

Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Côte-d'Ivoire)

A. Fournier

*Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure,
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.*

RÉSUMÉ

Grâce à une méthode de marquage en milieu naturel, dont la description est donnée, une analyse démographique des populations de feuilles de quatre espèces de graminées des savanes de Ouango-Fitini (4°01' W, 9°35' N) est faite. Une série d'informations sur la phénologie sont ainsi réunies : courbes de survie et espérance de vie des cohortes de feuilles en fonction de leur date d'apparition, variation des effectifs ainsi que de la composition en classes d'âge et de la natalité et mortalité dans la population.

MOTS-CLÉS : Feuilles - Graminées - Démographie.

SUMMARY

Thanks to a marking method in natural conditions, which is described, a demographic analysis is made in Ouango-Fitini savannas (4°01' W, 9°35' N) for the leaves populations of four Grasses species. The provided data are: survival curves and life expectancies of the leaves cohorts in relation to their period of emergence, fluctuations in the number of leaves, in the age-structure and in the natality and mortality of the populations.

KEY-WORDS: Leaves - Gramineae - Demography.

La présente étude s'inscrit dans un programme dont le but est d'établir un schéma général de fonctionnement des savanes d'Afrique de l'Ouest.

Les premières données sur la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (nord-est de la Côte-d'Ivoire) et les grands traits de sa structure et de sa phénologie, ainsi qu'une étude de l'évolution de ses biomasses aérienne et souterraine ont déjà été réunies (FOURNIER, 1982 *a* et 1982 *b*) et une étude de la productivité primaire est actuellement en cours.

Dans le cadre de ces recherches, l'analyse démographique des feuilles de Graminées a pour objectif de fournir des données phénologiques précises sur quelques espèces courantes. Elle permet en outre de cerner de près les mécanismes de renouvellement de la matière vivante végétale dans l'écosystème, donnée fondamentale pour préciser ultérieurement les valeurs de la productivité primaire.

1. — PRÉSENTATION DU MILIEU ET DU MATÉRIEL D'ÉTUDE

Ouango-Fitini (4°01' W, 9°35' N) se situe à l'ouest du fleuve Comoé, dans une zone où le substrat géologique est constitué de schistes; les sols y sont en majorité de type ferrugineux tropical,

issus de sols ferrallitiques. Dans les deux sites de savane étudiés, les sols sont remaniés et présentent un horizon cuirassé entre 30 et 80 cm de profondeur.

La région appartient à la zone phytogéographique soudanaise (GUILLAUMET & ADJANOHOUN, 1971) et la pluviosité annuelle moyenne, de 1 050 mm, se répartit inégalement entre une saison des pluies d'avril à septembre et une saison sèche d'octobre à mars.

Les deux sites d'étude se situent à mi-pente, l'un dans une savane arborescente, l'autre dans une savane herbacée. Une description plus complète du milieu est donnée par ailleurs (FOURNIER, 1982 a).

Les quatre espèces choisies pour l'analyse démographique sont des Graminées cespitueuses pérennes très communes dont la taille atteint 1 m à 1,50 m à l'époque du plein développement, en octobre ou novembre. Le passage du feu, qui marque le début du cycle, a lieu chaque année entre novembre et janvier et la floraison, qui se fait de septembre à novembre est donc tardive. Les deux premières espèces, *Andropogon ascinioides* C. B. Cl. et *Munocymbium cerasiforme* (Nees) Stapf, se rencontrent dans le site de savane arborescente, les deux autres, *Loudetia simplex* (Nees) C. E. Hubbard et *Schizachyrium sanguineum* (Retz.) Alston, dans la savane herbacée.

2. — RAPPELS SUR LA MORPHOLOGIE ET LE DÉVELOPPEMENT DES GRAMINÉES : INTRODUCTION A LEUR ANALYSE DÉMOGRAPHIQUE

2.1. LA CONSTRUCTION DE LA PLANTULE, LA PÉRENNITÉ

La séquence de développement des Graminées cespitueuses est conforme au modèle architectural de TOMLINSON défini par HALLE *et al.* (1978).

Dans un premier temps, le méristème apical de l'axe issu de la graine initie des feuilles selon la phyllotaxie distique qui caractérise les parties végétatives des Graminées. Dans la partie inférieure de la tige, zone à entrenœuds courts dite « plateau de tallage », apparaissent ensuite des axes secondaires qui pourront à leur tour se ramifier selon une séquence de développement semblable à celle du premier axe. En se ramifiant abondamment au niveau du sol, la Graminée édifie une touffe; les axes ainsi apparus sont couramment appelés « talles » par les agrostologues.

Chez les Graminées pérennes hémicryptophytes des savanes de type soudanais, des bourgeons basiliaires existent déjà en fin de saison des pluies, période de la fructification, mais ils ne se développent généralement pas immédiatement. Les axes qu'ils engendrent sont donc *proleptiques* c'est-à-dire que le développement d'un axe à partir d'un bourgeon latéral ne se fait qu'après une période de dormance (TOMLINSON & GILL, 1973).

Après maturité, les parties aériennes des plantes se dessèchent et sont généralement détruites par le feu. Les bourgeons basiliaires survivent, protégés par les gaines, et assurent la pérennité en développant de nouveaux axes, les « innovations » des agrostologues.

De mes observations dans les savanes ivoiriennes, il ressort que l'évolution de la touffe au fil des années consiste en une augmentation de son diamètre, mais comme la partie centrale, non régénérée, tend à disparaître, des groupes de tiges se séparent et la touffe se fragmente. Ces observations concordent avec celles de nombreux auteurs dans des milieux tempérés ou tropicaux (GILLIT & TINCANT, 1964; ZHUKOVA, 1973; GRANIER *et al.*, 1977; LOISIAU, 1977; CLSAR, comm. pers., 1982...). Dans cette perspective, ce n'est pas l'entité de la touffe qui retient l'attention, mais le flux des axes qui naissent et qui meurent, c'est-à-dire l'aspect *clonal* de la croissance et il paraît légitime de considérer la touffe comme une *population de parties*.

2.2. L'APPROCHE DÉMOGRAPHIQUE

L'idée de considérer les plantes comme des colonies ou des populations de parties est ancienne (pour l'historique de la question, voir WHITE, 1979). Elle a été reprise récemment et l'analyse démographique a été appliquée aux plantes comprises comme des « métapopulations ⁽¹⁾ » d'organes (HARPER, 1977, 1978; HARPER & WHITE, 1974; HARPER & BELL, 1979; TORQUEBAU, 1979; CARPENTER, 1980).

La *démographie* peut se définir comme l'étude de la structure des populations et de leurs transformations au cours du temps. L'analyse démographique, née avec l'étude des populations humaines, a été étendue par la suite aux populations animales puis végétales. C'est grâce aux études entreprises sur les végétaux (voir HARPER, 1977) que l'intérêt se porte depuis peu sur la démographie des organismes à structure clonale.

La démographie des organismes à structure clonale diffère de celle des autres organismes par le fait que l'analyse peut se faire chez eux à plusieurs niveaux, celui des zygotes représentés, les *genets*, et celui des unités développées par chaque zygote, les *ramets*. La définition que donne WHITE (1979) de ces termes, introduits par KAYS & HARPER (1974), fait ressortir que le *ramet*, unité de croissance clonale, n'est pas strictement défini d'un point de vue morphologique. Plus récemment CARPENTER (1980) fait ainsi très justement remarquer qu'une plante vasculaire peut être considérée comme un organisme à structure « hiérarchisée » et que chacun de ses niveaux d'organisation (plante entière, branche, rameau, feuille) possède ses propres taux de natalité et de mortalité.

3. — L'ANALYSE DÉMOGRAPHIQUE APPLIQUÉE AUX ORGANES DES GRAMINÉES

3.1. LA MÉTHODE D'ÉTUDE ET LES INFORMATIONS QU'ELLE FOURNIT

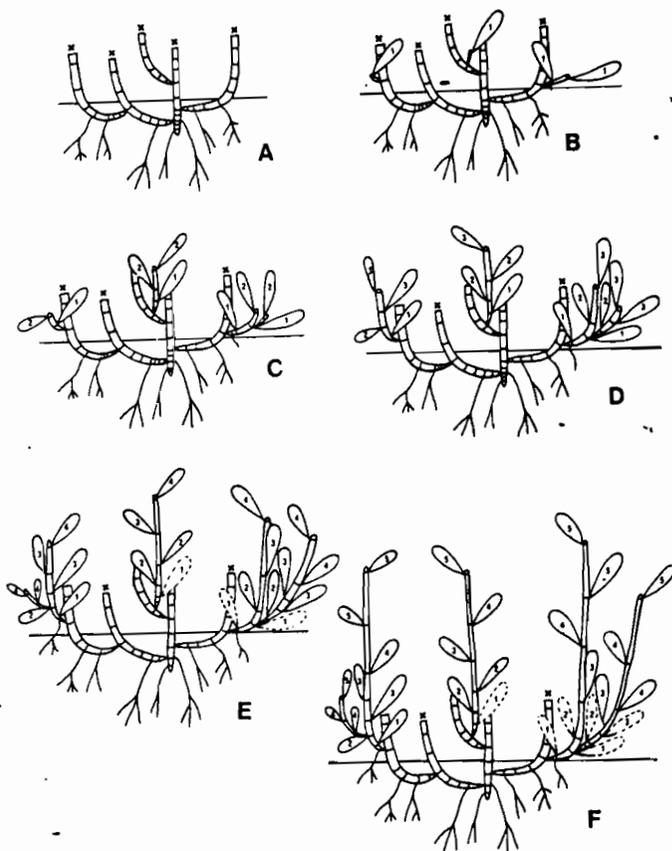
Le problème du choix de l'unité, autrement dit du niveau d'organisation auquel se placer pour l'analyse démographique, s'est posé.

L'un des buts poursuivis dans la présente étude est de préciser la dynamique de renouvellement de la matière végétale de manière à permettre un calcul ultérieur de la productivité primaire. Dans cette perspective il est logique de mener l'analyse démographique au niveau de l'unité morphologique la plus petite possible; c'est donc la feuille qui a été choisie, bien que l'unité de croissance clonale soit clairement l'axe. En première approximation, on peut admettre que la vitesse de renouvellement des tiges est la même que celle des feuilles.

Pour déterminer les variations du rythme d'apparition et de disparition des feuilles au cours d'un cycle de végétation, une dizaine de touffes (ou fragments de touffes) clairement individualisées de l'espèce étudiée sont suivies depuis le passage du feu jusqu'au feu suivant. Les relevés se font, selon les possibilités d'accès au terrain, à des intervalles aussi proches que possible de 30 jours : toutes les feuilles nouvellement apparues, sur des axes déjà présents ou sur de nouveaux axes, sont alors marquées au pinceau d'un point de couleur sur le limbe; une feuille est prise en compte quand elle est suffisamment développée pour recevoir la marque, c'est-à-dire lorsqu'elle apparaît hors de la gaine de la feuille immédiatement inférieure.

(1) Métapopulations : pour l'introduction du terme, voir WHITE (1979).

Chacun des groupes de feuilles ainsi apparus successivement au cours de l'année est marqué d'une couleur différente et peut donc être suivi ultérieurement. Les feuilles encore vivantes et les feuilles mortes de chaque groupe sont recensées lors de chaque relevé; une feuille est considérée comme morte quand son limbe est entièrement sec. Il est ainsi possible de déterminer avec précision, pour chaque plante et pour chaque groupe, le nombre de feuilles qui sont mortes ou ont disparu entre deux relevés (fig. 1).



Actu (Ecologica) (Ecologia Plantarum)

Les informations que fournit cette méthode sont les suivantes :

- 1) évolution des effectifs des feuilles vivantes et des feuilles sèches (mortes) sur la plante au cours de l'année;
- 2) durée de vie des feuilles;
- 3) répartition en classes d'âge des feuilles de la plante;
- 4) nombre de feuilles apparues ou disparues (par mortalité ou consommation) entre deux relevés.

La question de l'influence du marquage doit être posée : ne précipite-t-il pas la mort des feuilles? Les essais de D'HERBES (1979) sur des Graminées de zone tempérée avec plusieurs produits ont montré que certains d'entre eux sont toxiques et que les jeunes feuilles sont généralement les plus sensibles. Avec la peinture utilisée à Ouango-Fitini, les feuilles meurent de façon tout à fait normale. En revanche, la manipulation répétée de la végétation en place entraîne inévitablement des perturbations; l'effet principal se manifeste sur les feuilles sèches, déjà mortes, que l'expérimentateur détache lors des relevés (FOURNIER, 1982 a). De cette discussion on doit retenir que la méthode de marquage utilisée conduit à des valeurs fiables de mortalité, mais que le nombre des feuilles mortes persistant sur la plante est sous-estimé.

3.2. RAPPEL DE QUELQUES DÉFINITIONS

Empruntés pour la plupart au vocabulaire courant, les termes qui suivent ont tout d'abord été appliqués aux populations humaines; les démographes des populations animales et végétales les ont par la suite repris, moyennant de légères modifications de leurs définitions.

L'*effectif* d'une population est le nombre d'individus qui la composent.

FIG. 1. — Schéma montrant la méthode de marquage des Graminées.

X : axe dont l'apex a été détruit.

— feuille vivante.

..... feuille morte.

A. — Les axes du cycle précédent sont détruits par le passage du feu.

B. — *Premier marquage* : les premières feuilles apparues sur des axes issus de la base de la touffe sont marquées d'un point de la couleur 1.

C. — *Deuxième marquage* : 30 jours plus tard, les feuilles 1 sont à nouveau dénombrées. Les nouvelles feuilles apparues sont marquées d'un point de la couleur 2.

D, E et F. — *Troisième, quatrième et cinquième marquages* (à des intervalles de 30 jours) : les nouvelles feuilles sont marquées avec la couleur 3, 4 ou 5 et les anciennes feuilles sont dénombrées en distinguant les vivantes des mortes.

N. B. — Le schéma structural de l'organisation des Graminées présenté ici est seulement un support à l'explication du marquage; en tant que tel il est susceptible de modifications ultérieures de détail à la suite d'une étude morphologique plus poussée.

La *cohorte* est l'ensemble des individus ayant subi un même événement démographique au cours d'une même période. L'événement démographique sera ici la « naissance » des feuilles (moment où leur limbe devient visible) et les cohortes seront définies par les marquages des relevés successifs.

L'*espérance moyenne de vie des individus d'une cohorte à l'âge x*, soit e_x , est la durée moyenne de vie des individus ayant atteint l'âge x considéré. Si l'on admet que les d_i individus morts pendant chacun des intervalles (D_i, F_i) définis par les recensements successifs, ont vécu en moyenne un temps égal à $\frac{D_i + F_i}{2}$, on a :

$$e_x = \frac{\sum_{i=x}^{i=\infty} d_i \cdot \frac{D_i + F_i}{2}}{l_x}$$

où :

e_x en jours est l'espérance moyenne de vie à l'âge x ($x = 0$ correspond au recensement initial), la formule permet le calcul de e_x pour les âges correspondant aux dates des recensements,

l_x est le nombre d'individus encore vivants à l'âge x considéré,

D_i et F_i sont les âges, en jours, correspondant au début et à la fin de chacun des intervalles définis par les recensements successifs ; ces intervalles ne sont pas forcément égaux entre eux,

d_i est le nombre d'individus disparus entre D_i et F_i .

e_0 , *espérance de vie à la naissance*, représente la durée moyenne de vie pour la cohorte.

La *natalité* (la *mortalité*) est le nombre d'individus nés (morts) pendant l'intervalle de temps considéré.

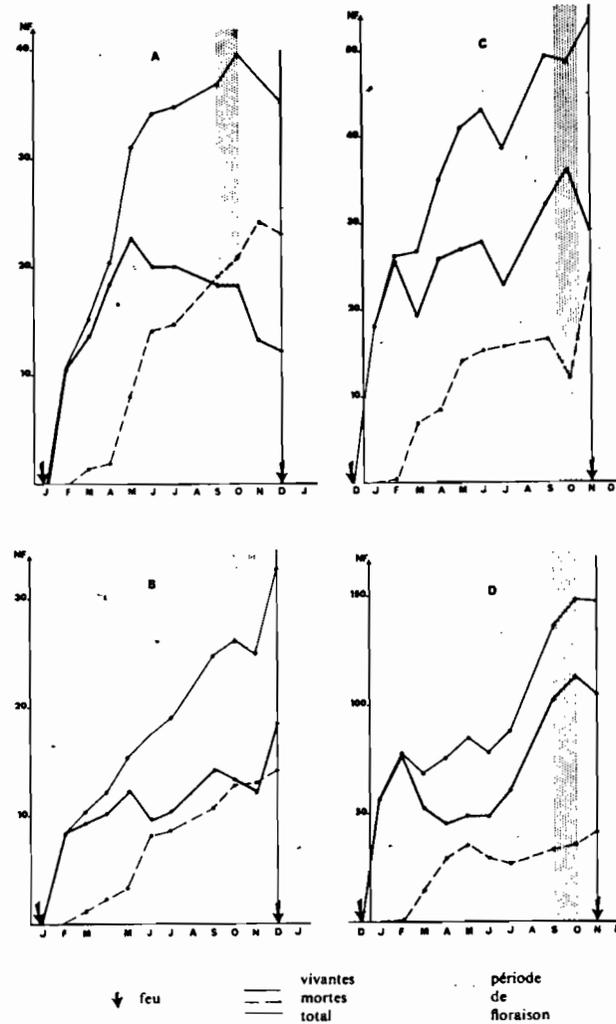
3.3. VARIATIONS DES EFFECTIFS DES POPULATIONS DE FEUILLES AU COURS DU TEMPS (fig. 2)

La réoccupation du milieu libéré par le feu se traduit par une augmentation rapide des effectifs des feuilles vivantes.

Une pluviométrie importante pour la saison (50 mm en janvier) peut expliquer une particulière rapidité de la réoccupation en 1980 : c'est ce que suggèrent des études de biomasses menées parallèlement (FOURNIER, 1982 a).

FIG. 2. — Variations saisonnières de l'effectif des feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Ouango-Fitini, 1980).

- A. - *Loudetia simplex* en savane herbeuse.
 - B. - *Schizachyrium sanguineum* en savane herbeuse.
 - C. - *Andropogon ascinioides* en savane arbustive.
 - D. - *Munroa umbum cerasiforme* en savane arbustive.
- NI Nombre moyen de feuilles par touffe.



Selon les espèces, le maximum absolu de l'effectif des feuilles vivantes est atteint en début de cycle pendant la phase de réoccupation ou en fin de cycle; la période où survient ce maximum correspond (tableau I) :

- au retour de conditions climatiques favorables (*L. simplex*, en mai);
- à l'époque de reproduction (*A. ascinodis* et *M. cerasiiforme*, en octobre);
- à une reprise de la croissance végétative consistant en la formation de jeunes tiges, à la base des touffes, une fois la fructification achevée (*S. sanguineum*, en décembre).

L'accumulation des feuilles mortes dans la touffe commence de façon nette dès le mois de mars pour *A. ascinodis* et *M. cerasiiforme*. Elle débute un peu plus tard pour les espèces de la savane herbeuse : en mai pour *L. simplex* et en juin pour *S. sanguineum* (fig. 2, tableau I). L'effectif continue ensuite à augmenter de façon assez régulière (*S. sanguineum*, *L. simplex*, *A. ascinodis*) ou se stabilise (*M. cerasiiforme*). Le maximum du nombre des feuilles mortes et celui du total des feuilles se situent dans tous les cas en fin de cycle, après ou à la fin de la fructification (tableau I). Le nombre des feuilles mortes peut être important puisqu'il dépasse 50 % du total en novembre pour *S. sanguineum* et d'octobre à décembre pour *L. simplex*; la proportion est légèrement plus faible pour *M. cerasiiforme* et *A. ascinodis*. Ces proportions sont des valeurs minimales puisque la technique conduit à une sous-estimation.

TABLEAU I. — Périodes des maximums dans les variations d'effectifs au cours du temps à Ouango-Fitini (janvier à décembre 1980).

Milieu	Espèce	Maximum du nombre			Maximum de la biomasse (vivante)	Floraison- Fructification	Début d'accumulation des feuilles mortes
		de feuilles vivantes	de feuilles mortes	total de feuilles			
Savane herbeuse	<i>Loudetia simplex</i>	Mai	Novembre	Octobre	Octobre	Septembre	Mai
	<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Décembre	Décembre	Décembre	Octobre à décembre	Octobre	Novembre
Savane arbustive	<i>Andropogon ascinodis</i>	Octobre	Novembre	Novembre	Octobre	Octobre	Mars
	<i>Monocymbium cerasiiforme</i>	Octobre	Novembre	Octobre	Novembre	Septembre	Mars

3.4 DURÉE DE VIE DES COHORTES DE FEUILLES

3.4.1. Courbes de survie des cohortes de feuilles

Les courbes de survie des cohortes de feuilles des espèces de Ouango-Fitini (fig. 3) sont de forme approximativement sigmoïde et ressemblent à celles obtenues par WILLIAMSON (1976) pour quelques espèces tempérées. Il faut de 4 à 6 mois, selon les espèces et les saisons, pour que toutes les feuilles d'une même cohorte meurent.

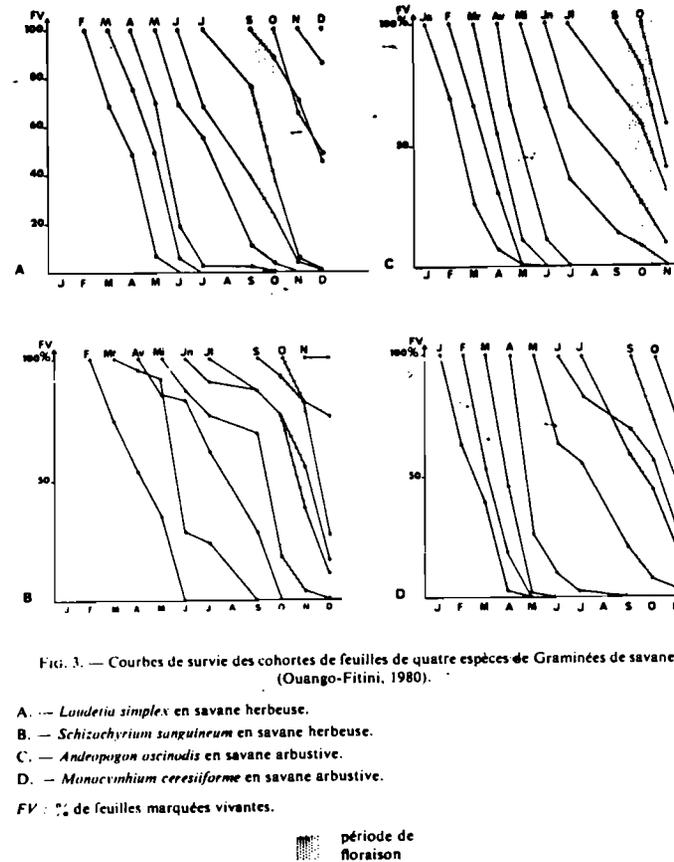


FIG. 3. — Courbes de survie des cohortes de feuilles de quatre espèces de Graminées de savane (Ouango-Fitini, 1980).

- A. — *Loudetia simplex* en savane herbeuse.
 - B. — *Schizachyrium sanguineum* en savane herbeuse.
 - C. — *Andropogon ascinodis* en savane arbustive.
 - D. — *Monocymbium cerasiiforme* en savane arbustive.
- FV : % de feuilles marquées vivantes.

Le type de représentation adopté montre les courbes de survie des cohortes de feuilles pour un effectif initial de 100 feuilles; il permet de comparer leurs formes. En début de cycle (période sèche) les pentes sont fortes et la forme des courbes indique une mortalité également répartie au cours de la vie ou surtout importante pour les stades jeunes. A partir de mai, lorsque la saison des pluies est engagée, les pentes

deviennent plus douces tandis que la forme des courbes se rapproche de la sigmoïde, indiquant une répartition du nombre des morts en fonction du temps, proche de la loi normale. Ce type de courbe suggère que la mortalité est alors essentiellement due à la sénescence et non induite par un facteur extérieur.

Il existe par ailleurs des différences entre les espèces observées : *S. sanguineum* présente des courbes moins régulières et moins proches de la forme sigmoïde que les autres espèces.

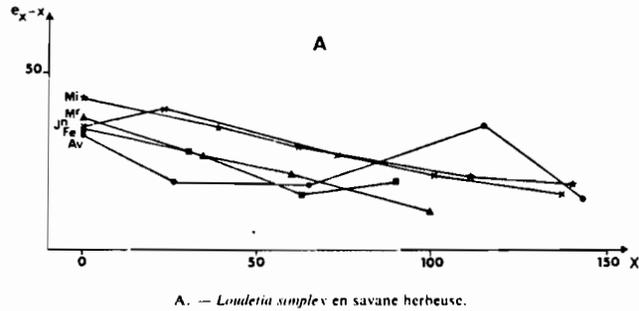
La sécheresse semble être le principal facteur déterminant la mortalité des feuilles et les stades jeunes y sont plus sensibles; le calcul des paramètres « espérance de vie » et « t_{50} » va servir de base à une discussion plus précise de l'effet de ces facteurs.

3.4.2. *Espérance de vie des cohortes de feuilles*

L'espérance de vie a été calculée seulement pour les cohortes de feuilles des 4 ou 5 premiers mois qui seules sont mortes par sénescence ou à cause de facteurs extérieurs avant le passage du feu. La durée de vie des cohortes suivantes ayant été écourtée par l'incendie, sa valeur n'aurait pas de signification biologique.

L'espérance moyenne de vie des feuilles à la naissance e_0 est légèrement plus élevée pour les espèces de la savane herbeuse, *L. simplex* et *S. sanguineum*, que pour celles de la savane arbustive, *A. ascinodis* et *M. ceresiiforme* : elle est par ailleurs plus élevée pour les cohortes de feuilles apparues au mois de mai, pendant la saison des pluies, que pour celles qui sont apparues plus tôt, de janvier à avril, pendant la saison sèche (tableau II).

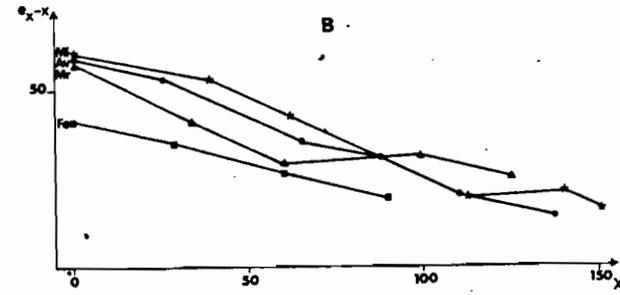
A partir de e_x , espérance moyenne de vie à l'âge x , un paramètre très voisin, mais plus parlant, a été calculé : il s'agit de $e_x - x$, durée moyenne de survie des individus d'âge x (fig. 4, tableau II).



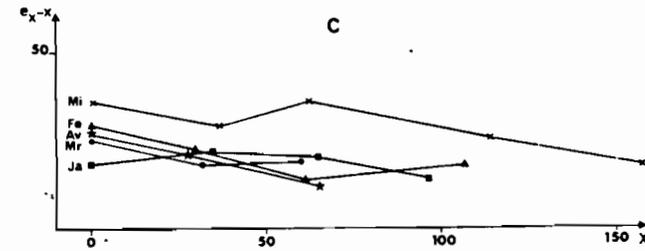
A. — *Loudetia simplex* en savane herbeuse.

FIG. 4. — Durée moyenne de survie des feuilles des cohortes successives en fonction de leur âge en jours : $e_x - x = f(x)$, pour quatre espèces de Graminées des savanes de Ouango-Fitini en 1980.

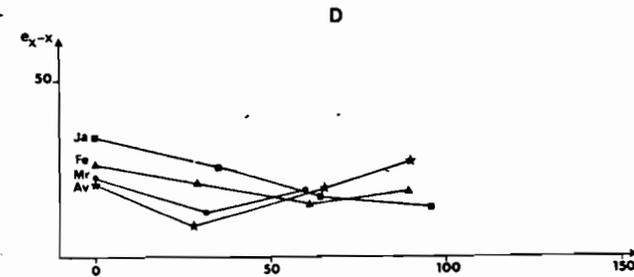
$e_x - x$: X en jours.



B. — *Schizachyrium sanguineum* en savane herbeuse.



C. — *Andropogon ascinodis* en savane arbustive.



D. — *Monocymbium ceresiiforme* en savane arbustive.

TABLEAU II. — *Espérance de vie des cohortes de feuilles de quatre espèces de Graminées à Ouango-Fitini (1980).*

	e_x , espérance de vie à l'âge x (en jours)	$e_x - x$, durée moyenne de survie à l'âge x (en jours)		e_x , espérance de vie à l'âge x (en jours)	$e_x - x$, durée moyenne de survie à l'âge x (en jours)
<i>Loudetia simplex</i> (savane herbeuse)			<i>Schizachyrium sanguineum</i> (savane herbeuse)		
Cohorte de février	e_0 33,90 e_{20} 57,12 e_{40} 79,32 e_{60} 108,50	33,90 28,12 16,32 19,50	Cohorte de février	e_0 57,19 e_{20} 64,46 e_{40} 88,64 e_{60} 108,50	57,19 35,46 25,64 19,50
Cohorte de mars	e_0 37,06 e_{20} 60,05 e_{40} 80,94 e_{60} 110,50	37,06 26,05 20,94 11,50	Cohorte de mars	e_0 57,19 e_{20} 75,41 e_{40} 89,65 e_{60} 131,19 e_{100} 150,00	57,19 41,41 29,65 32,19 25,00
Cohorte d'avril	e_0 32,82 e_{20} 44,88 e_{40} 83,60 e_{110} 150,50 e_{132} 157,00	32,82 18,88 18,60 35,50 14,00	Cohorte d'avril	e_0 58,91 e_{20} 79,74 e_{40} 100,07 e_{60} 119,55 e_{120} 152,00	58,91 53,74 35,07 31,55 14,00
Cohorte de mai	e_0 41,45 e_{20} 73,70 e_{40} 91,11 e_{110} 132,54 e_{140} 158,00	41,45 34,70 29,11 20,54 18,00	Cohorte de mai	e_0 60,03 e_{20} 91,99 e_{40} 104,56 e_{110} 131,59 e_{140} 161,44 e_{166} 166,50	60,03 52,99 42,56 19,59 21,44 15,50
Cohorte de juin	e_0 34,17 e_{20} 62,81 e_{40} 99,20 e_{100} 121,69 e_{137} 152,50	34,17 39,81 26,20 20,69 15,50	<i>Andropogon ascinosus</i> (savane arbustive)		
<i>Munocymbium cerasiiforme</i> (savane arbustive)			Cohorte de janvier	e_0 18,85 e_{20} 57,04 e_{40} 84,31 e_{60} 110,00	18,85 22,04 20,31 14,00
Cohorte de janvier	e_0 33,74 e_{20} 60,37 e_{40} 81,40 e_{60} 110,00	33,74 25,37 17,40 14,00	Cohorte de février	e_0 29,61 e_{20} 51,54 e_{40} 75,62 e_{60} 107,50	29,61 22,54 14,62 18,50
Cohorte de février	e_0 25,98 e_{20} 50,27 e_{40} 75,97 e_{60} 107,50	25,98 21,27 14,97 18,50	Cohorte de mars	e_0 25,86 e_{20} 49,63 e_{40} 78,50	25,86 17,63 18,50
Cohorte de mars	e_0 23,13 e_{20} 45,14 e_{40} 78,50	23,13 13,14 18,50	Cohorte d'avril	e_0 27,89 e_{20} 48,74 e_{40} 77,50	27,89 20,74 12,50
Cohorte d'avril	e_0 21,15 e_{20} 37,00 e_{40} 84,59 e_{60} 116,00	21,15 9,00 19,59 26,00	Cohorte de mai	e_0 35,80 e_{20} 66,63 e_{40} 97,56 e_{110} 138,57 e_{140} 158,00	35,80 29,63 35,56 24,57 18,00

Globalement, la relation qui lie $e_x - x$ à x est linéaire décroissante de la forme $f(x) = -ax + b$, ce qui signifie qu'une jeune feuille a en moyenne une durée de vie supérieure à celle d'une feuille plus âgée et par ailleurs que la mortalité se répartit également dans toutes les classes d'âge. Toutefois, pour les feuilles nées pendant la saison sèche mais qui survivent jusqu'à la saison des pluies, la courbe $e_x - x = f(x)$ n'est pas une droite : la durée de survie augmente en effet brusquement en mai au lieu de continuer à décroître. Cette augmentation se produit pour la cohorte de février chez *A. ascinosus*, les cohortes d'avril chez *L. simplex* et celle de mars chez *S. sanguineum*.

La durée de survie d'une feuille à un moment donné dépend donc de son âge et des conditions climatiques : à partir de la saison des pluies le risque de mortalité diminue.

3.4.3. t_{50} des cohortes de feuilles : temps de disparition des 50 premières feuilles d'un lot initial de 100

Une autre manière d'évaluer la durée des cohortes est de déterminer au bout de combien de temps sont morts la moitié de 100 individus présents initialement. La notation t_{50} proposée par WILLIAMSON (1976) pour le paramètre ainsi défini sera adoptée : bien qu'analogue au DL_{50} des expériences de toxicologie, il prend en effet ici une signification quelque peu différente. Moins précis que l'espérance de vie, qu'on peut calculer pour différents âges, le paramètre t_{50} permet, dans le cas présent, de suivre davantage de cohortes : en effet comme il n'est pas nécessaire de connaître la durée de vie de toutes les feuilles de la cohorte pour calculer son t_{50} , on a pu le déterminer pour les cohortes des 8 premiers mois.

Les valeurs obtenues varient de 19 à 126 jours selon les espèces et les périodes ; les valeurs sont minimales en mars ou avril, c'est-à-dire à la fin de la saison sèche, et maximales de juin à septembre, pendant la saison des pluies (fig. 5).

La mort des feuilles se fait donc plus rapidement en saison sèche et les variations du t_{50} reproduisent assez bien celles de la pluviométrie, c'est-à-dire que la tendance apparue dans les courbes d'espérance de vie se confirme nettement.

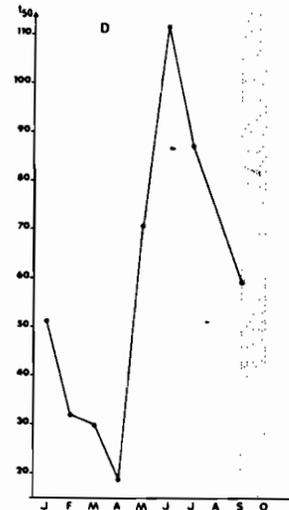
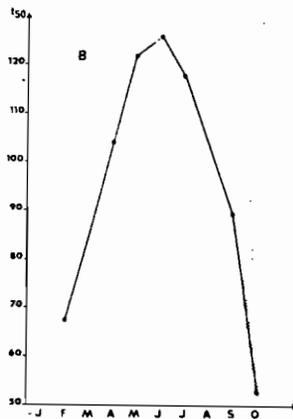
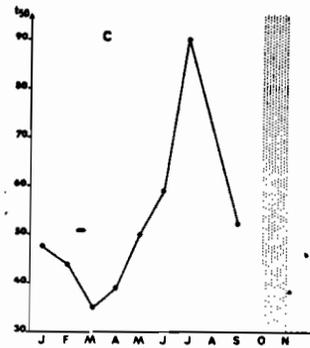
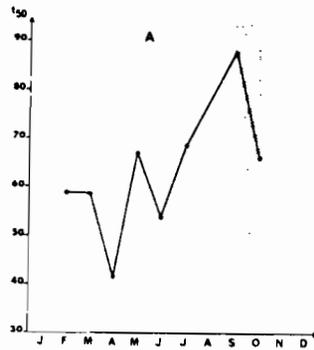
3.5. COMPOSITION DE LA POPULATION DE FEUILLES EN CLASSES D'ÂGE

Les histogrammes de la figure 6 sont analogues aux pyramides des âges utilisées en démographie pour figurer la structure d'âge des populations ; la représentation adoptée s'écarte cependant des conventions habituelles car les classes les plus jeunes sont placées au-dessus des autres. Il a paru souhaitable, en effet, que la représentation adoptée reflète l'organisation spatiale, les jeunes feuilles étant situées à l'extrémité des tiges au-dessus des feuilles plus âgées.

La réoccupation du milieu libéré par le feu se traduit par une augmentation au cours de l'année du nombre des cohortes en présence ; le maximum est atteint en fin de cycle (tableaux III et IV, fig. 6).

Le mécanisme de perpétuel rajeunissement de la touffe de Graminée se traduit sur les histogrammes de la figure 6 : les feuilles les plus âgées meurent tandis que des jeunes apparaissent. Les feuilles de la dernière cohorte (la plus jeune) représentent un pourcentage variable de l'effectif total de 12 à 80 % selon les espèces et les mois, il reste très élevé pendant une partie de l'année (tableau V).

Le renouvellement des feuilles semble se faire plus rapidement pour les deux espèces de la parcelle de savane arbustive (*A. ascinosus* et *M. cerasiiforme*) que pour



période de
floraison

Acta Oecologica/Oecologia Plantarum

les espèces de la savane herbeuse (*L. simplex* et *S. sanguineum*); c'est donc sur la parcelle la plus riche que le renouvellement de la matière vivante est le plus rapide. Les caractéristiques intrinsèques des espèces et les conditions locales de chaque station (sol, orientation, situation topographique, etc.) jouent certainement un rôle important, mais une influence bénéfique des légumineuses arbustives sur le sol n'est pas exclue.

TABLEAU III. — Réoccupation du terrain après le feu (1980+).

Espèce	Nombre maximal de cohortes présentes	Mois
<i>L. simplex</i>	5	Septembre Octobre Novembre
<i>S. sanguineum</i>	6	Novembre
<i>M. cerasiforme</i>	6	Novembre
<i>A. ascindis</i>	5	Octobre Novembre

TABLEAU IV. — Nombre de jours séparant les releés successifs qui définissent les différentes cohortes (1980).

Espèce	Mois											
	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	
<i>L. simplex</i> et <i>S. sanguineum</i>	—	31	29	34	26	39	23	50	28	36	31	
<i>A. ascindis</i> et <i>M. cerasiforme</i>	≈ 30 (*)	35	29	32	28	37	25	52	26	36	—	

(*) Date du feu non connue avec exactitude.

3.6. NATALITÉ ET MORTALITÉ DES FEUILLES

L'étude des cohortes apporte des informations sur les phénomènes de natalité et de mortalité mais il manque une vue d'ensemble au niveau de toute la plante pendant le cycle de végétation. Les résultats précédents ne sont d'ailleurs pas véritable-

Fig. 5. — Survie des cohortes de feuilles de quatre espèces de Graminées des savanes de Ouango-Fitini en 1980. Temps nécessaire pour que 50 feuilles sur 100 initialement présentes soient mortes : t_{50} .

- A. — *Loudetia simplex* en savane herbeuse.
B. — *Schizachyrium sanguineum* en savane herbeuse.
C. — *Andropogon ascindis* en savane arbustive.
D. — *Monocymbium cerasiforme* en savane arbustive.

En abscisse : cohorte du mois de ...; en ordonnée : t_{50} en jours.

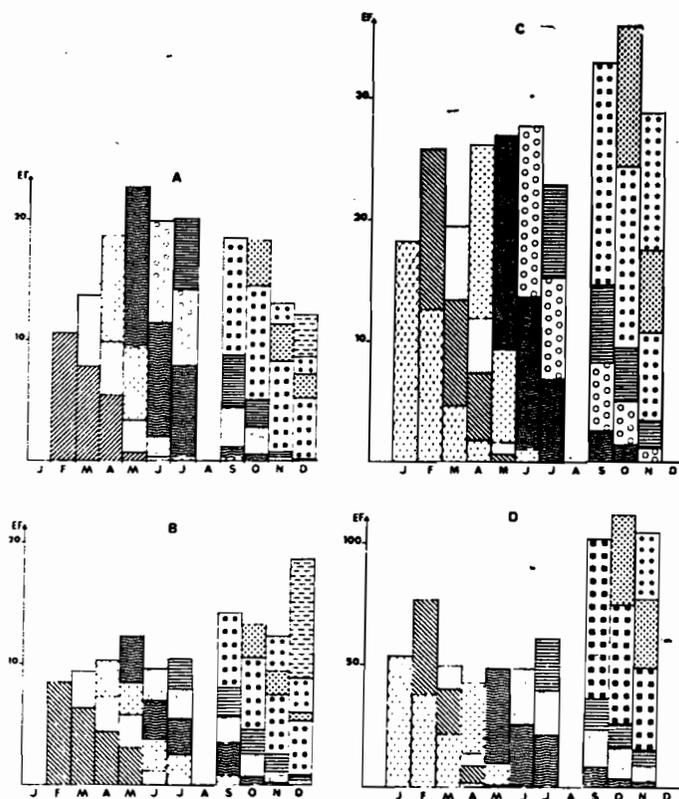


FIG. 6. — Composition en classes d'âge de la population de feuilles de quatre espèces de Graminées des savanes de Ouango-Fitini en 1980.

- A. *Loudetia simplex* en savane herbeuse.
 B. *Schizachyrium sanguineum* en savane herbeuse.
 C. *Andropogon ascinodis* en savane arbustive.
 D. *Monocymbium ceresiforme* en savane arbustive.

Les différents figurés représentent les cohortes de feuilles apparues successivement.

EF : effectif des feuilles vivantes.

(N. B. — Pas de relevé en août).

TABLEAU V. — Mois pendant lesquels les feuilles de la plus jeune cohorte représentent au moins 50 % du feuillage (1980).

Espèce	Mois	
<i>L. simplex</i>	Février	3
	Mai	
	Septembre	
<i>S. sanguineum</i>	Février	1
<i>M. ceresiforme</i>	Janvier	5
	Février	
	Avril	
	Mai	
	Septembre	
<i>A. ascinodis</i>	Janvier	6
	Février	
	Avril	
	Mai	
	Juin	
	Septembre	

ment comparables entre eux car les intervalles pendant lesquels les cohortes sont nées n'ont pas une durée identique (tableau IV). Dans le but de combler ces lacunes, deux autres paramètres sont utilisés pour décrire l'évolution des populations de feuilles : pour chaque espèce le nombre moyen de feuilles nées ou mortes dans une touffe entre deux relevés successifs a été calculé et rapporté à un mois théorique de 30 jours :

$$\text{Natalité entre les relevés } i \text{ et } i + 1 = \frac{\text{nombre moyen de feuilles nées}}{\text{nombre de jours}} \times 30$$

$$\text{Mortalité entre les relevés } i \text{ et } i + 1 = \frac{\text{nombre moyen de feuilles mortes}}{\text{nombre de jours}} \times 30$$

La natalité est forte pendant plusieurs périodes (fig. 7) :

— après les feux, quand sortent les premières feuilles, de janvier à février 1980, pour toutes les espèces;

— au début de la saison des pluies d'avril à mai pour toutes les espèces;

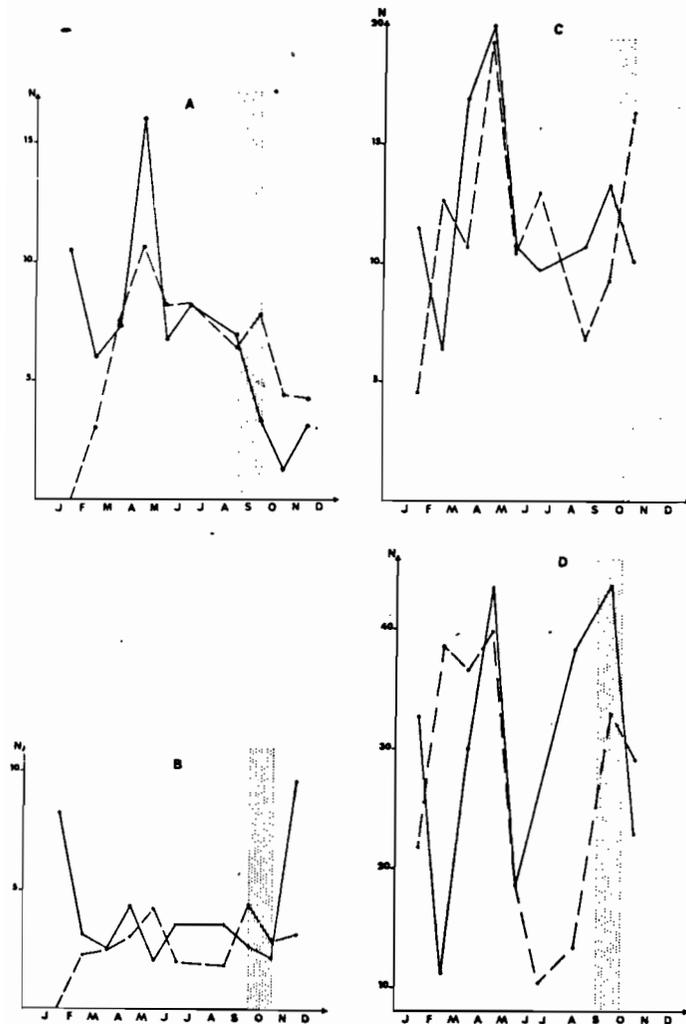
— à l'époque de la floraison, de septembre à octobre pour toutes les espèces sauf *S. sanguineum*;

— pendant la croissance de jeunes tiges après la fructification, de novembre à décembre (*S. sanguineum* et *L. simplex*); une telle croissance existe probablement chez *A. ascinodis* et *M. ceresiforme*, mais le feu passé précocement sur la parcelle arbustive à *D. microcarpum* a écourté leur cycle et le phénomène ne s'est donc pas produit pendant l'année 1980.

La natalité présente au contraire des valeurs faibles :

— de février à mars (période sèche) pour toutes les espèces;

— de mai à juin, après le pic de reprise de la croissance. L'alimentation en eau n'est pas en cause à cette époque mais il est vraisemblable que les feuilles devenues



trop nombreuses commencent à se concurrencer pour la lumière et que la surface foliaire optimale a été atteinte et même dépassée;

— d'octobre à novembre, pendant et après la période de fructification pour toutes les espèces, soit par le jeu de régulations internes, soit parce que le retour de la saison sèche freine alors l'activité de la plante (35,5 mm de pluie seulement sont tombés entre les relevés d'octobre et de novembre).

Les fortes valeurs de mortalité se rencontrent :

- au début de la croissance pendant la saison sèche en février et mars (*M. ceresiforme*, *A. ascnodis*);
- au début de la saison des pluies à la période où la natalité est à son maximum, d'avril à mai, pour *L. simplex*, *A. ascnodis* et *M. ceresiforme*;
- à l'époque de la reproduction, de septembre à octobre, pour *S. sanguineum* et *M. ceresiforme*.

Les faibles valeurs de la mortalité se rencontrent :

- pendant la saison sèche, au moment de la repousse après le feu, de janvier à février (*A. ascnodis*, *M. ceresiforme*);
- avant la période de la reproduction, en saison des pluies, de juin à septembre (*S. sanguineum*);
- après la reproduction, d'octobre à novembre (*L. simplex*).

CONCLUSIONS

L'étude de l'apparition et du devenir de leurs cohortes successives a fait ressortir certaines caractéristiques de la vie des feuilles de Graminées et de leur dynamique sur la plante.

— Une proportion variable, souvent importante, de la population est constituée de jeunes feuilles. La mortalité est répartie de façon à peu près égale dans les différentes classes d'âge; l'espérance de vie varie cependant en fonction de l'âge de la feuille et de la saison.

— Une croissance très rapide de la population de feuilles s'observe immédiatement après le feu. Pendant la saison sèche, la croissance paraît ensuite étroitement

FIG. 7. — Natalité et mortalité des feuilles de quatre espèces de Graminées des savanes de Ouango-Fitini en 1980.

- A. — *Loudetia simplex* en savane herbeuse.
- B. — *Schizachyrium sanguineum* en savane herbeuse.
- C. — *Andropogon ascnodis* en savane arbustive.
- D. — *Monocymbium ceresiforme* en savane arbustive.

N : Nombre moyen de feuilles nées ou mortes par touffe (rapporté à 30 jours).

— natalité
- - mortalité

■ période de floraison

liée aux précipitations: la liaison est bien moins nette pendant la saison des pluies.

Les conditions climatiques défavorables augmentent la mortalité, mais c'est à l'époque où la croissance est la plus active, de mars à mai, que la mortalité est la plus importante. La période de reproduction correspond également à une forte mortalité foliaire.

Le renouvellement des feuilles est plus rapide pour les espèces de la savane arbustive que pour celles de la savane herbeuse.

Un certain nombre d'explications de ces faits peuvent être proposées.

La très rapide croissance observée après le feu ne peut s'expliquer que par l'utilisation de réserves accumulées dans les parties souterraines des plantes. L'influence du feu sur ces transferts ainsi que les modalités exactes de l'accumulation des réserves sont encore loin d'être clairement comprises (voir les hypothèses de GRANIER & CABANIS, 1976).

Pendant la saison sèche les conditions climatiques défavorables limitent la croissance et provoquent la mortalité; au retour de la saison des pluies ce sont les interactions à l'intérieur de la plante qui deviennent prépondérantes. De nombreux auteurs ont ainsi observé que l'époque la plus favorable à la croissance est également celle où la mortalité est la plus forte (SARUKHAN & HARPER, 1973; GRIME & HUNT, 1975; NOBLE, 1976; HUISKE & HARPER, 1979; D'HERBES, 1979...). Les arguments généralement invoqués pour expliquer ces faits font état de phénomènes d'interférence entre les organes de la plante ou entre les individus de la population: il apparaîtrait une compétition due à la densité. Cette explication rend bien compte des faits observés pour les quatre espèces de Graminées étudiées à Ouango-Fitini: c'est en effet au moment où les effectifs de feuilles sont maximaux que la mortalité est la plus forte. L'importante mortalité à l'époque de la reproduction est un fait connu que l'on attribue dans la littérature à un « pompage » (sink-effect des Anglo-Saxons) des substances organiques par l'inflorescence et le fruit en croissance; on a même pu qualifier la période de reproduction de « sublétaie » (TRIPATHI & HARPER, 1973). Par ailleurs les caractéristiques intrinsèques des espèces et les conditions locales de chaque site peuvent expliquer la différence observée entre les vitesses de renouvellement de la matière dans les deux savanes. Une influence bénéfique des Légumineuses arbustives sur le sol n'est pas exclue.

L'étude de la dynamique foliaire en conditions naturelles fournit, on le voit, une série de renseignements phénologiques précis, ainsi que des hypothèses pour les expliquer. Les données obtenues peuvent, en outre, permettre de calculer la productivité primaire de façon plus satisfaisante que par la méthode de la récolte, car le renouvellement de la matière est cerné de façon plus précise (WILLIAMSON, 1976; FOURNIER, 1982a; AL-SBEI, 1982). Cette méthode, dont le seul inconvénient est la lourdeur, permet donc d'obtenir de nombreuses informations sans que l'emploi de moyens techniques importants soit nécessaire. Elle représente, par conséquent, un outil de terrain utile, en particulier dans les savanes tropicales.

BIBLIOGRAPHIE

- AL-SBEI M. R., 1982. — Dynamique de la morphogenèse et de la production chez *Dactylis glomerata*. Thèse de 3^e Cycle. Écologie générale et appliquée, U. S. T. L., Montpellier.
 CARPENTER S. R., 1980. — Estimating net shoot production by a hierarchical cohort method of herbaceous plants subject to high mortality. *Am. Midl. Nat.*, 104 (1), 163-175.

- D'HERBES J. M. — Quelques bases physiologiques simples pour tenter d'interpréter la place occupée par quatre graminées dans deux communautés herbacées spontanées des garrigues du Montpellierais. Thèse de 3^e Cycle. U. S. T. L., Montpellier.
 FOURNIER A., 1982a. — 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. Écologie générale et appliquée, U. S. T. L., Montpellier.
 FOURNIER A., 1982b. — Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E (Écologie), à paraître.
 GILLET M. & TRINCHANT D., 1964. — Note sur un aspect de la morphologie de quelques Graminées. *Annales de l'amélioration des plantes*, 14 (3), 309-315.
 GRANIER P. & CABANIS Y., 1976. — Les feux courants et l'élevage en savane soudanienne. *Rev. Élev. Méd. vét. Pays Trop.*, 29 (3), 267-275.
 GRANIER P., CABANIS Y., ELLINGERGER F. & RAZAFINDRATSITA R., 1977. — Évolution des pâturages. Étude de la biologie de deux Graminées *Imperata cylindrica* (Linn.) et *Aristida rufescens* (Stend.). *Rev. Élev. Méd. vét. Pays Trop.*, 30 (2), 199-228.
 GRIME J. P. & HUNT R., 1975. — Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *J. Ecol.*, 63 (2), 393-442.
 GUILLAUMET J. L. & ADJANIHOUM E., 1971. — La végétation. In: Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mémoire O. R. S. T. O. M.*, n° 50, p. 157-263.
 HALLE F., OLDFMAN R. A. A. & TOMLINSON P. B., 1978. — *Tropical trees and forest. An architectural analysis*. Springer-Verlag éd., Berlin, Heidelberg, New York, 441 p.
 HARPER J. L., 1977. — *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, New York, San Francisco.
 HARPER J. L. & BELL A. D., 1979. — The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: *Population Dynamics*, 20th Symp. Brit. Ecol. Soc. R. M. ANDERSON, B. D. TURNER & L. R. TAYLOR eds, Oxford Blackwell, Sci. Bull.
 HARPER J. L. & WHITE J., 1974. — The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, 419.
 HUISKE H. L. & HARPER J. L., 1979. — The demography of leaves and tillers of *Ammophila arenaria* in a dune sere. *Ecol. Plant.*, 14 (4), 435-446.
 KAYS S. & HARPER J. L., 1974. — The regulation of plant and tiller density in a grass sward. *J. Ecol.*, 62, 96-105.
 LOISEAU P., 1977. — Morphologie de la touffe et croissance de *Nardus stricta* L. Influence de la pâture et de la fauche. *Ann. Agron.*, 28 (2), 185-213.
 NOBLE J. C., 1976. — The population biology of rhizomatous plants, Ph. D., Thesis Univ. Wales Bangor.
 SARUKHAN J. & HARPER J. L., 1973. — Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, 61, 675-716.
 TOMLINSON P. B. & GILL., 1973. — Growth habits of tropical trees: some guiding principles. In: *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. B. J. MCGIBBS, E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH eds., Washington, Smithsonian Inst., p. 124-143.
 TORQUERIAU E., 1979. — The reiteration of the architectural model: a demographic approach to the tree. D. E. A. U. S. T. L., Montpellier.
 TRIPATHI P. S. & HARPER J. L., 1973. — The comparative biology of *Agropyron repens* L. (Beauv.) and *A. caninum* L. (Beauv.). I. The growth of mixed populations established from tillers and from seeds. *J. Ecol.*, 61, 353-368.
 TROCHAIN J. L., 1957. — Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. Inst. Ét. Centrafic.*, n° 13-14, p. 55-93.
 WHITE J., 1979. — The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 10-45.
 WILLIAMSON P., 1976. — Above-ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.*, 64, 1059-1075.
 ZHUKOVA L. A., 1961. — The peculiarities of age changes in tussock hairgrass. *Morphogenesis of Plants*, 2, 635-638 (en russe).

Fournier Anne (1983)

Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre
espèces de graminées de savanes : Côte d'Ivoire

Acta Oecologica.Oecologica Plantarum, 4 (2), 183-203

ISSN 0243-7651