que cet effet d'« *héritage* » est plus ou moins tamponné par l'effet du « *transfert* » (Figure 1). En effet, le vent et le ruissellement sont susceptibles, sur les zones peu végétalisées, de favoriser l'arrivée, dans les zones végétalisées, de graines d'espèces absentes du stock en place. Ces graines peuvent alors trouver des conditions favorables de germination lorsqu'elles sont piégées à la surface du sol (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1997). Par exemple, *Microchloa indica*, co-dominante sur « hardé » au Nord-Cameroun (Tableau 1), était absente du stock de graines viables dans ce sol (Tableau 2). L'expérimentation du mur sur la brousse tigrée au Niger a montré également, en plus de l'importance du « run-off » comme ressource hydrique supplémentaire pour la strate ligneuse, son importance comme transporteur de graines et apport de sédiments à la bande végétalisée, (*Seghieri & Galle 1999). En effet, on a mesuré une baisse de densité chez certaines espèces annuelles en aval du mur mais pas de différence significative d'infiltration dans leur zone racinaire (0-10 cm de profondeur). On a, de plus, observé (mais non recensé) des nombreuses plantules contre la face amont du mur dans le voile sableux qui s'y était accumulé (Figure 9). **On améliorera certainement beaucoup la compréhension du fonctionnement des écosystèmes secs en analysant la ressource hydrique aussi du point de vue de son rôle comme agent de « *transfert* » biologique.**

Germination et installation

Une fois en place le potentiel de graines susceptibles de germer, le développement du tapis herbacé suit une sigmoïde que ce soit en biomasse (Cornet 1981, De Ridder *et al.* 1982, Penning de Vries 1982, Hiernaux 1984, Cissé 1986, Grouzis 1987), en recouvrement (Figure 8, 1986, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994, *Seghieri 1996), ou en nombre d'individus (*Seghieri *et al.* 1997). On observe d'abord une phase de germination et d'installation, reflétée dans la première partie de la courbe et correspondant à une croissance exponentielle du couvert (Penning de Vries 1982, *Seghieri 1990).

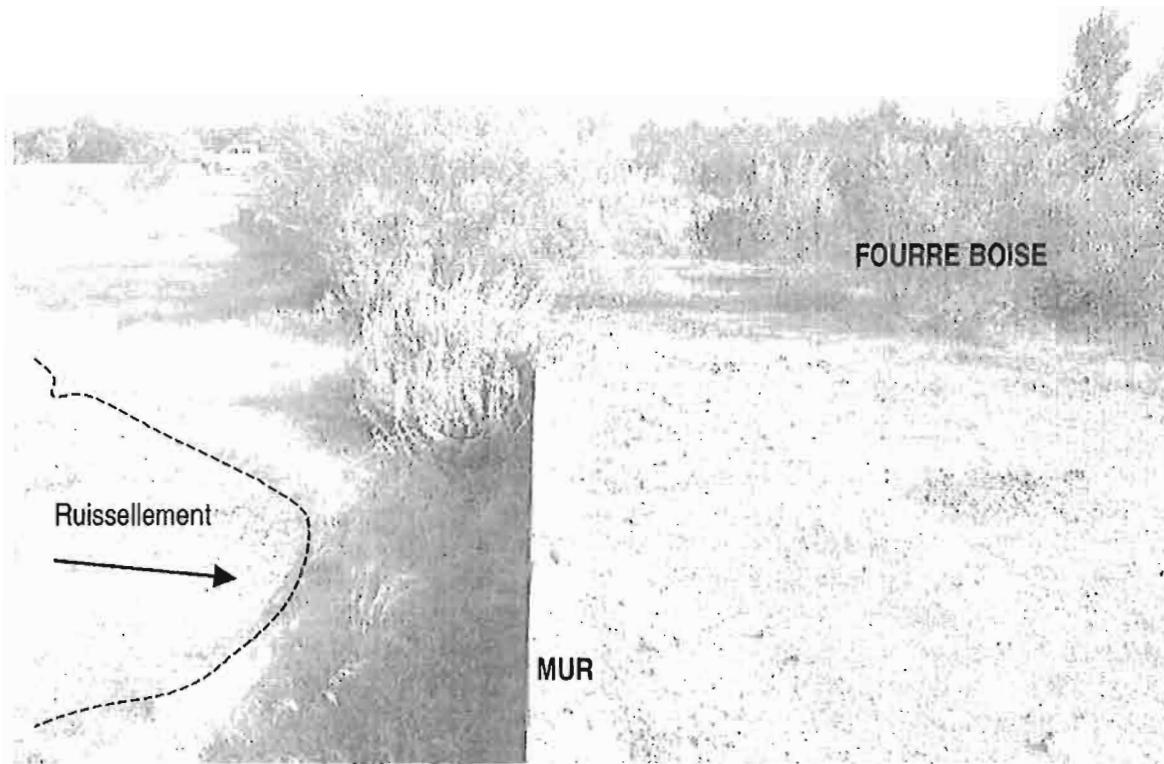


Figure 9 – Couvert herbacé 6 ans après la construction du mur, Banizoumbou, Niger (photo B. Mougnot, décembre 1999)

Le succès d'installation des plantules germées dans l'année dépend étroitement de la durée pendant laquelle les premières pluies humidifient le substrat. Une pluie qui ne s'évapore pas avant 2 jours est nécessaire pour permettre la levée des plantules, d'après la vitesse de germination des plantes annuelles (Figure 10, *Seghieri 1990). Une répartition régulière de pluies d'intensité et de quantité faibles mettront plus de temps, mais avec moins de « fuites », pour conduire à l'apparition des premières plantules qu'une répartition discontinue de grosses pluies intenses. Ces dernières induisent une germination en masse mais aussi un fort ruissellement. De plus, pour prolonger l'humidification du sol et réussir l'installation des plantules, l'intervalle qui sépare les pluies doit être relativement court, sinon on assiste à l'apparition des plantules par vagues (Figure 8, année 1987). Une saison des pluies dont les hauteurs cumulées s'accroissent progressivement induit une augmentation progressive du nombre d'espèces partant des moins exigeantes (en général les plus précoces) jusqu'aux plus exigeantes (les plus tardives, voir Figure 8, année 1986). Les plus précoces prennent de plus grands risques de disparition, leur germination et/ou leur installation pouvant être suivies par une période trop longue sans pluie. Par contre, elles occupent le terrain en premier, en limitant les possibilités d'installation des plus tardives. Si les pluies sont très fortes et régulières dès le début, les espèces des deux catégories s'installent en même temps et l'occupation de l'espace et des niches est rapidement maximale (Figure 8, année 1987). L'importance relative d'une espèce dans la communauté dépend donc de l'espace qu'elle peut coloniser au moment de son installation et de la proportion de sa population qui demeure épargnée par les déficits hydriques successifs (*Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994). C'est pourquoi la plupart des auteurs reconnaissent la répartition des pluies en début de saison, plus que les quantités annuelles d'eau précipitée, comme étant le déterminant majeur de la composition et de la structure du couvert annuel en fin de saison de croissance (Stroosnijder & Van Heemst 1982, Cisse & Breman 1982, Breman *et al.* 1982, Dye et Spear 1982, Hiernaux 1984, Cisse 1986, Frost *et al.* 1986, Grouzis 1987, Walker & Menaut 1988).

Croissance et maturité

Une période de croissance continue et linéaire correspond à la période pendant laquelle les pluies ne sont jamais limitantes (juillet-août, Figure 8). Cette phase peut être tronquée par la nécessité d'une nouvelle phase d'installation si la pluviosité qui précède a réduit à l'échec l'installation des premières vagues de plantules par une trop grande irrégularité des pluies (Figure 8, 1987). Enfin, la dernière phase est une phase de stabilisation de la croissance. Elle correspond à la maturation sexuelle du couvert (Grouzis 1987, Penning de Vries 1982, *Seghieri *et al.* 1994) et à l'arrêt progressif de son développement, bien que les Dicotylédones annuelles et certaines Monocotylédones continuent de croître lentement (Cissé 1986). A maturité, le recouvrement herbacé est surtout fonction de la densité de plantules atteinte en fin d'installation, de la précocité de cette installation - car celle-ci détermine la longueur de la période de croissance - et dépend donc seulement *in fine* de la quantité d'eau précipitée. L'arrêt de la croissance correspond à l'entrée en floraison puis en fructification et intervient, chez les Graminées annuelles, avant le dessèchement du sol (Figure 8, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994, *Seghieri 1996, *Seghieri *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999). Les comparaisons à l'échelle du bassin versant (au Nord-Cameroun) n'ont pas montré de variations spatiales et temporelles très importantes des phases phénologiques ni des communautés ni des populations. La maturation des plantes annuelles est apparemment sous un autre contrôle que celui de la disponibilité en eau dans ces savanes. Peut-être le contrôle génétique domine-t-il en conditions hydriques non limitantes (Kochmer & Handel 1986, Friedel *et al.* 1994, Devineau 1999).

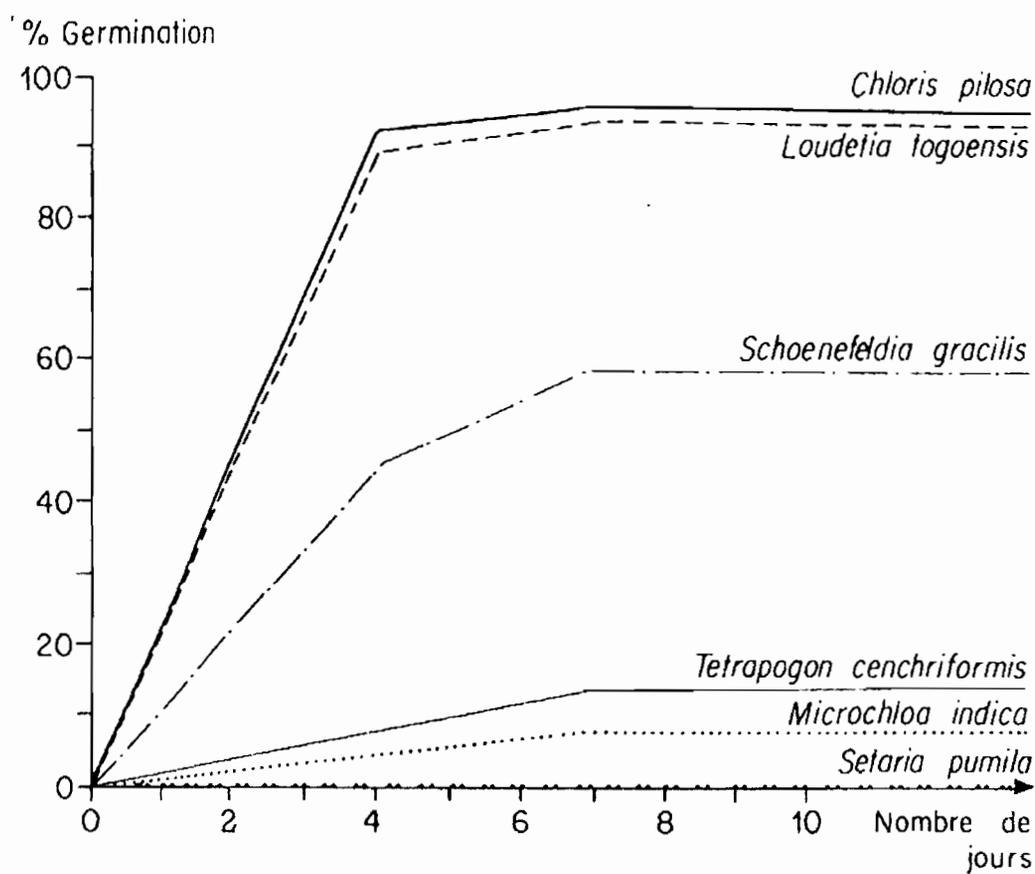


Figure 10 – Evolution du taux de germination de quelques espèces annuelles du Nord-Cameroun (Seghieri 1990)

Tableau 3 – Recouvrement relatif (%) des espèces dominantes sur hardé au Nord-Cameroun, en conditions d'irrigation et en conditions naturelles (Seghieri 1990)

Espèces	1986		1987	
	conditions naturelles	conditions irriguées	conditions naturelles	conditions irriguées
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	64	96	48	88
<i>Microchloa indica</i>	34	-	18	-
<i>Brachiaria stigmatisata</i>	-	39	-	-
<i>Tetrapogon cenchriformis</i>	-	-	23	-

Variation inter-annuelle du couvert en fonction du type de sol

La répartition des pluies agit au travers, d'une part de la sensibilité des espèces au stress, variable en fonction du niveau de dégradation du milieu et du stade de croissance de la plante, d'autre part de leur vitesse d'installation et de croissance. Ainsi, malgré une dominance assez marquée de quelques espèces (*Schoenefeldia gracilis* sur hardé, *Loudetia togoensis* sur vertisol et *Setaria pumila* sur sol ferrugineux au Cameroun, *Microchloa indica* sur brousse tigrée au Niger), j'ai pu observer une certaine variabilité inter-annuelle de la composition floristique (Tableau 1, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994). Elle diffère en fonction du type de sol.

La grande homogénéité du vertisol et sa fertilité chimique relativement élevée (Seiny Boukar 1990) favorisent la dominance des mêmes espèces chaque année et une grande stabilité de la composition et de la structure de la communauté (Tableau 1, Seghieri 1990, Seghieri *et al.* 1994). Seule l'irrégularité des pluies, amplifiée sur ces sols, semble contribuer au maintien d'une diversité spécifique non négligeable (*Seghieri 1990). Au contraire, la faible fertilité relative des sols ferrugineux, aggravée par une récente exploitation (jachère jeune), limite la vitesse à laquelle les végétaux parviennent à maturité et donc, par contrecoup, limite également la vitesse à laquelle la communauté annuelle atteint l'équilibre compétitif (Frost *et al.* 1986). Ceci contribue encore à l'établissement d'un nombre plus élevé d'espèces et limite la dominance et la stabilité de la structure et de la composition du couvert annuel à maturité. L'hétérogénéité de ce type de sol combinée à la variabilité des pluies modifie chaque année la hiérarchie des espèces annuelles (Tableau 1), sur la base de leur complémentarité (Rice 1989, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1994).

Inter-actions biologiques

Nos résultats sur le couvert annuel indiquent également que la « sélection » des espèces composant la communauté mature, à partir du stock de graines viables existant dans le sol, s'effectue aussi par une interaction avec l'accès à des ressources autres qu'hydriques. En effet, la variation importante des disponibilités hydriques fait que l'espace et la lumière peuvent devenir limitantes quand la ressource hydrique ne l'est plus, et ce de façon déterminante pour la structure de la communauté finale (« *ressource ratio hypothesis* », Tilman 1985, 1987). L'irrigation du « hardé » au Nord-Cameroun a provoqué la réduction du nombre d'espèces sur ce sol et la disparition de *M. indica* (l'espèce co-dominante en conditions naturelles), tout en renforçant la dominance de *S. gracilis* (Tableau 3, Seghieri 1990). La vitesse de croissance de *S. gracilis*, en conditions contrôlées favorables, est relativement élevée (Seghieri 1990) et fait suite à une vitesse de germination déjà supérieure à celle de *M. indica* (Figure 10). En exploitant ainsi rapidement les ressources disponibles, *S. gracilis* croît et renforce sa capacité d'extraction. Non seulement elle réduit directement les ressources pour les autres espèces (« *exploitation competition* »), mais aussi elle interfère sur leur accessibilité aux ressources en colonisant l'espace plus rapidement (« *interference competition* », Keddy 1989). Il y a alors exclusion compétitive des espèces moins plastiques (Walker et Peet 1983, Keddy 1989, *Seghieri 1990). **La plasticité est un avantage certain en conditions de ressources variables pour pouvoir ajuster l'efficacité d'acquisition des ressources à leur abondance** (Tilman 1982, 1987). Une autre illustration de l'importance de la lumière en zone semi-aride, et qui renforce la théorie de Tilman, est fournie par des résultats obtenus sur la brousse tigrée au Niger (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999). J'ai montré qu'il n'existait pas de différence significative entre le centre du fourré de brousse tigrée et sa bordure amont, ni dans la disponibilité en eau pour les plantes dans les 10 premiers centimètres de sol ni dans la densité de *M. indica*. Or, *M. indica* domine la communauté en bordure amont mais elle est supplantée au centre du fourré par *Cyanotis lanata* qui présente une densité 12 fois plus élevée au centre qu'en bordure de fourré, accompagnée d'un nombre d'autres espèces également plus élevé au centre (*Seghieri *et al.* 1997, *Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999). L'importance relative de *M. indica* régresse donc en conditions d'accès limité à la lumière et elle domine, en tant

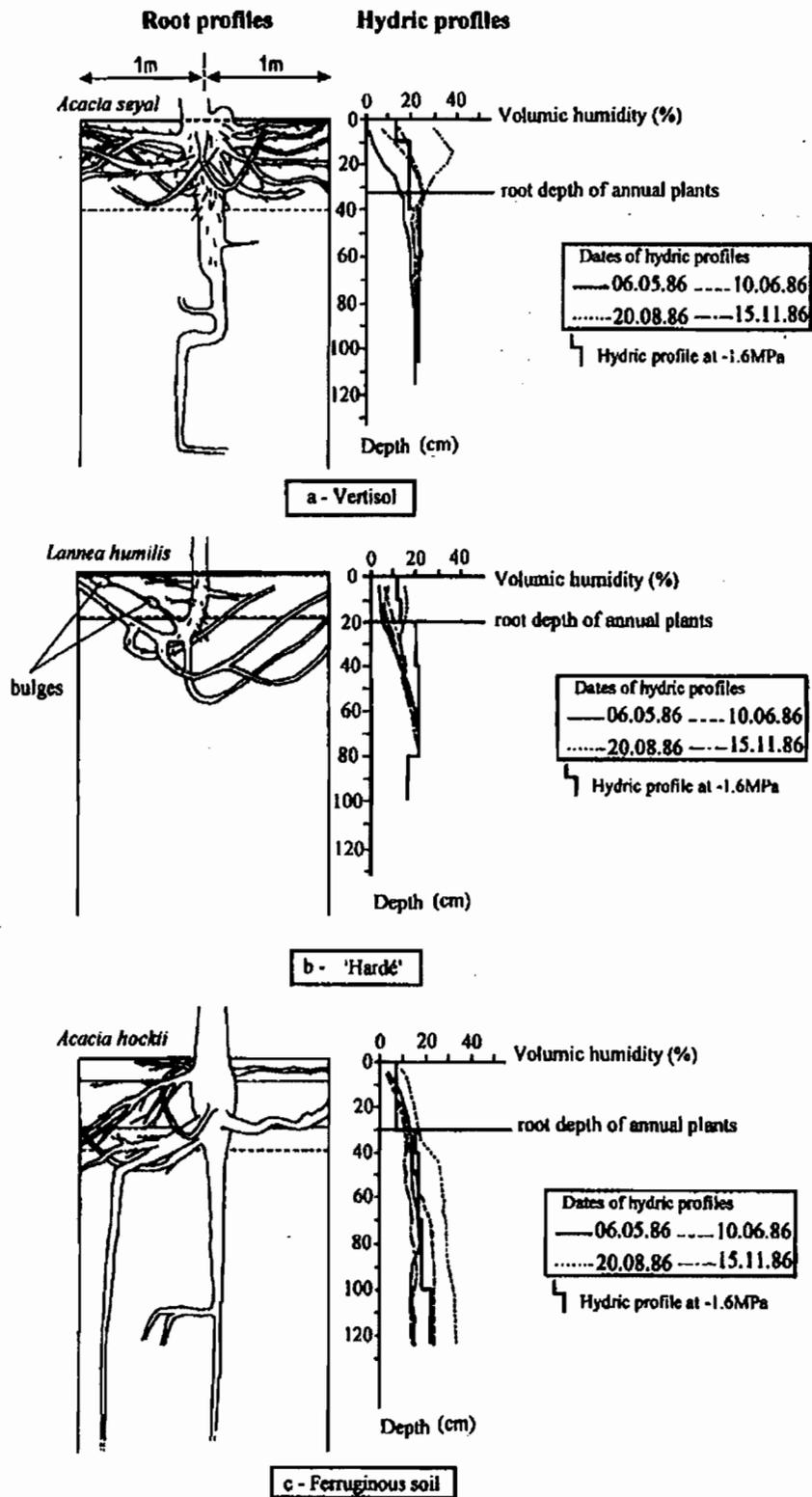


Figure 11 – Profils racinaires de 3 espèces ligneuses, profondeur des racines du tapis herbacé et profils hydriques à différentes dates, dans les 3 types de sol étudiés au Nord-Cameroun en 1986 (Seghier 1995).

qu'espèce résiduelle, à cause de la disparition des autres espèces tolérant moins bien les conditions de lumière abondante (*Seghieri & Galle 1999) alors que son abondance absolue ne varie pas. De plus, beaucoup d'espèces ne tolèrent pas les conditions d'alternance des états d'engorgement et de dessèchement intenses du sol dans la zone amont du fourré, ce qui n'est pas le cas de *M. indica* (*Seghieri *et al.* 1997). Plus au centre du fourré encore, là où la densité d'arbustes est maximale, aucune herbe ne subsiste sauf dans les zones situées à l'aplomb des trouées de la canopée (*Ehrmann 1999).

Dans les savanes tropicales sèches, la répartition de la végétation résultant des variations de la disponibilité en eau induit différentes combinaisons d'autres ressources limitantes telles que l'espace et la lumière.

Végétation ligneuse

Principales différences morphologiques et fonctionnelles avec les herbacées annuelles

La principale différence morphologique réside dans le fait que le système racinaire des arbustes, plus développé mais moins dense, leur permet de bénéficier de l'exploitation d'un plus grand volume de sol mais moins intensément que la strate herbacée (*Seghieri 1995). A l'inverse, les plantes herbacées ont des racines fines, touffues et denses -ce qui suppose une exploitation rapide des ressources une fois qu'elles sont installées - mais limitées aux horizons de surface (Figure 11, *Seghieri 1995). Sur les sols non encroûtés, les racines d'arbustes sont à la fois plus profondes et les racines latérales en surface beaucoup plus longues (jusqu'à plusieurs dizaines de mètres du tronc) comparativement aux herbacées annuelles. Cependant, le système racinaire des arbustes varie en fonction du sol (Figure 11, *Seghieri 1995). J'ai montré ainsi que, l'infiltration étant restreinte aux premiers dix à vingt premiers centimètres dans les « hardés », les racines d'arbustes et des plantes herbacées se limitent à ces mêmes horizons (Figure 11, *Seghieri 1995), les autres différences restant identiques. L'existence d'un pivot et de racines latérales denses superficielles caractérisent les arbustes croissant sur vertisol.

La pérennité des structures d'exploitation des ressources (souterraines et aériennes), que les plantes annuelles doivent, elles, établir chaque année, est la deuxième différence majeure du point de vue conséquences fonctionnelles, entre herbe et arbustes. Les arbustes peuvent tirer plus rapidement profit du moindre apport hydrique, et ce sur une période plus longue.

Hétérogénéité fonctionnelles des communautés

Le couvert ligneux présente une grande diversité de rythmes d'activité qui sont répartis au long de toute l'année (Figure 12, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1995, *Seghieri 1996, *Galle *et al.* 1997, *Seghieri et Galle 1999, *Seghieri & Simier accepté). Les rythmes d'activité que nous avons observés coïncident avec les résultats d'autres auteurs dans d'autres savanes africaines (Menaut et César 1979, Poupon 1979, Piot *et al.* 1980, Nouvellet 1987, Fournier 1990). Le sol ferrugineux au Nord-Cameroun est le type de sol sur lequel j'ai observé la diversité phénologique la plus élevée, avec une grande complémentarité des rythmes de vie (Figure 12, *Seghieri *et al.* 1995, *Seghieri 1996). L'hétérogénéité de ce sol favorise et maintient cette diversité. La strate ligneuse est composée, presque en totalité, d'espèces à activité photosynthétique et/ou reproductive partielle ou totale en saison sèche (« arido-actives » au sens d'Evenari 1986, Figure 12). En revanche, lorsqu'elle est faible et de courte durée, la disponibilité hydrique détermine une concentration des cycles sur la saison des pluies à l'échelle de la communauté. Ainsi, le nombre d'espèces « arido-actives » se réduit en passant sur le vertisol, pourtant en bas de toposéquence. Enfin, le « hardé » présente une communauté ligneuse à dominante « arido-

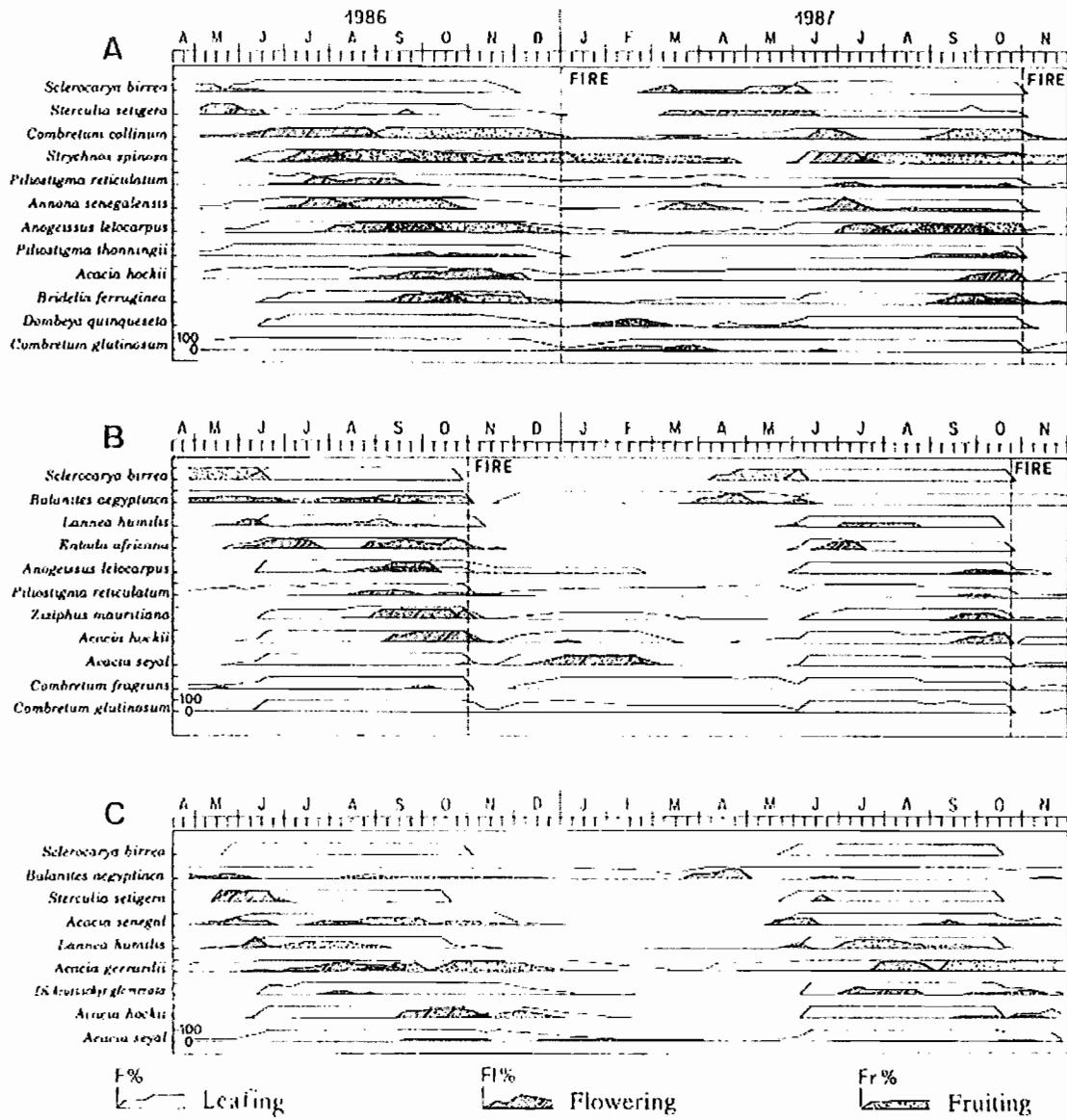


Figure 12 – Phénogrammes des espèces ligneuses les plus abondantes sur els 3 types de sol étudiés au Nord-Cameroun (Seghier *et al.* 1995).

passives » (Figure 12). Une contraction semblable des cycles de vie se retrouve le long de gradients climatiques (Fournier 1990, Shackleton 1999).

L'expérimentation *in situ* qui a consisté à élever un mur de béton en bordure amont d'un fourré de brousse tigrée au Niger a permis de mettre en évidence le rôle des caractéristiques fonctionnelles de la végétation elle-même dans l'efficacité d'obstruction, de captage, d'absorption et d'utilisation des ressources dans le maintien du couvert végétal. Suite à la construction du mur (voir détails dans le paragraphe sur la topographie), nous avons comparé l'évolution de la végétation et de son état physiologique à l'aval du mur à celle d'une bande témoin, d'une part au sein de la population qui domine la partie amont du fourré (*G. senegalensis*), d'autre part parmi les arbustes de l'espèce qui domine le cœur du fourré (*C. micranthum*). Un stress important, non seulement physiologique (potentiels hydriques descendant jusqu'à - 4 MPa) mais aussi phénologique (baisse de l'ampleur de la feuillaison et reproduction réduite presque à néant) a été mesuré dans la population de l'espèce occupant la partie amont de la bande privée de ruissellement (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999). Ce stress était directement lié à la baisse de l'infiltration au-delà de 10 cm de profondeur par rapport au témoin (Figure 4). Cependant, l'importance des caractéristiques fonctionnelles de l'espèce elle-même sur l'ampleur de l'effet de la diminution de la disponibilité hydrique n'est pas à négliger. En effet, en tant que semi-caducifoliée, les phénophases de *G. senegalensis* s'étalent une bonne partie de la saison sèche, quand les ressources sont les moins abondantes. En revanche, bien que l'infiltration ait été réduite encore plus significativement au cœur du fourré, l'espèce dominante, *C. micranthum*, caducifoliée obligatoire, n'a pas souffert de recevoir seulement la pluie directe. C'est en partie grâce à un cycle d'activité centré sur la saison des pluies, quand les ressources hydriques ne sont pas limitantes. Ainsi, les populations de plantes arido-passives strictes devraient être moins affectées par d'éventuelles années de sécheresse climatique ou d'aridité édaphique, grâce à une diminution moins importante des ressources en eau au moment des phases cruciales. C'est sans doute pourquoi elles dominent la plupart des savanes peu perturbées (Williams *et al.* 1997, Myers *et al.* 1998, *Seghieri & Simier accepté).

Capacité d'adaptation des espèces

Que ce soit au Nord-Cameroun ou au Niger, je n'ai pas observé, au sein d'une même espèce, de décalage significatif des phénophases entre une année sèche et une année plus humide et/ou aux pluies plus régulièrement réparties. Très peu d'espèces ont fleuri plus tardivement, au Cameroun comme au Niger, au cours des années marquées par des premières pluies plus tardives et irrégulièrement réparties (1987 par rapport à 1986 au Nord-Cameroun, 1995 par rapport à 1994 au Niger, Figures 4 et 5). De plus, le décalage entre les deux années, observé seulement au Cameroun (sur *Acacia hockii*, *Acacia seyal*), diminuait avec l'aridité du sol. Celle-ci concentre les phénophases d'une espèce donnée sans les décaler dans le temps (Figure 12, *Seghieri *et al.* 1995, *Seghieri & Galle 1999, *Seghieri & Simier accepté). **Qu'elle soit climatique ou édaphique, l'aridité entraîne une diminution de la proportion d'individus entrant dans une phase donnée.** Ce phénomène peut aller jusqu'à une inhibition totale de cette phase (feuillaison, floraison ou fructification) si la sécheresse dépasse un certain seuil. L'aridité affecte particulièrement la reproduction. La stabilité des périodes d'occurrence des phases phénologiques au sein d'une population est confirmée dans d'autres sites de savanes semi-arides (Fournier 1990, Menaut & César 1979, Piot *et al.* 1980, Shackleton 1999). Elle est vraisemblablement due à la périodicité des pluies (saison hautement prédictible) en dépit de l'irrégularité de leur répartition au sein de cette période (*Seghieri *et al.* 1995, *Seghieri & Simier soumis). Par exemple, au contraire des savanes que j'ai étudiées, dans le désert du Mojave au Nevada, les pluies sont totalement imprévisibles et les arbustes ont la capacité d'être actifs aussi en dehors des périodes pluvieuses (Beatley 1974). Ainsi, bien que l'humidité de l'air, le photopériodisme ou la température soient reconnus comme étant les déclencheurs des phases phénologiques des espèces de savanes semi-arides (Fournier 1990, Sarmiento & Monasterio 1983, *Seghieri *et al.* 1995), la

périodicité des pluies sélectionne les géotypes aux rythmes d'activité invariants dans un même secteur bioclimatique. Au sein d'une même espèce, la **variation inter-annuelle des pluies agit seulement sur l'ampleur de la réalisation des phénophases dont la période dans l'année est globalement stable.**

Suite aux résultats préliminaires obtenus au Nord-Cameroun, j'ai concentré au Niger mes efforts sur l'étude de la variation fonctionnelle d'une espèce, *G. senegalensis*, dans des conditions climatiques et édaphiques similaires (*Seghieri & Simier accepté, soumis). La dominance très large de cette espèce en jachère se prêtait bien à un échantillonnage suffisant de sa population, dans un relativement grand nombre de conditions dissemblables pour produire des résultats significatifs. Comme décrit précédemment, 7 populations ont été suivies pendant deux saisons des pluies (1994 et 1995) et une saison sèche. La phénologie de *G. senegalensis* présentait une grande variabilité intra-population (64,6% de la variabilité totale), mais également un niveau élevé de signification de la variabilité inter population bien que celle-ci ne représentait que 35,4% de la variabilité totale (*Seghieri & Simier accepté). La grande variabilité phénologique, que ce soit à l'échelle de l'individu, de la population, et de la méta-population, serait inhérente à la propriété d'espèce semi-caducifoliée (Poupon 1979, Devineau 1999). La flexibilité fonctionnelle qu'elle reflète est apparue comme un attribut fonctionnel essentiel contribuant à l'extension et au maintien de *G. senegalensis* dans les conditions locales variées du degré carré autour de Niamey. En effet, elle est loin d'être aussi grande chez la plupart des espèces caducifoliées obligatoires constituant la flore dominante à l'origine dans la majorité des savanes (Williams *et al.* 1997, Myers *et al.* 1998). Ces résultats illustrent aussi l'effet des changements de végétation sur l'utilisation, et donc la mise en « réserve » et le « transfert » des ressources. Une espèce qui utilise les ressources tant qu'elles sont disponibles remplace un ensemble d'espèces qui ne les utilisaient qu'au moment le plus favorable dans l'année.

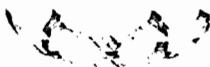
Conséquences sur l'évolution potentielle du paysage

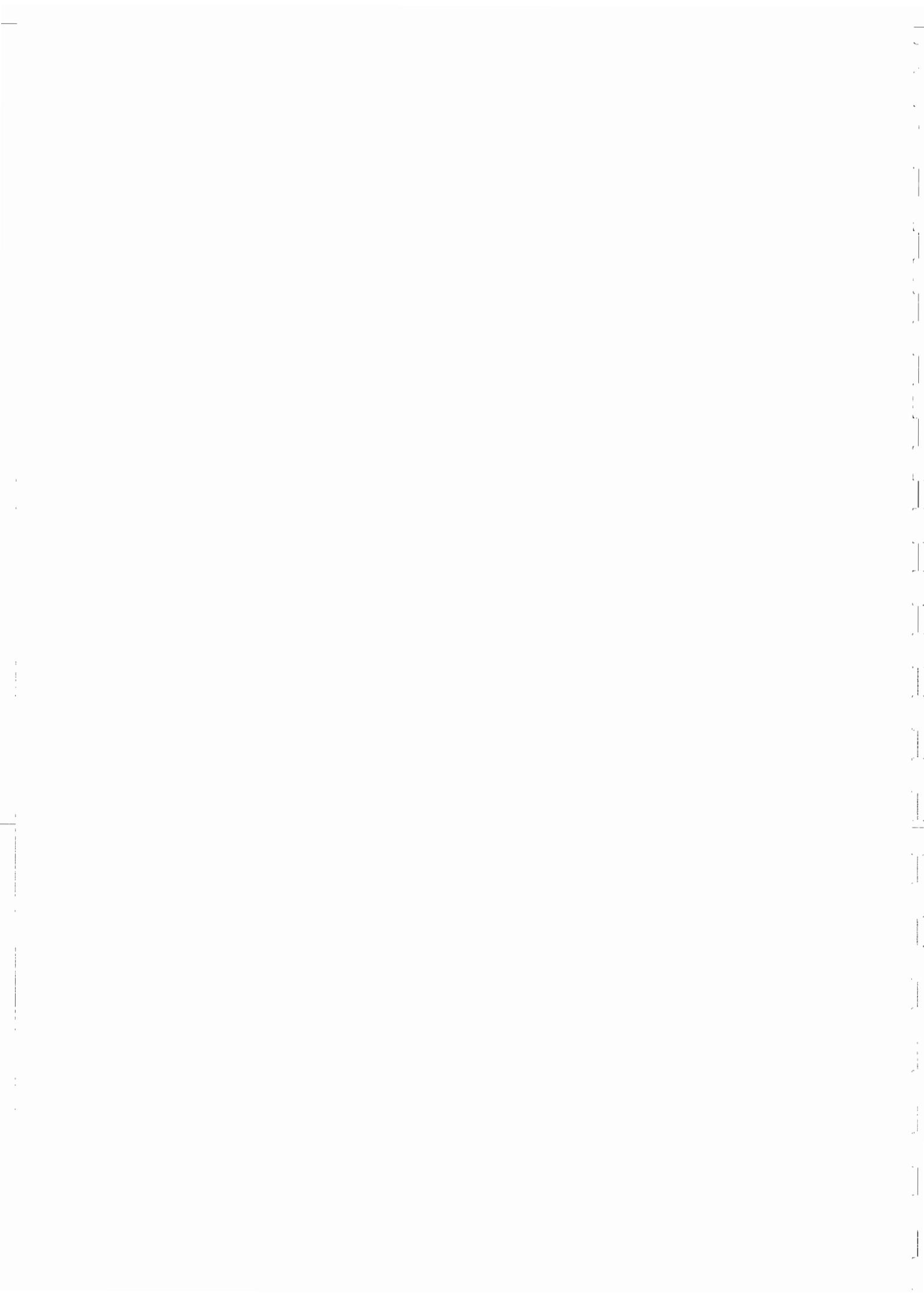
L'activité des arbustes est toujours plus étalée dans l'année que celle des herbacées annuelles (*Seghieri 1996, *Seghieri *et al.* 1995). Sur les sols encroûtés, comme les « hardés », les rythmes de vie des deux strates se chevauchent plus que sur les sols non dégradés, du fait de l'absence d'eau en profondeur, donc d'activité des arbustes en saison sèche (Figures 11 et 12, *Seghieri *et al.* 1995). Sur le sol ferrugineux, présentant une plus faible disponibilité hydrique en saison des pluies en surface tout en permettant, en profondeur, de meilleurs reports hydriques, favorisera les espèces ligneuses par rapport aux espèces annuelles. Par contre, un sol très argileux et homogène, comme le vertisol au Nord-Cameroun, permettant une grande disponibilité hydrique en saison des pluies et s'asséchant relativement rapidement favorisera les plantes annuelles, au cycle court en saison des pluies, d'autant plus que la fertilité chimique y est généralement élevée.

Même pour une même espèce, l'hétérogénéité des populations devrait les faire aboutir à des évolutions inégales. Par exemple, j'ai pu interpréter les interactions entre la densité de biomasse (la densité d'arbustes x le nombre de tiges par arbuste) et les changements d'état hydrique entre deux cycles (1994 et 1995) de sept populations de *G. senegalensis* en termes de potentialités d'évolution (*Seghieri & Simier soumis). L'abondance des ressources hydriques était indiquée par le potentiel hydrique foliaire mesuré avant le levé du jour (ψ_{base}). ψ_{base} est supposé indiquer l'état hydrique du sol dans la zone racinaire, car les potentiels de la plante et du sol sont supposés égaux à ce moment là (Ritchie & Hinkley 1975). La biomasse de toutes les populations s'était accrue la deuxième année, probablement du fait de la mise en défend. Mais les conséquences sur la variation de l'état hydrique des arbustes étaient différentes, en fonction de la densité de biomasse au départ (*Seghieri & Simier soumis). Sur les trois stations à faible densité de biomasse, les populations semblaient exploiter un niveau de ressources hydriques en deçà de la réserve réelle des stations (ψ_{base} moins négatif). Les résultats laissaient augurer de populations en croissance (effectif et/ou biomasse) jusqu'à atteindre le seuil d'exploitation maximum de disponibilités hydriques de leurs stations respectives. Trois populations

à densité de biomasse moyenne semblaient avoir atteint le seuil de réserve hydrique de la station (ψ_{base} plus négatif). On peut alors s'attendre à un ajustement de la biomasse aux ressources par une feuillaison partielle et moins étalée et/ou une baisse de densité d'arbustes au profit des quelques gros résiduels. A forte densité, l'eau ne semblant pas limitante (ψ_{base} moins négatif), c'est une compétition pour d'autres ressources qui est à rechercher comme déterminant de l'évolution de la population. Ainsi, l'ajustement entre la répartition de la ressource hydrique et la densité de végétation qu'elle supplée contribue en soi à l'évolution d'un milieu donné. **La variation spatiale des ajustements continus entre la disponibilité des ressources et la biomasse qui les prélève détermine l'hétérogénéité de l'évolution d'un paysage par rétroaction sur sa structure.**

Enfin, dans les secteurs géographiques étudiés, la densité de population humaine croît de façon exponentielle. Les transformations du milieu dus à la surexploitation ne se traduisent pas seulement par des changements des caractéristiques physico-hydriques des sols au bénéfice de l'augmentation des zones de transfert (baisse de l'infiltrabilité, encroûtement en surface, compaction des horizons plus profonds, baisse de la densité du couvert végétal). Les capacités de résistance des espèces aux perturbations artificielles telles que le pâturage (sur tous nos sites d'étude), la coupe (en particulier dans les jachères du Niger, *Seghieri & Simier accepté, soumis) ou le feu (en particulier sur le sol ferrugineux au Nord-Cameroun, *Seghieri 1990, *Seghieri *et al.* 1995) font partie intégrante des facteurs de sélection de la végétation. Rétroactivement, les caractéristiques fonctionnelles de cette végétation secondaire interviennent forcément sur le contrôle des ressources et de leur répartition. Par exemple, au Niger autour de Niamey, le paysage est constitué maintenant de peuplements presque monospécifiques de *G. senegalensis*. Son couvert végétal perdure plus longtemps dans l'année que celui des espèces d'origine (*C. micranthum* essentiellement). De plus, *G. senegalensis* présente une capacité particulièrement élevée de reproduction végétative (Donfack *et al.* 1995, Bellefontaine 1997), facteur d'extension rapide du recouvrement. Ce changement structural dû à la pression humaine modifie certainement, par rapport à la végétation d'origine, l'évolution des transferts au sein des écosystèmes et la capacité des systèmes à réguler les fuites. De plus, étant devenues dominantes, les espèces envahissantes représentent une barrière physique au retour, ou à la venue, d'autres espèces, et modifient leur accessibilité aux ressources (Gordon 1998). Par contre coup, les potentialités d'évolution du milieu sont également différentes, même après l'arrêt des perturbations, comparées à celles qui pré-existaient. C'est pourquoi, après m'être intéressée essentiellement aux caractéristiques fonctionnelles d'adaptation de la végétation en place dans un contexte d'exploitation intense, **je souhaite maintenant compléter mes connaissances par l'étude de l'effet des modifications des caractéristiques de la végétation, qu'elles soient naturelles ou artificielles, et de leur hétérogénéité, sur la redistribution des disponibilités hydriques.** Approfondir de cette manière mes connaissances des relations entre la structure de la végétation et les processus hydriques me permettra de mieux appréhender l'évolution possible des milieux étudiés.





Perspectives

Dans la synthèse des résultats, j'ai essayé de montrer l'intérêt de pondérer l'abondance des surfaces nues et encroûtées dans l'estimation du niveau de dégradation d'un paysage. Mes recherches futures ont pour objectif de caractériser finement la dégradation à différentes échelles et d'estimer l'évolution structurelle et fonctionnelle d'un paysage hétérogène. Le but ultime est d'acquérir des moyens génériques de prédire l'évolution d'un paysage quel qu'il soit.

En théorie

Les principes d'investigation que je compte appliquer pour atteindre l'objectif fixé sont les suivants. Une unité paysagère en bon état (« *écosystème de référence* », Le Floc'h & Aronson 1995, Aronson & Lefloc'h 1996a) possède son niveau d'hétérogénéité propre qui reflète l'équilibre dynamique naturel entre l'apport de ressources et la phytomasse que cet apport entretient. Son étude doit permettre de quantifier 1) l'échelle structurale à laquelle s'opère la régulation naturelle des processus, 2) les relations entre structure et processus (figure 15a) dans un état d'équilibre dynamique non perturbé et non dégradé. Montalvo *et al.* (1993) définissent une perturbation comme étant un agent imprévisible de changement des structure et fonction du système d'origine. Pickett *et al.* (1989) la considèrent comme un changement causé par un facteur extérieur au niveau d'organisation considérée. Quelle que soit cette perturbation, prévisible ou non, elle induit donc des modifications de la structure et du fonctionnement à différentes échelles (Kelly & Harwell 1990). Si ces modifications, ou les réponses à ces modifications, conduisent à de nouveaux état et fonctionnement correspondant à une augmentation des « *fuites* » de ressources, on parlera de dégradation (Ludwig *et al.* 1997, 2000). Qu'il s'agisse d'un processus naturel ou provoqué, il aura été destructeur de l'équilibre initial entre sol, végétation et environnement. Quelle que soit la perturbation responsable de la dégradation, les conséquences destructives d'un état et d'un équilibre initial doivent être mesurables par les changements survenus au niveau de la structure et du fonctionnement du couvert végétal. Le niveau relatif de dégradation d'autres unités issues de « *l'unité de référence* » pourrait alors être évalué en comparant les caractéristiques structurales et fonctionnelles de ces unités à celles de « *l'unité de référence* ». Au sein de la même matrice végétale d'origine, toute unité pourrait alors être positionnée dans une séquence théorique allant de l'unité de référence totalement fonctionnelle (« *fuites régulées* ») à l'unité totalement dysfonctionnelle (Tongway & Ludwig 1994, Ludwig & Tongway 1995 et 1996, Tongway & Ludwig 1996, Ludwig *et al.* 1997, 2000). C'est bien dans sa généralisation que réside la force de ce concept. Le niveau de dégradation peut être estimé quelles qu'en soient les causes, les processus étant les mêmes, donc transposables à toutes les situations. Seule l'intensité relative de ces processus (essentiellement ruissellement *versus* infiltration) varie le long du continuum théorique de dégradation. Si ces relations structure/processus sont extrapolables grâce à la connaissance de leurs modifications en fonction de l'échelle spatiale, il devient à portée de modélisation de pouvoir prédire le devenir de tout paysage, quelle que soit la perturbation et le niveau de dégradation encouru à quelle qu'échelle que ce soit.

Dans l'approche conceptuelle australienne, le ruissellement indique les pertes de ressources à l'endroit où il est mesuré. En corollaire, l'infiltration indique l'efficacité de capture des ressources. En complément, j'ajoute la transpiration végétale comme indicatrice de l'intensité de l'activité végétale (utilisation, recyclage sur place des ressources). En effet, l'eau infiltrée peut être perdue par drainage profond et ne contribuer que peu à faire évoluer le système, comme c'est le cas dans le cœur des fourrés boisés de la brousse tigrée étudiée au Niger (*Galle *et al.* 1997, *Seghieri *et al.* 1997, *Seghieri & Galle 1999). L'estimation de l'évapotranspiration devrait permettre de relativiser la contribution d'une forte infiltration à l'augmentation de « *la réserve* » et à l'intensification de « *l'impulsion* » (Figure 1).

Les modifications que subit le système peuvent affecter directement les flux de ressources (comme l'établissement d'un barrage par exemple, ou l'augmentation de la pluviosité). Il doit être alors possible de déduire les conséquences de la modification des flux sur la structure et les attributs fonctionnels de la végétation à partir de la quantification préalable de la relation structure/processus à

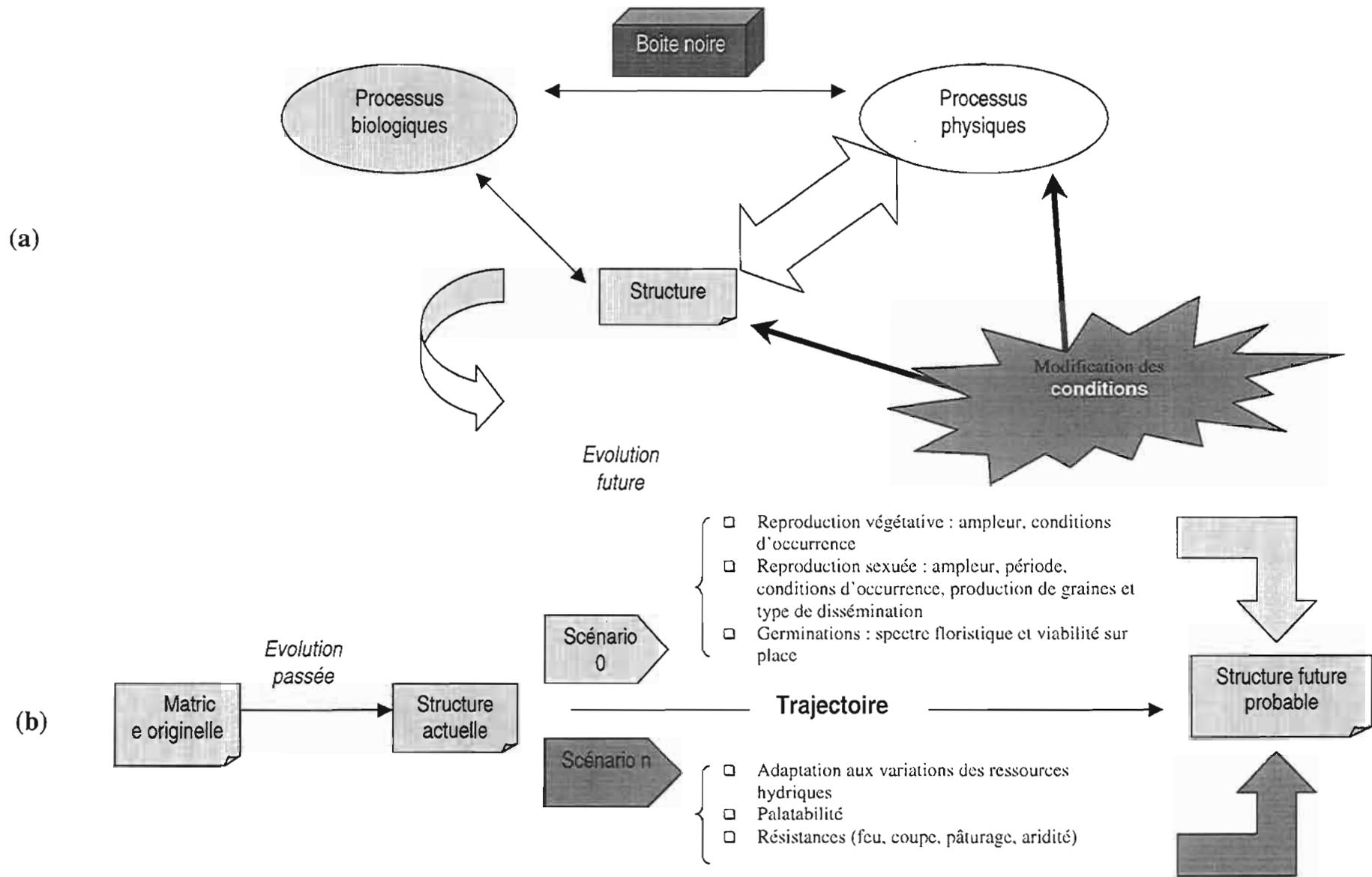


Figure 13 – Modèle prédictif d'évolution de la végétation et du paysage. a) relations structure/processus ; b) régénération succession.

l'état d'équilibre (Figure 13). Les changements peuvent affecter la végétation elle-même (pâturage, coupe, feu, ensemencement), donc affecter directement la structure et les attributs fonctionnels. Il doit être tout aussi possible d'en déduire les conséquences sur le ruissellement et le drainage (Figure 13a). Dans ces deux cas de perturbation, mais aussi en cas d'absence de toute perturbation, l'évolution probable à la fois de la structure et du fonctionnement de l'écosystème devrait être prédictible (Figure 13b).

En pratique

Les attributs et les groupes fonctionnels de plantes

S'il existe une relation constante entre la taille des taches de végétation dans le paysage et le niveau auquel des ressources vitales comme l'eau se concentrent dans les taches (Ludwig *et al.* 2000), cette relation doit dépendre aussi de la façon dont les plantes, après l'avoir capturé, convertissent le ruissellement en biomasse végétale.

Suite aux résultats que j'ai déjà acquis, je souhaite, à présent,

1. palier la complexité des déterminismes multiples intervenant sur la composition, la structure et la dynamique de la végétation, et abordée dans la première partie de ma carrière,
2. prendre en compte l'effet rétroactif de celle-ci sur la conservation des ressources en eau,
3. pouvoir extrapoler facilement les résultats obtenus à d'autres milieux.

Pour répondre à ces trois buts, il m'est apparu indispensable de travailler sur des caractéristiques non taxonomiques de la végétation. Prendre en compte un nombre limité de types fonctionnels devrait, en effet, permettre de réduire la complexité (Steffen *et al.* 1992, Gitay & Noble 1998). Il s'agira, pour moi, de rassembler les caractéristiques morphologiques, structurales et fonctionnelles (essentiellement physiologiques) de la végétation qui contribuent à la régulation du ruissellement et du drainage, et ce indépendamment de l'espèce. Les nutriments ne sont pas ignorés mais ne constituent pas la ressource principale étudiée. De plus, ils sont transportés par le ruissellement dont leur distribution dépend pour la majeure partie. Ces caractéristiques peuvent être assimilées à ce que nous trouvons dans la littérature moderne comme des « *attributs fonctionnels* » (Le Floch E. & Aronson J. 1995, Aronson & Le Floch 1996b, Noble & Gitay 1996, Gillison & Carpenter 1997, Gitay & Noble 1998, Shugart 1998, Walker 1998, Lavorel *et al.* 1999, et d'autres encore...). Cependant, compte tenu de la diversité actuelle de l'utilisation de ce concept déjà ancien (Raunkiaer 1934, Noble & Slatyer 1980, Godron 1984 p 147), il me faut définir ce que j'entends. Ce sont les caractéristiques de la végétation que je suppose, *a priori*, déterminantes (tout en étant accessibles à la mesure) pour la régulation des pertes en eau. Les groupes fonctionnels sont donc, par déduction, un regroupement de plantes *contribuant* dans le même sens au même processus (la régulation des pertes hydriques) dans le système étudié. Certaines plantes peuvent faire partie d'un groupe à une étape de leur développement, puis à un autre groupe à une autre étape. Je m'attends à ce que ces caractéristiques, ni taxonomiques ni relatifs aux stades de vie, aient une valeur de reproductibilité élevée, ce que je compte tester. A partir du moment où plusieurs attributs fonctionnels de la végétation seront reconnus comme exploitables, tester leur robustesse sera une priorité. Idéalement, une classification d'attributs fonctionnels devrait être utilisable quel que soit l'ensemble d'espèces en présence, et sous une gamme de conditions environnementales et de perturbation prédictible mais large.

La spatialisation

Ma démarche consistera à quantifier les relations entre la structure de la couverture végétale et son fonctionnement et le niveau d'accumulation ou de transfert de l'eau à différentes échelles spatiales (Urban *et al.* 1986, 1987).

Le premier niveau hiérarchique d'échelle spatiale particulièrement adapté à l'analyse des processus hydriques de surface est le bassin versant. En effet, c'est bien à cette échelle que les processus vont aboutir à la redistribution de l'eau et agir sur les potentialités des ressources exploitées par l'homme, tout en permettant le bouclage d'un bilan hydrique. En particulier, au sein d'un bassin versant, le paysage peut être facilement perçu comme une succession de zones de transfert et de zones d'accumulation des ressources à différentes échelles (Ludwig & Tongway 1995). La redistribution de l'eau précipitée et des sédiments que le ruissellement entraîne est plus ou moins régulée par les interactions entre les formes géomorphologiques, les sols et la couverture végétale. Sur de longues périodes, ces interactions doivent avoir abouti au développement de formes du relief associées à des communautés végétales caractéristiques, qui se répètent à travers le paysage (Wondzell *et al.* 1996). Les activités humaines interagissent avec les processus naturels pour produire une structure en mosaïque d'unités d'utilisation de l'espace et de l'exploitation des ressources par l'homme. Même si l'écologie seule ne détermine pas la position de la forêt ou des cultures, ni l'économie les chemins de l'eau, ces différentes unités composant le paysage au sein du bassin versant seront situées aux endroits les plus cohérents, c'est à dire les plus compatibles, reliés et harmonisés, avec la culture, la religion, la structure sociale, l'économie, la politique, la géologie, la foresterie, les sols, les ressources en eau et l'écologie combinés (Forman 1995).

Si les facteurs de l'environnement physique qui influencent les bilans hydriques varient en fonction de l'échelle, la nature de leurs interactions avec la structure et le fonctionnement de la végétation devraient également différer. A des échelles progressivement de plus en plus fines, des séries de facteurs spécifiques (type de sol, états de surface) modifient les bilans hydriques qui autrement seraient les produits directs de facteurs opérant à des échelles plus larges comme la pluviosité (Stephenson 1998). Tous nos résultats précédents vont dans ce sens.

La dépendance des relations environnement-organismes vis à vis de l'échelle n'étant pas linéaire (Ludwig *et al.* 2000), il est possible qu'il y ait un seuil au-delà duquel les réponses structure-processus changent rapidement avec des petits changements d'échelle. Après avoir établi les équations relationnelles entre les caractéristiques de la végétation et les processus hydriques à l'échelle des surfaces élémentaires (Escadafal 1989), je souhaite vérifier l'hypothèse de linéarité de ces relations. Je remonterai le continuum des niveaux hiérarchiques jusque, si possible, le niveau du bassin versant afin d'établir les domaines d'échelle au sein desquels les relations fonctionnelles restent relativement constantes et l'extrapolation possible (Wiens 1989). Des équations d'interactions échelle/fonction (taille des taches végétalisées en fonction de la différence de contenu en eau taches-intertaches par exemple) peuvent alors être utilisées dans des modèles de simulation (Ludwig *et al.* 2000). La connaissance des relations entre les processus physiques et les attributs fonctionnels de la végétation à ces différentes sous-échelles permettra de reconstituer l'évolution globale du bassin versant. Pour faciliter la reconnaissance des différentes unités reliées par des transferts hydriques, les stations instrumentées appartiendront à une même toposéquence quelle que soit l'échelle (Zonneveld 1990). On pourra ainsi extrapoler - spatialiser à proprement parlé - les résultats en les agrégeant. L'influence du fonctionnement d'une unité donnée sur le niveau hiérarchique supérieur sera dépendant à la fois de l'état de fonctionnement de cette unité et de son importance relative dans l'unité appartenant au niveau hiérarchique supérieur (Shaver *et al.* 1990). Les mesures bioclimatologiques devraient permettre d'intégrer les résultats sur la structure et le fonctionnement de la végétation des unités élémentaires. En effet, les caractéristiques physiologiques entrant dans les modèles bioclimatiques tels que la transpiration, la résistance stomatique, le potentiel hydrique etc. sont des

indicateurs pertinents d'activité de la végétation. Les descripteurs de la structure et du fonctionnement végétaux mesurés au sol devront pouvoir être reliés à des paramètres télédéetectables. La télédétection, par l'usage de modèles déjà existant, devrait permettre, en effet, d'intégrer les données bioclimatiques à l'échelle du bassin versant, voire de la région. De fait, le couvert végétal constitue l'échelle de référence en bioclimatologie. Elle correspond aux " sorties " pour les approches du fonctionnement et à l' " entrée " pour les approches globales telles que la télédétection (Varlet-Grancher *et al.* 1995).

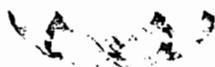
Contexte de mise en œuvre des perspectives pour les prochaines années

Les compétences concernant la télédétection, dont je ne suis pas encore familière, et son utilisation pour la spatialisation, seront largement présentes dans la structure qui m'accueille au cours des prochaines années. C'est cette complémentarité par rapport à mes propres compétences qui a motivé mon insertion récente au sein de l'UMR CESBIO (Centre d'Etude Spatiale de la Biosphère). Dans les 4 prochaines années en particulier, je serai impliquée surtout dans le projet Sud-Med au Maroc. Ce site est constitué de milieux moins fortement structurés que la brousse tigrée, mais néanmoins hétérogènes et arides (pluviosité : 240 mm/an, ETP: 2300 mm/an). L'ensemble des travaux de l'équipe du CESBIO sur ce site devrait aboutir à la prédiction des changements sous différents scénarios climatiques et anthropiques par la modélisation. La caractérisation des états de surface du sol et leur suivi par télédétection est l'une des interfaces fortes entre mes activités et celles de l'équipe que j'intègre. La spatialisation du fonctionnement physiologique de la végétation en est une autre, via ma collaboration avec les bioclimatologues.

Seule une approche analytique fortement structurée autour de l'articulation théorie, modèles et expérimentation sur le terrain peut permettre de répondre à la problématique multidisciplinaire que je me propose de poursuivre. Celle-ci peut se résumer par l'étude de la variation des relations structure-processus dans un graphique à deux dimensions (Figure 14) :

- 1) **l'espace** (le continuum des niveaux hiérarchiques)
- 2) **le temps** (l'évolution)

Il y a donc matière à de nombreux sujets de thèses, en particulier aux interfaces entre les disciplines suivantes : l'écologique, la physiologique, la bioclimatologie, l'hydrologie, la pédologie, et la télédétection. Le cadre théorique que je propose est assez large et doit permettre d'accueillir des étudiants provenant de diverses formations doctorales telles que « *Ecologie* » (Toulouse III) ou « *Océan Atmosphère Environnement* » (OAE, Toulouse III), ou d'autres encore.



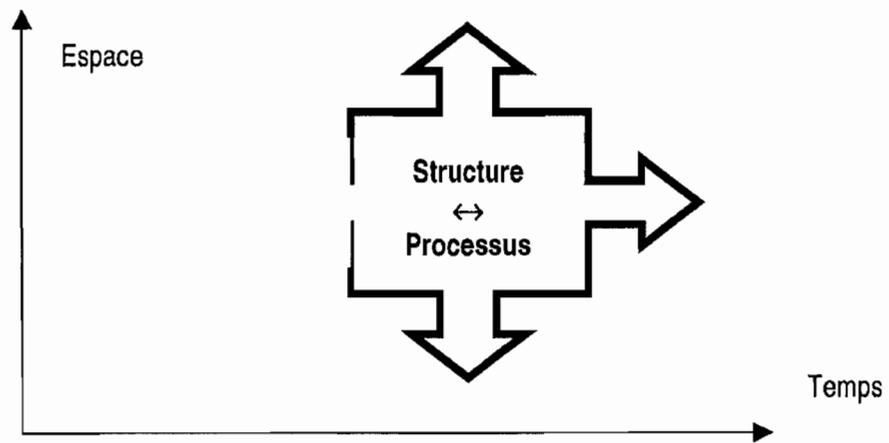


Figure 14 – Variations des relations structure-processus dans un graphique à deux dimensions espace – temps.

**Liste des références citées
auxquelles l'auteur n'a pas participé**

- Aronson J. & Le Floch E. 1996a. Hierarchies and landscape history : dialoguing with Hobbs and Norton. *Restoration Ecology* 4 : 327-333.
- Aronson J. & Le Floch E. 1996b. Vital landscape attributes : missing tools for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4 : 377-387.
- Aubreville A. 1950. *Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F.-Cameroun - A.E.F.* Editions Maritimes et Coloniales, Centre Technique Forestier Tropical (CTFT) . Paris, 523 p.
- Beatley J.C. 1974. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. *Ecology*, 55 :856-863.
- Bellefontaine R. 1997. Synthèse des espèces des domaines sahélic et soudanien qui se multiplient naturellement par voie végétative. Pp 95-104 in d'Herbès, J.M., Ambouta, J.M.K. & Peltier, R. (eds.) *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahélics*, John Libbey Eurotext, Paris, 274 p.
- Bille J.C. 1976. *Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélic*. Thèse es Science, Université de Paris-Sud (Paris XI). Orsay, 82 p.
- Bourlière F. (ed.) 1983. *Tropical savannas. Ecosystems of the world number 13*. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam, 730 p.
- Breman H., Cissé A.M., Djiteye M.A. & Elberse W.T. 1982. Le potentiel botanique des pâturages. Dans Penning de Vries F.W.T. & Djiteye M.A. (eds.). *La productivité des pâturages sahélics. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp98-132.
- Breman H. & Kessler J.J. 1995. *Woody plants in agro-ecosystems of semi-arid regions*. Springer-Verlag, Advanced Series in Agricultural Sciences, vol. 23. Berlin, 340 p.
- Carrière M. 1989. Les communautés végétales sahélics en Mauritanie (région de Kaedi). Analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacé. Thèse de Doctorat. Université de Paris Sud (Paris XI), Orsay, 238p.
- Casenave A. & Valentin C. 1989. *Les états de surface de la zone sahélicienne. influence sur l'infiltration*. Editions de l'ORSTOM, collection Didactiques. Paris, 229 p.
- Cissé A.M. 1986. *Dynamique de la strate herbacée des pâturages de la zone sud sahélicienne*. PPS, Wageningen, 211p.
- Cissé A.M. & Breman H. 1982. La phytoécologie du Sahel et du terrain d'étude. Dans Penning de Vries F.W.T. & Djiteye M.A. (eds.). *La productivité des pâturages sahélics. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 71-83.
- Cornet A. 1981. *Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahélics au Sénégal*. Thèse de docteur Ingénieur. USTL. Montpellier II, 353 p.
- Cornet A. 1998. Désertification : réflexions préliminaires sur le rôle et les priorités de la recherche. . Dans *Aménagement et Nature n°129* sur « La désertification ». Paris, pp13-18.
- Couteron P. 1998. *Relations spatiales entre individus et structure d'ensemble dans des peuplements ligneux soudano-sahélics au nord-ouest du Burkina Faso*. Tèse de Doctorat. Université Paul Sabatier, Toulouse, 223p (+ annexes).
- Devineau J.L. 1999. Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow farming system (south-west Burkina Faso). *Journal of Tropical Ecology*, 15: 497-513.
- Donfack P., Floret, C. & Pontanier, R. 1995. Secondary succession in abandoned fields of dry tropical Northern Cameroon. *Journal of Vegetation Science* 6:499-508.
- Dye P.J. & Spear P.T. 1982. The effect of bush clearing and rainfall variability on grass yield and composition in south-west Zimbabwe. *Zimbabwe Journal of Agriculture Research*, 20 :103-117.
- Escadafal R. 1989. *Caractérisation de la surface des sols arides par observations de terrain et par télédétection. Applications : exemple de la région de Tataouine*. Editions de l'ORSTOM, collection Etudes et Thèses. Paris, 317 p.
- Evenari M. 1986. Adaptations of plants and animals to the desert environment. Dans Evenari M., Noy-Meir R.I. & Goodall D.W. (eds.). *Hot desert and arid shrublands*. Ecosystems of the word 12 B. Elsevier , pp 79-92.
- Evenari M., Noy-Meir I. & Goodall D.W. 1985. Hot deserts, and arid shrublands. Ecosystems of the Word 12 A. Elsevier.
- Floret Ch. & Pontanier R. (édits.) 2001. *La jachère en Afrique tropicale. de la jachère naturelle à la jachère améliorée. Le point des connaissances*. Vol. 2. John Libbey, Eurotext, 339 p.
- Forman T.T. 1995. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fournier A. 1990. Phénologie, croissance et production végétale dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient de sécheresse. Université P. et M. Curie (Paris VI), 477 p.

- Friedel M.H., Nelson D.J., Sparrow A.D., Kinloch J.E. & Maconochie J.R. 1994. Flowering and fruiting of arid zone species of Acacia in central Australia. *Journal of Arid Environments* 27:221-239.
- Frost P., Medina E., Menaut J.C., Solbrig O., Swift M. & Walker B.H. 1986. *Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative programme of research*. IUBS-Unesco-MAB, Biology International, special issue 10. Paris, 82 p.
- Galle S., Ehrmann M. & Peugeot C. 1999. Water balance in a banded vegetation pattern. A case study of tiger bush in Western Niger. *Catena* 37 : 197-216.
- George M.R., Brown J.R. & Clawson W.J. 1992. Application of non-equilibrium ecology to management of Mediterranean grasslands. *Journal of Range Management* 45:436-440.
- Gillison A.N. & Carpenter G. 1997. A generic plant functional attribute set and grammar for dynamic vegetation description and analysis. *Functional Ecology* 11 :775-783.
- Gitay H. & Noble I.R. 1998. What are functional types and how should we seek them ? Dans Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. (eds.), *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, IGBP Book series 1, Cambridge, pp3-19.
- Godron M. 1984. Ecologie de la végétation terrestre. Masson. Abreges, Paris.
- Godron M. Guillerm J.L., Poissonet J., Poissonet P., Thiault M. & Trabaud L. 1981. Dynamics and management of vegetation. Dans Di Castri F., Goodall D.W. & Specht R.L. (eds.) *Mediterranean type shrublands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp317-344.
- Gordon D.R. 1998. Effects of invasive, non-indigenous plant species on ecosystem processes: lessons from Florida. *Ecological Applications* 8:975-989.
- Granier P. & Cabanis Y. 1975. Note sur la phénologie des Graminées de savane. *Revue d'Elevage Vétérinaire des Pays Tropicaux* 28 :107-119.
- Grime J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250 :26-31.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111 :1169-1194.
- Grime J.P. 1982. The concept of strategies : use and abuse. *Journal of Ecology* 70 :863-865.
- Grime J.P., Hodgson J.G. & Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, Londres.
- Grouzis M. 1987. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (mare d'Oursi, Burkina Faso). Thèse es Science. Université de Paris-Sud (Paris XI), Orsay, 336 p.
- Herbès (d') J.M., Ambouta J.M.K. & Peltier R. 1997. *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*. John Libbey Eurotext. Montrouge, 274 p.
- Herbès (d') J.M. & Valentin C. 1997. Surface conditions in the Niamey region (Niger) :spatial distribution, ecological and hydrological implications. *Journal of Hydrology*, 188-189 :18-42.
- Hiernaux P. 1984. *Distribution des pluies et production herbacée au Sahel : une méthode empirique pour caractériser la distribution des précipitations journalières et ses effets sur la production herbacée. Premiers résultats acquis dans le Sahel malien*. CIPEA, Bamako, ronéo 46p.
- Hillel D. 1988. L'eau et le sol. Principes et processus physiques. Collection Padasup 5, Sciences et Techniques, 294p.
- Hobbs R.J. 1998. Can we use plant functional types to describe and predict responses to environmental change ? Dans Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. (eds.), *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, IGBP Book series 1, Cambridge, pp66-90.
- Hoepffner M., Lebel T. & Monteny B. (eds.) 1996. Interactions surface continentale/atmosphère :l'expérience HAPEX-Sahel. ORSTOM éditions, coll. Colloques et Séminaires, 763 p.
- Huntley B.J. & Walker B.H. 1982. *Ecology of tropical savannas*. Springer-Verlag, ser. Ecological Studies 42. New York, 669 p.
- Ichaou A. 2000. Dynamique et productivité des structures forestières contractées des plateaux de l'ouest nigérien. Thèse de Doctorat. Université Paul Sabatier (Toulouse III), Toulouse, 231 p.
- Ichaou A. & d'Herbès J.M. 1997. Productivité comparée des formations structurées et non structurées dans le Sahel nigérien. Dans d'Herbès, J.M., Ambouta J.M.K. & Peltier R. 1997. *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*. John Libbey Eurotext. Montrouge, pp119-130.
- Keddy P.A. 1989. *Competition*. Population and Community Biology Series. Chapman and Hall, Londres, 202 p.
- Kelly J.R. & Harwell M.A. 1990. Indicators of ecosystem recovery. *Environmental Management*, 14 : 527-545.
- Knoop W.T. & Walker B.H. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern african savanna. *J. Ecology* 73 :235-253.
- Kochmer J.P. & Handel S.N. 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs* 56:303-325.
- Lavorel S., Rochette C. & Lebreton J-D. 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old field. *Oikos* 84 :480-498.

- Le Floch E. & Aronson J. 1995. Ecologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Natures, Sciences et sociétés*, hors série : 29-35.
- Le Houérou H.N. 1989. *The grazing land ecosystems of african Sahel*. Springer-Verlag, ser. Ecological Studies 75. New York, 282 p.
- Ludwig J.A. & Tongway D.J. 1995. Spatial organisation of landscapes and its function in semi-arid woodlands, Australia. *Landscape Ecology*, 10 : 51-63.
- Ludwig J.A. & Tongway D.J. 1996. Rehabilitation of semi-arid landscapes in Australia. II. Restoring vegetation patches. *Restoration Ecology*, 4 : 398-406.
- Ludwig J.A., Tongway D., Freudenberger D., Noble J. & Hodgkinson K. 1997. *Landscape Ecology. Function and Management. Principles from Australia's rangelands*. CSIRO Publishing, Canberra, 158 p.
- Ludwig J. A., Wiens J.A. & Tongway D.J. 2000. A scaling rule for landscape patches and how it applies to conserving soil resources in savannas. *Ecosystems*, 3 : 84-97.
- Mainguet M. 1994. *Desertification. Natural background and human Mismanagement* (2nd ed.). Springer Study Edition. Springer Verlag, 314 p.
- Mainguet M. 1998. Désertification et insécurité environnementale dans les écosystèmes secs. Dans *Aménagement et Nature n°129* sur « La désertification ». Paris, pp19-26.
- Menaut J.C. & César J. 1979. Structure and primary productivity of Lamto savanna, Ivory Coast. *Ecology* 60 :1197-1210.
- Monasterio M. & Sarmiento G. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3 :325-256.
- Montalvo J., Casada M.A., Levassor C. & Pineda F.D. 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 4 :213-222.
- Murphy P.G. & Lugo A.E. 1986. Ecology of dry tropical forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Myers B. A., William S. R. J., Fordyce I., Duff G. A. & Eamus D. 1998. Does irrigation affect leaf phenology in deciduous and evergreen trees of savannas of northern Australia? *Australian Journal of Ecology* 23:329-339.
- Noble J.C. 1997. *The delicate and noxious scrub*. CSIRO studies on native tree and shrub proliferation in the semi-arid woodlands of Eastern Australia. CSIRO, Canberra, 137 p.
- Noble I.R. & Gitay H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7 :329-336.
- Noble I.R. & Slatyer R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43 :5-21.
- Nouvellet Y. 1987. Fiches techniques de diverses essences de la région de Maroua. MESRES-IRA-CRF Maroua (Cameroun), ronéo 73p.
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems : environment and producers. *Annual review of Ecology and Systematics* 4 : 25-51.
- Ouedraogo P. & Lepage M. 1994. Rôle des termitières dans la dynamique d'une brousse tigrée soudano-sahélienne. Dans Lenoir A., Arnold G. & Lepage M. (eds.), *Les insectes sociaux.*, Univ. Paris-Nord, Paris, p 488.
- Pickett S.T.A., Kolasa J. & Armesto J.S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54 : 129-136.
- Penning de Vries F.W.T. 1982. La production potentielle des pâturages naturels. Dans Penning de Vries & Djiteye M.A. (eds.). *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 165-181.
- Penning de Vries F.W.T. & Djiteye M.A. 1982. *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 525 p.
- Piot J., Nebout J.P., Nanot R., Toutain B. 1980. *Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques. Etude quantitative dans la zone sud de la mare d'Oursi (Haute-Volta)*. Groupement d'Etudes et de Recherches pour le Développement et l'Agronomie Tropical-CTFT-IEMVT.
- Poupon H. 1979. Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bulletin de l'IFAN* tome 41, ser. A, n°1:44-85.
- Raunkiaer C. 1934. *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press. Oxford.
- Rice K.J. 1989. Competitive interactions in California annual grasslands. Dans Huenneke L.F. & Mooney H.A. (eds.) *Grassland structure and function. California annual grassland*. Kluwer Academy Publishing, Boston, pp 59-71.
- Ridder (de) N., Stroosnijder L. & Cisse A.M. 1982. La productivité des pâturages sahéliens. 'Cours PPS. Département d'Ecologie Théorique. Institut National Agronomique, Wageningen, 237p.

- Ritchie, G.A. & Hinkley, T.M. 1975. The pressure chamber as a instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* 9: 165-254.
- Sarmiento G. & Monasterio M. 1983. Life forms and phenology. Dans Bourlière F. (ed.), *Tropical savannas. Ecosystems of the world* number 13. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam, 79-108.
- Schnell R. 1971a. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux, vol. 1 : Les flores, les structures.* Collection Géobiologie Ecologie Aménagement. Gauthier-Villars, 500 p.
- Schnell R. 1971b. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux, vol. 2 : Les milieux, les groupements végétaux.* Collection Géobiologie Ecologie Aménagement, Gauthier-Villars, 452 p.
- Seiny Boukar L. 1990. *Régime hydrique et érodibilité des sols au Nord du Cameroun. Proposition d'aménagement.* Thèse de 3^e cycle. Université de Yaoundé, Faculté des Sciences, département des Sciences de la Terre, Yaoundé, 230p.
- Shackleton C.M. 1999. Rainfall and topo-edaphic influences on woody community phenology in South African savannas. *Global Ecology and Biogeography*, 8:125-136.
- Shugart H.H. 1998. Plant and ecosystem functional types. Dans Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. (eds.), *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change.* Cambridge University Press, IGBP Book series 1, Cambridge, pp20-46.
- Steffen W.L., Walker B.H., Ingram J.S.I. & Koch G.W. 1992. Global Change and Terrestrial Ecosystems : the operational plan. IGBP, ICSU, Stockholm.
- Stephenson N.L. 1998. Actual evapotranspiration and deficit : biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *Journal of Biogeography* 25 :855-870.
- Stroosnijder & Van Heemst 1982. La météorologie du sahel et du terrain d'étude. Dans Penning de Vries F.W.T. & Djiteye M.A. (eds.), *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle.* Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp37-51.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure.* Princeton University press, 296 p.
- Tilman D. 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125 :827-852.
- Tilman D. 1987. Further thoughts on competition for essential resources. *Theoretical Population Biology*, 32 :442-446.
- Tongway D.J. & Ludwig J.A. 1994. Small-scale resource heterogeneity in semi-arid landscapes. *Pacific Conservation Biology*, 1 : 201-208.
- Tongway D.J. & Ludwig J.A. 1996. Rehabilitation of semi-arid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil patches. *Restoration Ecology*, 4 : 388-397.
- Urban D.L., O'Neill R.V. & Shugart H.H. 1986. Linkages in hierarchical models. Dans Dyer M.I. & Crossley D.A. (eds.), *Coupling of ecological studies with remote sensing : potentialities at four biosphere reserves in the United States*, pp116-124.
- Urban D.L., O'Neill R.V. & Shugart H.H. 1987. Landscape ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience* 37 :119-127.
- Van der Maarel E. 1988. Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. Dans Dyer H.J., Weber M.J.A. & Willems H.J. (eds.). *Diversity and pattern in plant communities.* SPB Academic Publishing. bv, La Hague, pp1-14.
- Varlet-Grancher C., Julier B., Moulia B. & Ripoché D. 1995. Facteurs climatiques et mise en place des structures. Dans Cruiziat P. & Lagouarde J-P. *Actes de l'cole-chercheurs INRA en Bioclimatologie, Le Croisie, 3-7 avril 1995, tome 1: de la plante au couvert végétal.* Editions de l'INRA, Thiverval-Grignon, pp 41-60.
- Walker B.H. 1998. Functional type in non equilibrium ecosystems. Dans Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. (eds.), *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change.* Cambridge University Press, IGBP Book series 1, Cambridge, pp91-103.
- Walker B.H. & Menaut J.C. 1988. Research procedure and experimental design for savanna ecology and management. Responses of savannas to stress and disturbance, Publication number 1. IUBS-Unesco-MAB, 119p.
- Walker B.H. & Noy-Meir I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. Dans Huntley B.J. & Walker B.H. (eds.). *Ecology of tropical savannas.* Springer-Verlag, ser. Ecological Studies 42. New York, pp 556-589.
- Walker J. & Peet K. 1983. Composition and species diversity of pinewiregrass savannas of Green Swamp, North Carolina. *Vegetatio*, 55 :163-179.
- Went F.W. 1979. Germination and seedling behavior of desert plants. Dans Goodall D.W. & Perry R.A. (eds.). *International Biological Programme 16. Arid land ecosystems*, vol.1, pp 477-489.
- White F. 1983. The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. Unesco, 356 P.

- Whittaker R.H., Moris J.W. & Goodman D. 1984. *Pattern analysis in savanna woodlands at Nylsvley, South-Africa*. Killick O.J-B eds., Botanical Research Institute, Department of Agriculture, South-Africa, 51 p.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3 :385-397.
- Williams, R. J., Myers, B. A., Muller, W. J., Duff, G. A. & Eamus, D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78:2542-2558.
- Wondzell S.M., Cunningham G.L. & Bachelet D. 1996. Relationships between landforms, geomorphic processes, and plant communities on a watershed in the northern Chihuahuan desert. *Landscape Ecology* 11 :351-362.
- Zonneveld I.S. 1990. Scope and concepts of landscape ecology as an emerging science. Dans Zonneveld I.S. & Forman R.T.T. (eds.), *Changing landscapes : an ecological perspective*, Springer-Verlag, New York, pp1-20.



PUBLICATIONS ET STAGES ENCADRES

Mise à jour : août 2001

Josiane SEGHIERI

I.R.D.

Centre d'Etudes Spatiales de la BIOSphere (CESBIO)
UMR IRD-CNRS-CNRS-UPS (ERS 2043)

Articles et notes

Les publications co-signées avec des étudiants sont précédées d'un astérisque

Revue à comité de lecture et indice de citation > 0.5

1. Seghieri J., Floret C. & Pontanier R.. 1994. Development of an herbaceous cover in a Sudano-Sahelian savanna in North Cameroon in relation to available soil water. *Vegetatio* 114 : 175-184.
2. Seghieri J., Floret C. & Pontanier R. 1995. Plant phenology in relation to water availability : herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11 : 237-254.
3. *Seghieri J., Galle S., Rajot J.L. & Ehrmann M. 1997. Relationships between soil moisture and growth of herbaceous plants in a natural vegetation mosaic in Niger. *Journal of Arid Environment* 36 : 87-102.
4. Tongway D. & Seghieri J. 1999. *Acta Oecologica* 20 (3), special issue on "Banded Vegetation Patterns".
5. Seghieri J. & Galle S. 1999. Runoff contribution to a sahelian two-phase mosaic system : soil water regime and vegetation life cycles. *Acta Oecologica* 20: 209-218.
6. *Couteron P. Mahamane A., Ouedraogo P. & Seghieri J. 2000. Differences between banded thickets (Tiger bush) at two sites in West Africa. *Journal of Vegetation Science* 11 :321-328.
7. Seghieri J. & Simier M. accepté. Variations in phenology of a remnant invasive shrub species in Sahelian fallow savannas (South-West Niger). *Journal of Tropical Ecology*.
8. Seghieri J. & Simier M. soumis. Spatial and temporal variations in water status of an invasive shrub in Sahelian fallow savannas (South-West Niger). *Plant Ecology (formerly Vegetatio)*.

Autre revue avec comité de lecture

1. Seghieri J. 1991. Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne au Nord-Cameroun. Rubrique « analyse d'ouvrage », *Sécheresse* 2 : 224-225.
2. Seghieri J. 1995. The rooting patterns of woody and herbaceous plants in a savanna ; are they complementary or in competition ? *African Journal of Ecology* 33 : 358-365.
3. Seghieri J. 1996. Rythmes saisonniers d'une savane soudano-sahélienne en relation avec l'hydrodynamique du sol. *Ecologie* 27 : 67-78.

Autre production

1. Seghieri J. & Floret C. 1993. Dynamique saisonnière de la végétation en savane sahélo-soudanienne. Le cas des sols Hardé. In Peltier R. (ed.) *Les terres Hardé. Caractérisation et*

réhabilitation dans le bassin du lac Tchad. Cahiers Scientifiques N° 11. Supplément de *Bois et forêts des Tropiques*. Mémoires et Travaux de l'IRA N°6, pp 55-63.

2. Barreteau D., Jaouen R. & **Seghieri J.** 1991. Identifications et utilisations des plantes chez les Giziga (Nord-Cameroun). Coll. Dirigée par Barreteau D., Seignobos C. & Tourneux H. Base de données sur les noms de plantes dans le bassin du lac Tchad. ORSTOM-IEMVT.

Contributions orales ou affichées à des congrès

Avec actes (par année de publication des actes)

1. Galle S. & **Seghieri J.** 1994 (présentation choisie). Dynamics of soil water content in relation to annual vegetation : the tiger bush in the Sahelian Niger. Annales Geophysicae, part II, Oceans, Atmosphere, Hydrology and non-linear Geophysics, suppl. II to vol. 12, Actes of the XIXème General Assembly of the European Geophysical Society, Grenoble (France), 25-29 avril 1994.
2. **Seghieri J.**, Galle S. & Rajot J.L. 1996 (présentation choisie). La brousse tigrée dans le Sahel nigérien : étude de la covariation du stock hydrique et de la végétation annuelle. In M. Hoepffner, Lebel T. & B.Monteny (eds.) Actes des Xeme journées hydrologiques de l'ORSTOM, "Interactions Surface Continentale/ Atmosphère : l'expérience HAPEX-Sahel", Montpellier, 13-14 septembre 1994, ORSTOM Editions, Paris, pp 123-141.
3. **Seghieri J.** & Tongway D. 1997 (présentation choisie). « Déclenchement-transfert-réserve-impulsion », un modèle conceptuel pour projeter l'évolution à long terme des processus de conservation des ressources. Journées du Programme Environnement Vie et Sociétés - CNRS/PIREVS, « Les temps de l'Environnement », Toulouse, 5-7 novembre 1997, pp. 551-555.
4. Galle S., **Seghieri J.** & Mounkaïla H. 1997 (présentation choisie). Fonctionnement hydrologique et biologique à l'échelle locale. Cas d'une brousse tigrée au Niger (Atelier sur « la gestion et régénération des formations forestières contractées au Sahel », Niamey, Niger, 20-24 novembre 1995). In d'Herbès J.M., Ambouta J.M.K. & Peltier R. (eds.) Fonctionnement et gestion des écosystèmes contractés sahéliens. John Libbey Eurotext, Paris, pp 105-118.
5. Thiéry J. M., d'Herbès J.-M., Ehrmann M., Galle S., Peugeot C., **Seghieri J.** et Valentin C., 1997 (présentation choisie). Modèles de paysage et modèles de ruissellement pour une brousse tigrée nigérienne. Journées du Programme Environnement Vie et Sociétés - CNRS/PIREVS, « Les temps de l'Environnement », Toulouse, 5-7 novembre 1997, pp. 557-563.
6. Thiéry J.M., D'Herbès J.-M., Ehrmann M., Galle S., Peugeot C., **Seghieri J.** et Valentin C. 1998 (présentation choisie). JAVA et les calculs scientifiques : applications à l'étude et à la gestion de brousses tigrées. Actes du 4ème Colloque Africain sur la Recherche en Informatique (CARI'98). Dakar, Sénégal, 12-15 octobre 1998. Page 883.

Autres contributions

1. **Seghieri J. & Galle S.** 1996 (présentation choisie). Runoff contribution to a sahelian two-phase mosaic system : soil water regime and vegetation life cycles. Colloque international « Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environments », Paris, France, 2-6 avril 1996.
2. **Seghieri J., Dunkerley D. & Tongway D.** 1996 (papier invité). Specific methods of study. The structure and function of banded vegetation at small scale patchiness. colloque international « Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environments », Paris, France, 2-6 avril 1996
3. **Montaña C., Cornet A. & Seghieri J.** 1996 (papier invité). Banded Vegetation dynamics. colloque international « Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environments », Paris, France, 2-6 avril 1996.
4. **Seghieri J. & Tongway D.** 1999. Fonctionnalité du paysage : concept, méthode et application. Journées d'Ecologie Fonctionnelles, La grande Motte, 15-17 mars 1999.

Contribution active à l'organisation

1. 1995 : atelier sur « la gestion et régénération des formations forestières contractées au Sahel », Niamey, Niger, 20-24 novembre 1995.
2. 1996 : colloque international « Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environments », Paris, France, 2-6 avril 1996.

Conférences informelles

1. **Herbès(d') J.M. & Seghieri J.** 1994. Structure et fonctionnement de la brousse tigrée. Implications pour l'aménagement de ces écosystèmes, 12 octobre 1994, Ministère de l'Hydraulique et de l'Environnement, Niamey-Niger.
2. **Seghieri J.** 1997. Constraints and opportunities of semi-arid african environments. 1^{er} mai 1997, CSIRO, Division Wildlife and Ecology, Rangeland program, Canberra, Australie.
3. **Seghieri J.** 1997. From the wettest to the driest african savannas where annual grasses dominate the herbaceous cover. 30 juillet 1997, CSIRO, Tropical Ecosystems Research Centre, Darwin, Australie.

Contributions à des ouvrages collectifs

Chapitres de livres

1. **Seghieri J.**, Dunkerley D. 2001. Specific methods of study. In Tongway D., Valentin C. & Seghieri J. (eds.) Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environment. Springer-Verlag, Ecological Studies 149, New York, pp32-51.
2. Montaña C., **Seghieri J.** & Cornet A. 2001. Vegetation dynamics : recruitment and regeneration in two-phase mosaics. In Tongway D., Valentin C. & Seghieri J. (eds.) Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environment. Springer-Verlag, Ecological Studies 149, New York, pp132-145.
3. Valentin C, Tongway D & **Seghieri J.** 2001. The banded landscapes as a ecological model for managing the semi-arid environments. In Tongway D., Valentin C. & Seghieri J. (eds.) Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environment. Springer-Verlag, Ecological Studies 149, New York, pp227-242.

Livres

1. Tongway D., Valentin C. & **Seghieri J.** (eds.) 2001. Banded vegetation patterning in arid and semi-arid environment. Springer-Verlag, coll ; Ecological Studies 149, New York.

Mémoires pour l'obtention de diplômes

- Seghieri J. 1984. Mont-Lozère-Bougès Nord, étude pour un plan d'aménagement intégré. Le foncier. Mémoire de DESS d'Aménagement Intégré des Territoires et Ecologie. USTL Montpellier II., UPS Toulouse, INAPG Paris, Commission Française pour l'Unesco Paris.
- Seghieri J. 1985. Application de la méthode des « tenseurs » à l'étude de la production ligneuse des peuplements forestiers. Application à l'unité régionale « Mont Lozère-Bougès Nord ». Mémoire de DEA. Université P. et M. Curie Paris VI.
- Seghieri J. 1990. Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne au Nord-Cameroun. Thèse de Doctorat, spécialité Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations, option Biologie des Populations et Ecosystèmes, Univ. Sciences & Techniques du Languedoc (U.S.T.L.), Montpellier II.

Rapport de fin de contrat

- IRA, IRGM, ORSTOM, CEFE-CNRS, 1988. Utilisation et conservation des ressources en sol et en eau (Nord-Cameroun). Commission des Communautés Européennes, contrat T.S.D. A.216 CAM (5), rapport final, 232 p.

Programmes de coopération

Projet CEE au Cameroun (1985-1988). « *Utilisation et conservation des ressources en sol et en eau (Nord-Cameroun)* », T.S.D. A.216 CAM (5).

HAPEX-Sahel, « *Hydrological and atmospheric Pilot Experiment* », Niger (période de mesures intensives : 1994)

SALT, « *SAvanna on the Long Term* », GCTE core project, Global Change and Terrestrial Ecosystems (1991-1996)

Projet CEE en Afrique de l'Ouest « *Amélioration et gestion de la jachère en Afrique de l'Ouest* » (1994-1998)

Mémoires et diplômes encadrés

III^o cycle

1. De Kok R. 1993. An architectural analysis of *Guiera senegalensis*, a pioneer species in the sahelian tigerbush. Mémoire de 6^o année, Agricultural University of Wageningen, Dep. Forestry, Wageningen, Pays-Bas.
2. Ehrmann M. 1994. Hydrodynamique et fonctionnement de la végétation herbacée d'une brousse tigrée dans le Sahel nigérien. Rapport de D.E.A., Univ. P. & M. Curie-Paris VI, UFR Sciences de la nature et de la vie, sous la Direction du Pr. A. Perrier. Responsables de stage : Seghieri J. & Galle S.
3. Ehrmann M. 1999. Fonctionnement et dynamique de la brousse tigrée nigérienne. Thèse de Doctorat (soutenance prévue avant septembre 1999), Univ. P. & M. Curie-Paris VI, sous la direction du prof. A. Perrier. Co-encadrement des travaux de terrain au Niger, de la rédaction du mémoire et de la rédaction des publications.

Autres stages encadrés (par ordre chronologique de soutenance du mémoire)

1. Djerambete B. 1992. Etude des caractéristiques biologiques d'occupation de l'espace par le *Guiera senegalensis* (bassin versant de Banizoumbou). Mémoire pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur des Techniques Agricoles, option Eaux et Forêts, Université A.M. Dioffo, faculté d'Agronomie, Niamey, , Niger.
2. Mahamane A. 1994. Structure, régénération et dynamique de la brousse tigrée du Niger (Banizoumbou). Comparaison avec la brousse tigrée du Burkina Faso (Bidi). Formation pratique continue. , Université A.M. Dioffo, faculté d'Agronomie, Niamey, , Niger.
3. Abdoukadi M. & Adamou H. 1994. Variations de la topographie sur un plateau de brousse tigrée (Banizoumbou). Mémoire de stage d'aptitude professionnelle DGC3, option topographie. Lycée d'Enseignement Professionnel Issa Béri, Niamey, Niger.

4. Aboubakar I. 1995. Etude de la productivité et de la régénération des formations forestières « brousses tigrées ». Mémoire de 4^o année, Institut Polytechnique Rural de Katibougou (Mali).
5. Adamou A. 1995. Etude de la dynamique des racines fines de *Guiera senegalensis* dans 7 jachères aux conditions écologiques contrastées dans le Niger occidental (Banizoumou). Mémoire pour l'obtention du diplôme d'ingénieur des Techniques Agricoles, option Eaux et Forêts. Université A.M. Dioffo, faculté d'Agronomie, Niamey, , Niger.
6. Mounkaïla H. 1996. Comparaison des rythmes saisonniers de deux Combretaceae de la brousse tigrée en relation avec l'hydrodynamique d'infiltration de l'eau. Effet de la suppression du ruissellement en amont (Banizoumbou, Niger). Mémoire pour l'obtention du diplôme d'Ingénieur des Eaux et Forêts. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire.

