

Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux

par A. FOURNIER et M. LAMOTTE*

INTRODUCTION

Par leur activité de photosynthèse, les végétaux chlorophylliens élaborent, à partir d'éléments minéraux et d'énergie lumineuse la matière organique qui est la source d'énergie pour l'ensemble des organismes consommateurs et décomposeurs de l'écosystème. Cette *production primaire* est une donnée fondamentale dont l'évaluation constitue la base de l'étude du fonctionnement des écosystèmes. Outre l'intérêt qu'elle présente en écologie fondamentale, la mesure de la production primaire des milieux herbacés a de nombreuses applications dans le domaine de la mise en valeur et de la gestion des pâturages. A ce double titre elle est de première importance pour de nombreux pays tropicaux où les savanes occupent de vastes superficies encore peu ou mal exploitées parce que le fonctionnement en est imparfaitement connu.

Le présent article est consacré plus particulièrement aux résultats d'estimation de la production primaire nette fondés sur les études de l'évolution des biomasses au cours des saisons. Par leur facilité d'emploi sans qu'un matériel sophistiqué soit nécessaire, ces méthodes restent d'ailleurs la base des méthodes de terrain, tout spécialement sous les tropiques (voir par exemple : CÉSAR, 1971 a et b, 1981 ; BILLE et POUPON, 1972 ; JAIN et MISHRA, 1972 ; JAIN, 1976, 1980 ; MISRA et MALL, 1975 ; CORNET, 1981 ; SAN JOSE *et al.*, 1982 ; FOURNIER, 1982 a et b ; ABBADIE, 1983 ; etc.). Sans prétendre faire de ces méthodes — souvent appelées « méthodes de la récolte » (« harvest me-

* Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie (L.A. 258 du CNRS), 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

thods » des auteurs anglo-saxons) — un exposé exhaustif, on se propose d'en dégager les principes et de montrer l'intérêt et la validité de telle ou telle modalité d'interprétation.

1. DEFINITIONS ET PRINCIPE

1.1. Définitions

La *biomasse* est le poids de matière sèche d'un organisme ou d'un ensemble d'organismes vivants : en écologie terrestre, elle est généralement rapportée à une unité de surface (DUVIGNEAUD, 1967 ; LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1967 ; LIETH, 1975 ; LEMÉE, 1977 ; etc.). La *phytomasse* ou biomasse végétale est plus précisément le poids, exprimé en matière sèche, du total de la matière vivante et morte, des végétaux. On peut y distinguer la biomasse proprement dite qui ne comprend que les parties vivantes et la *nécromasse* qui correspond aux parties mortes (DUVIGNEAUD, 1974).

La *production primaire nette* est la quantité d'assimilats produits par les végétaux chlorophylliens sur une surface donnée et en un temps donné, déduction faite des pertes en particulier respiratoires (LAMOTTE et BOURLIÈRE, 1967 ; LIETH, 1968). On peut aussi la définir comme la vitesse de production de la biomasse (DUVIGNEAUD, 1967 ; LEMÉE, 1977 ; LIETH *et al.*, 1975 ; GOUNOT et YU, 1980 ; etc.). Rappelons que la production primaire brute est le produit de la photosynthèse totale, y compris les assimilats brûlés dans la respiration.

1.2. - Principe du calcul de la production primaire à partir des variations de la biomasse

Le principe du calcul à partir des variations de la biomasse est simple, la production primaire nette P est donnée par l'augmentation de la biomasse entre les temps t_0 et t_1 , si aucune perte par mortalité ou consommation n'intervient dans cet intervalle :

$$P = B_1 - B_0 = \Delta B$$

En général, cependant, une perte de biomasse par mortalité M et par consommation C se produit pendant ce temps, de sorte que ΔB est inférieur à P et que l'on doit écrire :

$$P = \Delta B + M + C \quad (1)$$

L'estimation des termes M et C, qui présente de nombreuses difficultés, constitue le principal obstacle à la connaissance précise de la production primaire.

2. MESURES DE LA BIOMASSE

La méthode la plus ancienne et la plus directe de mesure de la biomasse est celle de la récolte ; simple et précise, elle constitue un outil de terrain particulièrement fiable. Elle présente toutefois les inconvénients d'être destructrice et en outre, longue et fastidieuse. D'autres techniques, indirectes, ont été proposées. Plus rapides elles facilitent l'étude d'un plus grand nombre d'échantillons et, non destructrices, elles permettent de suivre la même parcelle au cours de l'année ce qui élimine la variabilité due à l'hétérogénéité du milieu. Elles sont, en revanche, toutefois bien moins sûres.

2.1. La mesure directe de la biomasse par la méthode de la récolte

La matière végétale est prélevée intégralement sur des échantillons de surface connue, puis pesée après séchage complet. Le travail est complété par le tri des parties vivantes et des parties mortes d'une part, des différentes espèces d'autre part.

Parties aériennes

La récolte des parties aériennes des plantes ne pose en général pas de problème particulier, sinon celui de l'échantillonnage ; il faut en effet choisir la disposition, le nombre, la taille et la forme des placettes de récolte.

En pratique il est essentiel de définir d'abord les limites d'une zone d'étude physionomiquement homogène ; par la suite un jugement objectif sur cette homogénéité du point de vue de la phytomasse se dégagera des résultats obtenus, et en particulier des variances. Au sein de cette zone homogène une disposition des échantillons strictement au hasard est souhaitable, car elle conditionne l'utilisation ultérieure de toute une série de tests statistiques ; sa réalisation pratique est toutefois souvent délicate (voir GREIG-SMITH, 1964, et GOUNOT, 1969).

Le nombre total d'échantillons à prélever doit parfois être important : c'est le cas pour les mesures de phytomasse répétées tout au long de l'année ; le problème se pose alors de ne pas sortir de la zone d'étude homogène et aussi de ne pas répéter les mesures au même endroit. C'est pourquoi l'on s'oriente fréquemment vers des types d'échantillonnages intermédiaires entre l'échantillonnage systématique et l'échantillonnage au hasard : les échantillons peuvent par exemple être tirés au hasard dans des grilles préalablement définies.

nies. Une discussion plus approfondie de ces questions est donnée par GREIG-SMITH (1964) et GOUNOT (1969).

C'est à partir des valeurs obtenues pour les variances et en fonction de la précision souhaitée que le nombre des placettes de récolte se détermine par le calcul (voir GREIG-SMITH, 1964, MILNER et HUGHES, 1968). La méthode des « moyennes progressives », rapide mais peu rigoureuse, peut permettre de déterminer facilement si le nombre des échantillons récoltés est suffisant. La moyenne des 2, 3, 4, etc., premières mesures est calculée et représentée graphiquement en fonction du nombre d'observations (fig. 1). La courbe obtenue présente d'abord de fortes fluctuations puis se stabilise lorsque le nombre d'échantillons devient suffisant (GREIG-SMITH, 1964).

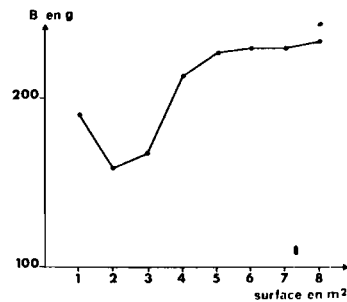


Fig. 1. — Méthode des moyennes progressives : exemple de recherche du nombre minimal d'échantillons dans une savane herbeuse de Côte d'Ivoire (selon César, 1971 b).

Pour ce site particulièrement homogène en savane herbeuse à *Andropogonées*, César a retenu le nombre minimal de 5 échantillons de 1 m². Pour d'autres sites de la même localité (Lamto, 5°02'N, 6°13'N, zone guinéenne), il préconise des surfaces de 4 m², au nombre de quatre.

Selon GREIG-SMITH (1964), le type de distribution généralement obtenu dans les mesures de phytomasse (loi normale) autorise l'emploi de petites surfaces de récolte. La taille de l'échantillon doit toutefois être suffisante pour limiter l'effet de bordure et pour que la précision sur la mesure ne soit pas du même ordre de grandeur que la mesure elle-même. Dans les formations tropicales de savane, des surfaces de 0,16 à 4 m² ont été utilisées selon les types de végétation (CÉSAR, 1971 b, 1981 ; JAIN, 1976 ; FOURNIER, 1982 a et b ; etc.).

En pratique, la récolte se fait sur des surfaces carrées, rectangulaires ou circulaires. Les avantages respectifs de ces différentes

formes ont été discutés par MILNER et HUGHES (1968), puis par GOUNOT (1969), en fonction de considérations statistiques, de l'importance de l'effet de bordure et de la commodité d'emploi. Au moins pour les formations végétales hautes, des questions de facilité et de rapidité de mise en place guident généralement le choix vers des placettes carrées ou rectangulaires.

Parties souterraines

L'étude des parties souterraines des plantes pose des problèmes techniques bien plus difficiles auxquels un ouvrage entier a été consacré (BÖHM, 1979). Pour déterminer la phytomasse souterraine, la première opération nécessaire est le prélèvement d'échantillons de terre de volume connu, selon la méthode des « monolithes », cubes ou cylindres de terre extraits d'une tranchée ou extraits à l'aide d'une tarière. Une étude de CÉSAR (1971 a) a montré que cette dernière méthode était la plus efficace, mais elle est parfois difficile à appliquer, en particulier dans les sols durs et caillouteux. Le choix de la taille des monolithes ou celui du diamètre de la tarière ainsi que celui du nombre des prélèvements ramène aux problèmes d'échantillonnage abordés précédemment.

Dans la réalité il est à peu près impossible de prélever la totalité des racines et organes souterrains. En effet, si la plupart des racines (80 à 90 %) se trouvent généralement dans les 30 premiers centimètres, il s'en rencontre encore jusqu'à plus d'un mètre. La question de la profondeur jusqu'à laquelle il faut prélever nécessite donc une étude cas par cas. Dans les milieux herbacés les prélèvements ne se font habituellement pas au-delà de 30 ou 50 cm selon la nature du sol mais la répartition des racines en fonction de la profondeur doit être étudiée par ailleurs pour permettre une extrapolation des résultats ainsi obtenus.

La séparation des racines et de la terre est une opération délicate. Elle se fait par tri à la main, par tamisage à sec ou par lavage puis passage sur un tamis. Certains appareils ont été mis au point pour faciliter cette séparation, qui reste néanmoins toujours longue et imparfaite : une partie des fines racines reste mélangée à la terre ou passe à travers les mailles du tamis lors du lavage.

Pour évaluer la quantité de racines ainsi perdues, un tri plus poussé (éventuellement à la loupe) peut être envisagé mais il n'est possible que sur de très petits échantillons. Il peut être commode alors, comme le propose Abbadie (comm. pers.), de comparer les teneurs en matière organique d'un sol non trié et du même sol après ce tri poussé.

La séparation des racines vivantes et des racines mortes présente également des difficultés. Leur aspect extérieur — couleur, morphologie, etc. — peut servir de critère pour un tri manuel mais les erreurs sont alors trop fréquentes ; l'utilisation de divers colorants vitaux a été tentée par certains auteurs mais elle pose de nombreux problèmes encore non résolus. Une méthode efficace est l'utilisation de traceurs radioactifs au ^{14}C , mais elle est trop coûteuse pour que son emploi puisse se généraliser. La séparation des espèces entre elle semble possible, au moins dans certains cas, grâce à la chromatographie sur papier (CHILVERS, 1972).

Au total les problèmes posés par l'extraction et le tri des racines restent loin d'être résolus de manière satisfaisante et les valeurs de phytomasse obtenues par les méthodes actuelles ont essentiellement des valeurs indicatrices.

2.2. Les méthodes indirectes de mesure de la biomasse

2.2.1. Points-contacts

La méthode des points-quadrats ou points-contacts, développée par LÉVY et MADDEN (1933) pour l'étude quantitative de la structure des formations herbacées, a été largement utilisée dans les régions tempérées et parfois tropicales (HANSON, 1934 ; P. et J. POISSONET, 1969 ; POISSONET et CÉSAR, 1972 ; etc.). Le dispositif utilisé par POISSONET et CÉSAR, 1972) est un ruban gradué tendu au-dessus de la végétation ; à intervalle régulier — de longueur choisie en fonction de la densité et de la hauteur de la formation étudiée — une fine tige est descendue verticalement dans la végétation et tous les contacts des espèces avec la tige sont enregistrés. Il existe diverses variantes de ce dispositif, portant par exemple sur l'inclinaison et le nombre des aiguilles (TINNEY *et al.*, 1937 ; WARREN WILSON, 1960 ; etc.). L'utilisation de ces dispositifs pour l'estimation de la phytomasse aérienne a été tentée par divers auteurs et des facteurs de correspondance ont été établis (HANSON, 1934 ; ARNY et SCHMID, 1941 ; DREW, 1944 ; P. et J. POISSONET, 1969 ; ROY, 1977 ; BROCHIER, 1978 ; etc.). Il ressort cependant de ces études que la correspondance entre le nombre de contacts et la phytomasse n'est pas toujours très stricte et que l'établissement des facteurs de correction est toujours délicat. La récolte de la végétation demeure nécessaire pour obtenir des valeurs précises de la biomasse et par conséquent pour établir les facteurs de correction.

2.2.2. Méthodes « morphologiques »

Les méthodes de ce type ne sauraient remplacer la mesure directe de la biomasse par la récolte mais, devant les difficultés rencontrées dans la mesure des termes M et C de l'équation (1), elles ont été proposées comme complément pour en préciser les valeurs.

WILLIAMSON (1976) propose l'étude de la dynamique des feuilles ; il évalue leur mortalité grâce à un marquage sur le terrain et en déduit la production de matière vivante et la production de litière pendant une période donnée. Cette méthode à l'inconvénient de négliger l'existence des tiges : le matériel végétal est supposé être constitué uniquement de feuilles adultes et surestime probablement à certaines périodes le renouvellement de la matière. Le renouvellement des feuilles est en effet de toute évidence plus rapide que celui des tiges qui les portent, et par ailleurs, les inflorescences et les graines subsistent plus longtemps que les feuilles. Il va sans dire qu'aucune information sur l'accumulation de matière dans les parties souterraines ne peut ainsi être obtenue. La méthode proposée, certes laborieuse, paraît toutefois donner une bonne idée du renouvellement de la matière végétale, habituellement très sous-estimé.

Une autre approche « morphologique » est celle de GOUNOT et YU (1980) qui utilisent la notion de *phyllochrone*, défini par BUNTING *et al.* (1965) comme l'intervalle de temps séparant l'émergence de deux feuilles successives sur une tige de Graminée, et calculent ensuite la production primaire à partir d'un modèle mathématique. Par définition, chaque talle produira en moyenne une feuille pendant un phyllochrone, et la production nette phyllochronique sera donc $P_T = N \cdot \bar{p}$, où N est le nombre de tiges et \bar{p} le poids moyen d'une feuille. Comme par ailleurs la biomasse B et le nombre de tiges sont liés par la relation :

$$B = N \cdot \bar{n} \cdot \bar{p}$$

où n est le nombre moyen de feuilles par tige, on peut écrire :

$$P_T = \frac{B}{\bar{n}}$$

et la production journalière se calcule comme

$$P_j = \frac{B}{\bar{n} \cdot T} \text{ où } T \text{ est la durée en jours du phyllochrone.}$$

La mesure de B et \bar{n} (ou N et \bar{p}) ne pose aucun problème, mais ce n'est pas le cas de T, qui varie au cours du temps. Les auteurs pro-

posent de résoudre la difficulté en calculant ce paramètre en fonction des facteurs extérieurs — température, nutrition azotée et alimentation en eau —, après avoir établi expérimentalement l'influence de ces derniers. Ils utilisent ensuite pour simuler la production le modèle mathématique Dactyl 1 (Yu *et al.*, 1975), qui comporte deux sous-modèles : le premier, trophique, stimule la photosynthèse à partir des données du milieu, le second, « fabrique » les feuilles et induit leur sénescence au bout d'un nombre déterminé de phyllochrones.

De tels modèles de type morphogénétique nécessitent encore bien des améliorations et des mises au point mais ils représenteront peut-être dans les années à venir un moyen rapide d'évaluation de la production primaire, au moins pour les parties aériennes de certaines espèces. Des tentatives commencent également à être faites pour le calcul de la production des racines (GOUNOT *et al.*, 1982).

2.2.3. Réflectance spectrale et autres mesures

Des mesures de réflectance spectrale dans certaines bandes de longueurs d'onde sont utilisées depuis une dizaine d'années pour évaluer la phytomasse (voir TUCKER, 1980, et THALEN *et al.*, 1980). Elles s'appuient sur la propriété des plantes vertes d'absorber, grâce à leurs pigments (essentiellement les chlorophylles), les radiations solaires dans la bande rouge du spectre et de les réfléchir dans le proche infrarouge.

Les mesures se font soit au sol, soit depuis un avion ou un satellite. Elles ont permis dans quelques cas des estimations séparées de la biomasse et de la nécromasse (TUCKER, 1977 a et b, 1980). Ces méthodes sont très prometteuses, mais elles nécessitent encore des mises au point, et leur emploi reste limité par les conditions météorologiques, car un ciel dégagé est nécessaire même pour les mesures au sol.

D'autres méthodes reposent sur la différence significative qui existe entre la constante diélectrique de l'air et celle de l'eau ; elles font appel à des mesures de résistance entre des sondes placées dans la végétation : la résistance mesurée est proportionnelle à la quantité d'eau présente dans la végétation. Les premiers à proposer un dispositif électronique pour ce type de mesures furent FLECHTER et ROBINSON (1956), mais beaucoup d'autres dispositifs plus ou moins modifiés ont été construits depuis (voir la liste d'auteurs que donne TUCKER, 1980). L'intérêt de ces méthodes est leur rapidité et leur facilité d'emploi mais elles ne sont ni très précises ni très fiables ;

on ne peut pas les utiliser par temps humide, ni en présence de rosée, et un réétalonnage très fréquent est nécessaire. Par ailleurs la proportion de matière vivante et de matière morte ne peut pas être déterminée avec précision : quelques essais tentés pour l'étude des racines se sont révélés également décevants (voir le commentaire de BÖHM, 1979).

Une autre méthode, qui met en jeu des radio-isotopes, a été proposée par TEARE *et al.* (1966) : elle repose sur l'absorption des particules β par les végétaux herbacés. Cette absorption est proportionnelle à la densité de la végétation. La méthode, qui ne permet pas la séparation du matériel mort et du matériel vivant, paraît en outre très sensible aux variations de la microtopographie, ce qui est une source d'erreur importante. Encore trop peu employée sur le terrain pour que son efficacité soit bien évaluée, cette méthode présente l'inconvénient de l'emploi toujours délicat de radio-isotopes.

L'inconvénient majeur des méthodes indirectes présentées est qu'elles ne donnent généralement aucune information sur les parties souterraines des plantes qui représentent cependant une masse considérable et sont très importantes du point de vue fonctionnel. Le recours aux méthodes classiques de récolte reste donc pour elles le seul moyen d'investigation.

3. CALCUL DE LA PRODUCTION PRIMAIRE A PARTIR DES VARIATIONS DE LA BIOMASSE

Comme la mesure des variations de la masse végétale pose des problèmes assez différents pour les parties aériennes et les parties souterraines, il est d'usage de les étudier séparément et de faire la distinction entre une « production primaire aérienne » et une « production primaire souterraine ». Une telle distinction, bien que porteuse d'erreur dans la mesure où des échanges se font en permanence entre les parties aériennes et souterraines des plantes, a toutefois le mérite de permettre un calcul qui serait autrement impossible.

Un grand nombre de méthodes ont été proposées pour le calcul de la production primaire à partir des mesures de variation de la phytomasse. Une présentation détaillée et une analyse comparative des résultats obtenus avec neuf d'entre elles ont été données par SINGH *et al.* (1975).

L'objet de notre étude est de donner un exemple de calcul de la production primaire suivant les principales méthodes, en allant de la plus simple jusqu'aux plus élaborées. Cette démarche permettra de discuter les problèmes rencontrés et de mettre en évidence l'importance de la sous-estimation généralement faite avec les méthodes classiques. Les données sur lesquelles le calcul s'appuie ont été obtenues dans deux savanes soudano-guinéennes de la localité de Ouango-Fitini (4°01' w, 9°35' N) au nord de la Côte d'Ivoire. L'une est une savane herbeuse à *Loudetia simplex*, l'autre une savane arbustive à *Detarium microcarpum*; le milieu et les deux sites d'étude ont été décrits par ailleurs, ainsi que le cycle des phytomasses aériennes et souterraines (FOURNIER, 1982, 1983 a).

Outre les calculs fondés sur la mesure directe de la phytomasse, une tentative d'exploitation de la voie ouverte par WILLIAMSON (1976) avec la dynamique des feuilles est également présentée : les données obtenues à l'occasion d'une étude de type morphologique sur la démographie des feuilles de Graminées faite dans les mêmes savanes, servent de base au calcul (FOURNIER, 1983 b).

Un tableau des valeurs obtenues lors de l'étude de terrain ainsi que le détail des calculs selon chaque méthode sont donnés en annexe.

3.1. Méthodes de la phytomasse maximale $P = Pht. max.$ et de la différence maximale de phytomasse $P = Pht. max. - Pht. min.$

Une méthode très simple pour évaluer la production primaire aérienne est de l'assimiler à la masse maximale de la végétation (matière vivante + matière morte, toutes espèces confondues), à la fin de la saison de croissance. La valeur maximale de cette phytomasse $Pht.$ est déterminée soit avec une seule série de coupes simultanées (HADLEY et KIECKHEFFER, 1963; KUCERA *et al.*, 1967) soit avec plusieurs séries de coupes échelonnées dans le temps de façon à ne pas laisser passer la période de la phytomasse maximale (BRAY *et al.*, 1959, HADLEY et BUCCOS, 1967; LESTER, 1969; MALONE, 1968; MAC NAUGHTON, 1968; etc.).

A cette méthode sont attachés deux types d'erreurs : comme une partie du matériel végétal produit peut avoir disparu par décomposition ou consommation avant la mesure, la production primaire peut être sous-estimée (fig. 2); d'un autre côté, dans la mesure où une partie du matériel végétal subsiste d'une année sur l'autre, la production se trouve surestimée et il n'est pas possible de savoir com-

ment ces deux erreurs se compensent. Dans les savanes, bien que le feu détruit chaque année presque en totalité la masse végétale aérienne — ce qui réduit beaucoup l'importance du deuxième type d'erreur — le problème demeure car une partie de la production de la saison précédente est conservée dans les organes souterrains et réutilisée lors de la repousse. C'est donc uniquement dans le cas des communautés de plantes annuelles que le deuxième type d'erreur peut être considéré comme minime, le premier type restant commun à toutes les communautés.

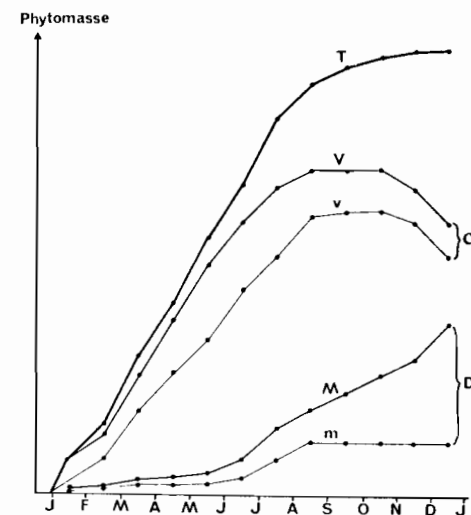


Fig. 2. — Schéma théorique illustrant la sous-estimation faite en assimilant la production aérienne à la phytomasse maximale.

- Légendes : T total de la matière végétale produite;
 V matière vivante totale (en place + consommée);
 v matière vivante effectivement en place;
 C quantité de matière vivante consommée;
 M matière morte totale (en place + consommée + décomposée);
 m matière morte effectivement en place;
 D quantité de matière morte consommée ou décomposée.

A Ouango-Fitini en 1980, les valeurs maximales de phytomasse aérienne obtenues ont été de 5,81 t/ha/an pour la savane arbustive et de 4,98 t/ha/an pour la savane herbeuse.

Pour tenir compte de la phytomasse provenant du cycle antérieur de végétation qui subsisterait au début du nouveau cycle, d'autres auteurs ont proposé d'assimiler plutôt la production à la différence entre la phytomasse maximale et la phytomasse minimale au cours d'un cycle ou au cours de chaque période d'activité de la végétation (OVINGTON *et al.*, 1963, SINGH, 1968).

En réalité, les différentes espèces n'atteignent pas toujours leur phytomasse maximale au même moment (ODUM, 1960) ; ce fait conduit évidemment à sous-estimer la production primaire (fig. 3 a). Pour éliminer cette autre source d'erreur, on a recherché, grâce à des coupes plus fréquentes, le ou les maximums correspondant à chacune des espèces (MALONE, 1968 ; SINGH, 1968 ; LAUENROTH, 1970, 1973 ; SINGH

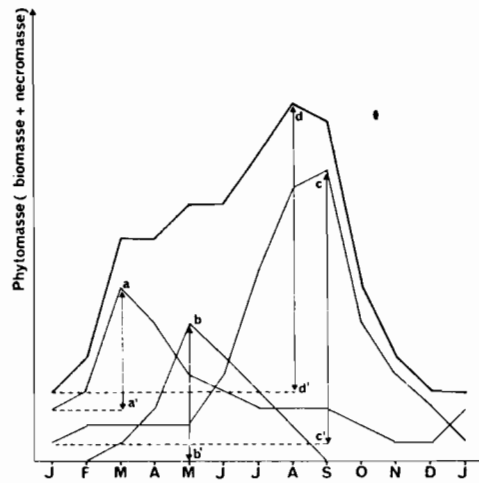


Fig. 3. — Evaluation de la production primaire aérienne par le calcul de la différence maximale de phytomasse ou de biomasse de l'ensemble des espèces : le risque de sous-estimation lié aux phénoménologies différentes.

a) Méthode de la différence maximale de phytomasse : schéma théorique.

Légendes : aa', bb' et cc' = valeurs de la différence maximale de phytomasse pour 3 espèces végétales A, B et C.

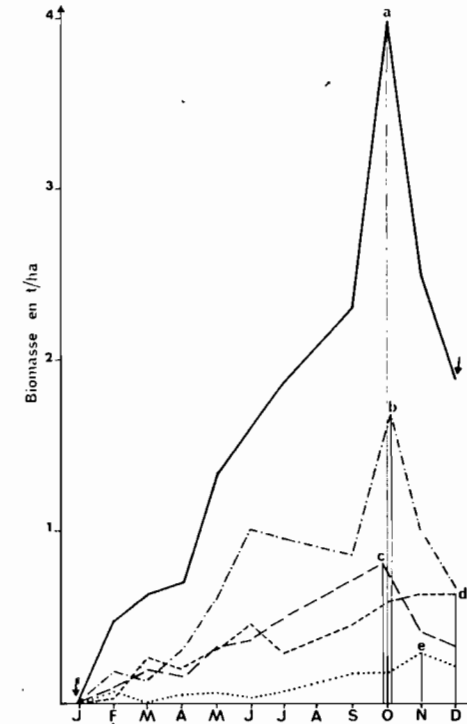
dd' = valeur de la différence maximale de phytomasse pour le total des 3 espèces.

Les espèces A et C présentent des cycles longs, tandis que B a un cycle court. Les maximums — qui correspondent chez beaucoup d'espèces à la période de floraison — se situent en début de cycle pour A et B et en fin de cycle pour C.

et YADAVA, 1974) : la production totale se calcule alors comme la somme des productions de chaque espèce et ce type de calcul peut se résumer par la formule :

$$P = \sum_{s=1}^s (\text{Pht. max.} - \text{Pht. min.})_s, \text{ où } s \text{ représente chacune des}$$

différentes espèces.



b) Méthode de la différence maximale de biomasse : exemple de la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980.

Légendes : — biomasse totale,
- - - biomasse de *Loudetia simplex*,
- · - · biomasse de *Andropogon ascinodis*,
· · · · · biomasse de *Schizachyrium sanguineum*,
· · · · · biomasse de *Andropogon schirensis*.

La flèche indique le passage du feu de brousse.

Certains auteurs (par exemple SIMS et SINGH, 1978) font la somme des différences maximales de la biomasse de chaque espèce et non pas de leur phytomasse. Cette méthode, *a priori* moins bonne que la précédente, est souvent la seule possible car le tri des différentes espèces dans le matériel mort est extrêmement difficile de telle sorte que la nécromasse est généralement traitée comme un tout. C'est ce type de calcul qui a été appliqué aux savanes de Ouango-Fitini (fig. 3b).

Les valeurs de production obtenues sont de 6,54 t/ha/an pour la savane arbustive et de 3,55 t/ha/an pour la savane herbeuse.

Lorsque l'échantillonnage ne porte que sur des surfaces peu importantes ce qui est par force souvent le cas, les variances sont fortes et les maximums obtenus pour chaque espèce n'ont parfois guère de sens. Comme on tient compte seulement des maximums, le danger de ce mode de calcul est donc peut-être de surestimer la production. On peut toutefois regrouper les espèces de phénologie semblable de manière à diminuer les variances mais les valeurs de production obtenues sont naturellement un peu plus faibles : respectivement 5,76 t/ha/an pour la savane arbustive et 3,46 t/ha/an pour la savane herbeuse de Ouango-Fitini.

3.2. Méthode de la somme des accroissements,

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta B_i \text{ ou } P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Pht_i$$

Une autre méthode, proposée par MILNER et HUGHES (1968) et KELLY *et al.* (1974), consiste à faire la somme de toutes les variations positives de la biomasse entre des coupes aussi fréquentes que possible, en considérant soit l'ensemble des végétaux soit les espèces prises une par une (fig. 4). La formule exprimant ce type de calcul est alors :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta B_i, \text{ où } i \text{ représente le numéro d'ordre des coupes}$$

successives et ΔB_i les variations positives de la biomasse depuis le relevé précédent.

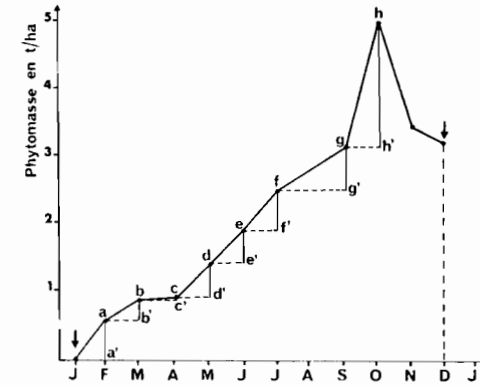


Fig. 4. — Principe du calcul de la production aérienne par la somme des accroissements de la phytomasse : exemple de la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980.

Légendes : aa' à hh' : valeurs des accroissements successifs de phytomasse de l'ensemble des espèces.
La flèche indique le passage du feu de brousse.

L'évaluation de la production par espèce, quoique théoriquement plus correcte que le calcul sur l'ensemble des végétaux, se heurte à la difficulté déjà citée de l'importante variance des valeurs de biomasse de chacune des espèces par suite de l'impossibilité de pratiquer un échantillonnage suffisant. Le classement des diverses espèces en groupes fonctionnels, proposé par LAUENROTH (1973) constitue un compromis entre le calcul sur l'ensemble des végétaux et le calcul par espèces.

A Ouango-Fitini, les variances associées aux valeurs de biomasse obtenues pour chaque espèce sont importantes mais les phénologies des principales espèces sont toutes assez semblables, de sorte qu'il paraît préférable de faire le calcul pour l'ensemble des végétaux (fig. 4). Les valeurs obtenues par cette méthode sont de 4,70 t/ha/an pour la savane arbustive et de 4,37 t/ha/an pour la savane herbeuse ; elles sont donc nettement inférieures aux maximums de la phytomasse obtenus précédemment et sous-estiment par conséquent la production de façon flagrante. Cela s'explique par le fait que la nécromasse n'a pas été considérée : or une partie de la matière produite entre deux relevés consécutifs est également morte dans cet intervalle et n'est ainsi pas prise en compte. Plus l'intervalle entre relevés est petit, moins l'erreur commise est importante : l'intervalle men-

suel pratiqué à Ouango-Fitini est visiblement trop long. Pour obtenir des valeurs correctes de production primaire, il s'avère donc nécessaire de faire entrer la matière morte dans le calcul.

On peut proposer une variante de la méthode : la somme se fait sur les variations positives de la phytomasse (matériel vivant + matériel mort) plutôt que sur celles de la biomasse. La formule de calcul devient alors :

$$i = n$$

$$P = \sum_{i=1}^n \Delta Pht_i \text{ où } i \text{ représente le numéro d'ordre des relevés et } i = 1$$

ΔPht_i la variation positive depuis le relevé précédent.

Les estimations de la production auxquelles conduit ce calcul sont légèrement plus élevées : 5,88 t/ha/an pour la savane arbustive et 4,98 t/ha/an pour la savane herbeuse ; elles restent toutefois très proches de la phytomasse maximale et la sous-estimation est évidente. Il paraît donc indispensable de considérer séparément les variations de la biomasse et de la nécromasse.

3. 3. Introduction des variations de la matière morte dans le calcul

$$i = n$$

$$P = \sum_{i=1}^n (\Delta B_i + \Delta M_i) \text{ ainsi que du coefficient de perte à la}$$

$$\text{fanaison : } \alpha$$

On peut, comme le propose GOLLEY (1965), corriger le calcul précédent en prenant en compte à la fois les variations de la biomasse et celles de la nécromasse (fig. 5), la formule de calcul de la production aérienne devient alors :

$$i = n$$

$$P = \sum_{i=1}^n (\Delta B_i + \Delta M_i)$$

où ΔB_i est la variation de biomasse entre deux relevés consécutifs et ΔM_i la variation de la masse de matière morte.

La nécessité de tenir compte d'un passage possible de la matière du compartiment vivant au compartiment mort en l'absence de toute production, impose un certain nombre de conditions sur le signe et les valeurs relatives de ΔB_i et ΔM_i pour leur intégration au calcul ; elles sont explicitées dans le tableau I.

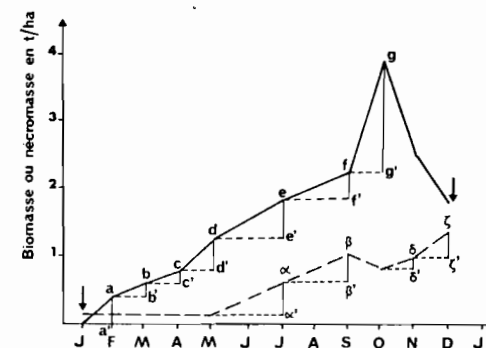


Fig. 5. — Principe du calcul de la production aérienne par la somme des accroissements de la biomasse et de la nécromasse : exemple de la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980.

Légendes : — biomasse de l'ensemble des espèces,
 nécromasse de l'ensemble des espèces,
 aa' à gg' : valeurs des accroissements successifs de la biomasse,
 alpha' à zeta : valeurs des accroissements successifs de la nécromasse.

La flèche indique le passage du feu de brousse.

Tableau I. — Calcul de la production primaire par la formule :

$$P = \sum_{i=1}^n (\Delta B_i + \Delta M_i),$$

où l'on ne tient pas compte de la décomposition.

Cas	Variations depuis le relevé précédent		Production depuis le relevé précédent P_i	Remarques
	de la biomasse ΔB_i	de la nécromasse ΔM_i		
1	+a	0	a	
2	+b	+c	b + c	
3	+d	-e	d	
4	-f	0	0	
5	-g	+h	h - g	$ h > g $
6	-j	+k	0	$ k < j $
7	-l	-m	0	
8	0	+n	n	

Il a déjà été signalé que la séparation des différentes espèces est extrêmement difficile pour le matériel mort, l'évaluation de la quantité de matière morte doit donc généralement être faite globalement et le calcul porte sur la totalité des espèces. Il conduit à 6,41 t/ha/an pour la savane arbustive et à 5,02 t/ha/an pour la savane herbeuse de Ouango-Fitini.

Une nouvelle correction peut être introduite si l'on tient compte de la perte de poids à la fanaison (voir CÉSAR et MENAUT, 1974). A cause d'une migration de matière des organes sénescents vers les autres (voir par exemple HOPKINSON, 1966) et peut-être d'un lessivage et d'un début de décomposition sur pied, le poids des organes morts n'est en effet plus que de α fois celui de la matière vivante correspondante ($M = \alpha B$), de sorte que la production doit être calculée comme :

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \frac{\Delta M_i}{\alpha}).$$

L'intégration de ΔB_i et ΔM_i au calcul dépend de leur signe et de leurs valeurs relatives (voir tab. I).

Ce type de raisonnement n'est cependant pas tout à fait rigoureux, car la correction apportée conduit à compter deux fois la matière provenant des organes sénescents qui est redistribuée dans les parties vivantes ; elle risque donc de surestimer la production. Cette erreur ne compense toutefois certainement pas la sous-estimation introduite par la disparition de matière qui échappe aux mesures, de sorte que les valeurs obtenues sont vraisemblablement meilleures que les précédentes.

Pour les deux savanes de Ouango-Fitini, les estimations de production obtenues en utilisant des valeurs de α mesurées par CÉSAR et MENAUT (1974) dans des savanes de composition floristique très voisine, sont de 8,00 t/ha/an pour la savane arbustive et de 5,43 t/ha/an pour la savane herbeuse. On voit que ces valeurs sont sensiblement supérieures aux précédentes.

3.4. Le problème de la décomposition de la matière morte et de la consommation par les animaux

Une autre source d'erreur des méthodes précédentes est l'absence d'évaluation de la masse végétale disparue entre deux relevés par consommation ou décomposition en dehors de la perte de poids

à la fanaison. WIEGERT et EVANS (1964) calculent donc la production P_i entre deux mesures à partir des variations de la biomasse ΔB , de celles de la nécromasse ΔM et de la vitesse D de disparition de la nécromasse pendant l'intervalle de temps Δt considéré :

$$P_i = \Delta B + \Delta M + \bar{M} \cdot D \cdot \Delta t$$

où \bar{M} est la nécromasse moyenne pendant l'intervalle.

Pour mesurer D , ces auteurs choisissent deux placettes aussi semblables que possible ; ils y laissent la matière déjà morte mais en retirent la matière vivante pour éviter tout nouvel apport de matériel mort. La récolte et la pesée de la matière morte sont faites au temps t sur la première placette et au temps $t + \Delta t$ sur la deuxième, où une décomposition a pu se produire. La comparaison des deux valeurs donne :

$$D = - \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{M_t}{M_{t+\Delta t}}$$

Il est toutefois peu vraisemblable que la perturbation apportée en supprimant la matière vivante n'influence pas la vitesse de décomposition de la matière morte. C'est pourquoi LOMNICKI *et al.* (1968) ont proposé une modification de la méthode : c'est la matière morte M_t qui est retirée de la première placette et mesurée au temps t , une nouvelle mesure au temps $t + \Delta t$ permettra de savoir quelle quantité $M_{t+\Delta t}$ de matière morte a été produite dans l'intervalle. La quantité $(M_t + M_{t+\Delta t})$ est alors comparée à la quantité M_2 de matière morte présente au temps $t + \Delta t$ sur la deuxième parcelle qui n'a pas été touchée jusqu'à cette date. Cette solution déplace le problème plutôt qu'elle ne le résoud, car la végétation est encore perturbée.

La consommation par les animaux est très difficile à estimer directement. On procède généralement par comparaison de zones protégées par des barrières ou des cages et de zones non protégées, mais ces protections introduisent inévitablement une perturbation du milieu (MILNER et HUGHES, 1968). Par ailleurs on sait que la consommation d'une partie des herbes détermine presque toujours soit une augmentation soit une diminution de la production. Mieux vaut donc se fonder sur les études de consommation des principaux groupes animaux (MENAUT et CÉSAR, 1979), mais cela n'a été réalisé que dans les quelques cas où une étude approfondie de l'écosystème tout entier a été poursuivie (voir LAMOTTE, 1977).

Au total la formule de calcul la plus complète de la production primaire aérienne est donc :

$$P = \sum_i [\Delta B_i + \frac{\Delta M_i}{\alpha} + M_i \cdot D \cdot \Delta t + C_i]$$

Elle ne tient cependant pas compte des échanges d'assimilats entre parties aériennes et parties souterraines.

3.5. Méthode « morphologique » pour l'évaluation du renouvellement de la matière

La variation de biomasse ΔB_i pendant l'intervalle i est égale à la production P_i diminuée de ce qui a disparu E_i par consommation ou mortalité :

$$\Delta B_i = P_i - E_i$$

La production primaire totale pendant un cycle peut donc être explicitée par :

$$P = \sum_{i=1}^n (\Delta B_i + E_i)$$

Une estimation globale de la quantité de matière vivante disparue conduirait à estimer la production primaire en évitant les difficiles mesures de C et de D . Le suivi de la dynamique de disparition de la matière par marquage sur le terrain permet une telle approche (WILLIAMSON, 1976). Une étude démographique des populations de feuilles des quelques espèces de Graminées dominantes faite tout au long d'un cycle dans les deux sites de savane de Ouango-Fitini, fournit pour chaque espèce le nombre moyen de feuilles vivantes et de feuilles mortes présentes sur une touffe chaque mois, ainsi que le nombre de feuilles nées et disparues pendant l'intervalle entre deux relevés (FOURNIER, 1983 b). Pour chaque espèce et chaque intervalle il est donc facile de calculer le nombre x_i de feuilles ayant disparu par rapport au nombre moyen de feuilles vivantes pendant l'intervalle. Si l'on admet que cette valeur représente le taux de disparition de la matière vivante, la quantité de matière disparue E_i peut être calculée à partir des mesures de biomasse :

$$E_i = \bar{B}_i \cdot x_i \quad \bar{B}_i = \text{biomasse moyenne pendant l'intervalle } i.$$

Comme les valeurs de la biomasse globale ont des variances bien plus faibles que celles de chaque espèce, le calcul de production a été fait sur les premières. Cela revient donc à admettre que la végétation était exclusivement composée des Graminées dont l'analyse démographique a été faite ; une telle hypothèse est acceptable dans la mesure où ces espèces sont effectivement tout à fait dominantes. La valeur de x_i utilisée pour le calcul est une moyenne pondérée des x_i obtenus pour chacune des espèces.

L'hypothèse faite précédemment que la valeur de x_i est une bonne mesure du taux de disparition de la matière vivante doit toutefois être discutée. En effet elle signifie que le taux de disparition des feuilles est identique à celui des tiges — ce qui mériterait d'être examiné de plus près —, ainsi qu'à celui des inflorescences et des graines, ce qui conduit certainement à surestimer la disparition de matière à l'époque de la floraison. Des études complémentaires simples seraient donc utiles pour préciser ces points.

La production ainsi calculée est de 14,02 t/ha/an pour la savane arbustive et de 9,41 t/ha/an pour la savane herbeuse, soit respectivement 1,8 et 1,7 fois plus que les plus fortes estimations précédentes.

Malgré les réserves émises précédemment, ces valeurs mettent en évidence la forte sous-estimation de la production à laquelle conduisent certainement les méthodes habituelles de calcul.

3.6. Calcul de la production des parties souterraines et des plateaux de tallage

Les difficultés de récolte et de tri des parties souterraines ne permettent pas d'obtenir des valeurs aussi précises que pour la phytomasse aérienne ; aussi l'estimation de leur production est-elle moins aisée que pour les organes aériens.

Une partie de la production se conserve habituellement d'un cycle au suivant, sauf dans le cas des communautés de plantes annuelles. Une estimation correcte de la production ne saurait donc se fonder sur une seule série de mesures simultanées. Il est nécessaire de répéter les mesures, de façon à déterminer les maximums et les minimums de la phytomasse. Comme, en outre, la phytomasse présente habituellement des variations nombreuses, rapides et de forte amplitude, la différence maximale de la phytomasse sous-estime nécessairement la production.

La méthode de la somme des accroissements entre les relevés est donc certainement plus correcte. A cause de la difficulté de distinguer

les parties vivantes des parties mortes, et à *fortiori* les différentes espèces entre elles, les estimations de la production s'appuient sur des valeurs globales de phytomasse (matériel vivant + matériel mort). De telles évaluations constituent presque toujours des sous-estimations, comme l'a montré l'étude des parties aériennes; elles n'en donnent pas moins des ordres de grandeur.

La somme peut se faire pour l'ensemble des racines ou en distinguant les différents horizons du sol. La somme des accroissements pour l'ensemble des racines, de 0 à 30 cm de profondeur dans le cas des savanes de Ouango-Fitini, conduit à 11,62 t/ha/an pour la savane arbustive et à 12,39 t/ha/an pour la savane herbeuse, valeurs sensiblement supérieures à la production aérienne.

Tableau II. — Valeurs de production obtenues par diverses méthodes de calcul, pour deux savanes de Ouango-Fitini (1980).

Méthode de calcul	Savane arbustive	Savane herbeuse
$P = Pht_{max}$	5,81	4,98
$P = \sum_{s=1}^{s=n} (Pht_{max} - Pht_{min})_s$ espèce par espèce	6,54	3,55
$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Pht_i$	5,88	4,98
$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \Delta M_i)$	6,41	5,02
$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \frac{\Delta M_i}{\alpha})$	8,00	5,43
$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + E_i)$	14,02	9,41
Plateaux de tallage $P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Pht_i$	1,45 1,13	1,82
Parties souterraines $P = \sum_{i=1}^{i=n} Pht_i$ 0 à 30 cm par niveau	11,47 14,39	11,62 14,80

La somme par niveau a été proposée pour tenir compte d'une probable différence de comportement des organes souterrains en fonction de la profondeur. Il est connu en effet que les racines ont un développement et une croissance plus actifs lorsque le sol est humide; or les conditions hydriques varient très sensiblement en fonction de la profondeur à une période donnée. Il est donc fort possible qu'il se produise un développement de racines à un niveau donné et simultanément une disparition à un autre niveau; la production risque ainsi d'être masquée. Chaque niveau est donc considéré séparément dans un premier temps et la somme des accroissements est faite pour chacun d'eux, puis la production totale est calculée comme la somme des productions pour chaque niveau.

Un risque de surestimation est toutefois attaché à ce calcul car il n'est pas exclu qu'une augmentation à un niveau donné corresponde plutôt à une redistribution et non pas à une réelle production. La sous-estimation liée à l'imperfection des techniques de récolte et de tri des racines n'est cependant certainement pas compensée, de sorte que le calcul par niveau conduit vraisemblablement à des estimations plus correctes que le précédent. Les valeurs ainsi obtenues pour la savane arbustive et la savane herbeuse de Ouango-Fitini sont respectivement de 14,39 t/ha/an et de 14,80 t/ha/an.

Le tri des parties vivantes et des parties mortes — essentielle-ment composées de bases de gaines foliaires — est également très difficile pour les plateaux de tallage. Le calcul de leur production a donc été fait en sommant les accroissements de leur phytomasse, il conduit aux valeurs de 1,45 t/ha/an pour la savane arbustive et de 1,82 t/ha/an pour la savane herbeuse.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les estimations de la production primaire obtenues par les diverses méthodes de calcul exposées précédemment ont été regroupées dans le tableau II. On voit que, pour les données de terrain réunies à Ouango-Fitini, ces valeurs diffèrent sensiblement selon la méthode employée.

Pour évaluer la production primaire aérienne, les méthodes de la phytomasse maximale et de la différence maximale de phytomasse

sont les plus rapides, mais elles conduisent souvent à d'importantes sous-estimations. Elles s'emploient quand la nécessité de faire de très nombreuses mesures interdit de perdre trop de temps pour chacune. Elles sont ainsi l'outil privilégié des études extensives telles qu'en nécessitent les projets d'aménagement sur de vastes superficies pour lesquelles une grande précision n'est pas indispensable. Ces méthodes sont également très acceptables pour les communautés de plantes annuelles à croissance rapide et à cycle court car la sous-estimation est alors relativement faible. Un tel type de communautés se rencontre essentiellement dans les zones arides à longue saison sèche et à courte saison des pluies, donc à courte période de végétation.

Dans les régions plus humides, occupées par des communautés de végétaux pérennes à croissance souvent lente et à cycles variés, ces méthodes sont à éviter car la sous-estimation liée à la variété des phénologies et à l'importance de la décomposition devient trop forte. Ce sont alors les évaluations fondées sur la somme des accroissements qui doivent être préférées.

La prise en compte individuelle de chaque espèce — ou groupe d'espèces à phénologie semblable — est souhaitable mais l'importance des variances sur les mesures constitue souvent une limite sérieuse. A cause de l'imprécision sur les mesures par espèce qu'entraîne nécessairement la taille de l'échantillon, les variations obtenues d'un relevé au suivant peuvent en effet traduire davantage l'hétérogénéité du milieu que la croissance des plantes (voir l'excellente discussion de SIMS et SINGH, 1975). En pratique, c'est l'examen des données de terrain qui permet de choisir, cas par cas, la meilleure des différentes solutions : calcul par espèces, par groupes d'espèces ou sur le total.

Pour obtenir de bonnes évaluations de la production aérienne, il est en outre nécessaire de tenir compte de la disparition de la matière vivante par consommation et par mortalité, ainsi que de la disparition de la matière morte par consommation et décomposition. Cela est difficile car les méthodes actuellement disponibles pour apprécier consommation, mortalité et décomposition sont encore imparfaites. La voie ouverte par les études de type morphologique semble toutefois la bonne et les efforts doivent maintenant s'y diriger.

L'estimation de la production des parties souterraines se heurte aux problèmes du prélèvement et du tri difficile des racines ; aussi une amélioration des techniques reste-t-elle indispensable pour préciser les valeurs, mais on est déjà en mesure d'obtenir des ordres de grandeur corrects.

Le plus important des problèmes non résolus est celui de l'évaluation des transferts de matière qui se produisent entre parties aériennes, plateaux de tallage et parties souterraines. Les méthodes présentées ne permettent d'en apprécier ni le sens ni l'importance ; or de tels phénomènes ne peuvent manquer de jouer un rôle dans tous les milieux herbacés, en particulier à l'époque de la floraison et de la fructification des espèces, ainsi qu'au moment de la repousse qui suit les feux dans les savanes brûlées. Le recours à d'autres types de méthodes, telles que des analyses chimiques associant l'emploi de traceurs radio-actifs (voir WAREMBOURG et PAUL, 1973 et WAREMBOURG, 1977) semble seul capable de faire progresser la connaissance de ces échanges : toute une voie de recherche encore peu explorée est ouverte.

Ces méthodes efficaces, fondées sur la mesure des échanges gazeux nécessitent toutefois des moyens techniques importants et ne peuvent être utilisées que sur des périodes courtes. C'est pourquoi leur emploi sur le terrain et pour des végétations naturelles reste limité. Elles ne sauraient donc se substituer à la mesure de la biomasse par la récolte qui reste la base principale d'acquisition des données.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBADIE, L., 1983. — Contribution à la biogéochimie des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Paris VI.
- ARNY, A. C. ; SCHMID, A. R., 1941. — A study of the inclined point-quadrat method of botanical analysis of pasture mixtures. *J. Am. Sci. Agron.*, 238-247.
- BILLE, J.-C. ; POUPON, H., 1972. — Recherches écologiques sur une savane sahéenne du Ferlo septentrional, Sénégal : biomasse végétale et production primaire nette. *La Terre et la Vie*, 26 (3), 366-382.
- BOHM, W., 1979. — *Methods of studying root systems*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 187 p.
- BRAY, J. R. ; LAWRENCE, D. B. ; PEARSON, L. C., 1959. — Primary production in some Minnesota terrestrial communities for 1957. *Oikos*, 10, 38-49.
- BROCHIER, J., 1978. — Relation entre paramètres structuraux et phytomasse dans les communautés végétales sahéennes, exemple de la Haute-Volta. *Mémoire de D. E. A.*, Ecologie terrestre, U. S. T. L., Montpellier.
- BUNTING, A. H. ; DRENNAN, D. H. S., 1966. — Some aspects of the morphology and physiology of cereals in the vegetative phase ; in : *The growth of cereals and grasses*, Butterworth, London, p. 20-38.
- CESAR, J., 1971 a. — Comparaison de quelques méthodes d'étude quantitative du système racinaire de la strate herbacée. *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, nov. ; Laboratoire de Zoologie, E. N. S., Paris.
- CESAR, J., 1971 b. — Etude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Paris.

- CESAR, J., 1981. — Cycle de la biomasse et des repousses après coupe en savane de Côte d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, **34** (1), 73-81.
- CESAR, J.; MENAUT, J.-C., 1974. — Le peuplement végétal. *Bulletin de liaison des chercheurs de Lamto*, numéro spécial, 2; Laboratoire de Zoologie, E. N. S., Paris, 161 p.
- CHILVERS, G. A., 1972. — Tree root pattern in a mixed eucalypt forest. *Aust. J. Bot.*, **20**, 229-234.
- CORNET, A. — 1981. — Mesure de la biomasse et détermination de la production nette aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux de la zone sahélienne au Sénégal. *Acta Ecol. (Ecol. Plant.)*, **2** (16), 3, 251-266.
- DREW, W. B., 1944. — Studies on the use of the point-quadrat method of botanical analysis of mixed pasture vegetation. *J. Agr. Res.*, **69** (7), 289-297.
- DUVIGNEAUD, P., 1967. — La productivité primaire des écosystèmes terrestres; in : *Problèmes de productivité biologique*, LAMOTTE, M. et BOURLIÈRE, F., Masson et Cie, Paris, p. 37-92.
- DUVIGNEAUD, P., 1974. — *La synthèse écologique*. Doin, Paris, 296 p.
- FLECHTER, J. E.; ROBINSON, M. E., 1956. — A capacitance meter for estimating forage weight. *J. of Range Management*, **9**, 96-97.
- FOURNIER, A., 1982 a. — Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, U. S. T. L., Montpellier.
- FOURNIER, A., 1982 b. — Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, série E, Ecologie, tome XV, 64-94.
- FOURNIER, A., 1983 a. — Contribution à l'étude de la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Les grands traits de la phénologie et de la structure. *Candollea*, n° 38.
- FOURNIER, A., 1983 b. — Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Côte d'Ivoire). *Acta Ecol. (Ecol. Plant.)*, **4** (18), 2, 183-203.
- GOLLEY, F. B., 1965. — Structure and function of an old field broomsedge community. *Ecol. Monogr.*, **35**, 113-137.
- GOUNOT, M., 1969. — *Méthode d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris.
- GOUNOT, M.; YU, O., 1980. — Recherches sur l'évaluation de la productivité primaire épigée des Graminées prairiales. *Acta Ecol. (Ecol. Plant.)*, **1** (15), 1, 81-102.
- GOUNOT, M.; YU, O.; N'KANDZA, J., 1982. — Insertion de la morphogénèse dans les modèles de productivité primaire. *Acta Ecol. (Ecol. Gener.)*, **1**, 53-74.
- GREIG-SMITH, P., 1964. — *Quantitative Plant Ecology*, London, 256 p.
- HADLEY, E. B.; KIECKHEFFER, B. J., 1963. — Productivity of two prairie grasses in relation to fire frequency. *Ecology*, **44**, 389-395.
- HANSON, H. C., 1934. — A comparison of methods of botanical analysis of the native prairie in western north Dakota. *J. Agr. Res.*, **49** (9), 815-842.
- HOPKINSON, J. M., 1966. — Studies on the expansion of the leaf surface. — VI. Senescence and the usefulness of old leaves. *J. Exp. Bot.*, **17**, 762-770.
- JAIN, S. K., 1976. — An estimation of total litter production and its disappearance in tropical grasslands. *Geobios*, **3**, 60-62.
- JAIN, S. K., 1980. — Total phytomass, net community productivity and system transfer functions in sub-humid grasslands at Sagar (M. P.), India. *Flora*, **170** (3), 251-260.
- JAIN, S. K.; MISHRA, G. P., 1972. — Changes in underground biomass and annual increment in an upland grassland of Sagar. *Tropical Ecology*, **13** (2), 131-138.
- KELLY, J. M.; VAN DYNE, G. M.; HARRIS, W. F., 1974. — Analysis of three methods to assess grassland productivity and biomass dynamics. *Amer. Midl. Natur.*, **92** (2), 357-369.
- KUCERA, C. L.; DAHLMAN, R. C.; KELLING, M. R., 1967. — Total net productivity and turnover on an energy basis for tall grass prairie. *Ecology*, **48**, 536-541.
- LAMOTTE, M., 1977. — Observations préliminaires sur les flux d'énergie dans un écosystème herbacé tropical, la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Geo. Eco. Trop.*, **1**, 45-103.
- LAMOTTE, M.; BOURLIÈRE, F., 1967. — *Problèmes d'Ecologie. Ecosystèmes terrestres*. Masson et Cie, p. 1-16.
- LAUENROTH, W. K., 1970. — Dynamics of dry matter production in a mixed grass prairie in Western North Dakota. MS Thesis, North Dakota State Univ., Fargo, 102 p.
- LAUENROTH, W. K., 1973. — Effects of water and nitrogen stress on a short-grass prairie ecosystem. Ph D Thesis, Colorado State Univ., Fort Collins, 115 p.
- LEMEE, G., 1977. — L'environnement naturel et ses relations avec la végétation. Cours d'Ecologie Végétale, Paris Sud Orsay, photocopié.
- LESTER, J., 1969. — Net shoot production and biomass transfer rates in a mature grassland ecosystem. MS Thesis, Hays Kansas State College, Hays.
- LEVY, E. A.; MADDEN, E. A., 1933. — The point method of pasture analysis. *New Zealand Journ. Agric.*, **46**, 267-269.
- LIETH, H., 1968. — The determination of plant dry matter production with special emphasis on the underground parts; in : *Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire*, Actes du Colloque de Copenhague, UNESCO, p. 179-184.
- LIETH, H.; WIIITAKER, R., 1975. — *Primary productivity of the Biosphere*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 339 p.
- LOMNICKI, A.; BANDOLA, E.; JANKOWSKA, K., 1968. — Modification of the Wiegert-Evans method for estimation of net primary production. *Ecology*, **49**, 147-149.
- MAC NAUGHTON, S., 1968. — Structure and function in California grasslands. *Ecology*, **49**, 962-972.
- MALONE, C. R., 1968. — Determination of peak standing crop biomass of herbaceous shoots by the harvest methods. *Amer. Midl. Natur.*, **79**, 429-435.
- MENAUT, J. C.; CESAR, J., 1979. — Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast. *Ecology*, **60** (6), 1197-1210.
- MILNER, C.; HUGUES, E., 1968. — *Methods for the measurement of primary production of grasslands*. London, Blackwell Sci. Publ., I. P. B. Handbook n° 6, 70 p.
- MISRA, C. M.; MALL, L. P., 1975. — Photosynthetic structure and standing biomass of a grassland community. *Trop. Ecol.*, **16**, 76-80.
- ODUM, E. P., 1960. — Organic production and turnover in old field succession. *Ecology*, **41**, 34-39.
- OVINGTON, J. D.; HEITKAMP, D.; LAWRENCE, D. B., 1963. — Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in Central Minnesota. *Ecology*, **44**, 52-65.
- POISSONET, P.; POISSONET, J., 1969. — Etude comparée de diverses méthodes d'analyse de la végétation des formations herbacées denses et permanentes. Document CNRS/CEPE n° 50, 120 p.

- POISSONET, J.; CESAR, J., 1972. — Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier Rônier de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan*, série E, Ecologie, tome V, 1.
- ROY, J., 1977. — Relations entre deux paramètres phytologiques (phytomasse, indice foliaire) et les informations recueillies par points-quadrats dans deux formations herbacées méditerranéennes. Mémoire de D.E.A., U.S.T.L., Montpellier.
- SAN JOSE, J.J.; ERRADE, F.; RAMIREZ, J., 1982. — Seasonal changes of growth, mortality and disappearance of belowground root biomass in the *Trachypogon* savanna grass. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, **4**, 347-358.
- SIMS, P.; SINGH, J.S., 1978. — The structure and function of ten western north american grasslands. III. Net primary production, turnover and efficiencies of energy capture and water use. *J. Ecol.*, **66**, 573-597.
- SINGH, J.S., 1968. — Net aboveground community productivity in the grassland at Varanasi; in : *Proceedings of the Symposium on recent advances in Tropical Ecology*; MISRA, R. and GOPAL, B., ISTE, Varanasi, India, p. 631-654.
- SINGH, J.S.; YADAVA, P.S., 1974. — Seasonal variation in composition plant biomass and net primary productivity of a tropical grassland at Kurukshetra, India. *Ecol. Monogr.*, **44**, 351-376.
- SINGH, J.S.; LAUENROTH, W.K.; STEINHORST, P.K., 1975. — Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grassland from harvest data. *Bot. Rev.*, **41** (2), 181-232.
- TEARE, I.D.; MOTT, G.O.; EATON, J.R., 1966. — Beta attenuation a technique for estimating forage yield *in situ*. *Radiation Botany*, **6**, 7-11.
- THALEN, D.C.P.; LEEMBURG, J.A.; BECK, R., 1980. — Estimating aerial biomass in semi-natural vegetation from spectral reflectance measurements. I. Preliminary experiences. *Acta Bot. Neerl.*, **29** (5-6), 565-578.
- TINNEY, F.; AAMODT, O.S.; AHLGREN, L.A., 1937. — Preliminary report of a study on methods used in botanical analyses of pasture swards. *J. of the Amer. Soc. of Agron.*, 835-840.
- TUCKER, C.J., 1977 a. — Asymptotic nature of grass canopy spectral reflectance. *Applied Optics*, **16**, 1151-1157.
- TUCKER, C.J., 1977 b. — Spectral estimation of grass canopy variables. *Remote Sensing of Environment*, **7**, 203-210.
- TUCKER, C.J., 1980. — A critical review of remote sensing and other methods for non-destructive estimation of standing crop biomass. *Grass and Forage Science*, **35**, 177-182.
- WARREN-WILSON, J., 1960. — Inclined point quadrats. *New Phytol.*, **59** (1), 1-7.
- WAREMBOURG, F.R., 1977. — Le flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées avec du ¹⁴C. Thèse de Doctorat d'Etat, U.S.T.L., Montpellier.
- WAREMBOURG, F.R.; PAUL, E.A., 1973. — The use of ¹⁴CO₂ canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant soil system. *Plant. Soil*, **38**, 331-345.
- WILLIAMSON, P., 1976. — Aboveground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.*, **64**, 1059-1075.
- WIEGERT, R.G.; EVANS, F.C., 1964. — Primary production and the disappearance of dead vegetation in an old field southeastern Michigan. *Ecology*, **45** (1), 49-63.
- YU, O.; GINTZBURGER, G.; GOUNOT, M., 1975. — Modèle de fonctionnement d'un peuplement de Dactyle (*Dactylis glomerata*) en phase végétative. Approche morphogénétique. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, **10** (2), 107-139.

Tableau III. — Evolution saisonnière de la biomasse aérienne des diverses espèces végétales dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980 en t/ha.

Espèce	Mois	F	M	A	M	J	J	S	O	N	D
<i>Loudetia simplex</i>		0,19	0,13	0,30	0,60	1,04	0,95	0,86	<u>1,66</u>	1,06	0,88
<i>Andropogon asciodis</i>		0,08	0,19	0,14	0,32	0,36	0,48	0,71	<u>0,80</u>	0,41	0,32
<i>Schizachyrium sanguineum</i>		0,03	0,26	0,19	0,31	0,44	0,29	0,45	0,58	0,62	<u>0,63</u>
<i>Andropogon schirensis</i>		0,06	0	0,04	0,06	0,03	0,06	0,17	0,18	<u>0,28</u>	0,20
<i>Monocymbium cerealiiforme</i>		0,05	0,05	0	0	0	0	0	0	<u>0,05</u>	0,03
<i>Fimbristylis sp. sp.</i>		0,0004	0,0007	0,001	0,007	0,003	0,015	<u>0,031</u>	0,009	0,03	0,02
Divers		<u>0,10</u>	0,006	0,010	0,04	0,04	0,06	0,07	0,07	0,06	0,09

On a souligné la biomasse maximale de chaque espèce.

Calcul de la production (voir texte)

$$P = \sum_{s=1}^{s=v} (B_{\max} - B_{\min})_s \quad \text{où } s \text{ correspond aux diverses espèces}$$

$$\rightarrow P = 1,66 + 0,80 + 0,63 + 0,28 + 0,05 + 0,03 + 0,10 = \underline{3,55} \text{ t/ha/an}$$

Passage du feu : mois de janvier.

Tableau IV. — Evolution saisonnière de la biomasse et de la nécromasse aériennes en t/ha dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980.

Mois	Biomasse	Nécromasse	Total	ΔB	ΔM	ΔPht
F	0,457	0,154 / 0,187*	0,611	+0,457	0	+0,611
M	0,630	0,259 / 0,187*	0,899	+0,173	0	+0,288
A	0,684	0,231 / 0,187*	0,915	+0,453	0	+0,016
M	1,322	0,103 / 0,187*	1,425	+0,638	0	+0,510
J	-	-	1,924			+0,499
J	1,859	0,666	2,525	+0,537	+0,479	+0,605
S	2,305	0,841	3,146	+0,446	+0,175	+0,621
O	3,966	0,814	4,977	+1,661	-0,027	+1,831
N	2,518	0,943	3,461	-1,448	+0,129	-1,516
D	1,879	1,349	3,228	-0,639	+0,406	-0,233

* Valeur moyenne de la quantité de matière morte subsistant après le passage du feu en début de cycle (0,187), elle correspond au cycle précédent et doit être comptée dans la production de l'année précédente (voir Fournier, 1982 b).

Détail des calculs de la production

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta B_i \rightarrow P = 0,457 + 0,173 + 0,453 + 0,638 + 0,537 + 0,446 + 1,661 = 4,365 \text{ t/ha/an}$$

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Pht_i \rightarrow P = 0,611 + 0,288 + 0,016 + 0,510 + 0,499 + 0,605 + 0,621 + 1,831 = 4,981 \text{ t/ha/an}$$

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \Delta M_i) \rightarrow P = 4,365 + 0,479 + 0,175 = 5,019 \text{ t/ha/an}$$

$$P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + \frac{\Delta M_i}{\alpha}) \rightarrow P = 4,365 + \frac{(0,477 + 0,175)}{0,61} = 5,434 \text{ t/ha/an}$$

Tableau V. — Evolution saisonnière de la phytomasse souterraine et de la phytomasse des plateaux de tallage dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980.

Couche Mois	0-10 cm		10-20 cm		20-30 cm		0-30 cm		Plateaux de tallage	
	Pht	ΔPht	Pht	ΔPht	Pht	ΔPht	Pht	ΔPht	Pht	ΔPht
J	2,58	+3,46	2,01	+1,56	0,80	+1,48	6,27	+4,84	-	-
F	6,04	+0,09	3,57	-0,51	2,28	-0,47	11,11	-0,09	2,43	-
M	6,13	+1,10	3,06	+0,62	1,81	+0,34	11,01	+2,04	1,89	-0,54
A	7,23	-2,05	3,68	-0,87	2,15	-0,47	13,05	-3,33	-	-
M	5,18	-0,54	2,81	+0,72	1,68	+1,43	9,72	+1,56	1,93	+0,04
J	4,64	-1,24	3,53	-0,70	3,11	-1,31	11,28	-3,25	2,83	+0,90
J	3,40	-0,94	2,83	-1,15	1,80	-0,39	8,03	-2,40	2,34	-0,49
S	2,54	+1,51	1,68	+0,70	1,41	+0,32	5,63	+2,53	1,62	-0,72
O	4,05	-0,89	2,38	+0,36	1,73	-0,30	8,16	-0,86	1,61	-0,01
N	3,16	+1,11	2,74	-0,46	1,43	-0,03	7,30	+0,65	2,49	+0,88
D	4,27	-	2,28	-	1,40	-	7,95	-	2,49	0

$$\text{Calcul de la production : } P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta Pht_i$$

$$1. \text{ Par couche : } P_{0-10} = 3,46 + 0,09 + 1,10 + 1,51 + 1,11 = 7,27 \text{ t/ha/an}$$

$$P_{10-20} = 1,56 + 0,62 + 0,72 + 0,70 + 0,36 = 3,96 \text{ t/ha/an}$$

$$P_{20-30} = 1,48 + 0,34 + 1,43 + 0,32 = 3,57 \text{ t/ha/an}$$

$$\rightarrow P = 7,27 + 3,96 + 3,57 = 14,80 \text{ t/ha/an}$$

$$2. \text{ Pour l'ensemble des couches (0 à 30 cm) : } P = 4,84 + 2,04 + 1,56 + 2,53 + 0,65 = 11,62 \text{ t/ha/an}$$

$$3. \text{ Plateaux de tallage : } P = 0,04 + 0,90 + 0,88 = 1,82 \text{ t/ha/an}$$

Tableau VI. — Calcul de la production primaire aérienne à partir de la dynamique des feuilles : exemple de la savane herbeuse de Ouango-Fitini en 1980.

Mois	Nombre x_i de feuilles disparues par rapport au nombre de feuilles vivantes (pourcentages)			\bar{B}_i biomasse moyenne en t/ha	$E_i = \bar{B}_i \cdot x_i$ biomasse disparue en t/ha
	L. simplex	S. sanguineum	pondéré*		
Mars	24	26	25	0,544	0,133
Avril	53	30	47	0,657	0,310
Mai	44	23	39	1,003	0,389
Juin	49	51	50	1,591	0,788
Juillet	32	15	28	1,591	0,446
Septembre	42	26	38	2,082	0,791
Octobre	40	31	38	3,136	0,453
Novembre	34	27	32	3,242	1,046
Décembre	35	21	32	2,199	0,693

* pondération : 3/4 pour L. simplex et 1/4 pour S. sanguineum

$$\text{Calcul de la production : } P = \sum_{i=1}^{i=n} (\Delta B_i + E_i) \text{ ou } P = \sum_{i=1}^{i=n} \Delta B_i + \sum_{i=1}^{i=n} E_i$$

$$P = 4,365 + (0,133 + 0,310 + 0,389 + 0,788 + 0,446 + 0,791 + 0,453 + 1,046 + 0,693) = 9,414 \text{ t/ha/an}$$

Remarque : le marquage des feuilles sur le terrain ayant commencé en février, la première valeur de x_i obtenue correspond au mois de mars.

Fournier Anne, Lamotte M. (1983)

Estimation de la production primaire des milieux herbacés
tropicaux

Annales de l'Université d'Abidjan.Série E : Ecologie, 16, 7-38