

VARIATION DE LA DYNAMIQUE FOLIAIRE CHEZ LES GRAMINEES PERENNES LE LONG D'UN GRADIENT CLIMATIQUE EN AFRIQUE DE L'OUEST

ANNE FOURNIER

RESUME: Le climat se transforme du sud au nord de l'aire d'extension des savanes à herbes pérennes en Afrique de l'Ouest. La dynamique de renouvellement des feuilles de Graminées est fortement influencée par cette variation. La longueur du cycle saisonnier de croissance des plantes, la période de natalité maximale des feuilles et la structure d'âge saisonnière de la population de feuilles (jeunes et âgées, vivantes et mortes) se modifie profondément le long de ce gradient climatique.

SUMMARY: The savannas of West Africa are dominated by perennial herbs. From the south to the north, the climate changes completely. The leaf renewal dynamics of grasses are strongly influenced by this variation. The length of the seasonal growth cycle of the plants, the date of the highest leaf natality values and the seasonal age structure of the population of leaves (young vs. old, dead vs. green) is deeply modified along this climatic gradient.

KEY WORDS: Ecology, demography of leaves, *Gramineae*, climatic gradient, savanna, West Africa.

A. INTRODUCTION

En Afrique de l'Ouest, les savanes s'étendent sur plus de 6° de latitude depuis leur point de contact avec la forêt au sud, jusqu'à la limite du Sahel au nord. A l'intérieur de cette vaste région, le climat subit d'importantes modifications. Au sud, il est relativement humide, avec deux saisons des pluies, trois mois de saison sèche, et environ 1.300 mm de précipitations annuelles. Au nord, les pluies se répartissent en une seule saison pluvieuse, alternant avec plus de six mois de sécheresse, et le total pluviométrique annuel n'atteint pas 800 mm.

Les Graminées pérennes prédominent très nettement dans la strate herbacée de l'ensemble des savanes, l'aire de répartition de certaines espèces ouest-africaines étant d'ailleurs extrêmement vaste.

L'incidence des variations climatiques sur le cycle biologique de ces plantes se traduit davantage par des différences dans leur développement végétatif que par un changement dans leurs périodes de reproduction sexuée (FOURNIER, 1989). C'est donc principalement le mode de renouvellement saisonnier de la matière végétale qui se transforme le long d'un gradient sud-nord. La présente étude s'attache à dégager les principaux aspects de cette modification de la croissance des plantes en conditions naturelles le long du gradient climatique ouest-africain.

B. MATERIEL ET METHODES

1. ESPECES ET SITES D'ETUDE

Les relevés ont été conduits dans trois localités dont les plus distantes sont éloignées d'environ 5° de latitude (Tableau 1). Comme toutes les formations savaniques de ces régions, les points d'étude sont annuellement parcourus par des feux de saison sèche d'origine anthropique.

Trois espèces de Graminées pérennes ont été étudiées: deux Andropogonées [*Andropogon ascinodis* C.B. CL. et *Hyparrhenia smithiana* (HOOK f.) STAPP] et une Arundinellée [*Loudetia simplex* (NEES) C.E. HUBBARD] (Tableau 2). Elles ont été choisies en raison de leur abondance dans les milieux de savane. Une protection contre les grands herbivores sauvages qui fréquentent ces savanes a été mise en place.

Tableau 1. Dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest: principales caractéristiques des sites d'étude.

SITE ET NOM DU FACIES	SITUATION TOPOGRAPHIQUE	RECOUVREMENT LIGNEUX	TYPE DE SOL
LAMTO (06°13'N, 05°02'W)			
L1 savane herbeuse	bas de pente	<2%	hydromorphe à pseudogley
L2 savane arbustive	mi-pente	30%	ferrugineux tropical
OUANGO-FITINI (09°35'N, 04°01'W)			
O1 savane herbeuse	bas de pente	<2%	ferrugineux tropical remanié ferrallitique sur schiste
O2 savane arbustive	mi-pente	30%	ferrugineux tropical remanié
NAZINGA (11°09'N, 01°36'W)			
N1 savane herbeuse	plateau	<2%	ferrugineux tropical lessivé
N2 savane arborée	mi-pente	20%	ferrugineux tropical lessivé induré à gravillons

2. DEVELOPPEMENT DES GRAMINEES ET APPROCHE DEMOGRAPHIQUE

A cause de leur mode de croissance clonal et de leur morphologie modulaire, les Graminées pérennes se prêtent particulièrement bien à l'approche démographique.

graphique adoptée ici pour suivre la dynamique de renouvellement de leurs feuilles en conditions naturelles (FOURNIER, 1982a, 1983).

La séquence de développement des Graminées cespitueuses a été très bien décrite par JACQUES-FELIX (1962). Le méristème apical de l'axe issu de la graine initie tout d'abord des feuilles selon la phyllotaxie distique propre aux parties végétatives des Graminées. Dans la partie inférieure de la tige, constituée d'entre-noeuds courts (le "plateau de tallage"), apparaissent ensuite des axes secondaires (les "talles"), qui pourront à leur tour se ramifier selon une séquence de développement identique à celle du premier axe. De morphologie semblable, tous ces axes sont destinés à fleurir de manière terminale après une phase de croissance végétative plus ou moins longue. C'est en se ramifiant ainsi abondamment au niveau du sol que la Graminée édifie une touffe.

L'idée de considérer l'individu plante comme une colonie d'unités de base est fort ancienne, comme le rappelle WHITE (1979), dans un article consacré à l'histoire de cette démarche. L'analyse démographique quantitative n'a cependant été appliquée que récemment aux plantes comprises comme des "métapopulations" d'organes (HARPER & WHITE, 1974; HARPER, 1977, 1978; HARPER & BELL, 1979; D'HERBES, 1979; TORQUEBLAU, 1979; CARPENTER, 1980; LOVETT DOUST, 1981; DANAIS, 1981, 1985 etc.).

Tableau 2. Dynamique foliaire chez les Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest: espèces étudiées.

SITE D'ETUDE	LAMTO		OUANGO- FITINI		NAZINGA	
	1980		1980		1985	
Faciès	L1	L2	O1	O2	N1	N2
ESPECE:						
<i>Andropogon ascinodis</i>	-	-	-	+	+	-
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	-	+	-	-	-	+
<i>Loudetia simplex</i>	+	-	+	-	-	-

3. PROTOCOLE D'ETUDE

L'analyse démographique a ici été conduite sur les feuilles, qui sont le module morphologique unitaire de renouvellement de la matière végétale. On sait que la construction de la tige est solidaire de celle des feuilles, les vaisseaux qui alimentent une feuille mourant avec elle, et que la tige est partiellement constituée de tissus morts. Le renouvellement des feuilles traduit donc bien celui de l'ensemble de l'appareil végétatif de la plante.

La méthodologie, déjà décrite ailleurs (FOURNIER, 1982a, 1983), s'inspire de celle de COUPLAND (1974). Pour chaque espèce une dizaine de touffes ou de fragments de touffes clairement individualisés sont suivis depuis le passage d'un feu jusqu'au suivant. Les relevés se font à intervalles aussi proches que possible de 30 jours. Toutes les feuilles apparues depuis le relevé précédent sur des axes déjà présents ou sur de nouveaux axes, sont marquées d'un point de couleur sur le limbe. Une feuille est prise en compte quand elle est suffisamment développée pour recevoir la marque, c'est-à-dire lorsqu'elle apparaît hors de la gaine de la feuille immédiatement inférieure. Chacun des groupes de feuilles ainsi apparus successivement au cours de l'année est marqué d'une couleur différente et peut donc être reconnu ultérieurement. Les feuilles encore vivantes et les feuilles mortes de chacune de ces cohortes sont recen-

sées lors de chaque relevé; une feuille est considérée comme morte quand son limbe est entièrement sec. Il est ainsi possible de déterminer avec précision, pour chaque plante et pour chaque cohorte, le nombre de feuilles mortes ou disparues entre deux relevés.

4. DEFINITIONS

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

$$e_x = \frac{\sum_{i=x}^{\infty} d_i * (D_i + F_i) / 2}{L_x}$$

où:

- x en jours, est l'âge considéré,
- e_x en jours, est l'espérance moyenne de vie à l'âge x ($x = 0$ correspond au recensement initial), la formule permet le calcul de e_x pour les âges correspondant aux dates de recensements,
- L_x est le nombre d'individus encore vivants à l'âge x considéré,
- D_i et F_i sont les âges, en jours, correspondant au début et à la fin de chacun des intervalles définis par les recensements successifs; ces intervalles ne sont pas forcément égaux entre eux,
- d_i est le nombre d'individus disparus entre D_i et F_i .

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

5. PRESENTATION DES RESULTATS

Le calcul des diverses moyennes ne peut pas se faire sur les données brutes: il est au contraire indispensable d'effectuer une pondération.

Les touffes ou fragments de touffes étant de taille variable et la durée du cycle de développement des plantes étant différente d'un faciès ou d'une localité à l'autre, toutes les valeurs brutes d'effectifs pour chaque date ont été rapportées à une valeur théorique moyenne de 100 feuilles vivantes par unité d'échantillonnage entre l'émergence des premières feuilles et le passage du feu.

Par ailleurs, comme l'intervalle entre les relevés n'est pas toujours d'un mois exactement, toutes les valeurs de natalité et de mortalité ont été rapportées à un mois théorique de 30 jours (et, comme les effectifs, à 100 feuilles vivantes en moyenne sur la période de croissance).

L'espérance de vie d'une cohorte à un âge donné est une moyenne établie à partir de l'histoire individuelle de chacune de ses feuilles. La taille de la cohorte influe évidemment sur la précision du résultat obtenu, mais il n'y a pas lieu de pondérer les valeurs. Les données présentées sont des moyennes pour les dix touffes échantillonnées.

C. RESULTATS

1. CYCLE SAISONNIER DES EFFECTIFS DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

La longueur du cycle saisonnier des Graminées pérennes, essentiellement déterminée par l'eau disponible pour la plante dans le sol (FOURNIER, 1982a, 1983, 1984, 1989), diminue du sud vers le nord (Fig. 1).

La reprise de croissance après le passage du feu est d'autant plus tardive que le climat est plus sec. L'exemple de l'espèce *Hyparrhenia smithiana*, étudiée à Nazinga sous climat sec et à Lamto sous climat plus humide, est particulièrement significatif, avec un décalage de 4 mois.

Le maximum des effectifs de feuilles vivantes se rencontre d'autant plus tardivement que le climat est plus sec: il prend place en septembre à Nazinga mais avant juin à Ouango-Fitini et à Lamto. La diminution des effectifs de feuilles vivantes en fin de cycle semble en revanche être indépendante de la disponibilité en eau du sol. A Nazinga, lorsque se produit une nette chute des effectifs de feuilles vivantes en octobre, la quantité d'eau disponible dans le sol est encore supérieure au pF 4,2 (FOURNIER, 1989). Sous les climats plus humides de Ouango-Fitini et de Lamto, la réserve hydrique du sol n'est pas non plus épuisée quand les effectifs diminuent (FOURNIER, 1983, 1984). D'autres facteurs, comme l'humidité de l'air et la variation de la longueur du jour, ainsi que l'état physiologique des plantes - elles ont alors dépassé le stade de la floraison - jouent certainement un rôle important. Il est probable que les facteurs climatiques agissent alors comme des signaux externes pour provoquer le passage d'un stade phénologique au suivant mais que la diminution du nombre des feuilles vivantes dépend de l'état phénologique de la plante.

Les feuilles mortes proviennent évidemment de la mortalité des feuilles vivantes, l'évolution de leurs effectifs paraît un peu décalée par rapport à celle des vivantes. Le cycle saisonnier des effectifs morts est assez semblable pour toutes les espèces et tous les faciès. Les valeurs maximales sont atteintes après la floraison, entre octobre et décembre, quelle que soit la zone climatique considérée.

Une variation du rapport des effectifs vivants aux effectifs morts existe cependant le long du gradient de sécheresse climatique croissante. Pour les espèces de Lamto et pour l'une des espèces de Ouango-Fitini, les effectifs de feuilles mortes dépassent ou égalent en fin d'année ceux des feuilles vivantes. Pour les espèces de Nazinga et l'autre espèce de Ouango-Fitini, ils leur restent en revanche nettement inférieurs.

2. CYCLE SAISONNIER DE LA NATALITE ET DE LA MORTALITE DANS LES POPULATIONS DE FEUILLES

La valeur des effectifs de feuilles à un moment donné dépend en fait des phénomènes de natalité et de mortalité au sein de la population.

La natalité, répartie en une ou plusieurs vagues d'importance relative et de date diverses selon les localités et les espèces, montre de très fortes variations saisonnières (Fig. 2).

A Lamto, la vague principale de début d'année, située juste après le passage du feu, est suivie d'une deuxième vague, d'importance moindre, lors de la mise en place des innovations en octobre-novembre. En fait, le passage du feu introduit une coupure artificielle à l'intérieur d'un seul et même événement: la mise en place des innovations immédiatement suivie d'une croissance active.

A Nazinga, l'unique vague de natalité est centrée sur la saison des pluies, seule période favorable de l'année.

A Ouango-Fitini, une croissance de saison sèche peut avoir lieu rapidement après le passage du feu (*Andropogon ascinodis*), mais elle cesse bientôt à cause de l'épuisement de l'eau du sol. La croissance commence ou reprend ensuite de manière très intense au retour des pluies en mai, c'est alors que s'observent les valeurs maximales de natalité. Une autre augmentation de natalité a lieu au moment de la mise en place des nouveaux axes en octobre-novembre. Le schéma saisonnier observé à Ouango-Fitini représente donc une transition entre celui de Lamto et celui de Nazinga.

Les valeurs maximales de la mortalité se situent en même temps que celles de la natalité, un mois plus tard, ou au retour de la saison sèche. La période de reproduction sexuée coïncide généralement aussi avec une augmentation de la mortalité.

La liaison entre les fortes mortalités et les fortes natalités s'explique certainement par la combinaison de contraintes internes du fonctionnement de la plante et de contraintes imposées par les ressources limitées du milieu. Ainsi les conditions climatiques favorables qui permettent la forte natalité à certaines périodes, entraînent-elles par contrecoup une importante mortalité simultanée ou retardée d'un mois. La plante se révèle incapable d'assurer la survie d'un grand nombre d'organes pour lesquels les ressources du milieu, en particulier hydriques, deviennent insuffisantes.

La rigueur des conditions climatiques entraîne, elle aussi, une forte mortalité, mais la natalité reste alors faible. La mortalité est ainsi bien plus élevée chez les espèces de Nazinga que chez celles de Ouango-Fitini et de Lamto lors du retour de la saison sèche, qui est plus précoce et plus intense au nord.

Sur le gradient climatique s'observe par ailleurs une variation saisonnière du rapport entre natalité et mortalité. A Lamto en région humide, les deux valeurs s'équilibrent à peu près pendant toute la deuxième partie de l'année, tandis qu'à Nazinga sous climat plus sec, la mortalité, bien plus faible que la natalité en début d'année, n'augmente que très tardivement. Dans le troisième site, Ouango-Fitini, la situation est intermédiaire.

3. DUREE DE VIE DES FEUILLES

La Fig. 3 présente la décroissance des effectifs de chaque cohorte de feuilles au cours de l'année. Selon les localités et les espèces, les cohortes mettent de 2 à 6 mois à disparaître.

Il n'existe pas de différence notable de forme entre les courbes de survie des cohortes de feuilles le long du gradient climatique. Les variations observées d'une cohorte à l'autre sont surtout de nature saisonnière.

L'espérance de vie n'a été calculée que pour les cohortes ayant achevé leur vie avant le passage du feu, c'est-à-dire pour 7 ou 8 mois à Lamto, pour 4 ou 5 mois à Ouango-Fitini et pour 2 à 7 mois à Nazinga. La vie des cohortes suivantes ayant été écourtée par l'incendie, la valeur de leur espérance de vie e_x n'aurait en effet pas de signification biologique.

A partir de l'espérance de vie à l'âge x , un autre paramètre a été calculé: il s'agit de $e_x - x$, espérance moyenne de survie à l'âge x , dont l'évolution est présentée dans la Fig. 4. L'espérance de vie et l'espérance de survie décrivent, comme les pourcentages de survie des cohortes, les phénomènes de mortalité chez les cohortes successives mais permettent une meilleure lecture de la répartition de la mortalité au cours de la vie des cohortes.

Globalement la relation qui lie $e_x - x$ à l'âge est linéaire décroissante de la forme $e_x - x = -ax + b$, ce qui signifie bien évidemment que la durée probable de survie d'une jeune feuille est en moyenne plus élevée que celle d'une feuille âgée et par ailleurs que le taux de mortalité reste le même, quel que soit l'âge

de la cohorte. Au total la variabilité est surtout saisonnière: on n'observe que peu de différences entre espèces et entre localités. Une légère tendance à l'augmentation de l'espérance de survie avec l'humidité climatique se dessine toutefois du nord vers le sud.

L'examen des valeurs maximales absolues d'espérance de vie e_x et des valeurs maximales d'espérance de vie à la naissance e_0 permet de confirmer cette tendance (Tableau 3): elles sont systématiquement un peu plus élevées vers le sud, sauf chez *Loudetia simplex* (qui pousse à Lamto dans un faciès de bas de pente aux caractéristiques hydriques très particulières).

Tableau 3. Dynamique foliaire des Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest: valeurs de l'espérance de vie des cohortes de feuilles de quelques espèces en 1980 et 1985.

LOCALITE	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA	
année d'étude	1980		1980		1985	
ESPECE/FACIES D'ETUDE	L1	L2	O1	O2	N1	N2
<i>Andropogon ascinodis</i>	-	-	-	67	54	-
	-	-	-	158	111	-
	-	-	-	<u>49</u>	<u>47</u>	-
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	-	78	-	-	-	43
	-	153	-	-	-	105
	-	<u>50</u>	-	-	-	<u>37</u>
<i>Loudetia simplex</i>	65	-	75	-	-	-
	182	-	158	-	-	-
	<u>42</u>	-	<u>61</u>	-	-	-

caractères ordinaires:
 caractères gras:
 souligné:

valeurs maximales de e_0
 valeurs maximales de e_x
 moyenne des e_x sur l'année

4. COMPOSITION EN CLASSES D'AGE DE LA POPULATION DE FEUILLES VIVANTES

Les histogrammes présentés dans la Fig. 5 sont analogues aux pyramides des âges utilisées en démographie classique pour figurer la structure d'âge des populations. La représentation adoptée s'écarte cependant des conventions habituelles car les classes les plus jeunes sont placées au-dessus des autres. Il a en effet paru souhaitable que le graphique reflète l'organisation spatiale réelle des feuilles sur la plante. Or les jeunes feuilles sont en grande majorité situées à l'extrémité des tiges, au-dessus des feuilles plus âgées.

La réoccupation du milieu par les Graminées pérennes après le passage du feu se traduit sur les graphiques par l'augmentation du nombre de cohortes en présence au cours de l'année, le maximum étant atteint en fin de cycle. Le perpétuel rajeunissement des plantes par le remplacement des cohortes est très visible: les jeunes feuilles constituent pendant une bonne partie de l'année une proportion importante de la population.

L'influence de l'allongement du cycle de croissance est particulièrement évidente: le nombre total de cohortes produites dans l'année augmente du nord au sud tandis que les périodes de production maximale de jeunes feuilles se déplacent.

Si l'on considère l'évolution saisonnière des deux catégories "feuilles de moins d'un mois" et "feuilles de moins de deux mois" (Fig. 6), il apparaît que les populations de feuilles vieillissent régulièrement au nord, tandis qu'il existe une ou plusieurs périodes de rajeunissement au sud.

Aucune différence le long du gradient n'est cependant visible pour les moyennes du nombre de jeunes feuilles, calculées sur toute l'année (Tableau 4).

Tableau 4. Dynamique foliaire des Graminées pérennes en Afrique de l'Ouest: pourcentage de jeunes feuilles dans la population de feuilles vivantes chez quelques espèces.

LOCALITE	LAMTO		OUANGO-FITINI		NAZINGA	
année d'étude	1980		1980		1985	
ESPECE/FACIES D'ETUDE	L1	L2	O1	O2	N1	N2
<i>Andropogon ascinodis</i>	-	-	81	-	84	-
	-	-	53	-	52	-
<i>Hyparrhenia smithiana</i>	-	89	-	-	-	87
	-	59	-	-	-	55
<i>Loudetia simplex</i>	90	-	69-	-	-	-
	66	-	45	-	-	-

Caractères ordinaires: pourcentage moyen sur l'année des jeunes feuilles de moins de deux mois.

Caractères gras: pourcentage moyen sur l'année des jeunes feuilles de moins d'un mois.

D. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La durée de vie des feuilles ne change que très peu le long d'un axe sud-nord en Afrique de l'Ouest, mais la transformation du climat a d'autres importantes répercussions sur le mode de croissance des Graminées pérennes.

La longueur du cycle saisonnier augmente avec l'humidité croissante du climat, si bien que pour une surface photosynthétique (ou une biomasse) de même importance en septembre ou octobre, la strate herbacée des savanes humides, comme à Lamto, aura produit depuis le début du cycle de croissance une quantité de feuilles plus grande que celle des savanes plus sèches, comme à Nazinga. Ce résultat essentiel doit être pris en compte dans les estimations de production primaire fondées sur la mesure de la biomasse (FOURNIER, 1982a, 1982b, 1987, 1989; FOURNIER & LAMOTTE, 1983).

La période de natalité maximale des feuilles, étroitement dépendante des conditions climatiques le long du gradient, influence la structure de la population.

A cause d'une forte natalité en début d'année, les valeurs maximales des effectifs de feuilles vivantes se rencontrent tôt dans les savanes humides. La mortalité de ces nombreuses feuilles mises en place en début d'année alimente ensuite le compartiment "feuilles mortes" pendant le reste de la saison, tandis que la natalité diminue. La proportion de feuilles mortes reste en conséquence toujours assez élevée.

Dans les savanes sèches au contraire, les faibles valeurs de natalité du début de l'année, conduisent à des valeurs maximales d'effectifs de feuilles vivantes bien plus tardives: la plupart des feuilles ne se mettent en effet en

place qu'à partir de juillet ou d'août. L'effectif des feuilles produites auparavant étant réduit, leur mortalité n'alimente que faiblement le compartiment "matière morte". Comme la natalité devient ensuite forte, l'effectif des feuilles vivantes augmente rapidement, ce qui conduit à un rapport élevé des effectifs vivants aux morts pendant toute l'année.

Bien que l'avancement de la période de natalité maximale sous climat humide suffise à expliquer la différence observée le long du gradient dans la proportion des effectifs vivants et morts, d'autres facteurs, non étudiés ici, comme de possibles différences dans la consommation par les petits herbivores (insectes principalement) et dans la décomposition de la matière végétale morte pourraient aussi jouer un rôle (FOURNIER, 1989).

L'évolution saisonnière de la structure d'âge au sein de la population de feuilles vivantes varie aussi sur le gradient en relation avec les époques de natalité maximale. La population de feuilles vivantes vieillit de façon continue au nord tandis qu'au sud elle présente une ou plusieurs périodes de rajeunissement au cours du cycle annuel.

Une conséquence appliquée importante de ces différences dans la durée du cycle et dans l'évolution saisonnière des structures d'âge de la population de feuilles est que la quantité et la qualité de la nourriture ainsi que sa période de disponibilité pour les herbivores se transforme depuis les savanes sèches jusqu'aux plus humides.

Comme le montrent de précédentes études de biomasse et les résultats présentés ici, la quantité de nourriture est plus élevée et plus longuement disponible au sud qu'au nord (FOURNIER, 1987). On sait cependant que la qualité nutritive des feuilles, bonne dans les stades jeunes, décroît rapidement pour devenir presque nulle dans les stades âgés et chez les feuilles mortes (RIVIERE, 1977). A cause de la structure d'âge des populations de feuilles, la qualité de la nourriture est donc nettement meilleure dans les savanes sèches.

Les consommateurs primaires rencontrent donc une situation très différente dans les savanes humides et les savanes sèches. Dans les premières, ils disposent d'une nourriture assez régulièrement disponible, mais de qualité presque constamment médiocre. Dans les secondes, la nourriture, bien plus riche, n'est accessible en quantité suffisante que pendant une courte période. Il semble qu'à cette différence dans les structures d'âge s'ajoutent en outre des différences chimiques entre régions à âge égal des feuilles (données en cours d'étude).

En dehors de tout changement de composition floristique herbacée, les savanes soumises à des transformations climatiques aussi importantes que celles qui interviennent du sud au nord de leur aire d'extension en Afrique de l'Ouest, semblent donc avoir des fonctionnements énergétiques assez différents. L'altération de la structure et du fonctionnement de ce premier niveau trophique, celui de la production primaire, influence certainement l'ensemble de la chaîne trophique.

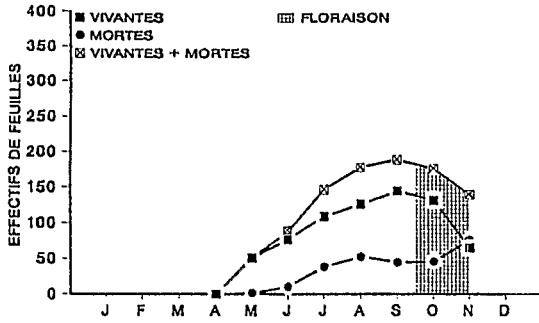
E. REFERENCES

- CARPENTER, S.R., 1980: Estimating net shoot production by a hierarchical cohort method of herbaceous plants subject to high mortality. - *Am. Midl. Nat.* 104,1: 163-175.
- COUPLAND, R.T., 1974: Producers. V. Dynamics of shoot development in grasses and sedges. - Matador Project, Technical Report 55.

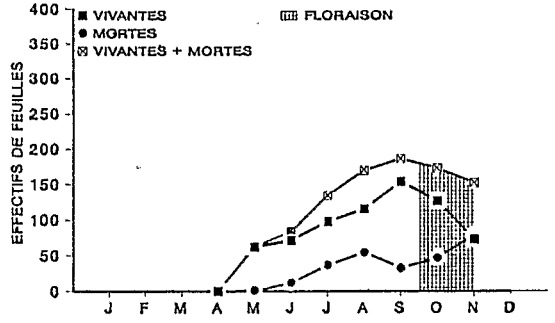
- DANAIS, M., 1981: Contribution à l'étude écologique d'une population de *Carex vesicaria*: dynamique, phénologie, productivité. Thèse de 3^e cycle, Ecologie, Université de Rennes.
- , 1985: Démographie d'organes épigés et production d'une population de *Phalaris arundinacea* L. - Acta Oecologica, Oecol. Gener. 6,2: 161-177.
- D'HERBES, J.M., 1979: Quelques bases physiologiques simples pour tenter d'interpréter la place occupée par quatre graminées dans deux communautés herbacées spontanées des garrigues du Montpelliérais. Thèse de 3^e cycle, Ecologie générale et appliquée, U.S.T.L. Montpellier.
- FOURNIER, A., 1982a: Cycle saisonnier de la biomasse et démographie des feuilles de quelques Graminées dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte d'Ivoire). Thèse de 3^e cycle, Ecologie générale et appliquée, U.S.T.L. Montpellier.
- , 1982b: Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. - Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie) 15: 63-94.
- , 1983: Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre Graminées de savane (Côte d'Ivoire). - Acta Oecologica, Oecol. Plant. 4,18: 183-203.
- , 1984: Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestière (Lamto, Côte d'Ivoire). - Vegetatio 57: 177-188.
- , 1987: Cycle saisonnier de la production herbacée dans les savanes soudanaises de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes ouest-africaines. - Bull. Ecol. 18,4: 409-430.
- 90 -, 1989: Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient de sécheresse. Thèse de doctorat d'état, Sciences naturelles, Université Pierre et Marie Curie. Paris 6.
- FOURNIER, A. & LAMOTTE, M., 1983: Estimation de la production primaire des milieux herbacés tropicaux. - Ann. Univ. Abidjan, sér. E (Ecologie) 17: 8-38.
- HARPER, J.L., 1977: Population Biology of Plants. Academic Press. London, New York, San Francisco.
- , 1978: The demography of plants with clonal growth. In: FREYSEN, A.H.J. & WOLDENDORP, J.W. (eds.), Structure and Functioning of Plant Populations. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde 70: 27-48.
- HARPER, J.L. & BELL, A.D., 1979: The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: ANDERSON, R.M., TURNER, B.D. & TAYLOR, L.R. (eds.), Population Dynamics. 20th Symp. Brit. Ecol. Soc.: 29-52. Blackwell Sci. Bull. Oxford.
- HARPER, J.L. & WHITE, J., 1974: The demography of plants. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 419-463.
- JACQUES-FELIX, H., 1962: Les Graminées d'Afrique tropicale. I. Généralités, classification, description des genres. I.R.A.T. Paris.
- LOVETT DOUST, L., 1981: Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). II. The dynamics of leaves, and a reciprocal transplant-replant experiment. - J. Ecol. 69: 757-768.
- RIVIERE, R., 1977: Manuel d'alimentation des ruminants domestiques en milieu tropical. I.E.M.V.T. Maisons-Alfort.
- TORQUEBLAU, E., 1979: The reiteration of the architectural model: a demographic approach to the tree. Mémoire de D.E.A., U.S.T.L. Montpellier.
- WHITE, J., 1979: The plant as a metapopulation. - Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 10-45.

Adresse de l'auteur: Anne FOURNIER, ORSTOM, 213, Rue La Fayette, F-75480 Paris Cédex 10, France.

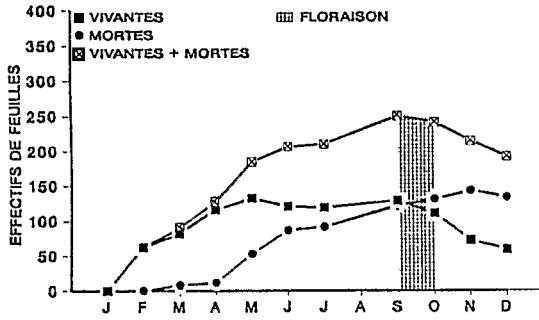
**HYPARRHENIA SMITHIANA EN SAVANE ARBOREE
NAZINGA (1985)**



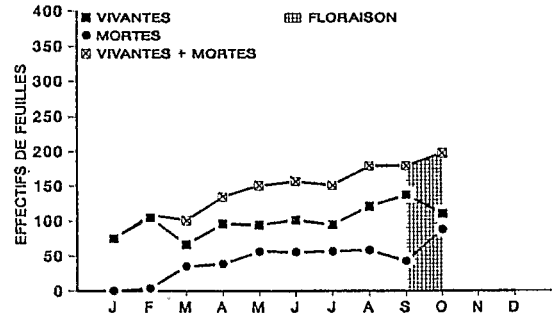
**ANDROPOGON ASCINODIS EN SAVANE HERBEUSE
NAZINGA (1985)**



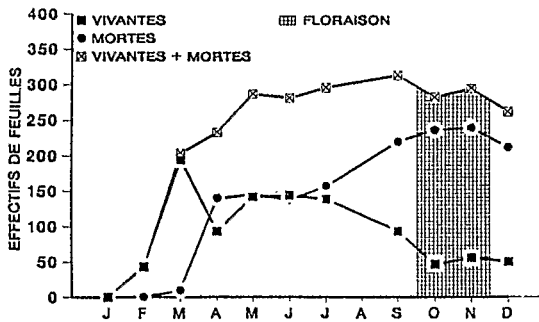
LOUDETIA SIMPLEX, OUANGO-FITINI (1980)



ANDROPOGON ASCINODIS, OUANGO-FITINI (1980)



LOUDETIA SIMPLEX, LAMTO (1980)



HYPARRHENIA SMITHIANA, LAMTO (1980)

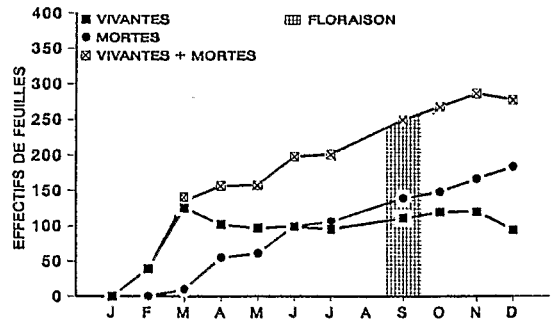
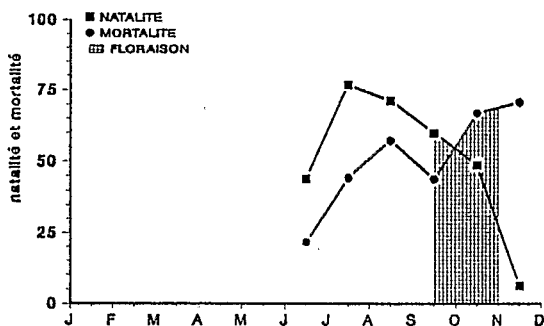
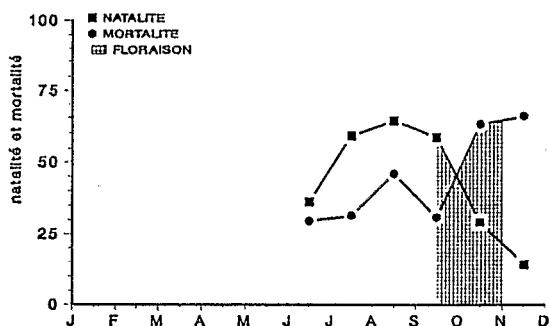


Fig. 1. Evolution saisonnière des effectifs de feuilles de trois espèces de Graminées pérennes des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER 1982a, 1983, 1984, 1989).

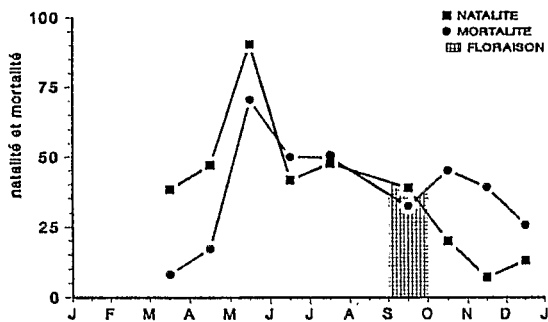
**HYPARRHENIA SMITHIANA EN SAVANE ARBOREE
NAZINGA (1985)**



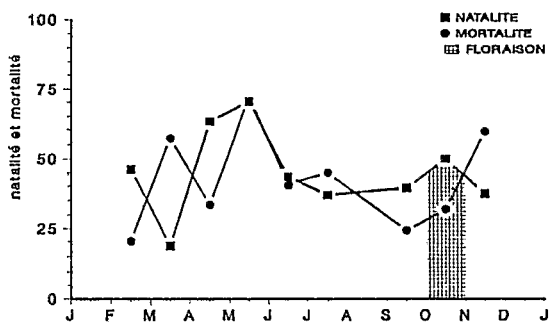
**ANDROPOGON ASCINODIS EN SAVANE HERBEUSE
NAZINGA (1985)**



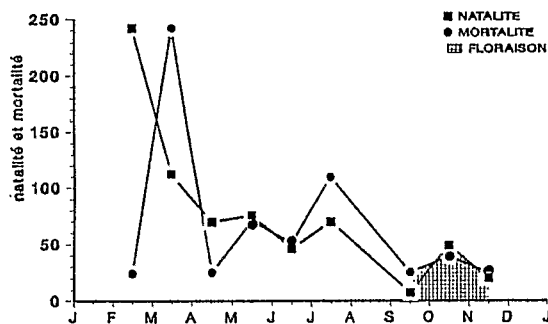
**LOUDETIA SIMPLEX EN SAVANE HERBEUSE
OUANGO-FITINI (1980)**



**ANDROPOGON ASCINODIS EN SAVANE ARBUSTIVE
OUANGO-FITINI (1980)**



**LOUDETIA SIMPLEX EN SAVANE HERBEUSE
LAMTO (1980)**



**HYPARRHENIA SMITHIANA EN SAVANE ARBUSTIVE
LAMTO (1980)**

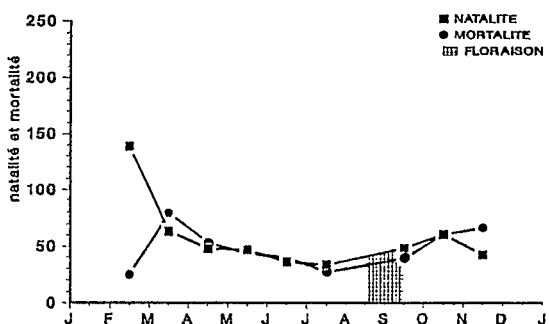


Fig. 2. Evolution saisonnière de la natalité et de la mortalité dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées pérennes des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER, 1982a, 1983, 1984, 1989).

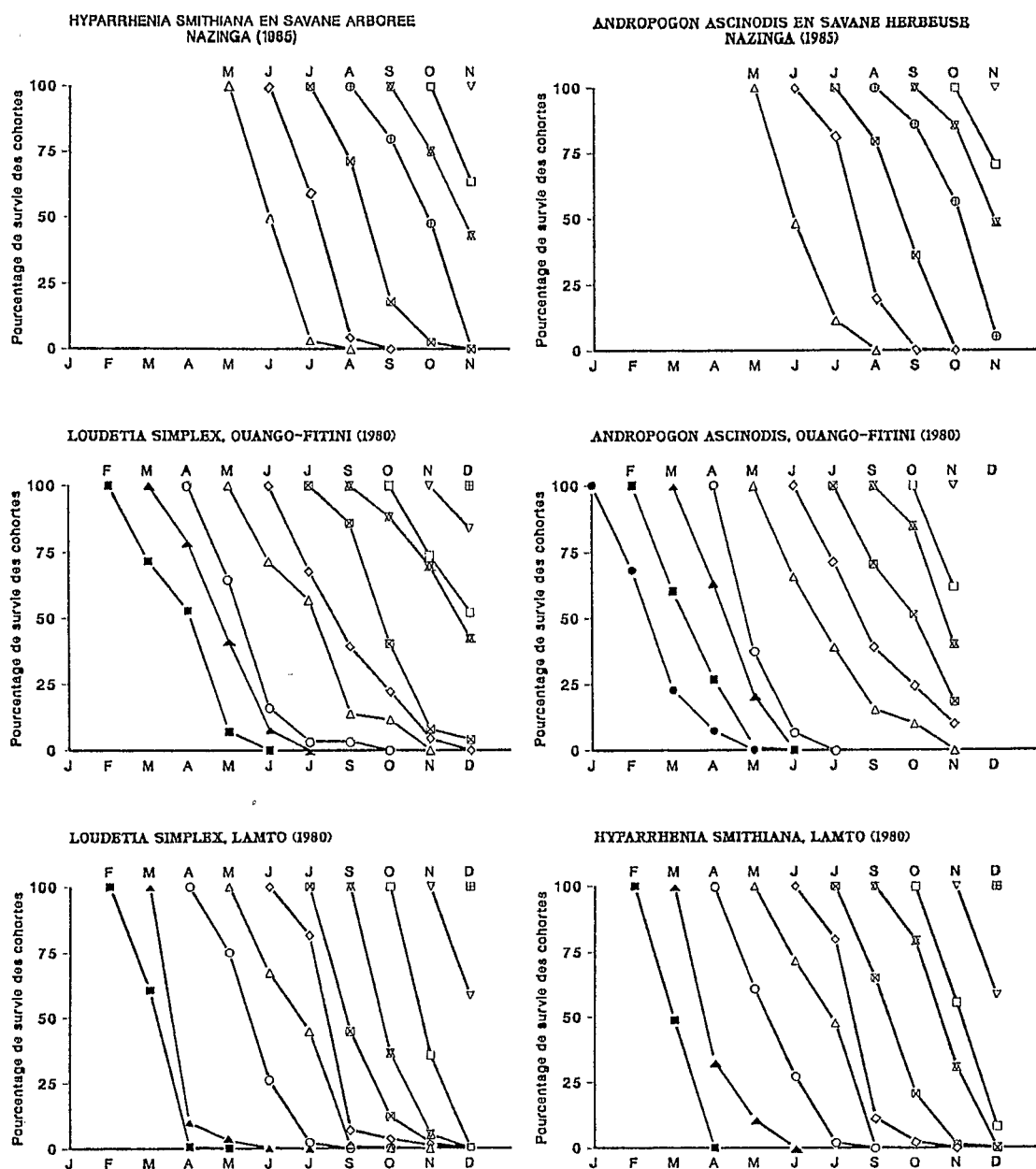
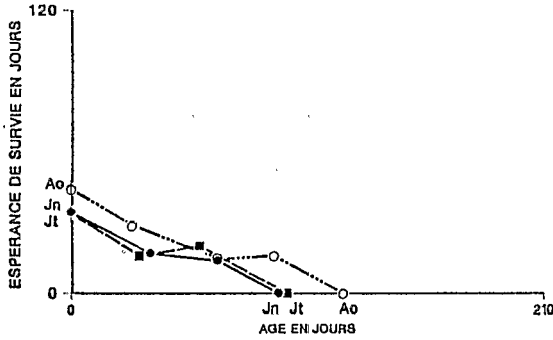
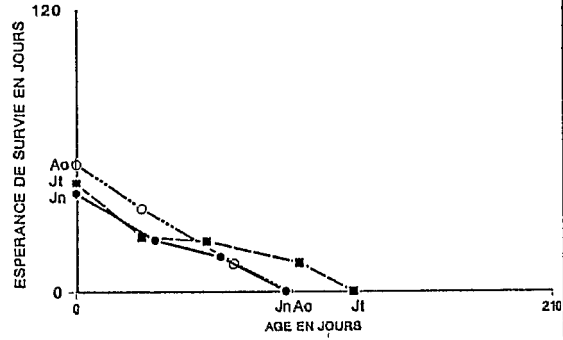


Fig. 3. Survie des cohortes successives dans les populations de feuilles de trois espèces de Graminées des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER, 1982a, 1983, 1984, 1989).

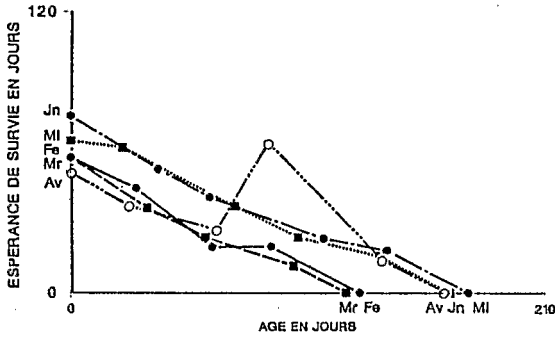
HYPARRHENIA SMITHIANA, NAZINGA



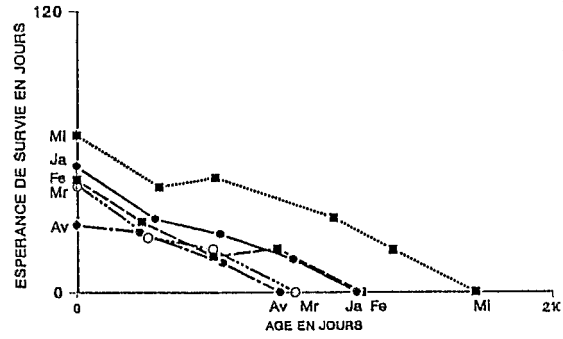
ANDROPOGON ASCINODIS, NAZINGA



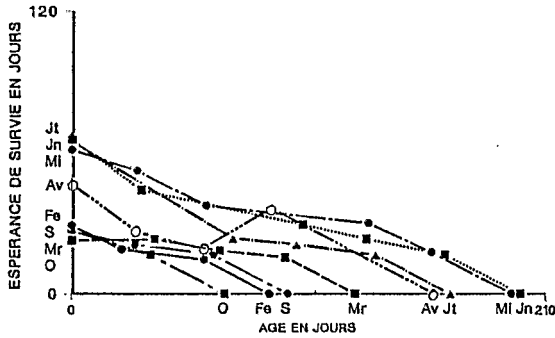
LOUDETIA SIMPLEX, OUANGO-FITINI



ANDROPOGON ASCINODIS, OUANGO-FITINI



LOUDETIA SIMPLEX, LAMTO



HYPARRHENIA SMITHIANA, LAMTO

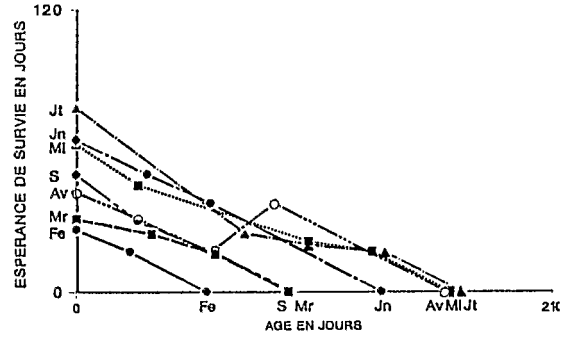


Fig. 4. Espérance de survie des cohortes successives de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER, 1982a, 1983, 1984, 1989).

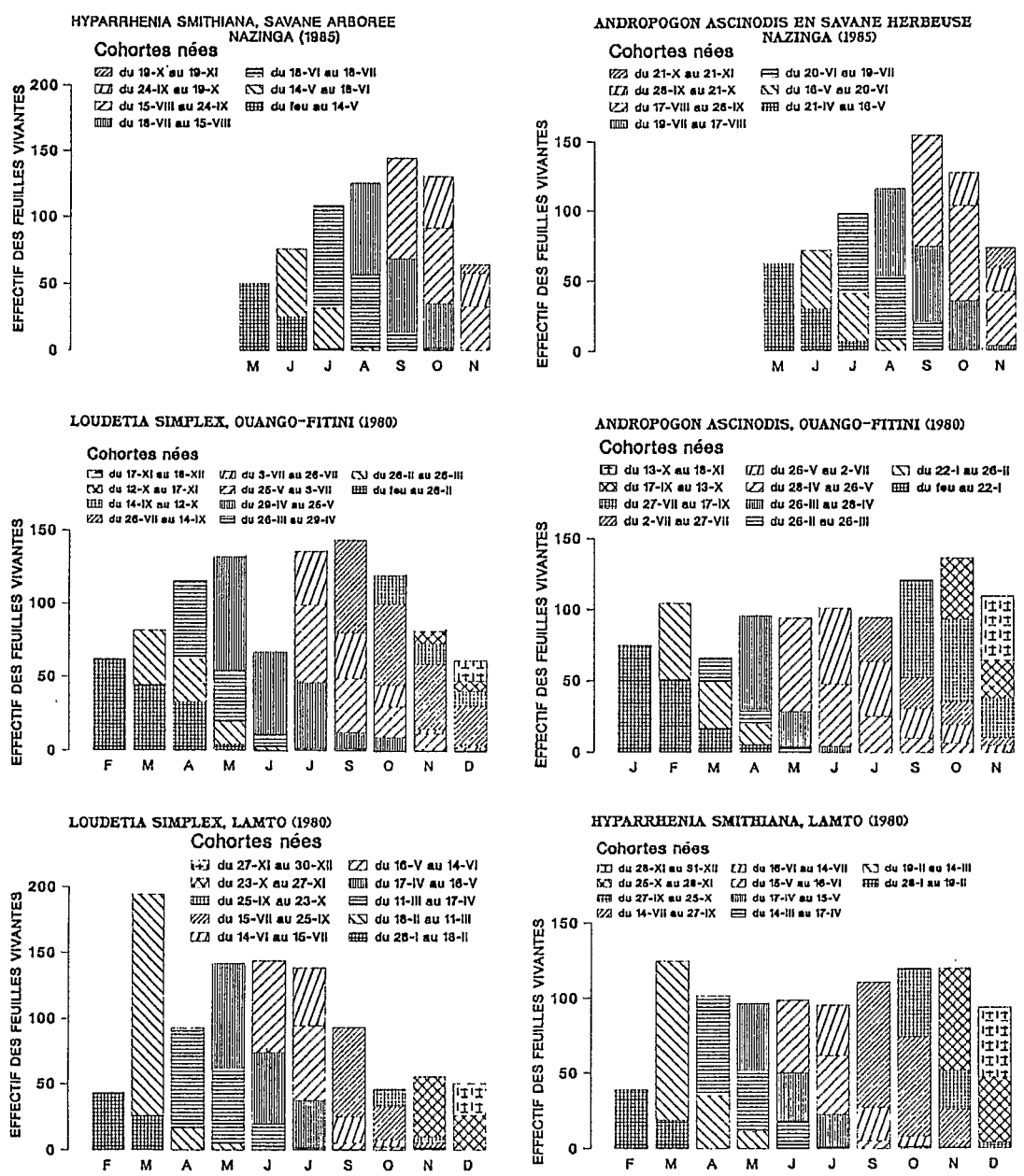


Fig. 5. Variation saisonnière de la composition en classes d'âge de la population de feuilles vivantes de trois espèces de Graminées pérennes des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER, 1982a, 1983, 1984, 1989).

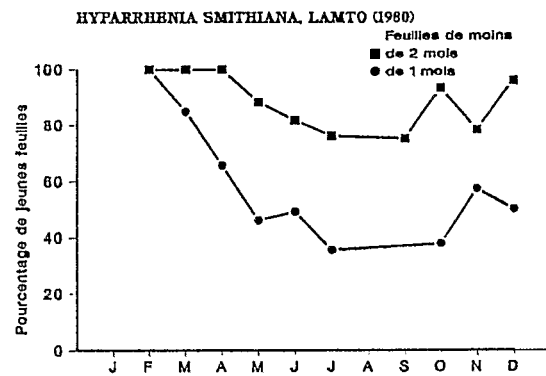
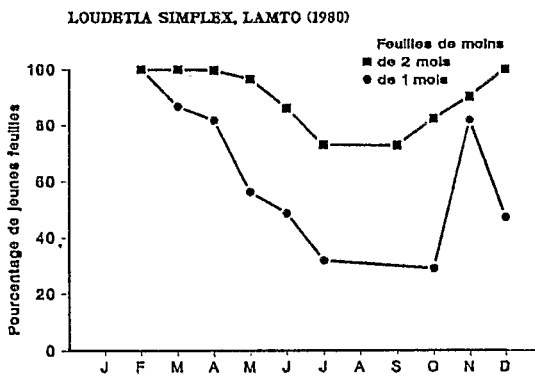
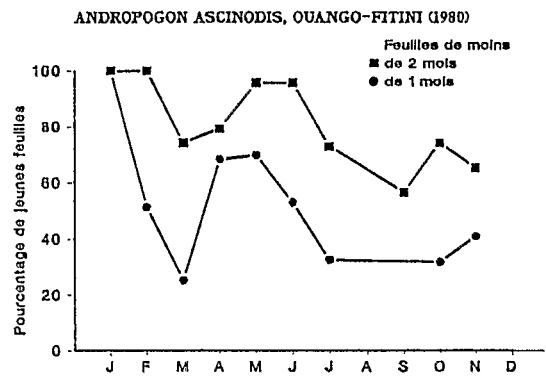
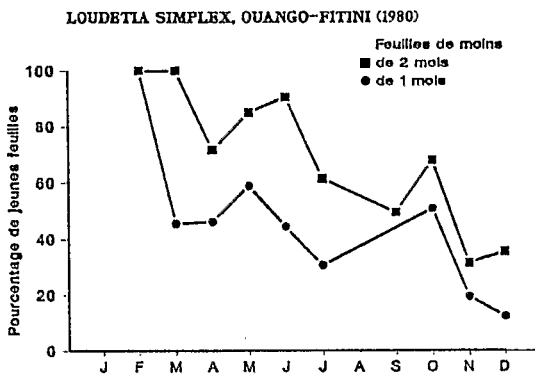
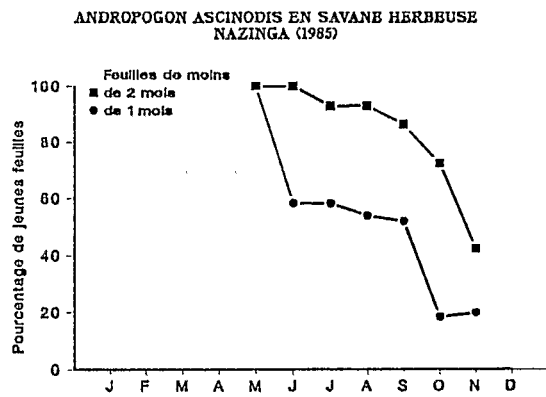
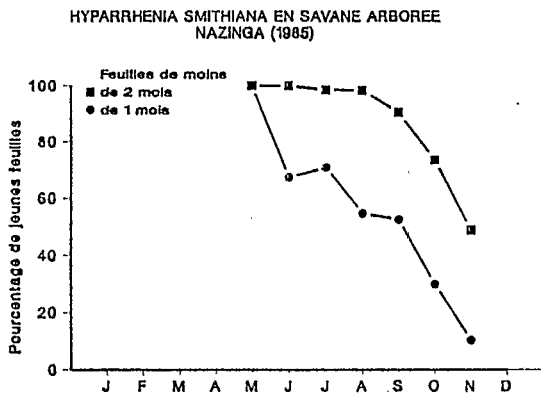


Fig. 6. Variation saisonnière de la proportion des jeunes dans la population de feuilles vivantes chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER, 1989).

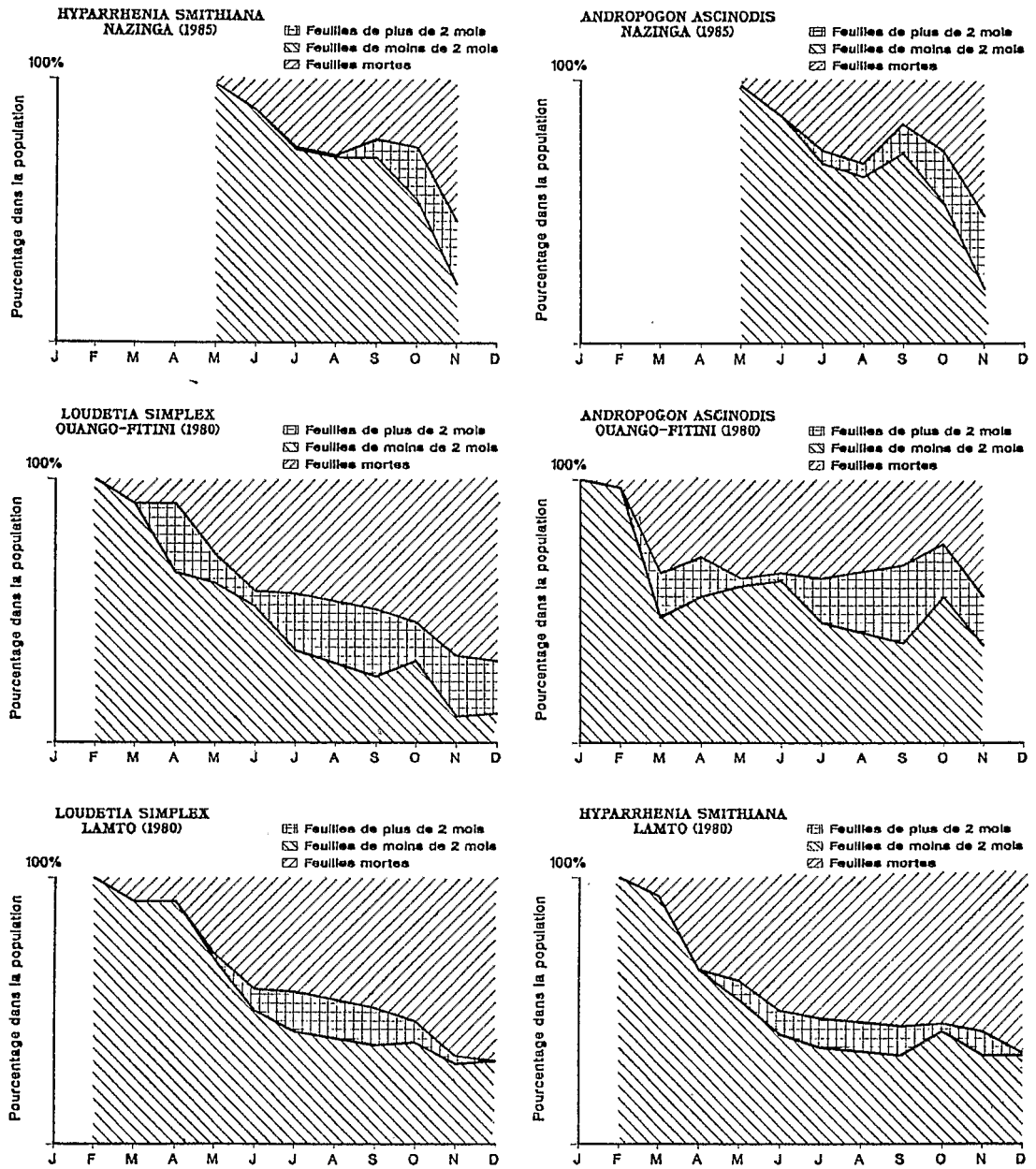


Fig. 7. Variation saisonnière de la structure de la population de feuilles chez trois espèces de Graminées pérennes des savanes d'Afrique de l'Ouest (d'après FOURNIER, 1989).