

**DECOMPOSITION
DE LA LITIERE DE FILAO
(*Casuarina equisetifolia* Forst.)
AU SENEGAL**

ACTIVITE DE LA FAUNE DETRITIVORE

M. CISSE et F. GOURBIERE

ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération), Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, Dakar,

Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Laboratoire de Biologie Animale,

Université Claude Bernard-Lyon I, Laboratoire d'Ecologie Microbienne, Centre National de la Recherche Scientifique, URA 1450.

Avril 1993

Avant - propos

Ce document regroupe des résultats obtenus de 1990 à 1993 au cours de travaux réalisés à l'Université de Dakar et à l'ORSTOM-Dakar.

Il expose en particulier les travaux de Mr M. CISSE, dans le cadre d'un D.E.A. de Biologie Animale soutenu le 12 Mars 1993. Ces travaux ont été réalisés durant un stage de deux ans au Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales à l'ORSTOM.

Ont également participé à ces travaux Mme A. NDIAYE (Université de Dakar, Laboratoire de Biologie Végétale) et Mr. F. GOURBIERE (CNRS, Laboratoire d'Ecologie Microbienne, Université de Lyon et ORSTOM, Laboratoire de Biologie Végétale).

Nous tenons à remercier :

Mr. J. P. COLONNA, Directeur du Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales à l'ORSTOM, Dakar, qui nous a accueillis dans son Laboratoire,

et pour leurs collaborations :

Mr. H. DALLENS, Université Paul Sabatier, Toulouse,

Mr. D. DEBOUZIE, Université Claude Bernard, Lyon,

Mme A. GUEYE , Université de Dakar,

Mr. GUYOT et Mr. GUILBOT, Office pour l'Information en Entomologie, Paris,

Mme L. JOCTEUR-MONROZIER, Université Claude Bernard, Lyon,

Mr. M. LEPAGE, Ecole Nationale Supérieure, Paris,

Mr. J. MINET, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris,

Mr. P. NDIAYE, Directeur du projet "Conservation des Terroirs du Littoral,

Mr. P. RICHOUX, Université de Lyon,

Mr. R. ROY, Institut Fondamental d'Afrique Noire, Dakar,

Mr. B. SOUGOUFARA, Eaux et Forêts, Dakar.

Nous remercions également Mr. Baidy LY et Mr. Hyacinthe TENDENG pour leur aide technique.

Ce travail a bénéficié du soutien matériel de l'ORSTOM, de l'Université de Dakar, des Eaux et Forêts (Projet "Conservation des Terroirs du Littoral), de l'Agence Canadienne de Développement International (ACDI), de l'Université de Lyon et du Centre National de la Recherche Scientifique.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE

PRESENTATION DU MILIEU

I. LES FACTEURS DU MILIEU.....	8
I.1. Les facteurs édaphiques	
I.2. Les facteurs hydrologiques	
I.3. Les facteurs climatiques	
II. L'IMPLANTATION DU FILAO SUR LES DUNES LITTORALES.....	12
II.1. La zone des Niayes	
II.2. Le choix du Filao	
II.3. Le site d'étude	
III. LA LITIERE.....	15
III.1. Constituants d'origine	
III.2. Description du profil pédologique	
III.3. Répartition des constituants dans les couches organiques	
III.4. Temps d'accumulation des débris végétaux	
III.5. Estimation de l'accumulation sur un transect.	

INTRODUCTION A L'ETUDE DE LA FAUNE

ACTIVITE DES LARVES DE CETOINES

I. POSITION SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION.....	24
I.1. Description de l'adulte	
I.2. Description de la larve.	
II. METHODES D'ETUDE.....	26
II.1. Etude sur le terrain	
II.2. Méthodes d'élevage au laboratoire	

III. RESULTATS.....28

III.1. Cycle biologique sur le terrain

III.2. Cycle biologique et production de pelotes fécales en élevage

III.3. Populations annuelles

III.4. Populations cumulées

III.5. Pelotes fécales accumulées

IV. DISCUSSION.....41

IV.1. Cycle biologique

IV.2. Rôle des larves dans la litière

ACTIVITE DES LARVES DE LEPIDOPTERES

I. POSITION SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION.....45

I.1. Description de l'adulte

I.2. Description de la larve

II. METHODES D'ETUDE.....47

II.1. Elevages au laboratoire

II.2. Etudes sur le terrain

III. RESULTATS.....49

III.1. Cycle biologique et production de pelotes fécales en élevage

III.2. Cycle biologique sur le terrain

III.3. Populations annuelles

III.4. Accumulation des pelotes fécales

IV. DISCUSSION.....55

IV.1. Cycle biologique

IV.2. Rôle des larves dans la litière

BIOCHIMIE DE LA DECOMPOSITION

I. MATERIEL ET METHODES.....	57
II. RESULTATS ET DISCUSSION.....	57
II.1. Evolution avant ingestion par la faune	
II.2. Evolution lors de l'ingestion par les larves de <i>Pachnoda</i>	
III. CONCLUSION.....	60

CONCLUSION GENERALE

I. ROLE DE LA FAUNE DETRITIVORE.....	62
II. INTERVENTION D'AUTRES ESPECES.....	64
III. REMARQUES D'ECOLOGIE GENERALE.....	64
III.1. Problèmes de niches écologiques	
III.2. Problèmes de colonisation du biotope	

BIBLIOGRAPHIE

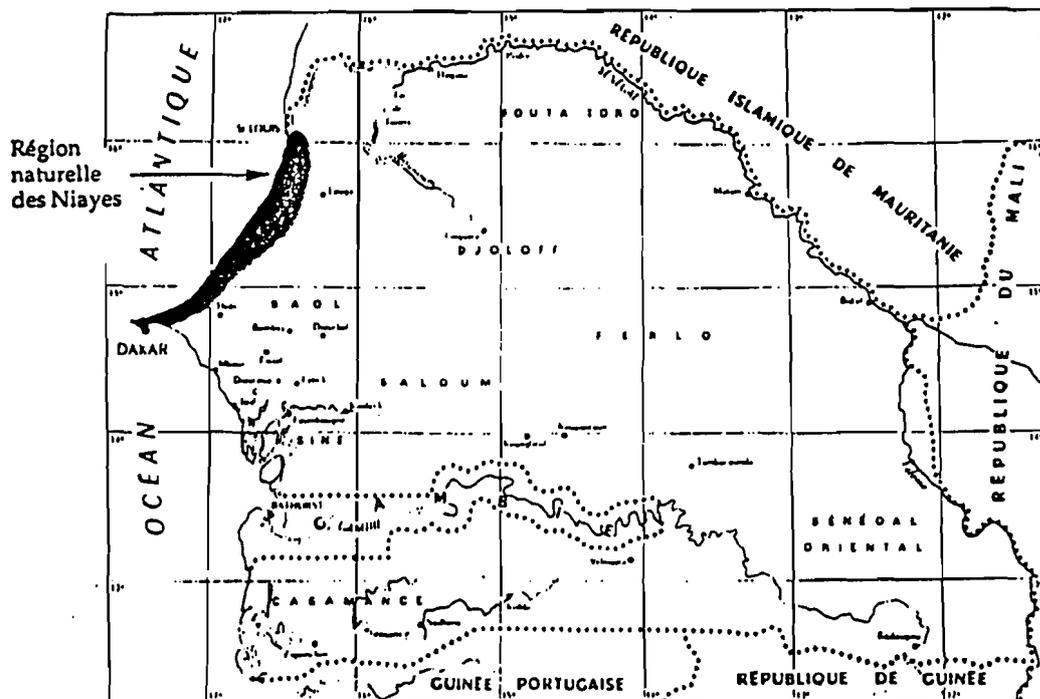


Figure 1 : Le Sénégal et la région des Niayes.

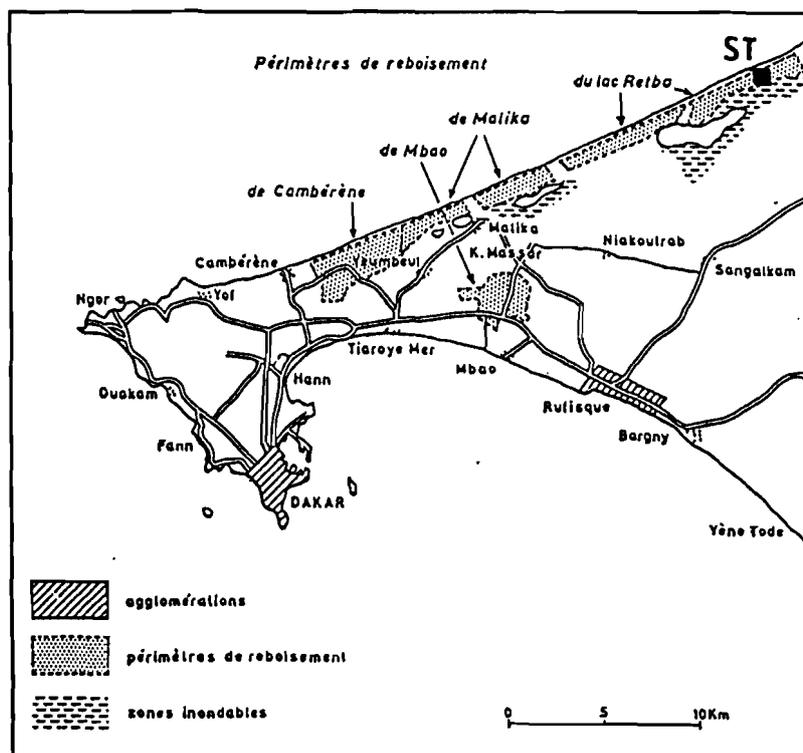


Figure 2 : Localisation de la station étudiée (ST) dans la presqu'île du Cap-Vert.

INTRODUCTION GENERALE

Le Filao (*Casuarina equisetifolia*) est un arbre fixateur d'azote, originaire du domaine insulaire Pacifique (Australie, Malaisie, Indonésie). Actuellement il est introduit dans tout le monde intertropical (Afrique, Asie, Amérique) où ses usages sont multiples: réalisation de brise-vent, production de bois de chauffe, fixation et restauration de sols dégradés.

Au Sénégal il est planté depuis 1948 sur le Littoral Nord (Figures 1 et 2) pour fixer les dunes côtières et empêcher leur progression vers l'intérieur où elles menacent la zone maraîchère des Niayes (ANDEKE-LENGUI et DOMMARGUES, 1983; NDIAYE et al., 1993). Actuellement ces plantations forment une bande continue entre Dakar et St Louis, longue de 180 km sur 300 à 400 m de largeur. Plantées entre 1948 et 1992, leur âge varie donc de 1 à 44 ans.

C. equisetifolia est un arbre à courte durée de vie (30-40 ans) et les plantations les plus anciennes montrent des taux de mortalité élevés. La productivité maximale de matière ligneuse est atteinte entre 18 et 30 ans (NDIAYE et al., 1993). Comme il n'existe aucune régénération naturelle, le devenir de ces plantations est problématique, à court terme pour les plus anciennes, dans une quarantaine d'années pour les plus récentes.

Différentes solutions ont été proposées: rotations successives de *Casuarina* comme cela se pratique par exemple en Inde (KONDAS., 1981) ou introduction d'autres espèces pour obtenir un écosystème plus stable, s'autorégénérant au moins en partie.

A ces deux difficultés, courte durée de vie et absence de régénération, s'ajoute une troisième particularité, l'accumulation importante de litière et de matière organique peu décomposée.

MAILLY et MARGOLIS (1992) ont montré que de 6 à 37 ans la matière organique s'accumulait au rythme de 3,3 t/ha/an dans les plantations de *Casuarina* de la côte Sénégalaise. De telles accumulations ne favorisent pas le recyclage des éléments minéraux, ce qui, compte tenu de la pauvreté du sol sableux initial, peut devenir un facteur limitant de la croissance végétale. L'importance de la litière peut également intervenir dans les problèmes de régénération ou lors de l'introduction d'autres espèces.

Dans ce contexte il est apparu nécessaire de mieux connaître le fonctionnement des sols qui se développent sous les plantations de Filao. Pour cela il convenait de préciser la nature des éléments qui s'accumulent et d'étudier leurs agents de décomposition, faune et microflore. L'identification des niveaux et des causes de

l'accumulation pourra peut-être suggérer des interventions permettant d'améliorer le fonctionnement de ces sols.

Un programme de recherches réunit dans ce but, depuis 1990, l'Université de Dakar, les Eaux et Forêts et l'ORSTOM. Le présent travail expose les résultats obtenus concernant la faune détritivore présente dans la litière des plantations de *Casuarina*.

La litière est constituée de débris végétaux morts tombés à la surface du sol. Ces débris sont d'abord colonisés par des microflores fongiques et bactériennes qui assurent une première phase de décomposition. Dès ce stade les processus de minéralisation et d'humification interviennent et modifient la composition chimique de la matière végétale. Toutefois la disparition physique de la couche de litière et l'incorporation de la matière organique à des horizons exploitables par les racines nécessitent l'intervention de la faune du sol. Celle-ci fragmente la litière en la consommant et assure le mélange de la matière organique et de la matière minérale ce qui permet la formation du sol proprement dit. La faune détritivore, consommatrice primaire de la matière végétale morte, apparaît donc comme un facteur important de régulation de l'accumulation de la litière.

Ces rappels sur le fonctionnement des litières et des sols conduisent à poser la question suivante, qui sera notre problématique initiale: l'accumulation de litière sous *Casuarina* est-elle due à une déficience de la faune détritivore? Nous verrons dans la première partie de ce travail que l'étude de la nature des éléments qui s'accumulent permet de préciser considérablement le problème.

PRESENTATION DU MILIEU

I. LES FACTEURS DU MILIEU.

Le littoral Nord du Sénégal présente à la fois une unité morphologique (dépôts sableux quaternaires) et un gradient climatique Nord-Sud.

I.1. Les facteurs édaphiques.

La côte Nord du Sénégal est caractérisée par deux cordons littoraux:

- le système dunaire interne ancien de Cambérène, appelé dunes rouges ou ogoliennes, mis en place durant la période glaciaire du Würm (HEBRARD, 1966). Sa largeur peut atteindre 1000 à 4000 m.
- le système des dunes vives externes, plus récentes, comprenant lui même une zone externe (dunes blanches) et une zone interne (dunes jaunes). Ces dunes récentes sont larges de 300 à 1200 m. Elles sont parallèles à la côte Nord.

I.2. Les facteurs hydrologiques.

Les dépôts dunaires sont parcourus par un système de formations aquifères. Ces nappes sont peu profondes au niveau du cordon littoral (3 m) puis s'enfoncent rapidement vers l'intérieur des terres (30 m et plus).

I.3. Les facteurs climatiques.

I.3.1. Les vents.

Les vents dominants sont de secteur Nord pendant la saison sèche et de secteur Ouest pendant la saison des pluies. Leur vitesse entre Dakar et St Louis est de 2,3 à 5 m/s (moyenne de 1951 à 1985).

I.3.2 La pluviométrie.

La saison des pluies s'étale sur environ trois mois, de juillet à octobre. Les mois d'août et septembre reçoivent 80% des précipitations annuelles.

Il existe un gradient de pluviométrie croissante Nord-Sud: 262, 313, 339, 411 mm de précipitations à St Louis, Louga, Kébémér et Dakar respectivement (années 1961-1985).

		81 à90	1990	1991	1992
Janvier	Ht (mm)	1,72	12,3	-	-
	Nb.j	0,9	3	-	-
Février	Ht (mm)	1,2	-	-	3,7
	Nb.j	0,4	-	-	4
Mars	Ht (mm)	0,06	-	-	-
	Nb.j	0,2	-	-	-
Avril	Ht (mm)	-	-	-	-
	Nb.j	-	-	-	-
Mai	Ht (mm)	0,03	-	-	0,6
	Nb.j	0,1	-	-	1
Juin	Ht (mm)	10,78	3,4	-	-
	Nb.j	1,7	1	-	-
Juillet	Ht (mm)	46,69	25,4	26,2	39,2
	Nb.j	5,1	6	5	9
Août	Ht (mm)	168,7	99,5	102,2	86,6
	Nb.j	11,0	12	10	10
Septembre	Ht (mm)	121,7	99,7	122,3	48,9
	Nb.j	9,7	7	7	7
Octobre	Ht (mm)	15,8	29,0	23,3	-
	Nb.j	1,8	3	6	-
Novembre	Ht (mm)	0,11	Tr	-	-
	Nb.j	0,2	-	-	-
Décembre	Ht (mm)	0,06	-	Tr	1,2
	Nb.j	0,3	-	-	1
Total	Ht (mm)	366,8	269,3	274	180
Total	Nb.j	31,4	32	28	32

Tableau 1 : Pluviométrie moyenne mensuelle des années 1990, 1991, 1992 et de la décennie 1981-1990 à Dakar (station de Dakar-Yoff).

Ht= Hauteur d'eau

Nb.j= Nombre de jours de pluie

		1990	1991	1992
Janvier	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Février	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Mars	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Avril	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Mai	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Juin	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Juillet	Ht (mm)	39,8	45,4	63,4
	Nb.j	3	4	7
Août	Ht (mm)	82,3	123,1	138,3
	Nb.j	10	9	6
Septembre	Ht (mm)	107,5	97,5	104,6
	Nb.j	6	8	6
Octobre	Ht (mm)	19,6	-	-
	Nb.j	2	-	-
Novembre	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Décembre	Ht (mm)	-	-	-
	Nb.j	-	-	-
Total	Ht (mm)	249,3	266	306,3
Total	Nb.j	21	21	19

Tableau 2 : Pluviométrie moyenne mensuelle des années 1990, 1991 et 1992 à Bambylor (station la plus proche des plantations de Retba).

La station de Dakar-Yoff a enregistré des pluviométries annuelles de 274 mm en 1991 (28 jours de pluie) et de 180 (32 jours) en 1992. Ces deux années, qui correspondent à la période de nos travaux, sont très nettement déficitaires par rapport à la moyenne décennale 1981-1990 pour laquelle la pluviométrie moyenne est de 367 mm en 31 jours (Tableau 1). La station de Bambylor, plus proche de notre site d'étude, mais située plus à l'intérieur des terres, a reçu 266 mm d'eau en 1991 (21 jours) et 306 mm (19 jours) en 1992 (Tableau 2). La saison sèche dure 9 mois pendant lesquels le sol des plantations subit une sécheresse importante (Tableau 3).

p(cm)	5-10	15	25	50	75	100	125	150
H(%)	6,11	0,18	0,4	0,33	0,4	0,43	0,5	0,48

Tableau 3 : Humidité du sol (H en % du poids sec) à différentes profondeurs (p) à la fin du mois de Mai 1992.

I.3.3. La température.

Années	DAKAR			THIES		
	81-90	1989	1990	81-90	90	91
Jan	20,6	21	19,2	24,4	23,1	21,6
Fev	20,9	21,2	22	24,8	27,3	24,7
Mar	21,8	20,9	23,6	34,7	28,1	26,4
Avr	21,7	20,2	21,4	25,9	25	25,9
Mai	23,	23,2	22,4	25,3	26,9	26,5
Juin	25,7	26,4	24,7	27,5	27,3	28,1
Juil	27,3	27,4	27	28,3	27,9	28,9
Août	27,5	27	27,8	28,5	27,8	27,6
Sept	27,6	27,5	28,4	28,6	28,6	28
Oct	27,8	27,5	28,8	29,5	29	28,8
Nov	25,8	23,2	26,3	28,3	27,4	27,3
Dec	23,1	24	22,7	26,2	25,0	24,7
Total	24,4	24,1	24,3	27,7	27	26,5

Tableau 4 : Températures moyennes mensuelles (°C) à Thiès et Dakar.

En raison de la présence des alizés maritimes, les températures le long de la côte Nord Sénégalaise sont relativement basses avec des amplitudes diurnes faibles. La période de l'hivernage est la plus chaude. Les températures moyennes mensuelles sont inférieures à 30°C. La station littorale de Dakar (Tableau 4 et Figure 3) présente une moyenne annuelle de 24°C, inférieure à celle de la station plus continentale de Thiès (27°C).

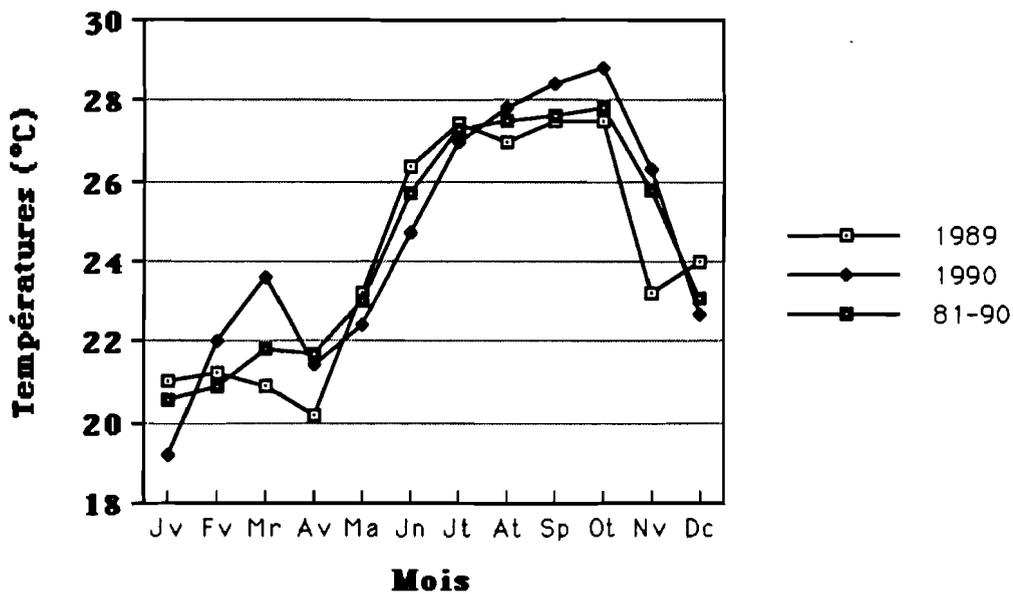


Figure 3 : Températures moyennes mensuelles à Dakar.

II. L'IMPLANTATION DU FILAO SUR LES DUNES LITTORALES.

II.1. La zone des Niayes.

Les Niayes sont constituées par des séries de dépressions interdunaires dans la zone des dunes jaunes et rouges relativement stabilisées. La faible profondeur de la nappe phréatique permet le développement d'une importante activité maraîchère. La végétation de cette zone appartient au domaine subguinéen (TROCHAIN, 1940). Les Niayes sont en permanence menacées par l'ensablement à partir des dunes blanches.

En effet, les dunes blanches du cordon littoral externe sont fortement inclinées vers l'intérieur et surplombent donc les Niayes. Ces dunes vives non fixées, sous l'action des vents, tendent à progresser rapidement vers l'intérieur. Entre 1930 et 1945, l'avancée des dunes blanches a été estimée à 12-13 mètres par an.

RAYNAL (1963) donne des chiffres de 3,8 m/an dans la zone Nord, de 4,3 m/an dans la partie centrale et de 2,7 m/an dans la partie Sud. Dans ces conditions seul un reboisement systématique pouvait stabiliser définitivement les dunes et assurer la protection de la zone d'activité agricole.

II.2. Le choix du Filao.

Le choix de l'espèce utilisée devait tenir compte de quatre facteurs (ROY-NOEL, 1974) :

- la proximité de la mer et l'influence des embruns salés,
- la présence des vents,
- les risques d'ensablement ou de déchaussement des arbres,
- la pauvreté des sols sableux.

Les premiers essais pratiqués aux abords du Lac Youi ont été rapidement ensablés. Les premiers succès durables ont été obtenus lors les plantations de 1948. Plusieurs espèces ont été testées et *C. equisetifolia* s'est avéré être l'espèce la plus adaptée aux contraintes du milieu (MAHEUT et DOMMERGUES, 1959). Les causes de cette réussite sont multiples : croissance rapide, large tolérance vis à vis de la pluviométrie, fixation symbiotique de l'azote atmosphérique par les nodules racinaires (actinorhizes à *Frankia*), résistance au vent et à la salinité, bonne adaptation au milieu sableux, présence d'une nappe phréatique peu profonde. Ajoutons la mise au point d'une technique efficace d'obtention des plants, l'inoculation de *Frankia* en pépinière et la maîtrise des méthodes de plantation par les services des Eaux et Forêts.

Le Tableau 5 montre l'extension rapide du reboisement à partir de 1948 et son accélération depuis 1980 environ dans le cadre du Projet "Conservation des Terroirs du Littoral" qui a permis l'achèvement des plantations sur la totalité du littoral (180 km de long pour une largeur de 300 m au minimum).

Années	SECTEURS		
	Sud	Centre	Nord
1948	9	-	-
1949	20	-	-
1950	27	-	-
1951	24	-	-
1952	10	-	-
1953	22	-	-
1954	22	-	-
1955	50	-	-
1956	100	-	-
1957	115	-	-
1958	110	-	-
1959	4	-	-
1960-1971	-	-	-
1972	30	-	-
1973	40	-	7
1974	50	-	14
1975	27	52	12
1976	107	60	5
1977	105	58	-
1978	85	53	-
1979	40	140	50
1980	-	179	100
1981	600	300	240
1982	1000	310	260
1983	345	60	40
1984	100	110	70
1985	420	100	160
1986	590	300	170
1987	-	250	150
1988	125	250	145
1989	134	300	139
1990	193	300	148
1991	203	300	226
1992	515	-	-
Total	5222	3122	1936

Tableau 5 : Superficies (en hectares) plantées avec *Casuarina equisetifolia* sur dunes littorales vives au Sénégal de 1948 à 1992 (Données communiquées par les Eaux et Forêts).

II.3 Le site d'étude.

Il est situé à 30 km au Nord de Dakar, dans le périmètre de reboisement du Lac Retba (Figure 2). Cette plantation date de 1956 et était donc âgée de 36 ans pendant nos travaux. Elle fait partie des plantations les plus anciennes après celles de Malika et elle est représentative des plantations en cours de dépérissement dont le renouvellement doit être envisagé à brève échéance. La plantation elle-même forme un bloc de 1 km de long sur 300 m de large, situé à environ 100 m du rivage.

La densité initiale était de 1600 arbres par hectare (espacement de 2,5 m dans les deux directions, en lignes perpendiculaires au rivage). Actuellement la densité est de 933 arbres à l'hectare (58% de la densité d'origine). La surface terrière moyenne est de 193 cm² (écart-type de la moyenne : 33 cm², mesuré sur 140 arbres). On note une forte hétérogénéité de la croissance individuelle des arbres.

III. LA LITIÈRE.

III.1. Constituants d'origine.

La litière est formée par les différents constituants de la biomasse aérienne. Le sous bois étant pratiquement absent, ce sont donc les différents organes du *Casuarina* que l'on rencontre :

- les rameaux photosynthétiques, formés de segments articulés (d'où le nom spécifique *equisetifolia*, ces rameaux ressemblant à ceux des Prêles). Les feuilles sont réduites à de minuscules écailles. L'aspect général est celui d'un pin à longues aiguilles. Pour plus de commodités nous utiliserons le terme d'aiguilles dans la suite de l'exposé,
- les inflorescences mâles ou châtons, mesurant 2-10 cm x 1-3 mm,
- les inflorescences femelles ou cônes mesurant 1-2 x 1 cm,
- les brindilles et branches mortes. Les plus grosses branches mortes étant collectées par les habitants pour servir de bois de chauffe, ce sont surtout les brindilles et les petites branches qui s'accumulent.

Bien que *C. equisetifolia* soit une espèce monoïque, il existe une très forte variabilité du rapport cônes/ châtons d'un arbre à l'autre, qui peut aller jusqu'à l'existence d'arbres entièrement mâles ou femelles.

III.2. Description du profil pédologique.

L'accumulation de matière organique noire repose en discontinuité totale sur le sable. La limite parfaitement nette montre l'absence d'incorporation de la litière au sable sous-jacent. Les seuls remaniements sont dûs aux terriers d'animaux qui remontent localement du sable en surface.

L'épaisseur de la couche organique est très variable et peut atteindre 20 cm. On peut distinguer cinq couches, les deux premières formant la litière au sens strict (litière d'aiguilles) les suivantes un "humus" dont la signification va être précisée ci-dessous.

III.3. Répartition des constituants dans les couches organiques.

Les Tableaux 6 et 7 (d'après GOURBIERE et FALL, résultats non publiés) indiquent les poids de matière sèche et de matière organique dans les cinq couches du sol, et la répartition des différents constituants. La Figure 4 en donne une représentation graphique. A coté des éléments présents dans les chutes de litière (aiguilles, cônes, châtons, bois) on a séparé les déjections de la faune (pelotes fécales de 1 à 2 mm) qui représentent une part importante de l'accumulation. Le "reste" non identifié regroupe la matière organique non identifiable.

	Couche 1	Couche 2	Couche 3	Couche 4	Couche 5
Aiguilles	391	722	143	31	5
Châtons	44	125	18	1	2
Cônes	139	538	531	463	477
Brindilles	43	200	179	157	110
Pel. fec.	0	58	634	859	1147
Restes	2	374	1385	4319	17531

Tableau 6 : Constituants de la litière au sol (en g/m² de matière sèche, moyenne de 5 prélèvements de 0,09 m²)
pel. fec. : pelotes fécales.

	Couche 1	Couche 2	Couche 3	couche 4	Couche 5
Aiguilles	346	601	110	24	3
Châtons	40	106	14	1	1
Cônes	133	482	394	300	273
Brindilles	40	179	135	120	84
Pel. fec.	0	35	340	469	611
Restes	1	194	493	872	1991

Tableau 7 : Constituants de la litière au sol (en g/m² de matière organique, moyenne de 5 prélèvements de 0,09 m²).

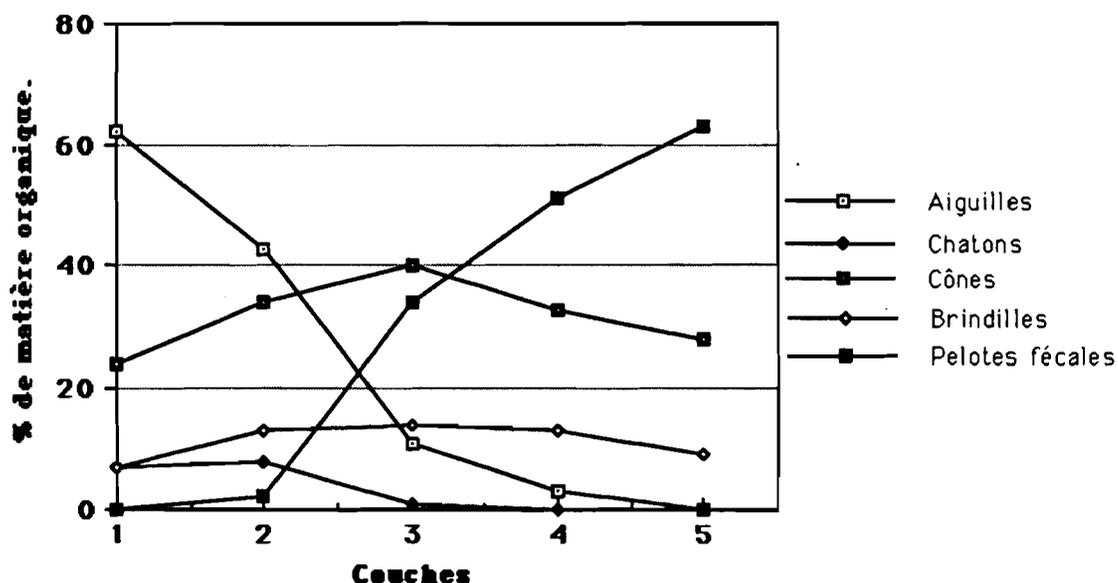


Figure 4 : Composition des différentes couches organiques. (en pourcentage de matière organique de chaque constituant par rapport au total de la matière organique identifiable).

Ces données permettent une description précise des cinq couches observées :

- couche 1. Elle ne contient que les éléments primaires de la litière (aiguilles, châtons, cônes, brindilles). C'est la litière récente superficielle, peu modifiée, de couleur brun clair. Il s'agit d'une couche L au sens de KENDRICK (1959) ou Ln au sens de BABEL (1974).

- couche 2. Elle est formée de litière ancienne, de couleur noire, fortement décomposée par la microflore. Les éléments végétaux sont colonisés et agglomérés par un abondant mycélium fongique noir. C'est une couche F (pour fermentation) au sens de KENDRICK (1959) ou Lv au sens de BABEL (1974). L'activité de la faune est faible (peu de pelotes fécales), les constituants végétaux dominent, en proportions voisines de celles de la couche 1.

- couche 3. On observe une diminution des aiguilles et des châtons avec simultanément apparition des pelotes fécales. Les cônes et les brindilles persistent. Ceci suggère une forte activité de la faune aux dépens des aiguilles et des châtons.

- couche 4. Aiguilles et châtons ont disparus, l'accumulation est formée de cônes, brindilles, pelotes fécales et matière non identifiable.

- couche 5. Très voisine de la couche 4 ; elle est cependant plus riche en sable.

On notera que la matière organique non identifiable augmente avec la profondeur pour devenir le constituant principal dans la couche 5. Le pH est légèrement acide : 5,4 - 5,7.

L'étude des constituants des cinq couches montre donc une très nette différence entre :

- les cônes et les brindilles qui s'accumulent dans les cinq couches. Pour ces éléments, la totalité du profil représente une litière (organes végétaux morts non consommés par la faune),

- les aiguilles et les châtons qui s'accumulent dans les premières couches puis sont consommés par la faune avec production de pelotes fécales qui s'accumulent dans les couches 3 à 5.

Cette différence de comportement a été confirmée par l'estimation des temps d'accumulation des différents constituants de la litière.

III.4. Temps d'accumulation des débris végétaux.

Pour estimer ces temps d'accumulation nous avons utilisé la méthode de KENDRICK (1959) qui consiste à diviser les quantités accumulées par les quantités tombant chaque année. Le résultat est sous estimé si, comme nous l'avons fait, l'on ne tient pas compte des pertes de poids dues à la décomposition microbienne. Toutefois les valeurs obtenues constituent une première approximation intéressante.

En collaboration avec FALL (résultats non publiés) nous avons mesuré en six points de la station :

- les quantités accumulées des différents constituants végétaux (carottage de 10 cm de diamètre, sans distinguer les couches),

- la quantité de litière tombée en un an aux mêmes endroits (pièges de 0.25 m²).

Les Tableaux 8 et 9 donnent les valeurs obtenues et le Tableau 10 les temps d'accumulation des différents constituants calculés à partir de ces données. Une vérification de ces résultats est en cours sur un plus grand échantillon (40 mesures).

Ces résultats confirment les différences d'évolution des différents constituants suggérées par l'étude de la composition des couches :

- aiguilles et châtons disparaissent très rapidement (2 ans),
- cônes et brindilles présentent des accumulations beaucoup plus longues, peu différentes de l'âge de la plantation.

Ceci se traduit par un ordre d'importance des éléments différent au niveau des chutes :

aiguilles > châtons > cônes > brindilles

et au niveau de l'accumulation :

cônes > brindilles > aiguilles > châtons.

	Aiguilles	Châtons	Cônes	Brindilles.	Total
1	487	95	140	34	756
2	366	144	72	34	616
3	411	196	154	35	796
4	621	227	174	32	1054
5	758	274	202	32	1266
6	603	199	219	27	1048
m	541	189	160	32	922
s _x	147	63	52	3	240

Tableau 8 : Chutes des aiguilles, des châtons, des cônes et des brindilles en 1991 dans la plantation de Retba (en g/m²/an, moyenne et écart-type de six mesures).

	Aiguilles	Châtons	Cônes	Brindilles	Total
1	1076	165	3963	2038	7242
2	780	288	1949	680	3697
3	987	313	1831	1756	4887
4	1122	406	2058	746	4332
5	1565	452	3981	773	6771
6	887	252	3304	1239	5682
m	1070	313	2848	1205	5436
s _x	273	104	1020	578	1389

Tableau 9 : Accumulation des aiguilles, des châtons, des cônes et des brindilles en 1991 dans la plantation de Retba (en g/m², moyenne et écart-type de six mesures).

	Aiguilles	Châtons	Cônes	Brindilles
m	2,01	1,68	18,98	37,24
s _x	0,33	0,24	7,34	16,85

Tableau 10 : Temps d'accumulation (en années) des différents constituants de la litière de Filao (moyenne et écart-type des six estimations).

Un troisième ensemble de données va nous permettre de mettre en place notre problématique d'étude du rôle de la faune. Il s'agit d'une estimation précise des quantités de débris végétaux et surtout de pelotes fécales accumulées sur un transect mer-dunes intérieures, transect qui permet de tenir compte de la variabilité spatiale de la litière.

III.5. Estimation de l'accumulation sur un transect.

On a mesuré l'accumulation des débris végétaux et des pelotes fécales sur un transect complet. Les prélèvements (carottes cylindriques de 10 cm de diamètre) ont été effectués tous les 2,5 m (au centre du carré défini par quatre arbres voisins), soit 120 mesures échantillonnées systématiquement sur toute la largeur de la plantation.

Les résultats présentés dans le Tableau 11 confirment les valeurs obtenues sur l'échantillon plus restreint (Tableau 9). On notera en particulier :

- la forte variabilité spatiale de chaque constituant (coefficients de variation compris entre 40 et 82%),
- la confirmation de l'accumulation des pelotes fécales, dont la masse peut être estimée à $15,2 \pm 1,9$ t/hectare.

	Aiguilles	Châtons	Cônes	Brindilles	P.f
m	1327	194	2207	770	1523
s _m	49	15	161	38	98
s _x	535	161	1764	415	1069
Max.	3667	765	8769	2134	5785
Min.	288	1	0	81	0
C.V	40	82	79	54	70
I.C	97	29	319	75	193

Tableau 11 : Accumulation des différents constituants de la litière (estimations en g/m², obtenues à partir de 120 mesures réparties sur un transect).

- m : moyenne
- s_m : écart-type de la moyenne
- s_x : écart-type de l'échantillon
- Max. : maximum
- Min. : minimum
- C.V : coefficient de variation en %
- I.C : intervalle de confiance de la moyenne (au risque 0,05)

INTRODUCTION A L'ETUDE DE LA FAUNE

En introduction nous avons posé la question "l'accumulation de litière est-elle due à une déficience de la faune détritivore?". L'étude de la litière nous apporte une première réponse :

- il ne semble pas exister, 36 ans après la plantation, de faune capable de fragmenter les débris ligneux, cônes et brindilles, qui s'accumulent et ne subissent qu'une décomposition microbienne limitée,
- Les aiguilles et les châtons disparaissent après deux ans de décomposition microbienne, ce qui montre la mise en place d'une faune détritivore efficace capable de les consommer. L'impression d'accumulation de la litière d'aiguilles est due à une forte production annuelle (7,3 t/ha/an si l'on ajoute les châtons) et non à une faible activité de la faune.
- Par contre les pelotes fécales qui résultent de la consommation des aiguilles et des châtons s'accumulent en quantités importantes. Dans la plupart des écosystèmes les déjections de la faune détritivore primaire sont rapidement reprises par d'autres organismes qui les fragmentent à nouveau et les incorporent à l'humus. L'accumulation des pelotes fécales représente donc une caractéristique tout à fait particulière à ces plantations.

Nous avons donc restreint notre travail à l'étude de la faune responsable de la consommation des aiguilles et châtons et plus particulièrement à celle responsable de la production des pelotes fécales. Le premier objectif était d'identifier les espèces impliquées.

Les pelotes fécales accumulées se rencontrent dans la fraction granulométrique du sol comprise entre 1 et 2 mm. Elles proviennent donc manifestement d'animaux de la macrofaune.

L'examen détaillé de ces déjections montre qu'elles appartiennent à deux types :

- un majoritaire (95%) formé de pelotes fécales atteignant 3 x 1 mm, de couleur noire, à surface lisse et à débris végétaux peu apparents (Planche I,d),
- un minoritaire (5%) de dimensions maximales voisines, mais de couleur plus claire (brune), à surface plus irrégulière montrant des débris végétaux apparents. Chaque pelote fécale apparait formée de trois segments sphériques tendant à se séparer (Planche II,d).

Pour identifier les animaux produisant ces déjections nous avons récolté les différentes espèces présentes dans la litière et nous les avons élevées au laboratoire sur de la litière d'aiguilles et de châtons pour obtenir des déjections de référence d'origines connues.

Une première constatation intéressante a pu être faite : les animaux élevés consomment la litière de la couche 2, déjà décomposée par la microflore, préférentiellement à la litière récente de la couche 1.

Il est très vite apparu que seules deux espèces pouvaient produire les pelotes fécales observées :

- des larves de Cétonidés pour le premier type,
- des larves de Lépidoptères pour le second.

Les élevages au laboratoire nous ont fourni les imagos correspondants qui ont pu être identifiés à :

- *Pachnoda interrupta*, Coléoptère Cetoniidé d'une part,
- *Compsoctena sp.*, Lépidoptère Tineidé d'autre part.

Pour chacune de ces deux espèces nous avons cherché à préciser son écologie et son rôle dans la litière. Pour cela nous avons établi son cycle biologique et estimé les populations annuelles. Après avoir mesuré en élevage la production de pelotes fécales au cours d'un cycle, nous avons pu estimer la production annuelle de pelotes fécales par hectare et par an et la comparer aux quantités accumulées. Ces données nous permettront de conclure quant à la signification de ces accumulations de fécès dans le processus de décomposition de la litière.

ACTIVITE DES LARVES DE CETOINES

I. POSITION SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION.

I.1. Description de l'adulte.

Pachnoda interrupta (Olivier, 1789) est un Coléoptère Scarabaeidae de la sous-famille des Cetoniinae (tribu des Cetoniini).

La description de l'adulte sera empruntée à BOURGOIN (1966) *Pachnoda interrupta* est une espèce commune dans tout le Sénégal. C'est une espèce d'assez petite taille (15 mm). La couleur en est très variable selon la répartition géographique et l'habitat. Classiquement il s'agit d'une Cétoine noire maculée d'un brun rougeâtre. La tête est en règle générale totalement noire, avec assez rarement une tache rougeâtre sur le front. Le clypeus est échancré en son milieu avec un rebord saillant en avant. Le pronotum est brillant, densément et régulièrement ponctué. Il est bordé latéralement de brun-rouge, avec un point noir constant à peu près au milieu de ce bord externe. Une autre bande brun-rouge, centrale s'étend de la tête en avant à l'écusson en arrière. L'écusson est brun-rouge. Les élytres sont marqués de côtes bien visibles, limités de chaque côté par des alignements de points. Le bord externe et postérieur est brun-rouge. Le reste de l'élytre est noir, marqué en règle générale de trois taches, une au niveau de l'angle antéro-externe, les deux autres échelonnées en arrière, mais plus près du bord interne de l'élytre. Les pattes sont noires.

De cette forme noire existent de nombreuses variations individuelles, résidant dans la dimension et la couleur des taches. On peut distinguer essentiellement deux groupes: les individus à taches brun-rouge, répondant au type classique, et les individus à taches jaunes. Chez les premiers, la variation individuelle se fait principalement vers l'atténuation des taches et il existe des individus à peu près totalement noirs. Chez les individus du second groupe, la variation

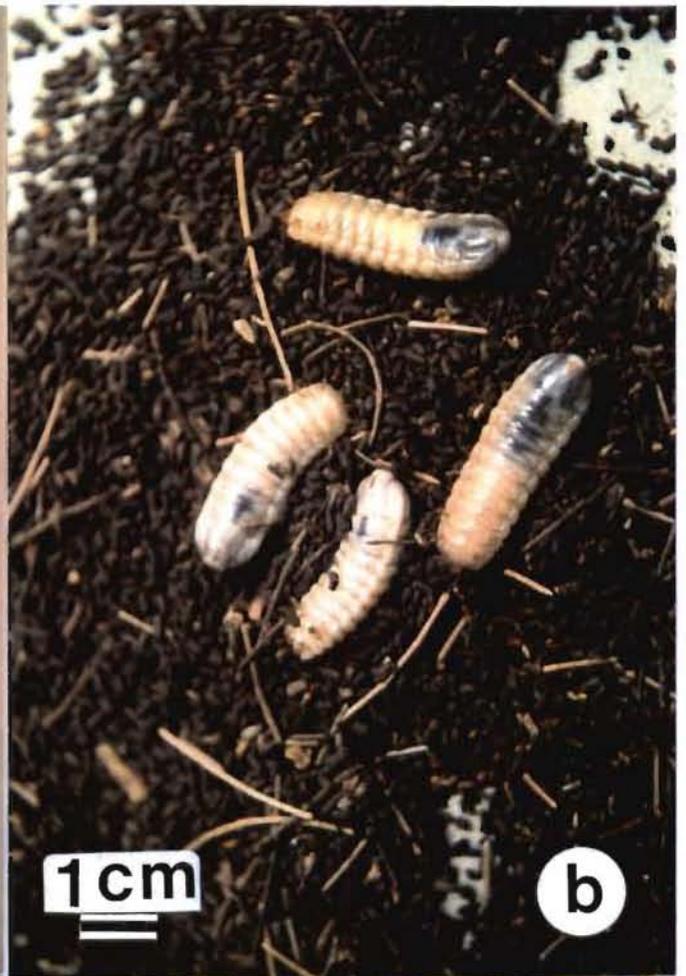
PLANCHE I : *PACHNODA INTERRUPTA*

a : adulte.

b : larves en fin de développement.

c : cocons de nymphose. Deux cocons ont été ouverts pour montrer la nymphe.

d : pelotes fécales.



individuelle semble se faire au contraire, avec prédilection, vers la dominante jaune, la couleur noire étant seulement représentée par quelques taches disséminées. Seule la forme rouge a été observée dans la station de Retba.

Pachnoda interrupta présente une vaste répartition géographique allant des régions sénégal-mauritaniennes jusqu' en Arabie. L' espèce a déjà été signalée au Sénégal à Saint-Louis, Richard-Toll, Linguère, Tessekré, MBoro, Malika, Mont-Rolland et Kayar (RUTTER, 1975).

I.2. Description de la larve.

Elle présente les caractéristiques des larves de Cétonidés (DONALDSON, 1987). Les larves à l' éclosion mesurent 3 mm et pèsent environ 4 mg. Elles ont une couleur blanche. Les stades larvaires sont au nombre de trois et se caractérisent chacun par la largeur de la capsule céphalique (DONALDSON, 1985). Le dernier stade peut atteindre une longueur de 3 cm. Les pattes sont petites et ne supportent pas le corps, ce qui fait que la larve se déplace sur le dos grâce à ses chètes dorsaux. C'est là un caractère commun des larves de Cétonidées permettant leur identification immédiate sur le terrain. La nymphose a lieu dans un cocon ovoïde formé de sable et de matière stercorale. Alors que le développement de la larve s'effectue exclusivement dans la litière, les cocons sont formés dans les 25 cm de sable sous-jacent.

II. METHODES D'ETUDE.

II.1. Etude sur le terrain.

II.1.1. Populations larvaires.

a) Méthode.

Les populations larvaires ont été étudiées par comptage des individus (larves et nymphes) dans des prélèvements de 0,25 m² (50 x 50 cm). Les larves sont capturées dans la litière, les nymphes en recueillant les cocons dans le sable. Les prélèvements ont été effectués de juillet à novembre, durant le cycle larvaire, au cours des années 1991 (57 prélèvements) et 1992 (189 prélèvements).

b) Stratégie d'échantillonnage.

En 1991 les 5 premiers prélèvements ont été faits au hasard. Les 51 suivants sont contigus sur une surface de 7,5 x 4 m dans la partie centrale de la plantation. En 1992 nous avons procédé à un

échantillonnage systématique sur un transect à travers la plantation. Le pas d'échantillonnage est de 2,5 m (distance entre les arbres), soit 120 prélèvements sur une longueur de 300 m. Le transect a été divisé en 6 blocs (le bloc 1 étant le plus proche de la mer). Chaque semaine on a tiré au hasard (de 1 à 20) le ou les points prélevés dans chaque bloc. Chaque prélèvement est donc caractérisé par sa date et sa place sur le transect. Il a été réalisé au centre de la moitié gauche (face à la mer) du carré délimité par 4 arbres voisins (la partie droite étant utilisée pour l'étude des larves de Lépidoptères).

Par ailleurs 69 prélèvements supplémentaires ont été réalisés sur le même transect, en particulier des prélèvements contigus destinés à préciser la répartition spatiale des larves. Leur position sera précisée dans l'exposé des résultats.

L'estimation des populations annuelles a été obtenue à partir des seules données (120 mesures) observées sur le transect en 1992. Pour la description du cycle annuel nous avons utilisé toutes les données des deux années.

Les larves récoltées sont ramenées au laboratoire et pesées pour établir la courbe de croissance *in situ*.

II.1.2. Populations larvaires "cumulées".

Ayant constaté que les cocons vides semblaient se conserver dans le sable, nous avons compté le nombre de cocons vides par prélèvement pour essayer d'estimer le nombre de larves s'étant développées depuis le début de la plantation et d'étudier leur distribution. Ces comptages sont réalisés en même temps que les prélèvements de larves de Lépidoptères, sur la moitié droite du transect.

II.1.3. Populations adultes.

Les adultes reproducteurs ont été observés en juillet dans la plantation. Aucune étude qualitative n'a été réalisée à ce moment.

Par contre nous avons tenté de suivre en 1992 l'émergence puis la disparition des jeunes adultes par piégeage en bordure des plantations. Pour cela un piège a été exposé chaque semaine pendant deux heures (10h-12h) à environ 50 m en arrière des plantations. Le nombre d'animaux est compté en fin de piégeage.

Le piège est constitué d'un récipient en plastique transparent (diamètre 10 cm x 15 cm de haut), appâté avec des morceaux de banane mis à macérer la veille dans de la bière sucrée. Le piège est suspendu dans un arbuste.

II.1.4. Quantités de pelotes fécales accumulées.

On a mesuré sur le même transect les quantités de pelotes fécales accumulées. Les prélèvements (carottes cylindriques de 10 cm de diamètre) étaient effectués au centre des carrés délimités par 4 arbres voisins.

Dans ces prélèvements nous avons séparé, sur 1g de pelotes fécales, les deux types de déjections et établi pour chaque prélèvement le pourcentage de pelotes fécales de *Pachnoda*. A partir des quantités totales de pelotes fécales nous avons ainsi calculé les quantités attribuables à *Pachnoda*.

II.2. Méthodes d'élevage au laboratoire.

En 1991 et 1992 on a procédé à des élevages in vitro pour étudier les caractéristiques du cycle en conditions contrôlées (durée des phases larvaires et nymphales, croissance pondérale, production de pelotes fécales) et les comparer aux observations réalisées sur le terrain.

Les larves sont obtenues par élevage des adultes récoltés sur le terrain en juillet ou par récolte directe dans la litière. Elles sont placées individuellement dans des bocaux de 1,5 litres. Le bocal est rempli au 1/3 de sable humide. La litière de la couche F est placée au dessus (environ 20 g de litière sèche). Le bocal est fermé avec un grillage plastique. La température de la pièce d'élevage est d'environ 25°C.

Les larves sont pesées chaque semaine. L'éclosion des imagos et leur sortie du cocon est obtenue dans du sable légèrement humide.

En fin d'élevage les pelotes fécales sont triées. On détermine leur poids après séchage à l'air. Un sous-échantillon permet de déterminer l'humidité résiduelle (après 24h à 75°C) et la teneur en cendres (après 4h à 550°C). Les poids de matière sèche et de matière organique contenus dans les pelotes fécales sont ensuite calculés pour chaque larve.

III. RESULTATS.

III.1. Cycle biologique sur le terrain.

Les Tableaux 12 et 13 regroupent l'ensemble des données brutes. L'évolution post-larvaire est précisée en indiquant le contenu des cocons. Le Tableau 14 résume les caractéristiques du cycle de *Pachnoda* au cours des deux années d'observations.

Dates	prél.	ind.	lrv	cc/lrv	cc/nph	cc/adl	adl
17/7	1	0	0	0	0	0	0
24/7	1	1	1	0	0	0	0
31/7	1	3	3	0	0	0	0
21/8	1	2	2	0	0	0	0
28/8	1	5	5	0	0	0	0
18/9	14	15	15	0	0	0	0
25/9	13	16	6	6	4	0	0
8/10	5	9	2	0	3	3	0
16.10	5	4	1	0	2	1	0
23.10	8	5	0	0	2	2	1
30.10	3	2	0	0	1	1	0
6.11	3	4	0	0	0	2	2

Tableau 12 : Cycle biologique de *Pachnoda interrupta* dans la litière en 1991 (nombre d'individus observés).

Dates	prél.	ind	lrv	cc/lrv	cc/nph	cc/ad	adl
22/7	6	0	0	0	0	0	0
29/7	6	1	1	0	0	0	0
5/8	6	2	2	0	0	0	0
12/8	6	1	1	0	0	0	0
19/8	6	1	1	0	0	0	0
26/8	6	5	5	0	0	0	0
2/9	6	12	12	0	0	0	0
9/9	6	23	23	0	0	0	0
16/9	36	36	27	9	0	0	0
23/9	17	28	17	4	4	3	0
30/9	20	4	0	0	3	1	0
7/10	20	6	1	2	1	0	2
14/10	14	4	0	0	0	3	1
21/10	6	0	0	0	0	0	0
28/10	6	2	0	0	0	2	0
4/11	6	1	0	0	0	0	1

Tableau 13 : Cycle biologique de *Pachnoda interrupta* dans la litière en 1992.

prél : nombre de prélèvements

ind : nombre total d'individus

lrv : nombre de larves

cc/lrv/nph/adl : nombre de cocons contenant une larve, une nymphe ou un adulte

adl : nombre d'adultes libres dans le sable (émergence récente)

	1991	1992
dates d'observation		
premier adulte	17 juillet	8 juillet
première larve	24 juillet	29 juillet
dernière larve	16 octobre	7 octobre
premier cocon	25 septembre	16 septembre
dernier cocon	6 novembre	28 octobre
dernier adulte	6 décembre	2 décembre
durées des stades (semaines)		
larves (min-max)	9 - 12	7-10
cocons	6	6
adultes	20	21

Tableau 14 : Cycle biologique de *Pachnoda interrupta in situ*.

Dates	Nombre de lrv pesées	Poids moyen(mg)	écart-type
29-7-92	1	4	-
05-8-92	1	192	-
12-8-92	1	192	-
19-8-92	1	267	-
26-8-92	5	510	247
02-9-92	12	597	126
09-9-92	23	745	148
16-9-92	27	895	151
23-9-92	3	977	154
07-10-92	1	822	-

Tableau 15 : Croissance pondérale des larves de *Pachnoda interrupta in situ* (poids frais).

Les adultes reproducteurs apparaissent dans les plantations dans la première quinzaine du mois de juillet, c'est-à-dire en général lors des premières pluies. Les premières larves sont observées fin juillet. La période d'accouplement, de ponte et d'éclosion des larves se situe donc en juillet.

La durée du stade larvaire est comprise entre 10-12 semaines (maximum calculé entre la première et dernière larve observées au cours des deux années) et 7-9 semaines (intervalle entre la première larve et le premier cocon observés). La croissance pondérale des larves est indiquée dans le Tableau 15 et la Figure 5. On note une forte variabilité inter-individus tout au long du cycle

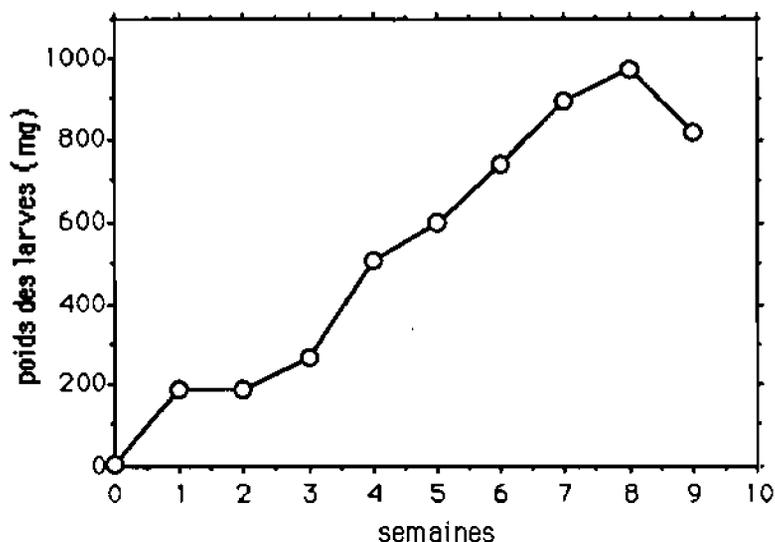


Figure 5 : Croissance pondérale des larves de *Pachnoda interrupta* dans la litière *in situ*.

La durée du stade nymphal (intervalle entre le premier et le dernier cocon observés) est de 6 semaines pour les deux années .

Le temps de présence active de *Pachnoda* est de 20-21 semaines, entre la première observation d'adultes reproducteurs et le dernier piégeage d'adultes.

La dynamique des populations adultes n'a été que partiellement étudiée. Les adultes reproducteurs apparus en juillet semblent ne pas survivre à l'accouplement et la ponte : on retrouve à cette époque de nombreux cadavres sur le sol de la plantation. L'apparition des adultes de la génération suivante en octobre (Figure 6) est en bon accord avec la dynamique larvaire et nymphale. Des piégeages continus de juillet à octobre devraient permettre de déterminer si les deux générations successives se chevauchent ou non. Les adultes ont un régime essentiellement frugivore et peuvent devenir des ravageurs de culture (sur gombo, yomb, mil...).

Les adultes disparaissent en décembre pour réapparaître en juillet. Il est probable qu'ils s'enfouissent en réponse aux conditions défavorables de la saison sèche.

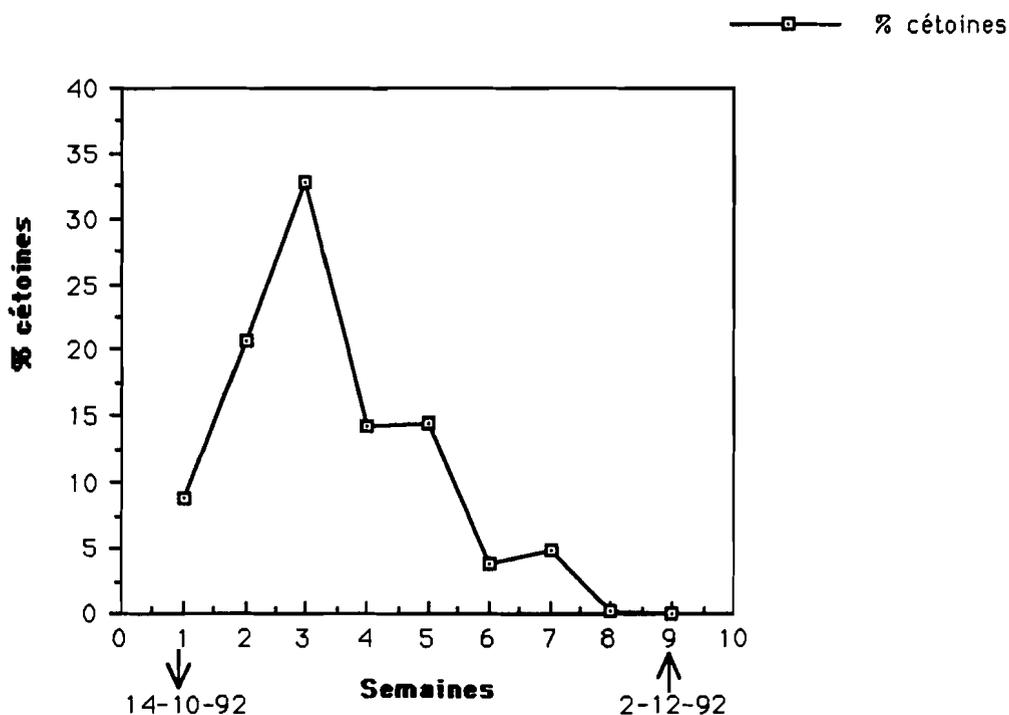


Figure 6 : Dynamique des populations adultes de *Pachnoda interrupta* en fin de cycle (en pourcentage du total des captures).

La dissection des femelles au moment de leur disparition montre un appareil reproducteur immature (ovarioles non développés) et une abondance du tissu adipeux de réserve (BALACHOWSKY 1962). La période d'inactivité (5-6 mois) permet donc la maturation sexuelle. Nous avons pu conserver des adultes en activité au laboratoire pendant cette période (en les nourrissant avec des pommes) et obtenir en juillet des animaux sexuellement matures. La suppression du repos hivernal n'empêche donc pas mais n'accélère pas non plus la maturation sexuelle.

En résumé le développement larvaire a lieu dans la litière des plantations pendant la saison des pluies, de juillet à octobre. Il est suivi d'une phase d'activité adulte courte, en dehors des plantations, d'octobre à décembre. Les adultes entrent ensuite en phase inactive pendant la saison sèche, jusqu'au mois de juillet, date à laquelle a lieu la reproduction.

III.2. Cycle biologique et production de pelotes fécales en élevage.

Les observations concernant le développement des larves en élevage sont résumées dans les Tableaux 16 et 17. Les résultats des élevages de 1991 montrent une beaucoup plus grande variabilité que ceux de 1992.

Dates (sem.)	larves			larve	formation du cocon (semaine)	éclosion (semaine)
	n	m(mg)	s _x			
1(31.7).	10	15	2	1	s7	s11
2	10	40	6	2	s7	s11
3	10	182	22	3	s15	+
4	10	533	60	4	s13	+
5	10	872	39	5	s9	+
6	10	1038	43	6	s10	+
7	8	1094	44	7	s11	+
8	8	1170	100	8	s9	+
9	5	895	123	9	s10	+
10	3	876	172	10	s9	+
11	2	978	125			
12	2	878	216			
13	1	1107	-			
14	1	1013	-			
15(5.11)	0	-	-			

Tableau 16 : Croissance pondérale des larves et évolution post-larvaire de *Pachnoda interrupta* en élevage (1991).
(+ : cocon non éclos)

Temps (sem.)	Larves			larve	formation du cocon (semaine)	éclosion (semaine)	Adulte (sexe)
	n	m(mg)	s _x				
1	9	17	2	1	s7	s11	f
2	9	57	7	2	s8	s11	m
3	9	311	23	3	s7	s11	m
4	9	810	34	4	s7	s11	m
5	9	1041	56	5	s7	s11	m
6	9	1068	109	6	s7	s11	m
7	1	957	-	7	s7	s11	f
8	0	-	-	8	s7	s11	f
				9	s7	s11	m

Tableau 17 : Croissance pondérale des larves et évolution post-larvaire de *Pachnoda interrupta* en élevage (1992).

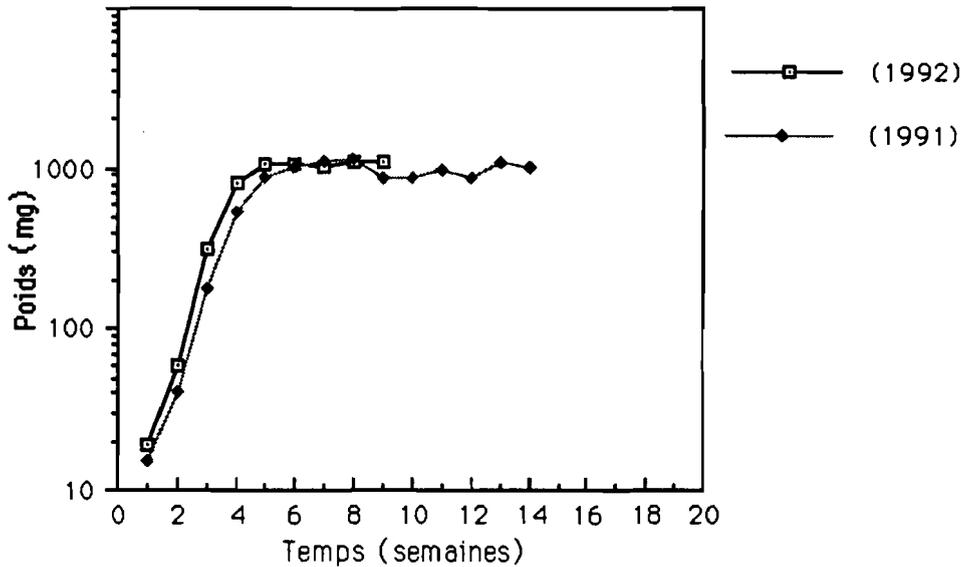


Figure 7 : Croissance pondérale des larves de *Pachnoda interrupta* en élevage. Comparaison des expériences de 1991 et 1992 (ordonnées : échelle logarithmique).

Les données de 1992 montrent un développement larvaire de 7 semaines et une période nymphale de 4 semaines. La courbe de croissance (Figure 7) comprend une phase exponentielle de 4 semaines suivie d'une phase stationnaire (poids frais maximum de 1 g environ) pendant les 3 semaines précédant la nymphose.

La comparaison avec les résultats de 1991 montre une parfaite similitude de la phase exponentielle, la différence portant sur la durée de la phase stationnaire, plus longue et variable en 1991. On peut en conclure que la différence entre les deux expériences se situe au niveau des conditions d'élevage favorables à la nymphose qui seraient à préciser, les conditions de croissance larvaire semblant optimales et permettant une bonne reproductibilité des expériences.

Les Tableaux 18 et 19 rassemblent les données relatives à la production de pelotes fécales en élevage. Les moyennes obtenues au cours des deux expériences sont très voisines : 9,83 et 9,51 g de fécès par cycle larvaire respectivement en 1991 et 1992. Par contre la variabilité est plus forte en 1991, reflétant la variabilité notée ci-dessus de la durée d'activité des larves dans cette expérience. Les pelotes fécales contiennent entre 45 et 59% de matière organique. Les larves ingèrent donc une quantité non négligeable de matière minérale.

larves	Poids sec (g)	matière organique	matière minérale
1	6,087	3,217	2,87
2	7,631	3,728	3,903
3	13,468	6,233	7,235
4	9,771	4,105	5,666
5	11,086	5,096	5,99
6	8,085	3,981	4,104
7	8,387	3,861	4,526
8	10,602	5,173	5,429
9	13,659	5,241	8,418
10	9,553	3,983	5,57
Moyenne	9,833	4,462	5,371
écart-type	2,452	0,924	

Tableau 18 : Production de pelotes fécales par les larves de *Pachnoda interrupta* en élevage (expériences 1991).

larves	Poids (g)	matière organique	matière minérale
1	9,227	5,392	3,835
2	10,199	6,082	4,117
3	9,092	5,637	3,455
4	8,837	5,012	3,825
5	9,995	5,741	4,255
6	10,233	6,219	4,013
7	8,530	5,063	3,467
8	9,319	5,715	3,604
9	10,185	5,902	4,284
Moyenne	9,513	5,640	3,873
écart-type	0,651	0,419	0,318

Tableau 19 : Production de pelotes fécales par les larves de *Pachnoda interrupta* en élevage (expériences 1992).

III.3. Populations annuelles.

III.3.1. Estimation sur transect.

Rappelons que les données proviennent de 120 prélèvements de 0,25 m² réalisés tous de 2,5 m sur un transect de 300 m de long, c'est-à-dire sur toute la largeur de la plantation en 1992.

Sans tenir compte des problèmes de structure spatiale qui seront envisagés ci-dessous, les résultats statistiques sont les suivants :

- moyenne : 0,79 larves/0,25m²
- variance : 5,78
- écart-type : 2,41
- coefficient de variation : 304 %
- étendue : 0-21
- écart-type de la moyenne : 0,22
- intervalle de confiance de la moyenne au risque 0,05 : 0,79 ± 0,44 larves/0,25m²

- distribution statistique fortement agrégative (variance très supérieure à la moyenne). L'histogramme des fréquences montre une distribution en J très prononcée : 86 prélèvements sur 120 ne contenaient aucune larve. A l'opposé deux prélèvements regroupent 31 des 95 larves observées.

Rapportée au m², l'estimation de la moyenne est donc de 3,17 ± 1,74 larves/m² soit une précision de 55% seulement. Toute tentative pour améliorer cette estimation devra se baser sur une meilleure connaissance de la distribution spatiale des larves.

III.3.2. Structure spatiale des populations larvaires.

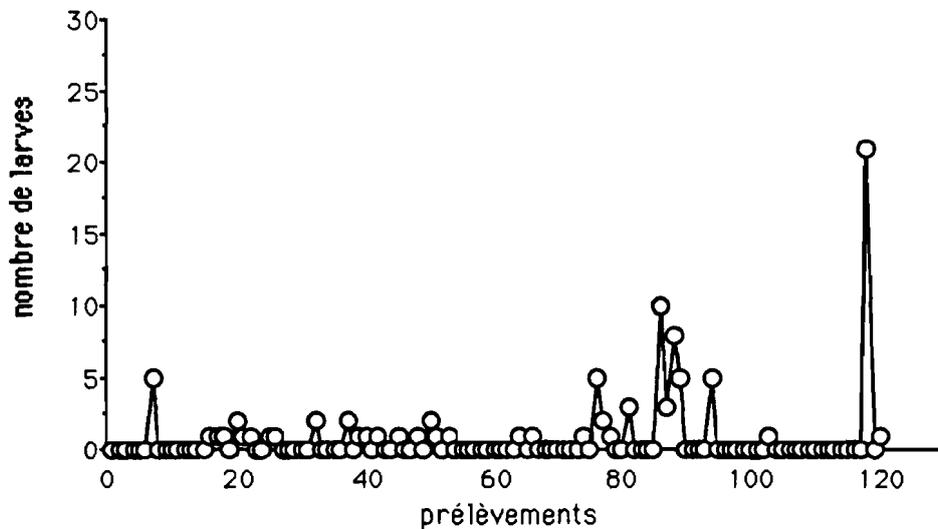


Figure 8 : Distribution spatiale des larves de *Pachnoda interrupta* le long du transect (nombre de larves/0,25 m², le prélèvement 0 est le plus proche de la mer).

La Figure 8 représente la répartition des mesures sur le transect et montre l'extrême variabilité d'un point à l'autre, même consécutifs, l'amplitude des variations et le grand nombre de valeurs nulles.

Chaque mesure correspondant à un point sur le transect et à une date de prélèvement, l'analyse statistique de ces données permet de répondre à trois questions :

- existe-t-il une corrélation entre nombre de larves et position sur le transect?
- existe-t-il une corrélation entre date de prélèvement et nombre de larves?
- existe-t-il une corrélation entre points consécutifs?

La distribution non gaussienne des effectifs nécessite l'utilisation de tests non paramétriques.

Le test de rang de Spearman montre qu'il n'existe pas de corrélation significative entre effectifs et position sur le transect (probabilité de l'hypothèse nulle = 0,622).

Ce même test ne montre pas non plus de corrélation entre date de prélèvement et effectifs (probabilité de l'hypothèse nulle = 0,694).

L'indice de Geary (CHESSEL, 1981 ; GOURBIERE ET DEBOUZIE, résultats non publiés) ne montre aucune corrélation entre effectifs de points consécutifs, ni aucune structure spatiale aux échelles supérieures au pas d'échantillonnage.

En conclusion les 120 mesures peuvent être considérées comme distribuées au hasard (dans l'espace et dans le temps) sur le transect. Rappelons que, comme dans toute analyse statistique, ces résultats n'impliquent pas de conclusions définitives sur les variations spatio-temporelles des populations, mais seulement l'impossibilité de les mettre en évidence (si elles existent) à partir de l'échantillonnage réalisé. Quelques données supplémentaires sur la variabilité spatiale à petite échelle illustreront cette remarque.

III.3.3. Variabilité spatiale à petite échelle.

Les mesures sur le transect ont été réalisées avec un pas de 2,5 m. A cette échelle deux mesures consécutives se sont révélées être indépendantes. Qu'en est-il si on effectue un prélèvement exhaustif, c'est-à-dire si on prélève des surfaces de 0,25 m² contiguës?

Ceci a été réalisé :

- en 1991 sur 51 prélèvements en dehors du transect,
- en 1992 sur deux séries de 20 prélèvements situés sur le transect (points 75 à 78 et 98 à 101).

0	0	0	0	1	3	0	0	1	1	4	2	1	1	1
1	2	0	2	2	1	0	0	3	0	0	2	5	1	0
0	1	0	1	0	0	1	1	0	2	4	2	1	2	0
								1	0	3	0	1	1	

données 1991

0	0	0	0	0	1	3	5	5	0	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

données 1992 (transect 75 à 78)

0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

données 1992 (transect 98 à 101)

Figure 9 : Distribution spatiale des larves de *Pachnoda* à petite échelle (nombre de larves dans des prélèvements contigus de 0,25 m²).

Les résultats sont présentés dans la Figure 9. Ces données ne permettent pas une analyse statistique simple, toutefois elles montrent qu'avec un pas de prélèvement de 0,5 m au lieu de 2,5 m les mesures contiguës cessent d'être indépendantes et que l'on voit apparaître nettement des zones d'absence totale de larves (points 98-101) s'opposant à des zones de présence (points 75 à 78, prélèvements de 1991).

Ce type de distribution agrégative, très fréquent dans les populations animales (CHESSEL et al., 1984), doit être appréhendé à deux échelles :

- grande échelle permettant d'étudier la répartition des agrégats,
- petite échelle permettant d'étudier les effectifs et la distribution des individus dans les agrégats.

Ce n'est qu'après avoir résolu ce problème que l'on pourrait améliorer l'estimation globale des populations .

III.4. Populations cumulées.

Nous avons supposé que le dénombrement des cocons vides pouvait fournir une estimation des populations cumulées depuis le début de la plantation.

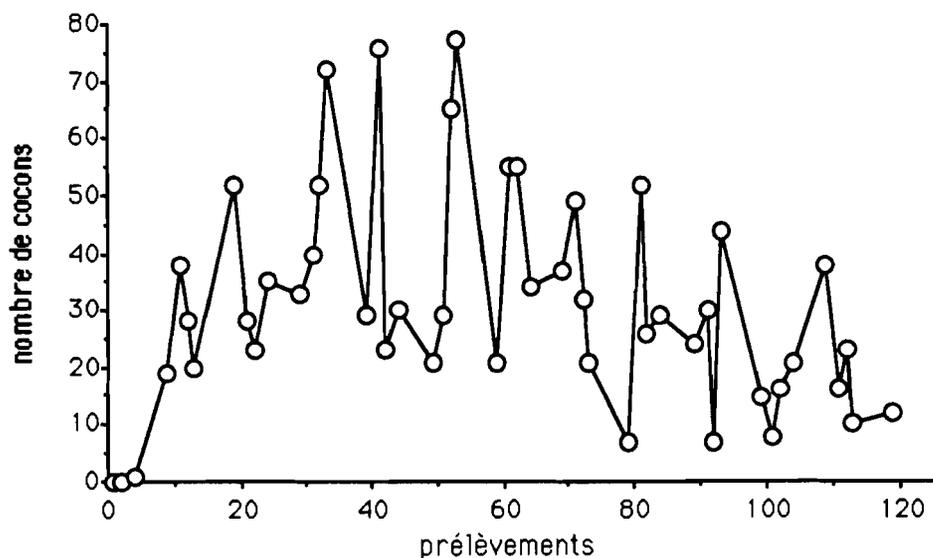


Figure 10 : Répartition spatiale des cocons de *Pachnoda interrupta* le long du transect (48 prélèvements, nombre de cocons/0,25 m²).

Pour 48 mesures effectuées sur le transect nous avons obtenu :

- moyenne : 30,69 cocons/0,25 m²
- variance : 365,11
- coefficient de variation : 62%
- écart-type : 19,11
- écart-type de la moyenne : 2,76
- intervalle de confiance de la moyenne au risque 0,05 : 30,69 ± 5,52.cocons/0,25 m².

Rapportée au m², la moyenne est de 123,5 ± 22,1 individus/m².

La distribution est agrégative. Le coefficient de variation est encore élevé mais très inférieur à celui observé pour les populations annuelles.

La répartition des mesures sur le transect (Figure 10) montre une augmentation rapide des effectifs entre la lisière proche de la mer et un maximum atteint dans le deuxième quart du transect. On observe ensuite une décroissance lente jusqu'à la lisière interne de la plantation.

III.5. Pelotes fécales accumulées.

Les 120 mesures effectuées sur le transect permettent de calculer l'estimation suivante :

- moyenne : 1443 g/m²
- écart-type : 1038
- écart-type de la moyenne : 94,8
- coefficient de variation : 72%
- étendue : 0-5751
- intervalle de confiance de la moyenne au risque 0,05 : 1443 ± 188.g/m².

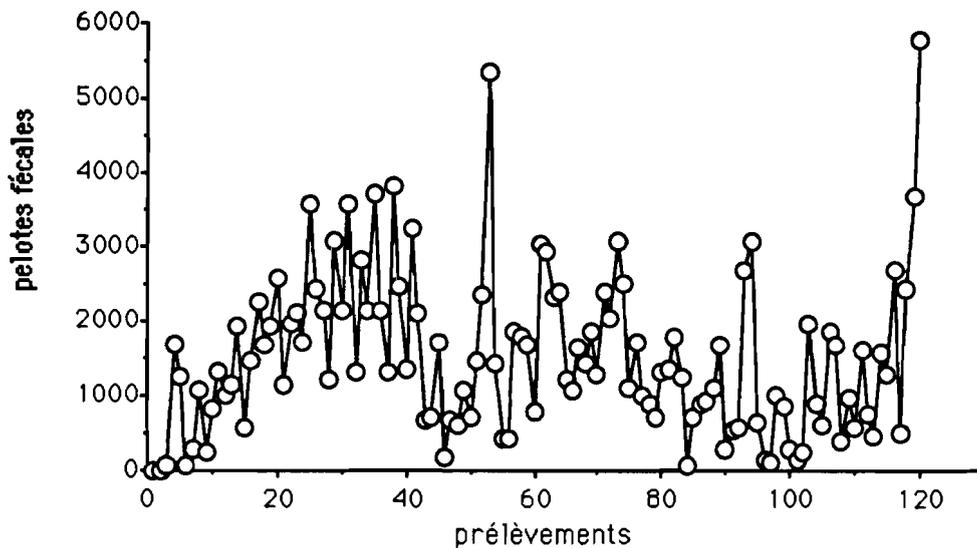


Figure 11 : Distribution spatiale des pelotes fécales de *Pachnoda interrupta* accumulées sur le transect (en g/m²).

La répartition des mesures sur le transect (Figure 11) montre une certaine similitude avec la répartition des cocons (sauf dans la partie finale du transect) suggérant que les deux mesures sont corrélées. La vérification statistique nécessite cependant d'achever les comptages de cocons sur la totalité du transect. Les deux variables mesurées dépendant de la même cause (le nombre de larves qui se sont développées en un point) leur corrélation était prévisible. Sa confirmation vient conforter l'hypothèse d'une conservation quantitative des pelotes fécales et des cocons.

IV. DISCUSSION

IV.1. Cycle biologique.

Les résultats obtenus sur le terrain sont en bon accord avec ceux obtenus en élevage. Les différences observées : durées des stades plus longues sur le terrain, croissance plus rapide en élevage, s'expliquent aisément :

- d'une part, par les conditions optimales réalisées en élevage, en particulier l'humidité constante de la litière, en opposition aux conditions hétérogènes dans l'espace et dans le temps sur le terrain (périodes de dessiccation de la litière par exemple),
- d'autre part, les observations de terrain reflètent l'évolution d'une population alors que les élevages concernent des individus. L'étalement probable des pontes sur le terrain (alors que l'élevage concerne des individus d'âges très voisins) se traduit par un étalement du cycle lui-même au niveau des populations naturelles. Les adultes reproducteurs apparaissent début juillet, les pontes ont lieu en juillet, le développement larvaire se termine en septembre avec la pupaison. Les nouveaux adultes émergent en octobre et sont actifs jusqu'au début du mois de décembre. A ce moment ils s'enfouissent pour ne réapparaître qu'en juillet. Le cycle est annuel. Le développement larvaire a lieu durant la saison des pluies. La phase d'inactivité pendant la saison sèche se passe à l'état adulte.

On ne dispose que de quelques études détaillées sur la biologie des *Pachnoda*. DONALDSON (1979 ; 1981 ; 1984 ; 1985) a étudié *P. sinuata flaviventris* Gory & Percheron dans les composts de la région de Prétoria en Afrique du Sud, ABOU-BAKR et al. (1989a ; 1989b) et HELMI et al. (1989) ont étudié *Pachnoda fasciata* F. en Egypte. GUYOT (1991) a réuni des observations sur différentes espèces en élevage.

Le Tableau 20 indique la durée des différents stades en élevage observées par ces auteurs. Ces valeurs sont sensibles aux conditions d'élevage, température et qualité de la nourriture en particulier (ABOU-BAKR et al., 1985 ; DONALDSON, 1979 ; 1985). D'après ces données *P. interrupta* présenterait le cycle le plus court.

Les observations sur le terrain sont plus fragmentaires. *P. interrupta* est présent (adultes et larves) de juillet à début décembre. BOURGOIN (1966) a montré qu'au Sénégal les adultes de Cétonidés (toutes espèces confondues) n'étaient capturés que de juillet à fin novembre. *P. interrupta* suit exactement cette distribution temporelle, probablement liée à la saison des pluies. En Egypte, *P. fasciata* est présent de fin juin à la mi-septembre (HELMI et al., 1989) . Entre ces dates seules sont présentes les larves du troisième stade (les auteurs

ne précisent pas s'il s'agit d'une période d'activité). En Afrique du Sud le cycle de *P. sinuata flaviventris* semble assez différent. Les adultes sont actifs d'octobre à mai. Les femelles commencent à pondre un mois après leur émergence et la période de ponte s'étale sur 2-3 mois. Les populations larvaires sont maximales de janvier à avril, les nymphes de juin à septembre (DONALDSON, 1981; 1984; 1985). Le cycle de *P. sinuata* apparait beaucoup plus étalé dans le temps que ceux de *P. fasciata* et *P. interrupta*.

	oeuf	larve	nymphe	total	références
<i>P.fasciata</i>	20	301			GUYOT (1991)
<i>P.fasciata</i>	20	288	22	320	ABOU-BAKR et al. (1989a)
<i>P.cordata tigris</i>		120			GUYOT (1991)
<i>P.spreti</i>		130	95		GUYOT (1991)
<i>P.nachtigali</i>	24	180	36	240	GUYOT (1991)
<i>P.marginata marginata</i>	9	83	37	129	GUYOT (1991)
<i>P.marginata peregrina</i>			30		GUYOT (1991)
<i>P.sinuata flaviventris</i>	10	88	33-52	140	DONALDSON (1985)
<i>P.interrupta</i>		49	28		ce travail

Tableau 20 : Durées des différentes phases du développement chez quelques espèces de *Pachnoda* (d'après GUYOT, 1991, modifié).

Les cycles des différentes espèces de *Pachnoda* diffèrent par la durée des stades en élevage (déterminisme génétique) mais apparaissent aussi liés au climat (en relation probable avec la longueur de la saison des pluies).

Il existe plusieurs dizaines d'espèces de Cétoines, dont plusieurs *Pachnoda* d'écologies très voisines (larves saprophages, cycle annuel identique) au Sénégal (BOURGOIN, 1966). Or nous n'avons jamais observé d'autres espèces que *P. interrupta* dans la litière de *Casuarina* (ni dans les piègeages d'adultes à proximité). Il existe donc une très forte pression de sélection. La brièveté du cycle peut en partie expliquer cette sélection dans une région où la saison des pluies est très courte (nous avons vérifié que les larves étaient incapables d'ingérer de la litière sèche). On peut toutefois remarquer que cette contrainte climatique affecte toutes les espèces présentes dans la région et ne peut donc, à elle seule, expliquer la présence exclusive de *P. interrupta*. La nature même de la litière de *Casuarina* intervient

probablement. Cette hypothèse pourrait être testée en essayant d'élever des larves d'autres *Pachnoda* présents au Sénégal en les nourrissant avec de la litière de *Casuarina*.

Un autre problème écologique soulevé par nos observations est celui des populations d'origine de *P. interrupta*. *Casuarina* n'a été introduit que récemment au Sénégal. Quels étaient alors les biotopes habités par *P. interrupta* qui ont servi de point de départ à la colonisation des plantations de *Casuarina*? Ces populations d'origine doivent persister actuellement mais sont inconnues. On peut calculer que chaque hectare de plantation produit annuellement 40.000 adultes de *P. interrupta*. Quelles relations se sont établies entre populations naturelles (de *P. interrupta* mais aussi des autres *Pachnoda*) et les nouvelles populations de *P. interrupta* liées aux plantations? Si les phases larvaires n'entrent pas en compétition (le biotope litière de Filao a été ajouté sans modifier les biotopes préexistants) par contre les populations adultes frugivores entrent en compétition sur le plan nutritionnel.

Enfin, d'un point de vue appliqué, les Cétonidés étant des ravageurs de cultures connus, quelle est la part des populations adultes issues des plantations dans les dégâts constatés au niveau des cultures maraîchères dans les Niayes toutes proches ?

IV.2. Rôle des larves dans la litière.

IV.2.1. Estimations des populations.

Le rôle d'une espèce dans la litière dépend du nombre d'individus. Dans le cas de *Pachnoda* nous disposons d'une estimation des populations annuelles : $3,17 \pm 1,74$ larves/m²/an et d'une estimation des populations cumulées dans une plantation de 36 ans : $123,5 \pm 22,1$ individus/m². La seconde mesure est beaucoup plus précise (18%) que la première (55%).

Si l'on multiplie la valeur estimée de la population annuelle par l'âge de la plantation, on obtient une valeur de 114 larves/m² (± 63) très proche de la valeur mesurée des populations cumulées (123 ± 22 larves/m²). Cette similitude ne doit cependant pas faire oublier les multiples causes d'incertitude : précision des mesures et surtout hypothèse de la stabilité des populations dans le temps alors que 1) il existe certainement des variations interannuelles, 2) la colonisation de la litière ne peut intervenir immédiatement après la plantation.

IV.2.2. Production de pelotes fécales.

Les données obtenues permettent de calculer, comme pour les constituants primaires de la litière, le temps d'accumulation des pelotes fécales de *Pachnoda*.

En effet si l'on divise la quantité de pelotes fécales accumulées (1443 g/m²) par la production annuelle, on obtient une estimation du temps d'accumulation.

La production annuelle de pelotes fécales est obtenue en multipliant le nombre de larves (3,17/m²) par la production de pelotes fécales par larve (9,513 g), soit 30,16 g/m².

On calcule alors un temps d'accumulation des pelotes fécales de 48 ans, supérieur à l'âge de la plantation, mais du même ordre de grandeur.

L'écart observé peut avoir de très nombreuses causes propres à la mesure de chacune des trois variables utilisées pour calculer le temps d'accumulation.

On peut cependant conclure que les pelotes fécales s'accumulent depuis le début de la plantation.

La production annuelle de pelotes fécales peut être estimée à 400 kg/ha. Il faudrait la traduire en quantité de litière ingérée par rapport aux chutes annuelles pour estimer le rôle quantitatif des larves de *P. interrupta* dans la litière. Ceci nécessiterait de mesurer les pertes de poids liées, d'une part à la décomposition microbienne avant ingestion, d'autre part à l'ingestion par les larves. Ces données n'étant pas disponibles, on peut simplement comparer les chutes annuelles d'aiguilles et cônes mâles (7,3 t/ha/an) à la production de pelotes fécales (0,4 t/ha/an). Sans être négligeable, l'activité de *P. interrupta* ne peut expliquer à elle seule la disparition en deux ans de ces éléments de la litière.

Les larves de Cétonidés et de Scarabeidés en général ne sont pas des agents importants et habituels de la décomposition des litières forestières. A notre connaissance le seul exemple comparable a été décrit par SEASTEDT (1983). Cet auteur a observé des populations de larves de *Xyloryctes jamaicensis* Drury (Scarabaeidae) dans une litière forestière aux Etats-Unis (Kansas). Les estimations de populations (0 à 3,7 individus/m²) et de pelotes fécales accumulées (28,2 à 463,1 g/m²) sont très comparables à nos observations. La vitesse de décomposition des fécès est aussi très lente (10% par an). Toutefois ces populations n'ont pas été retrouvées l'année suivante, il peut donc s'agir dans ce cas d'un phénomène épisodique.

ACTIVITE DES LARVES DE LEPIDOPTERES

I. POSITION SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTION.

I.1. Description de l'adulte

Les Compsoctenidae sont des Lépidoptères Tineoidea primitifs (NIELSEN, 1978 ; MINET, 1986) très mal connus. DIERL (1970) a publié la seule révision récente des espèces anciennement décrites. L'unique genre *Compsoctena* se rencontre dans les zones tropicales africaines et asiatiques. La morphologie générale des imagos est très peu variable et la systématique est surtout fondée sur l'étude des génitalia.

L'étude des imagos provenant des élevages a été réalisée par J. MINET (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris). Ils ne sont identifiables à aucune des espèces révisées par DIERL (1970). "Les genitalia mâles sont très proches de deux espèces décrites du Népal (!) : *C. cossuella* (Walker) et, surtout, *C. reductella* (Walker). Toutefois, les palpes labiaux sont nettement plus longs que ceux de *C. reductella*. Peut-être s'agit-il d'une espèce nouvelle?" (J. MINET, communication personnelle). La planche II (Figure a) présente un individu mâle (antennes pectinées) et un individu femelle (antennes filiformes). Il semble que les femelles soient en général de taille plus élevée.

I.2 : Description de la larve.

Les larves de *Compsoctena* et leur développement sont encore moins connues que les imagos (NIELSEN, 1978). Dans notre cas il s'agit de larves blanchâtres à capsule céphalique noire, à pilosité réduite (Planche 2, fig. b). La larve peut atteindre 5 cm en fin de croissance. Leur mode de vie est par contre très caractéristique. La larve vit dans un "terrier" pouvant atteindre 30 cm (Planche 2, Fig.c). En fait la larve semble creuser une galerie qu'elle entoure de soie. Cette gaine incorpore et aggrège des éléments du milieu environnant. La partie supérieure est située dans les couches organiques et recouverte de débris végétaux et de pelotes fécales, la partie inférieure est toujours

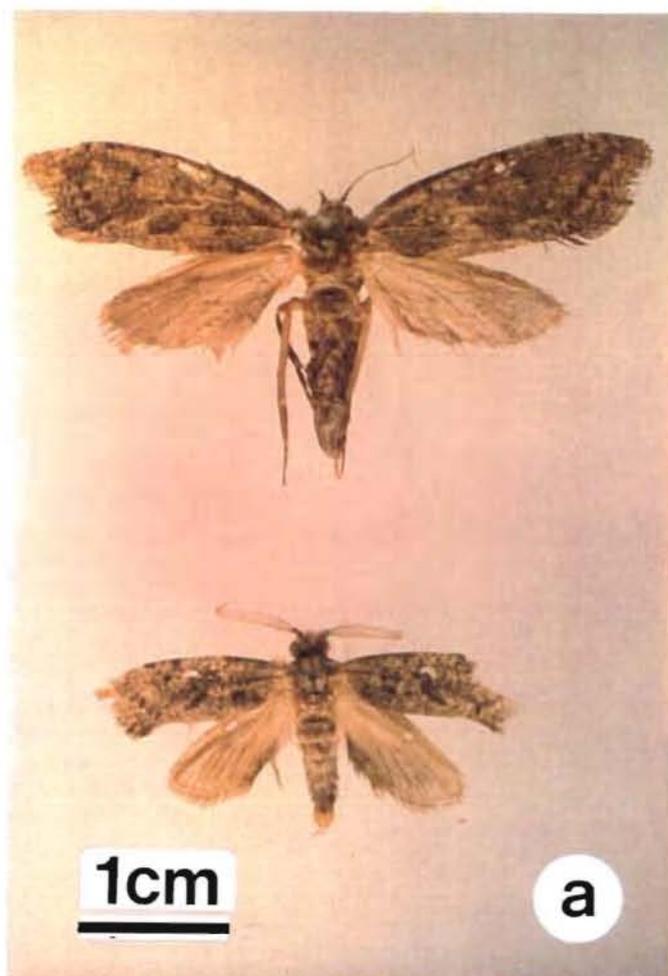
PLANCHE II : *COMPSOCTENA* sp.

a : adultes (femelle en haut, mâle en bas).

b : larves en fin de développement.

c : terriers. Noter la différence entre la partie supérieure formée dans la litière et la partie inférieure localisée dans le sable.

d : pelotes fécales.



située dans le sable et recouverte de grains de sable. L'extrémité inférieure est souvent remplie de pelotes fécales produites par les larves. La larve vient se nourrir à l'extrémité supérieure du terrier souvent entourée de pelotes fécales récentes et de sable. Ce petit cône de déjection est visible en surface et permet de repérer facilement les terriers. Nous n'avons jamais observé de larves en dehors des terriers, ce qui laisse penser que chaque larve effectue tout son développement à l'intérieur. Ce mode de vie était soupçonné (DIERL, 1970 ; NIELSEN, 1978) mais n'avait jamais été vraiment décrit.

La nymphose a lieu en mai-juin. La larve s'entoure d'un cocon operculé construit dans la partie subterminale (donc très superficielle) du terrier. Le cocon est clos vers le bas, l'opercule orienté vers la surface. Lors de l'émergence l'imago soulève l'opercule et perce plus ou moins la gaine du terrier. A ce moment l'ouverture des cocons est visible en surface de la litière.

La durée de vie des adultes semble très courte. La trompe est très rudimentaire et il est peu probable que les adultes puissent s'alimenter et survivre longtemps après la ponte.

II. METHODES D'ETUDE.

Dans le principe le protocole expérimental était le même que pour les Cétoines. En pratique les résultats sont plus restreints car nous n'avons pu suivre qu'un seul cycle en détail, les deux premières années n'ayant donné lieu qu'à des observations qualitatives. L'étude quantitative d'un second cycle aurait permis de modifier le protocole pour répondre aux questions restées sans réponses la première année. On doit donc considérer qu'il s'agit, surtout sur le terrain, de résultats préliminaires.

Dans ces conditions, il nous a paru préférable d'exposer en premier les résultats d'élevage au laboratoire, relativement complets, puis d'essayer d'interpréter, à partir de ces données, les observations plus fragmentaires recueillies sur le terrain.

II.1. Elevages au laboratoire.

Les conditions d'élevage sont les mêmes que pour les larves de cétoines : chaque larve est placée dans un récipient de 1,5 litre rempli pour un tiers de sable humide au dessus duquel on place de la litière provenant de la couche 2. Un grillage ferme le récipient en permettant l'aération. L'humidité est réajustée périodiquement. La température oscille entre 20-25°C.

Les larves sont pesées toutes les semaines (sauf en début où les jeunes larves, très fragiles, n'ont été pesées qu'un mois après le début de l'expérience) pour établir leur courbe de croissance.

Les pelotes fécales ont été récoltées tous les deux mois. En effet, compte tenu de la durée de l'expérience (6 mois), on pouvait craindre qu'elles se conservent mal. Les récoltes successives sont réunies et on détermine pour chaque larve le poids sec de pelotes fécales produit au cours du cycle, leur teneur en cendres et en matière organique.

L'expérience a été conduite sur un échantillon de 10 larves. N'ayant pu obtenir de pontes au laboratoire, nous avons utilisé les plus jeunes larves disponibles, récoltées sur le terrain le 23 septembre 1991. L'âge exact de ces larves n'est donc pas connu avec précision.

Les dates de formation des cocons et d'émergence des imagos ont permis d'estimer la durée des phases larvaire et nymphale.

II.2. Etudes sur le terrain.

II.2.1. Populations larvaires.

Elles ont été étudiées par comptage du nombre de larves dans des prélèvements de 0,25 m² répartis sur un transect de 300 m sur toute la largeur de la plantation. L'échantillonnage est réalisé tous les 2,5 m et comprend donc 120 mesures. Comme pour les larves de cétoines le transect est divisé en six blocs et un prélèvement effectué à chaque date dans chaque bloc. Les résultats partiels présentés ici concernent les 84 premiers prélèvements réalisés entre le 14 octobre 1991 et le 21 janvier 1992.

Ils ont permis de calculer une estimation provisoire des populations larvaires. La mesure de la quantité de pelotes fécales par larve et par cycle obtenue au laboratoire permet alors de calculer la production annuelle de pelotes fécales par unité de surface sur le terrain.

II.2.2. Populations adultes.

Des données très partielles ont été obtenues en récoltant des cocons sur le terrain lors de leur formation en juin 1992. Les cocons sont mis en incubation au laboratoire et la date d'éclosion notée. Nous avons observé à cette occasion un très fort taux de parasitisme par un diptère. En cours de cycle un hyménoptère parasite a aussi été mis en évidence.

II.2.3. Quantités de pelotes fécales accumulées.

A partir des quantités totales de pelotes fécales mesurées sur le transect et du pourcentage de pelotes fécales de larves de *Comptosctena* dans chaque prélèvement, nous avons calculé la quantité et la répartition de ces déjections.

III. RESULTATS.

III.1. Cycle biologique et production de pelotes fécales en élevage.

Temps (semaines)	poids des larves (mg)		
	n	m	s _x
1 (23-9-91)	10	44	28
6 (4-10-91)	10	134	60
7	10	157	47
8	10	197	63
9	10	269	66
10	10	304	59
11	10	332	57
12	10	346	35
13	10	375	44
14	10	378	73
15	10	398	76
16	10	403	83
17	10	422	78
18	10	440	64
19	10	461	57
20	10	479	53
21	10	494	49
22	10	496	54
23	10	505	72
24	10	496	79
25	10	490	87
26	10	489	104
27	10	505	99
28	10	521	92
29	10	531	82
30	10	530	72
31	10	543	76
32	10	544	68
33	10	542	74
34	10	522	94
35	10	482	116
36 (26-5-92)	7	456	161
37 (2-6-92)	3	505	110
38 (9-6-92)	0	-	-

Tableau 21 : Croissance pondérale des larves de *Comptosctena* sp. en élevage (poids frais en mg).

Individus	Formation du cocon (semaine)	Eclosion (semaine)	T	Sexe
1	37	+	-	-
2	36	41	5	Mâle
3	38	+	-	-
4	38	+	-	-
5	38	44	6	Mâle
6	37	+	-	-
7	37	42	5	Mâle
8	36	42	6	Mâle
9	37	44	7	Mâle
10	36	+	-	-

Tableau 22 : Evolution post-larvaire des larves de *Compsoctena* en élevage (+: cocon non éclos, T : durée de la phase nymphale).

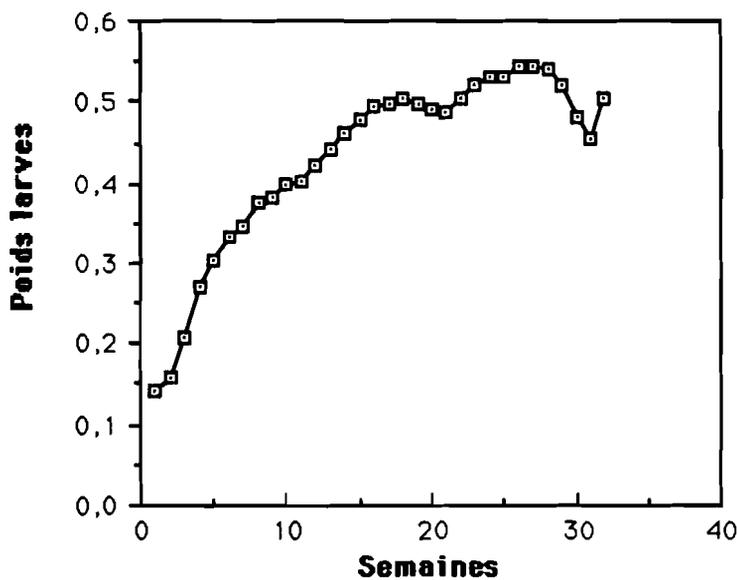


Figure 12 : Croissance pondérale des larves de *Compsoctena* sp. en élevage (poids frais en g).

Les résultats des élevages de larves sont donnés dans les Tableaux 21 et 22.

Nous avons signalé dans l'exposé des méthodes que l'âge initial n'était pas connu. Les résultats d'élevage, confirmés par les observations sur le terrain (voir ci-dessous, Tableau 24), montrent une émergence des adultes tout au long du mois de juillet. En admettant que la ponte suive de peu l'émergence et que la durée de vie des adultes est brève, on peut situer l'éclosion des oeufs début août. Ce qui signifierait que

les larves des élevages étaient initialement âgées de deux mois. Ces données sur la ponte et le début du développement larvaire restent hypothétiques et devront être confirmées. La durée du développement larvaire est de 36 semaines (valeur minimale observée en élevage) à 44 semaines (en comptant les deux premiers mois probablement non observés). Il commence probablement au mois d'août et se termine début juin.

La courbe de croissance montre trois phases : les deux premiers mois (si leur réalité est confirmée) la croissance est très faible. Une seconde phase d'environ 22 semaines présente une croissance approximativement linéaire, à laquelle fait suite une phase stationnaire d'environ 14 semaines se terminant par la nymphose (Figure 12).

Seule la moitié des chrysalides obtenues en élevage ont donné des imagos (Tableau 22). Si les conditions d'élevage utilisées semblent adéquates durant le développement larvaire, elles paraissent moins satisfaisantes au stade nymphal. La durée du stade nymphal peut être estimée à 5-7 semaines en élevage. Le cycle total se déroulerait donc de début août à début juillet, soit onze mois, avec une très courte phase adulte en juillet et aucun stade de repos..

Le Tableau 23 rassemble les informations relatives à la production de pelotes fécales en élevage. La production par larve et par cycle est de 4 g. Ces pelotes fécales contiennent 73% de matière organique.

Larves	poids (g)	matière organique	matière minérale
1	3,019	2,161	0,858
2	4,727	3,490	1,238
3	5,222	3,763	1,459
4	4,036	2,980	1,056
5	3,759	2,789	0,970
6	3,274	2,407	0,867
7	4,001	3,028	0,973
8	4,217	3,101	1,116
9	3,756	2,750	1,006
10	4,002	2,912	1,090
Moyenne	4,001	2,938	1,063
écart-type	0,640	0,467	1,063

Tableau 23 : Production de pelotes fécales par les larves de *Comptosia sp* en élevage.

III.2. Cycle biologique sur le terrain.

Des observations qualitatives ont été réalisées de décembre 1990 à avril 1993. Quelques données plus précises sur la phase nymphale ont été obtenues en 1992. Depuis septembre 1992 les populations larvaires sont étudiées régulièrement. L'ensemble a concerné trois cycles annuels.

Lors du premier cycle (1990-91) les larves ont été observées du 19 décembre 1990 au 3 juin 1991. Le premier cocon a été observé le 26 juin.

Cocon	Date de récolte	Éclosion	résultat
1	3-6-92	10-7-92	(diptère)
2	24-6-92	10-7-92	femelle
3	24-6-92	10-7-92	mâle
4	3-6-92	13-7-92	(diptère)
5	24-6-92	13-7-92	femelle
6	17-6-92	13-7-92	femelle
7	4-6-92	20-7-92	(diptère)
8	3-6-92	20-7-92	(diptère)
9	3-6-92	23-7-92	(diptère)
10	3-6-92	23-7-92	(diptère)
11	17-6-92	27-7-92	mâle

Tableau 24 : Evolution, au laboratoire, des cocons récoltés sur le terrain.

Lors du second cycle la présence des larves a été notée du 8 octobre 1991 au 27 mai 1992. Les cocons non éclos ont été récoltés du 27 mai au 8 juillet. Un certain nombre (prélevés entre le 3 et le 24 juin) ont été rapportés au laboratoire et conservés jusqu'à l'éclosion (Tableau 24). Ceci a permis de calculer la durée minimale de la période nymphale (sous estimée, car on ne connaît pas la date de formation des cocons). Les éclosions se sont échelonnées du 10 au 27 juillet.

Les dates extrêmes permettent de calculer des estimations de la durée de la période nymphale allant de 17 à 60 jours, avec une moyenne d'environ 1 mois.

On notera que sur les 11 cocons récoltés sur le terrain plus de la moitié étaient parasités par un diptère. La puppe de ce parasite est formée à l'intérieur du cocon de nymphose de la larve de *Compsoctena*.

A ce sujet nous avons observé un deuxième cas de parasitisme. Du 30 décembre 1992 au 17 février 1993 nous avons observé un certain nombre de terriers présentant des cocons dans leur partie inférieure. Ceux-ci sont plus petits et plus cylindriques que les cocons de nymphe normale. Incubés au laboratoire ils ont produit un hyménoptère.

Il existe donc au moins deux parasites des larves de *Comptosena* : un hyménoptère terminant son cycle approximativement en février et un diptère le poursuivant jusqu'à la fin du développement normal des larves (juin-juillet).

III.3. Populations annuelles.

III.3.1. Estimation sur transect.

Les données proviennent de 84 prélèvements de 0,25 m² réalisés sur un transect de 300 m de long.

Sans tenir compte des problèmes de structure spatiale (voir ci-dessous), les résultats statistiques sont les suivants :

- moyenne : 2,17 larves/0,25 m²
- variance : 5,78
- écart-type : 4,06
- coefficient de variation : 187%
- étendue : 0- 20
- écart-type de la moyenne : 0,44
- intervalle de confiance de la moyenne au risque 0,05 : 2,17 ± 0,89 larves/0,25 m²
- distribution statistique fortement aggrégative (variance très supérieure à la moyenne). L'histogramme de fréquences montre une distribution en J caractéristique : 48 (57%) des 84 prélèvements ne contenaient aucune larve et six prélèvements contiennent 84 (46%) des 182 larves observées.

Rapportée au m², l'estimation de la moyenne est donc, au risque 0,05, de 8,7 ± 3,5 larves/m² soit une précision de 40% ($2s_m/m$). Comme pour les larves de cétoines, l'amélioration de cette estimation nécessite une étude de la répartition spatiale des larves.

III.4. Accumulation des pelotes fécales

Les 120 mesures effectuées sur le transect permettent de calculer l'estimation suivante :

- moyenne : 57,18 g/m²
- écart-type : 84,48
- écart-type de la moyenne : 7,71
- coefficient de variation : 148%
- étendue : 0 - 494
- intervalle de confiance de la moyenne au risque 0,05 : 57,2 ± 15,3 g/m².

La distribution spatiale des pelotes fécales le long du transect est décrite dans la Figure 14.

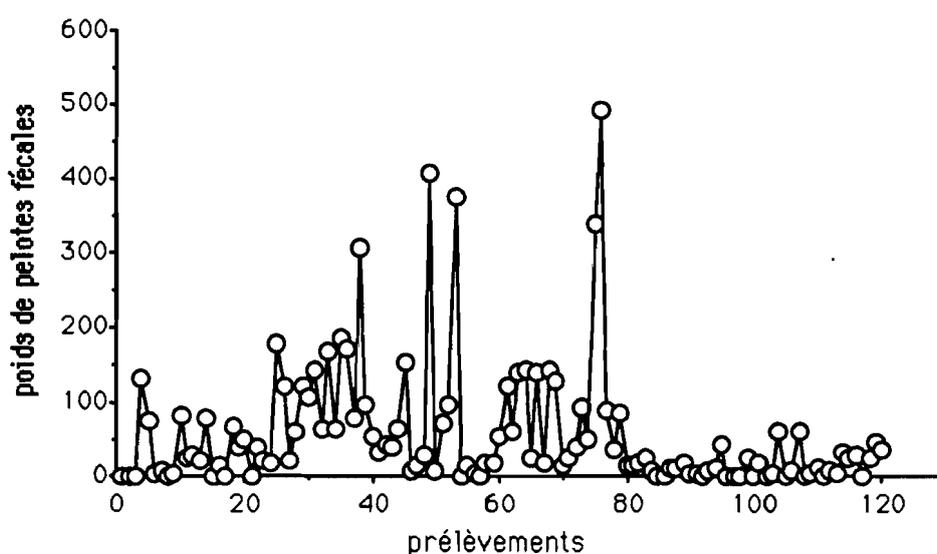


Figure 14 : Distribution spatiale des pelotes fécales de *Comptosia sp.* le long du transect (poids en g/m²).

IV. DISCUSSION.

IV.1. Cycle biologique.

Les observations réalisées sur le terrain sont en bon accord avec les données obtenues en élevage et les complètent.

Les adultes pondent au mois de juillet et disparaissent rapidement. Le développement larvaire commence début août pendant la saison des pluies et se poursuit durant toute la saison sèche. Les larves vivent dans des terriers. La période larvaire est très longue (10 mois). La nymphose a lieu dans un cocon au mois de juin. Il n'y a pas de phase de repos. Le cycle est annuel. On peut estimer à

87.000 individus par hectare la production annuelle de *Compsoctena*.

Il n'existe à notre connaissance aucune description du cycle de *Compsoctena*, donc aucun élément de comparaison. Selon la monographie de DIERL (1970) les *Compsoctena* sont présents en Afrique (Afrique du Sud, Rhodésie, Tanzanie, Zambie, Sierra Léone) et en Asie (Népal, Chine, Formose, Sikkim). Ces données proviennent de récoltes anciennes et ne reflètent probablement que très imparfaitement la distribution géographique réelle du genre. Aucune espèce n'avait été observée en zone Sahélienne et une seule en Afrique de l'Ouest.

Comme les larves de Scarabeidées, les larves de Lépidoptères ne sont pas des habitants fréquents et importants des litières forestières. NIELSEN (1978) signale quelques observations de larves d'Eriocottinae (proche des Compsocteninae) vivant aux dépens de matériel végétal mort.

La présence des larves de *Compsoctena* dans la litière de *Casuarina* pose les mêmes problèmes écologiques que celle des larves de *Pachnoda*. Quels étaient (et sont encore) les autres biotopes de l'espèce dont les populations ont été à l'origine de la colonisation de la litière des plantations? Quelles sont les raisons de la réussite de cette colonisation?

IV.2. Rôle des larves dans la litière.

La production annuelle de pelotes fécales permet indirectement d'obtenir un ordre de grandeur des quantités de litière ingérées.

Pour les larves de Lépidoptères nous avons mesuré :

- M : quantité de pelotes fécales accumulées *in situ* (57,2 g/m²),
- m : quantité de pelotes fécales produite au cours d'un cycle larvaire (4 g/cycle),
- n : population annuelle de larves (8,7 larves/m²).

Ces données permettent de calculer le temps d'accumulation des pelotes fécales de *Compsoctena* dans la litière :

$$T = M / m \times n$$

en reportant dans cette équation les valeurs moyennes obtenues pour m, n et M, on obtient une estimation T = 1,64 années.

De cette valeur on peut conclure que, contrairement aux pelotes fécales de *Pachnoda*, celles de *Compsoctena* ne s'accumulent pas et disparaissent en deux ans.

Le produit m x n donne une estimation de la production annuelle de pelotes fécales par les larves de *Compsoctena* : 348 kg/m²/an.

BIOCHIMIE DE LA DECOMPOSITION

Dans ce chapitre nous résumerons les résultats obtenus par GOURBIERE et JOCTEUR- MONROZIER (résultats non publiés). Ces informations permettent d'envisager le rôle biochimique de la faune.

I. MATERIEL ET METHODES.

Des aiguilles ont été récoltées aux différents stades suivants : aiguilles vertes sur l'arbre, aiguilles récoltées dans les paniers lors de leur chute, aiguilles des couches 1 et 2 de la litière au sol. Les aiguilles de la couche 2 représentent la nourriture des larves.

Les pelotes fécales ont été récoltées séparément dans les couches 3, 4 et 5.

Les constituants minéraux (phosphore, calcium, magnésium, sodium, potassium) ont été dosés dans le résidu de calcination à 450°C. On a déterminé à cette occasion la teneur en cendres totales et la part de cendres insolubles dans HCl (en pratique il s'agit essentiellement de la silice du sable). Ces mesures ont été réalisées au Laboratoire de Chimie de l'ORSTOM.

Carbone, azote et hydrogène ont été déterminés au carbographe.

Les teneurs en cellulose, hemicelluloses et composés à structure polyaromatique ("lignine" mais aussi acides humiques) ont été mesurées par une technique récente de pyroanalyse (Centre Commun d'Analyse du CNRS et Laboratoire d'Ecologie Microbienne de l'Université de Lyon).

II. RESULTATS et DISCUSSION.

Les Tableaux 25 (constituants minéraux), 26 (C, H, N et rapports C/N et H/C) et 27 (matière organique) présentent les résultats obtenus.

Les aiguilles vertes représentent le stade initial. Les échantillons suivants permettent de suivre son évolution au cours des différents processus de décomposition :

- sénescence (passage du matériel vivant au matériel mort sur l'arbre),
- décomposition microbienne (passage de la litière tombant au sol au stade litière 2),

	Cendres totales	Cendres insolub les(HCl)	Cendres solubles (HCl)	P	Ca	Mg	Na	K
aiguilles								
vertes	9,06 (1,65)	16,09 (4,60)	7,68 (1,04)	0,1 (0,03)	1,76 (0,34)	0,23 (0,06)	0,79 (0,18)	0,36 (0,1)
chutes	16,09 (4,60)	4,49 (2,89)	11,60 (2,26)	0,03 (0,01)	1,73 (0,08)	0,35 (0,12)	2,15 (0,70)	0,16 (0,01)
couche 1	9,33 (1,06)	1,23 (0,56)	8,10 (0,64)	0,06 (0,03)	2,31 (0,17)	0,25 (0,07)	0,55 (0,24)	0,14 (0,01)
couche 2	14,24 (2,03)	6,20 (1,57)	8,04 (0,48)	0,08 (0,01)	2,42 (0,22)	0,31 (0,02)	0,19 (0,07)	0,16 (0,01)
pelotes fécales de <i>Pachnoda</i>								
couche3	41,17 (5,28)	30,49 (4,54)	10,68 (0,82)	0,08 (0,01)	2,63 (0,38)	0,47 (0,02)	0,07 (0,02)	0,15 (0,02)
couche4	43,53 (1,69)	62,71 (2,72)	10,82 (1,12)	0,08 (0,01)	2,62 (0,34)	0,43 (0,03)	0,06 (0,01)	0,12 (0,01)
couche5	44,76 (2,05)	33,89 (3,40)	10,87 (1,39)	0,08 (0,01)	2,8 (0,45)	0,41 (0,04)	0,05 (0,01)	0,10 (0,01)

Tableau 25 : Composition minérale des aiguilles et des pelotes fécales (en % du poids de matière sèche, moyenne et écart-type de trois mesures).

	C	H	N	C/N	H/C
aiguilles					
vertes	44,88 (1,42)	5,94 (0,08)	1,52 (0,14)	29,53	0,132
chutes	41,15 (2,36)	5,53 (0,28)	0,82 (0,06)	50,18	0,134
couche 1	46,02 (0,78)	6,11 (0,12)	1,09 (0,17)	42,22	0,133
couche 2	43,34 (1,35)	5,55 (0,10)	1,45 (0,05)	29,89	0,128
pelotes fécales de <i>Pachnoda</i>					
couche 3	29,08 (2,94)	3,64 (0,44)	1,60 (0,05)	18,17	0,125
couche 4	27,44 (0,80)	3,40 (0,19)	1,59 (0,03)	17,26	0,123
couche 5	27,44 (2,58)	3,36 (0,43)	1,68 (0,06)	16,33	0,122

Tableau 26 : Composition élémentaire (carbone, hydrogène, azote) des aiguilles et des pelotes fécales (en % du poids de matière sèche, moyenne et écart-type de trois mesures).

	hydrosolubles	hemicelluloses	cellulose	lignine	divers
aiguilles					
vertes	3,8	49,3	34,2	9,3	7,2
couche 1	3,2	47,9	30,5	13,4	8,2
couche 2	1,2	33,9	15,6	43,8	6,7
pelotes fécales de <i>Pachnoda</i>					
couche 3	0,9	1,0	0	99,0	0

Tableau 27 : Composition organique des aiguilles et des pelotes fécales de *Pachnoda*. La teneur en hydrosolubles est exprimée par rapport au poids de matière sèche. Les teneurs en hemicelluloses, cellulose, lignine et divers sont exprimées en % du poids du résidu après extractions chloroformique et aqueuse.

- activité des larves de cétoines (passage de la litière 2 aux pelotes fécales de la couche 3, les plus récentes),
- évolution ultérieure des pelotes fécales accumulées dans les couches 4 et 5.

II.1. Evolution avant ingestion par la faune.

L'évolution de la litière avant intervention de la faune suit un schéma très classique :

- augmentation de la teneur en cendres,
- décroissance rapide des cations monovalents (sodium et potassium) très facilement lessivés par les pluies,
- concentration relative des cations bivalents (calcium et magnésium) capables de se lier plus fortement à la matière organique ou d'être insolubilisés,
- azote et phosphore, après une diminution lors de la sénescence, liée au retour à l'arbre d'une partie de ces éléments avant la chute des aiguilles, voient leur concentration relative augmenter,
- ceci se traduit pour l'azote, par une augmentation initiale du rapport C/N (de 30 à 50) puis par une diminution régulière jusqu'à une valeur de 30 dans la litière 2, très proche de la valeur initiale (Tableau 26). Ceci implique une minéralisation du carbone plus rapide que celle de l'azote, ce dernier étant réorganisé en permanence par la microflore.
- au niveau de la matière organique (Tableau 27), on observe une diminution des composés hydrosolubles, utilisés par la microflore ou lessivés, une diminution lente de la cellulose et des

hémicelluloses, et un accroissement régulier de la teneur relative en "lignine".

II.2. Evolution lors de l'ingestion par les larves de *Pachnoda*.

Les transformations observées sont très importantes par rapport aux aiguilles ingérées provenant de la couche 2 :

- augmentation de la teneur en cendres, en particulier en cendres insolubles dans HCl (de 6 à 31%). Ceci montre que les larves ingèrent une quantité non négligeable de matière minérale (sable) en même temps que les aiguilles,
- baisse importante du rapport C/N indiquant que les larves assimilent proportionnellement plus de carbone que d'azote,
- les éléments minéraux sont encore concentrés,
- l'évolution la plus spectaculaire concerne les constituants organiques: disparition complète de la cellulose et des hémicelluloses. Le matériel organique des pelotes fécales est à 99% constitué de composés polyaromatiques : lignine résiduelle et composés de type humique (aucune technique ne permet de distinguer ces deux compartiments). Il est probable que l'utilisation totale de la cellulose et des hémicelluloses est rendue possible par la microflore intestinale. BAUCHOP et CLARKE (1975) ont décrit chez les larves du Scarabaeidae *Costelytra zealandica* (White) de très fortes populations de bactéries et de protozoaires flagellés. Les bactéries isolées sont capables d'utiliser de nombreux polysaccharides. Toutefois ces auteurs n'ont pas observé de bactéries cellulolytiques.

L'absence de modifications ultérieures de la composition des pelotes fécales dans les couches 4 et 5 (Tableaux 25 et 26) confirme leur stabilité.

III. CONCLUSION.

Il s'agit de remarques provisoires et partielles qui seront développées par ailleurs (GOURBIERE et JOCTEUR-MONROZIER, résultats à paraître). Elles permettent d'envisager les conséquences de l'activité animale dans le cadre plus général du recyclage des éléments minéraux.

Parmi les facteurs retenus par DUCHAUFOR (1991) comme défavorables à la décomposition, un certain nombre sont réunis dans la litière de *Casuarina* :

- faible teneur initiale en azote (C/N initial élevé). La diminution ultérieure du rapport C/N n'implique pas une meilleure disponibilité de l'azote. En effet celui-ci est alors immobilisé dans des composés organiques humiques peu biodégradables,

- la richesse en lignine et en tannins (5% de tannins condensés dans les aiguilles vertes (GOURBIERE, résultats non publiés)),
- une faible teneur en composés facilement utilisables, sources d'énergie (polysaccharides). Ce facteur explique certainement en particulier la stabilité des pelotes fécales.

La fixation symbiotique de l'azote atmosphérique permet à *Casuarina* de croître sur des sols très pauvres en azote. Il semble que le recyclage de l'azote ainsi fixé soit peu efficace (MAHEUT et DOMMERGUES, 1959; ANDEKE-LENGUI et DOMMERGUES, 1983; PRITCHEY et FISCHER, 1987). DOMMERGUES (1963) avait estimé à 230 kg/ha la quantité d'azote accumulée dans une plantation de 13 ans proche du site étudié dans ce travail, et avait déjà noté sa faible minéralisation liée à une décomposition difficile de la litière (MAHEUT et DOMMERGUES, 1959). MAILLY et MARGOLIS (1992) estiment à 1567 kg/ha l'azote accumulé à 34 ans. Nos résultats permettent de préciser que des constituants comme les cônes et les pelotes fécales de *Pachnoda* constituent des stocks d'azote peu minéralisable, malgré des rapports C/N relativement bas.

CONCLUSION GENERALE

Dans cette conclusion nous examinerons d'abord les réponses apportées à la question initiale posée sur le rôle de la faune dans le sol des plantations et ses éventuelles déficiences. Cette discussion sera l'occasion de présenter un bilan global.

Nous examinerons ensuite, du point de vue de l'Ecologie théorique, quelques caractéristiques de la faune étudiée.

I. ROLE DE LA FAUNE DETRITIVORE.

La Figure 15 donne une synthèse provisoire des résultats obtenus, mettant en place les différents compartiments de la litière, les flux qui les relie et les temps d'accumulation correspondants.

Tous les constituants primaires de la litière sont soumis à la décomposition microbologique. Ensuite on distingue nettement deux types d'évolution :

- cônes et brindilles s'accumulent sur de longues périodes, il n'existe apparemment pas de faune capable de les faire disparaître,
- aiguilles et châtons sont rapidement consommés par la faune et ne s'accumulent pas plus de deux ans. L'action de la faune conduit cependant à nouveau à deux situations très différentes selon la nature des animaux détritvires :
- les larves de *Pachnoda* produisent des pelotes fécales très stables qui s'accumulent,
- les larves de *Compsoctena* produisent des pelotes fécales peu stables qui disparaissent rapidement, au bout de deux ans environ.

Ce schéma qualitatif devra être précisé quantitativement. L'ensemble aiguilles + châtons représente des chutes annuelles de 7,3 t/ha. On estime que 0,75 t/ha/an de pelotes fécales sont produites par les deux espèces qui les consomment. Or la litière d'aiguilles et châtons semble avoir atteint un état d'équilibre dans la plantation. Ceci signifie que la quantité apportée annuellement doit être équivalente (mais non égale) à la quantité consommée. Il est peu vraisemblable qu'il y ait équivalence entre les 7,3 t/ha de chutes et les 0.75 t/ha de pelotes fécales produites. Cette différence (ou ce rapport) intègre cependant de nombreux processus :

- les pertes de poids dues à l'activité de la microflore entre la chute et la consommation,
- les pertes de poids dues à la consommation par les larves, reflétant leur coefficient d'assimilation,
- les pertes de poids par lessivage abiotique,
- le rôle des autres espèces.

Les trois premiers processus nécessiteront des études spécifiques. Leur prise en compte permettra de mesurer réellement la quantité de litière ingérée, certainement supérieure à l'estimation grossière fournie par la quantité de pelotes fécales produites.

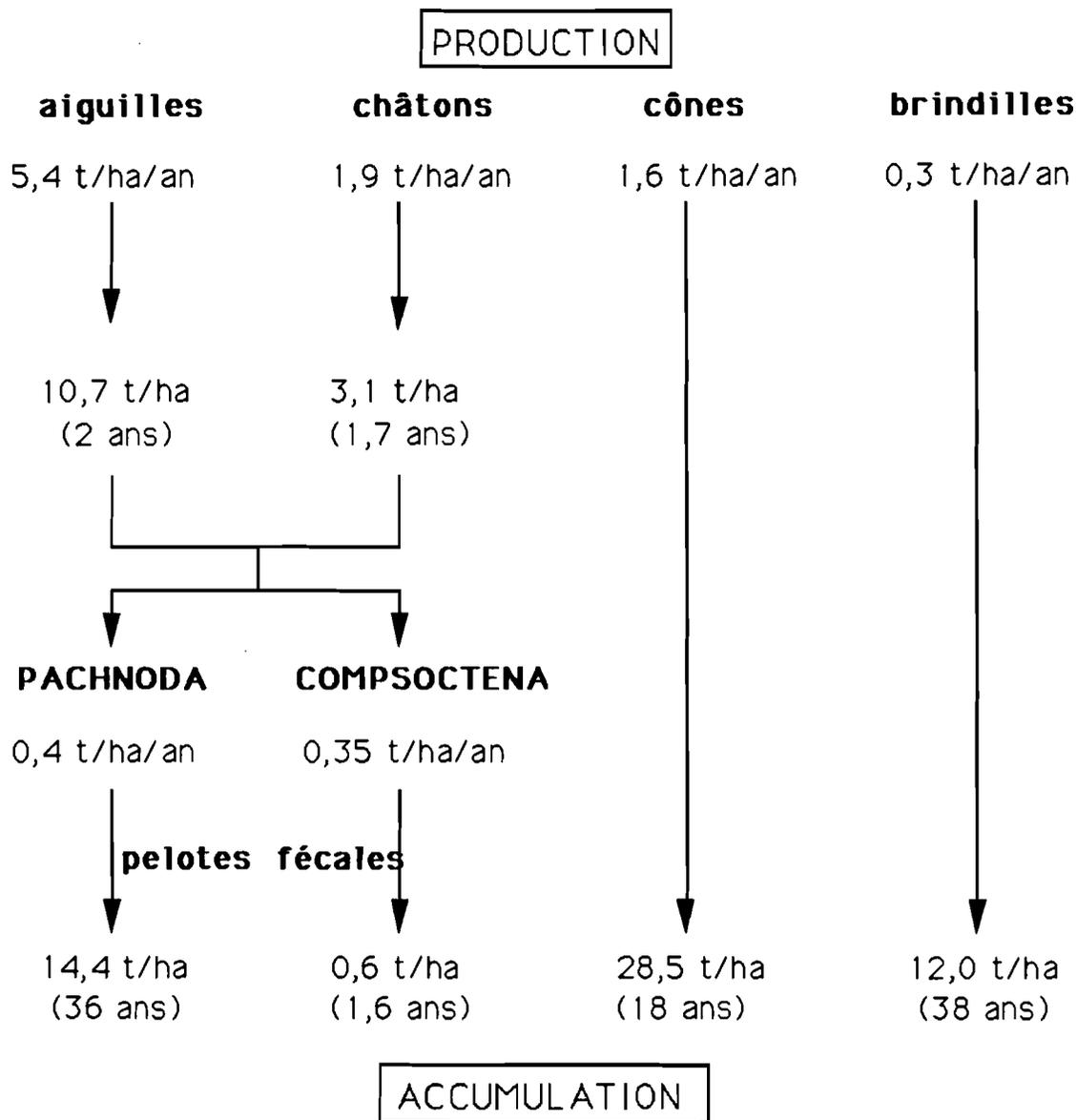


Figure 15 : Evolution des différents constituants de la litière. Schéma provisoire montrant les compartiments et flux mis en évidence.

Les deux espèces étudiées produisent annuellement des quantités de pelotes fécales comparables et on peut supposer que cela correspond à des quantités de litière consommées également comparables. Si elles assurent donc des flux de matière similaires, par contre elles génèrent des compartiments d'accumulation très différents, du fait de la très grande différence de stabilité de leurs pelotes fécales.

II. INTERVENTION D'AUTRES ESPECES.

En résumé l'activité des larves de *Pachnoda* et de *Compsoctena* explique les accumulations de pelotes fécales observées mais n'explique pas, à elles seules, la disparition des aiguilles et châtons en deux ans.

Pachnoda interrupta et *Compsoctena sp.* ne sont donc certainement pas les seules espèces à consommer les aiguilles et les châtons de la litière. En effet, même avec les corrections évoquées ci-dessus, les populations observées sont insuffisantes pour consommer la production annuelle de litière.

Nous avons observé un Isopode (*Venezillo berlandi* (Paulian de Felice, 1940)) très abondant en saison des pluies, dont le rôle devra être étudié car il consomme en élevage les aiguilles de la couche 2 de la litière. Les densités observées laissent prévoir un rôle non négligeable des Isopodes.

Des termites appartenant aux genres *Microcerotermes*, *Angulitermes* et *Amitermes* ont été rencontrés dans la litière. ROY-NOEL et WANE (1978) ont déjà signalé ces trois genres dans les plantations de *Casuarina* de la presqu'île du Cap-Vert. Le rôle des termites dans la décomposition de la litière d'*Eucalyptus camaldulensis* a été étudié dans la station toute proche de Mbao (GUEYE, 1987).

Des Acariens Oribates ont été également observés (genres *Scheloribates* et *Rhacaplacarus*).

Il est certain que l'étude des autres groupes d'animaux détritivores sera nécessaire si l'on veut expliquer quantitativement la disparition de la litière d'aiguilles et châtons en deux ans. On peut toutefois remarquer que les déjections des autres détritivores ne semblent pas s'accumuler.

III. REMARQUES D'ECOLOGIE GENERALE.

III.1. Problèmes de niches écologiques.

Les deux espèces étudiées utilisent les mêmes ressources nutritives : aiguilles et châtons de la couche 2. Leurs niches écologiques doivent donc se séparer sur d'autres axes que l'axe nutritionnel.

Leurs structures spatiales très aggrégatives permettent certainement une séparation spatiale des populations annuelles. De plus, leurs cycles larvaires ne se chevauchent que très partiellement, ce qui assure une séparation temporelle.

Le Tableau 28 résume les nombreuses différences entre l'écologie des larves de *Pachnoda* et celle des larves de *Compsoctena*.

	<i>Pachnoda</i>	<i>Compsoctena</i>
stade larvaire		
nutrition	aiguilles et châtons de la litière 2	
durée	courte	longue
saison	en saison des pluies	en saison des pluies et en saison sèche
croissance	rapide	lente
parasitisme	absent	deux cas reconnus
stade adulte		
nutrition	frugivore	absente (reproduction seule)
stade inactif	adultes en saison sèche	absent

Tableau 28 : Comparaison des cycles biologiques de *Pachnoda* et *Compsoctena*.

III.2. Problèmes de colonisation du biotope.

L'étude de la faune des plantations plus récentes permettra de suivre la colonisation de la litière des plantations à partir du sol dunaire d'origine.

Toutes proportions gardées, la colonisation de ces plantations par la faune rappelle un peu celle des îles (MAC ARTHUR et WILSON, 1967). Avant la plantation le milieu dunaire est très pauvre et isolé. L'introduction de *Casuarina* crée très vite de nouvelles ressources nutritionnelles (litière) complètement différentes et bien plus abondantes que les précédentes. Ces ressources vont être colonisées à partir des biocénoses environnantes, jouant le rôle de "continent" réservoir d'espèces (courbe d'immigration). Certaines espèces vont s'éteindre (courbe d'extinction), d'autres persister, réalisant un équilibre dynamique pouvant conduire à une composition stable. Sans aller plus loin dans la comparaison, on peut poser un certain nombre de problèmes :

- quels avantages, correspondants à quelles caractéristiques du nouveau milieu, ont amené la sélection de *Pachnoda interrupta* et *Compsoctena* sp,
- à partir de quels biotopes d'origine s'est faite la colonisation?
- cette situation est-elle stable? Une période de 36 ans est très courte en terme d'évolution d'un écosystème, et il est probable que d'autres changements peuvent encore intervenir.
- en particulier il n'est pas impossible que l'absence de consommateurs des cônes et des pelotes fécales ne soit que provisoire et que des espèces capables de les décomposer colonisent la litière à un stade ultérieur.

Ceci amène à poser une question plus générale : lors de l'introduction massive d'une espèce forestière en dehors de son aire naturelle, est-il, dans tous les cas, possible que se reconstitue une faune (et une microflore) capable de décomposer efficacement la litière?

Il faut peut-être rappeler que *Casuarina* est originaire d'Australie, comme les *Eucalyptus* dont la litière pose aussi des problèmes de décomposition. On peut même élargir le problème en rappelant qu'en sens inverse, l'introduction d'espèces végétales ou animales en Australie a souvent posé des problèmes, que ce soit l'extension d'*Opuntia stricta*, qui n'a pu être contrôlée que par l'introduction du Lépidoptère *Cactoblastis cactorum* (BARBAULT, 1990), ou l'accumulation des excréments de bovins qui a nécessité l'introduction de Scarabéidées coprophages adaptés.

Une étude comparative de la décomposition des litières de *Casuarina* dans les différentes régions d'introduction (très différentes les unes des autres du point de vue biogéographique et climatique) et dans son aire d'origine pourrait peut-être suggérer (avec prudence!) des introductions de faune détritivore pour améliorer la décomposition de la litière de *Casuarina* au Sénégal.

BIBLIOGRAPHIE

ANDEKE-LENGUI M. A. et DOMMERGUES Y. (1983).- Coastal sand dune stabilization in Senegal. In *Casuarina ecology, management and utilization. Proceeding of an International Workshop* (Midgley S. J., Turnbull S. J. et Johnson R. D. Eds), Canberra, Australia, pp 158-166.

ABOU-BAKR H., EL-HUSSEINI M., HELMI H. and KAMEL A. (1989a).- On the biology and morphology of the immature stages of the peach cockchafer, *Pachnoda fasciata* F. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. 1st. Int. Conf. Econ. Ent.*, Vol. 1 : pp 115-128.

ABOU-BAKR H., EL-HUSSEINI M., HELMI H. and KAMEL A. (1989b).- Adult food and soil mixture as factors affecting egg-laying in *Pachnoda fasciata* F. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. 1st. Int. Conf. Econ. Ent.* Vol. 1, : pp 287-294.

BABEL U. (1974).- Micromorphology of Soil Organic Matter in *Soil Components: Organic Components* (John E. Gieseking Ed.), vol.1., Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg - New York, 534 pp.

BALACHOWSKY A. S. (1962).- *Entomologie appliquée à l'agriculture*. Masson ed., Paris, 517 pages.

BARBAULT R. (1990).- *Ecologie générale: Structure et fonctionnement de la biosphère*. Masson ed. Paris, 269 pp.

BAUCHOP T. et CLARKE R. T. J. (1975).- Gut microbiology and carbohydrate digestion in the larva of *Costelytra zealandica* (Coleoptera: Scarabaeidae). *New Zealand Journal of Zoology* 2 : 237-243.

BOURGOIN J. (1966).- Contribution à l'étude biologique et systématique des Cétonides du Sénégal. Mémoire de D.E.S de Sciences Naturelles, Université de Dakar, 75 pages.

CHELSEL, D. (1981).- The spatial autocorrelation matrix. *Vegetatio* 46 : 177-180.

CHELSEL D., DEBOUZIE D., ROBERT P. et BLAISINGER P. (1984).- L'échantillonnage des larves du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. *Acta Oecologica, Ecol. Applic.* 5 : 173-189.

DIERL W. (1970).- Compositenidae: Ein neues Taxon von Familienstatus (Lepidoptera). *Veröff. Zool. Staatssmml. München* **14** : 1-41.

DOMMERGUES Y. (1963).- Evaluation du taux de fixation de l' azote dans un sol dunaire reboisé en filao (*Casuarina equisetifolia*). *Agrochimica* **7** : 335-340.

DONALDSON J. M. I. (1979).- Laboratory rearing technique for *Pachnoda sinuata flaviventris* (Coleoptera: Scarabaeidae) and other Cetoniid larvae. *J. ent. Soc. sth. Afr.* **42** : 137-142.

DONALDSON J. M. I. (1981).- Population dynamics of adult cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae) and their relationship to meteorological conditions. *Phytophylactica* **13** : 11-21.

DONALDSON J. M. I. (1984).- Observations on *Pachnoda sinuata* var. *flaviventris* and other cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in compost heaps. *Phytophylactica* **16** : 57-60.

DONALDSON J. M. I. (1985).- The life cycle and biology of *Pachnoda sinuata flaviventris* (Coleoptera: scarabaeidae) under laboratory conditions, with field notes. *Phytophylactica* **17** : 89-94.

DONALDSON J. M. I. (1987).- Descriptions of, and a key to larvae of some South African Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologist's mon. Mag.* **123** : 1-13.

DUCHAUFOR P. (1991).- *Sol, végétation, environnement*. Masson (Paris), 36-47.

GUEYE N. (1987).- Rôle des termites dans des plantations forestières du Cap-Vert (MBao, Sénégal). Thèse de doctorat Univ. Paris VI. 150 pages.

HEBRARD L.(1966).- Les formations tertiaires et quaternaires de l' isthme de la Presqu'île du Cap-vert. (Feuille Thiaroye, Sénégal). Laboratoire de Géologie, Fac Sciences Université de Dakar. Rapport n° 16.

HELMI N., ABOU-BAKR H., ABOL-ELA R. and KAMEL A. (1989).- On the biology and morphology of the adult stage of the peach cockchafer *Pachnoda fasciata* F. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. 1st. Int. Conf. Econ. Ento.*, Vol.1 : pp 143-157.

KENDRICK W. B. (1959) - The time factor in the decomposition of pine litter. *Can. J. Bot.* **37** : 907-912.

KONDAS S. (1983).- *Casuarina equisetifolia*. A multipurpose cash crop in India. In *Casuarina ecology, management and utilization. Proceeding of an International Workshop* (Midgley S. J., Turnbull S. J. et Johnson R. D. Eds), Canberra, Australia, pp 66-76.

MAC ARTHUR R. H. et WILSON E. O. (1967).- *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.

MAHEUT J. et DOMMERGUES Y. (1959).- La fixation par le reboisement des dunes de la presqu'île du Cap-Vert et l' évolution biologique des sols. *Bois et Forêts des Tropiques* **63** : 3-16.

MAILLY D. (1991).- Accumulation de matière organique et d' éléments nutritifs au sol dans une série de plantations de filao (*Casuarina equisetifolia* Forst. et Forst.) le long du littoral nord du Sénégal. Mémoire de Maîtrise ès Sciences, Université Laval, 75 pages.

MAILLY D. and MARGOLIS H. A. (1992).- Forest floor and mineral soil development in *Casuarina equisetifolia* plantations on the costal sand dunes of Senegal. *Forest Ecology and Management* **55** : 259-278.

NDIAYE P. (1990).- Etude des caractéristiques de croissance de *Casuarina equisetifolia*, Forst dans la zone du littoral nord du Sénégal. Mémoire de Maître ès Sciences, Université Laval, 87 pp.

NDIAYE P., MAILLY D., PINEAU M. and MARGOLIS H. A. (1993).- Growth and yield of *Casuarina equisetifolia* plantations on the costal sand dunes of Senegal as a function of microtopography. *Forest Ecology and Management* **56** : 13-28.

NIELSEN E. S. (1978).- On the systematic position of the genus *Eriocottis* Zeller, 1847, with remarks on the phylogeny of primitive Tineoidea (Lepidoptera). *Ent. scand.* **9** : 279-296.

PRITCHETT W.L. et FISCHER R. F. (1987).- *Properties and management of forest soils*. Wiley (2nde édit). 494 pages.

RAYNAL A. (1963).- Flore et végétation des environs de Kayar (Sénégal): de la côte au lac Tamna. *Annales Fac. Sciences T.* **9** : 121-231

ROY-NOEL J. (1974).- Recherches sur l'écologie des Isoptères de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). Introduction et première partie: le milieu. *Bulletin de l' I. F. A. N.* **36**, série. A : 291-378.

ROY-NOEL J. et WANE C. (1978).- L'attaque des arbres par les termites dans la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). I. Cas du reboisement sur dunes vives de Malika. *Bulletin de l' I. F. A. N.* **39**, série A.: 124-141.

RUTER G. (1975).- Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional XXVIII - Coléoptères Cetoniidae. *Bulletin de l' IFAN* **37**, série A : 661-668.

SEASTEDT T. R. (1983).- The rhinoceros beetle, *Xyloctes jamaicensis* Drury (Coleoptera, Scarabaeidae): A locally abundant detritivore of a Kansas riparian forest. *Journal of the Kansas. Entomological Society*, **56** : 543-546.

TROCHAIN J. (1940).- Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal, Mém. Inst. Fond. Afr. noire, n° 2, Paris, Libr. Larose, 433 pp

Décomposition de la litière de Filao (*Casuarina equisetifolia* Forst.) au Sénégal. Activité de la faune détritivore.

Madiama CISSE et François GOURBIERE

Résumé : Le Filao (*Casuarina equisetifolia*) a été largement planté au Sénégal depuis 1948 pour fixer les dunes littorales et protéger la zone maraîchère des Niayes de l'ensablement. Dans ces plantations on observe une forte accumulation de litière et d'humus.

Cette accumulation est en partie due à la non disparition des brindilles (8 t/ha) et des cônes (22 t/ha), en l'absence de faune capable de les fragmenter. Les rameaux photosynthétiques et les châtons, par contre, disparaissent en deux ans.

Nous avons étudié le rôle des larves de deux insectes dans la litière d'une plantation âgée de 36 ans proche du Lac Retba.

- *Pachnoda interrupta* (Coléoptère, Cetoniinae) présente un cycle annuel dont la phase larvaire dure 6 à 7 semaines de juillet à septembre, pendant la saison des pluies. Les larves consomment la litière d'aiguilles et de châtons. La densité est d'environ 4 larves par m². Chaque larve produit 10 g de pelotes fécales soit une production de 400 kg /ha/an. L'accumulation de 14 t/ha de fécès par hectare au bout de 36 ans indique un taux de disparition quasiment nul de ces déjections. La consommation de la litière entraîne une disparition totale de la cellulose et des hémicelluloses et une chute du rapport C/N de 30 à 17.

- *Compsoctena* sp. (Lépidoptères, Compsocteniidae) a un cycle annuel présentant une longue phase larvaire de 36 semaines pendant la période sèche, de septembre à juin. Les larves consomment la litière d'aiguilles et de châtons. Leur densité est d'environ 8 larves par m². Chaque larve produit 4 g de fécès au cours de son développement, soit une production de 320 kg/ha/an. L'accumulation de 570 kg/ha montre que ces pelotes fécales disparaissent en moins de deux ans.

Les pelotes fécales de *Pachnoda* constituent donc, avec les cônes et les brindilles, une des causes de blocage du processus de décomposition.

L'activité de ces deux espèces explique l'accumulation (15 t/ha) de fécès. Par contre elle ne suffit pas à expliquer la disparition en deux ans de la chute de litière d'aiguilles (5,4 t/ha/an) et de châtons (1,9 t/ha/an) qui représentent respectivement des accumulations de 10,7 et 3,1 t/ha. Le rôle de la microflore et des autres détritivores devra être envisagé.