

## RYTHMES SAISONNIERS D'UNE SAVANE SOUDANO-SAHÉLIENNE EN RELATION AVEC L'HYDRODYNAMIQUE DU SOL\*

Josiane SEGHIÉRI

ORSTOM, BP. 11416, Niamey, Niger

### SUMMARY (original scientific paper)

#### SEASONAL RHYTHMS IN A SUDANO-SAHELIAN SAVANNA IN RELATION TO SOIL WATER DYNAMICS

The aim of this study is to analyse how the vegetation responds to the seasonal variations of the rainy season and the water balance of a ferruginous soil in a savanna of the northern Cameroon. The onset of the rainy season varies from one year to another. The soil doesn't play a buffer role in the upper horizons where annual herbaceous plants exploit their resources. Consequently, seedlings survival and final structure of this stratum are governed by the incipient rains. Temporal variability of water availability combined with low fertility in these horizons, create an annual change in the species hierarchy. It is a "non-equilibrium coexistence" sustained by a probable post-cultural succession and human disturbances. The life cycles of plants are limited by the length of the rainy season. On the other hand, woody species can exploit deeper horizons which should supply plants with more available water during a longer period than upper horizons. Consequently, their phenological rhythms are distributed throughout the whole year, and the enduring underground system, exploiting a large soil volume, compensates the temporal variability of rainfall distribution. In this way, at the beginning of the rainy season, activity of the woody stratum would create an additional constraint for annual species. The annual stratum has to grow before becoming efficient competitors for water resources.

**KEY WORDS :** Dynamics - Ferruginous soil - Non-equilibrium - Northern Cameroon - Savanna - Strategies - Water resources.

### RÉSUMÉ (travail original)

L'objectif de cette étude est d'analyser la réponse de la végétation aux variations saisonnières de la pluviosité et au comportement hydrodynamique d'un sol ferrugineux d'une savane du Nord-Cameroun. La pluviosité annuelle moyenne de 800 mm est répartie de juin à septembre. La distribution des premières pluies est très variable d'une année à l'autre. L'humidité du sol suit étroitement ces variations dans les horizons superficiels colonisés par les plantes herbacées annuelles. Cette période conditionne donc l'installation et la structure finale du tapis herbacé. La variation annuelle de la répartition des ressources hydriques se combine avec la faible fertilité du sol pour modifier la hiérarchie des espèces chaque année tout en conservant la même densité d'espèces et la même richesse spécifique. C'est une coexistence de non-équilibre des espèces, favorisées par une probable succession post-culturelle et des perturbations anthropiques. La durée de la saison des pluies limite celle du cycle de vie des plantes. En revanche, les espèces ligneuses, qui ont accès à une réserve utile potentielle plus grande en profondeur, présentent des rythmes phénologiques étalés sur toute l'année. La pérennité d'un système souterrain exploitant un grand volume de sol compense les variations annuelles des précipitations mais doit constituer une concurrence supplémentaire pour les plantes annuelles qui ont à reconstituer chaque année leur système souterrain.

**MOTS CLÉS :** Dynamique - Sol ferrugineux - Instabilité - Nord-Cameroun - Savane - Stratégies - Hydrodynamique.

### INTRODUCTION

Dans la région soudano-sahélienne du Cameroun, la pluviosité annuelle moyenne de 800 mm est répartie de juin à septembre (LETOUZEY, 1985). La distribution saisonnière des pluies, la topographie, les états de surface (CASNAVE & VALENTIN, 1989) et les caractéristiques hy-

driques des sols conditionnent fortement les ressources en eau dans le temps et dans l'espace. La végétation est soumise à de fortes variations de cette disponibilité en eau et à l'exploitation humaine de plus en plus intense (défrichage, ébranchage, feu, mise en culture, pâturage). L'objet de cette étude est d'analyser comment la distribution des pluies et le régime hydrique d'un sol ferrugineux non

\* Manuscrit reçu le 28 août 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 22 janvier 1996.



dégradé du Nord-Cameroun, en jachère depuis cinq ans, conditionnent les rythmes de vie de la végétation. Par rythmes de vie on entend l'établissement, le développement et la structure finale du tapis herbacé annuel, ainsi que les cycles phénologiques des plantes ligneuses et herbacées. D'autres facteurs interviennent-ils pour amplifier ou modérer l'effet des ressources hydriques seules ? La discussion des résultats fera appel aux concepts d'adaptation, de coexistence et de compétition.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

La station fait partie du bassin versant de Mouda situé à 30 kilomètres au sud de Maroua, dans la plaine du

Diamaré. La roche-mère est un gneiss à filons de quartz. Le sol étudié appartient à la catégorie des sols ferrugineux à concrétions. Ce type de sol est dominant dans la partie médiane et méridionale du bassin de la Bénoué où il couvre une superficie de 562 260 ha (unité cartographique n°18, BRABANT & GAUUD, 1985). Les sols ferrugineux non dégradés du bassin versant de Mouda sont situés en haut de toposéquence (FIG. 1). Ils présentent une homogénéité morphologique d'ensemble par leur couleur rouge vif et leur structure peu développée (SEINY-BOUKAR, 1990). On peut y voir, par endroits, des blocs et des dalles de cuirasse très épaisse qui affleurent. La texture est à dominante sablo-argileuse (8-13 % d'argile en surface), avec un accroissement du taux d'argile en profondeur (20-28 % dans l'horizon B médian, FIG. 2 et TAB. I). La CEC varie

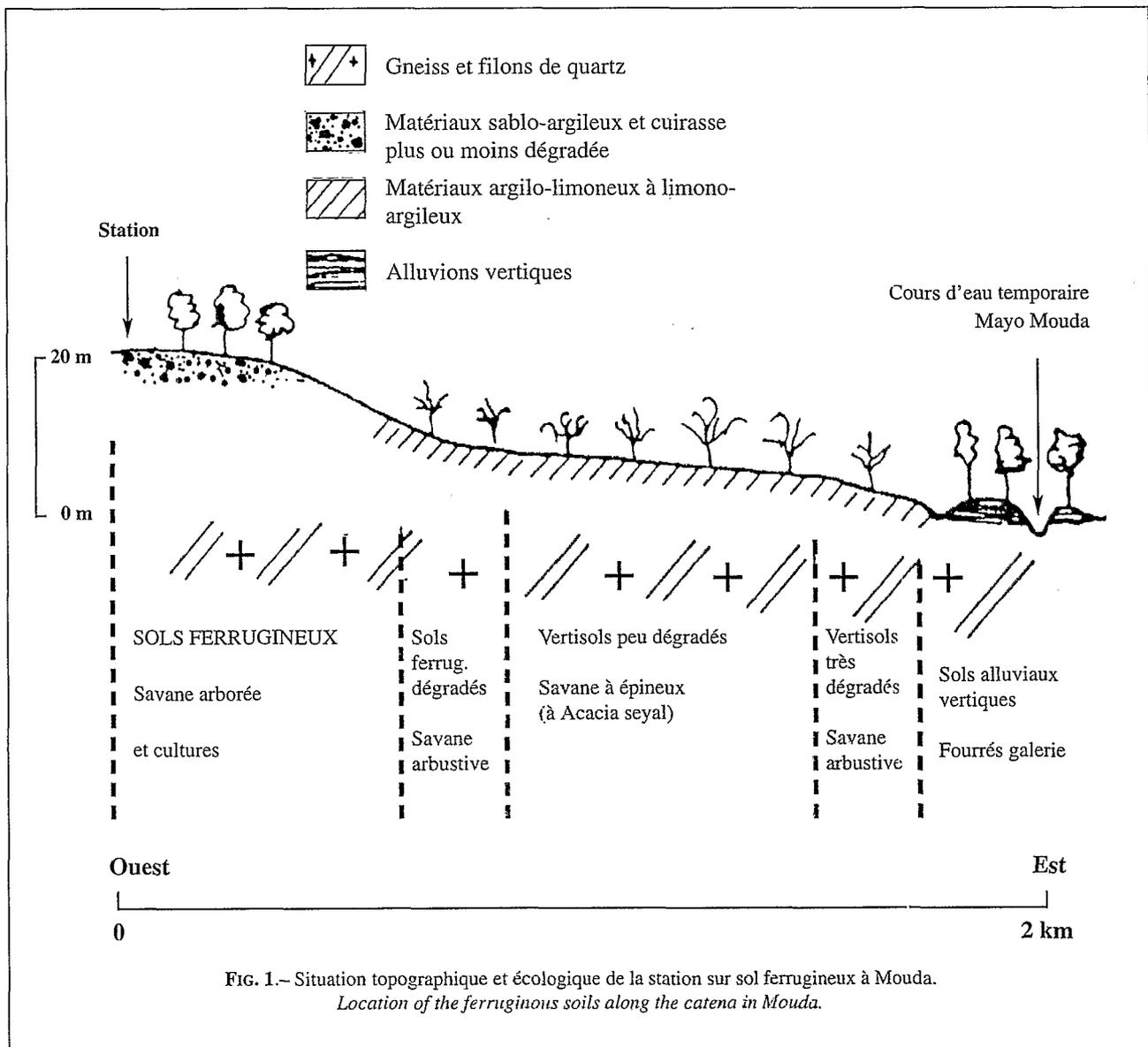


TABLEAU I.- Caractéristiques analytiques des sols ferrugineux tropicaux de Mouda (d'après SEINY-BOUKAR 1990).  
Analytic properties of the ferruginous soils in Mouda (SEINY-BOUKAR, 1990).

S = Somme des bases échangeables - *Somme of exchangeable cations*  
T = Capacité d'échange cationique - *Cation exchange capacity*  
S/T = Taux de saturation en bases - *Base saturation (%)*

Prof. cm	Granulométrie %				Bases échangeables							pH	M.O. %
	A	L	Sf	Sg	% Ca	% Mg	% K	% Na	Meq/100g S	Meq/100g T	% S/T		
0-10	8.0	6.5	53.6	31.9	75.6	20.5	3.9	0.0	4.9	6.6	74.2	5.8	1.45
10-20	13.9	7.0	40.1	39.0	70.0	25.5	4.5	0.0	3.3	6.5	50.9	5.3	1.05
20-35	13.1	4.8	25.2	57.0	49.5	17.7	2.8	0.0	4.9	6.3	78.8	5.1	0.79
35-70	20.7	7.4	24.9	47.1	73.7	22.6	3.7	0.0	5.2	8.6	60.4	5.2	0.64
70-100	28.3	8.9	30.6	32.2	68.7	26.9	4.9	0.0	6.5	8.7	75.0	5.3	0.52
100-150	21.8	9.3	24.2	44.7	64.7	29.0	5.7	0.8	5.8	7.3	79.5	5.3	0.28

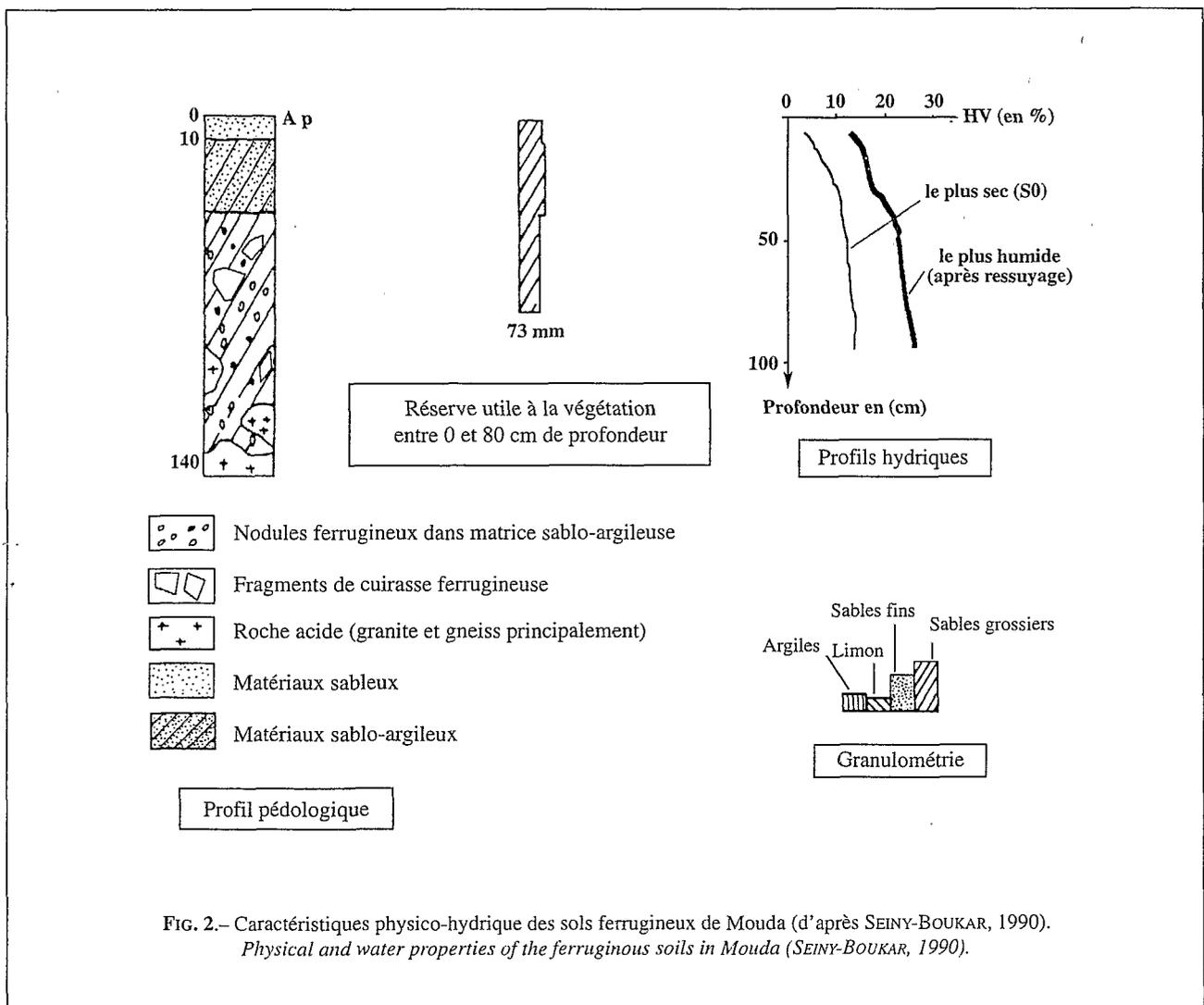


FIG. 2.- Caractéristiques physico-hydrigue des sols ferrugineux de Mouda (d'après SEINY-BOUKAR, 1990).  
Physical and water properties of the ferruginous soils in Mouda (SEINY-BOUKAR, 1990).

TABLEAU II.— Echantillonnage des espèces ligneuses.  
Woody species sampling.

Espèce	Nombre d'individus suivis par espèce	Espèce	Nombre d'individus suivis par espèce
<i>Sclerocarya birrea</i>	3	<i>Piliostigma thonningii</i>	3
<i>Acacia hockii</i>	10	<i>Bridelia ferruginea</i>	10
<i>Sterculia setigera</i>	2	<i>Annona senegalensis</i>	2
<i>Combretum glutinosum</i>	10	<i>Strychnos spinosa</i>	10
<i>Piliostigma reticulatum</i>	3	<i>Dombeya quinqueseta</i>	3
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	10	<i>Combretum collinum</i>	10

de 6 à 9 méq./100 g de terre. La matière organique (1,45 % en surface) décroît rapidement en profondeur et le pH reste à peu près constant (5,3 à 5,8). Le coefficient d'infiltration des pluies (pluie infiltrée/pluie totale en pourcentage), mesuré sur des sols ferrugineux de la même toposéquence sur une période de cinq ans, est de 80 à 90 % (THÉBÉ, 1987). La réserve d'eau utile pour les plantes est faible (40 mm dans les 40 premiers centimètres et 73 mm dans les 80 premiers centimètres). La végétation est une savane arbustive en bon état. Les familles les plus représentées sont les Annonaceae, avec *Annona senegalensis* Pers., les Caesalpiniaceae, avec *Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redhead et *Piliostigma reticulatum* (D.C.) Hochst. les Combretaceae, avec *Combretum glutinosum* Perr. ex DC. et *Anogeissus leiocarpus* (DC.) Guill. & Perr., les Euphorbiaceae, avec *Bridelia ferruginea* Benth. et quelques Mimosaceae, comme *Acacia hockii* De Wild. (nomenclature d'HUTCHINSON & DALZIEL, 1954-1972). Le recouvrement des arbustes est d'environ 35 %. La strate herbacée est constituée quasi exclusivement d'espèces annuelles, essentiellement des Gramineae.

L'étude a duré deux ans (1986 et 1987). La hauteur des précipitations a été mesurée, à chaque pluie, à l'aide d'un pluviomètre. On a calculé les quantités hebdomadaires de pluies. La quantité d'eau contenue dans le sol dans les 80 premiers centimètres a été mesurée tous les 10 jours au cours des deux années, à l'aide d'un humidimètre à neutrons (type SOLO 20). En saison des pluies, ces relevés étaient doublés par des relevés hebdomadaires, effectués selon la méthode pondérale, dans les 20 premiers centimètres, zone de densité la plus forte des racines de plantes annuelles (SEGHIERI, 1990 ; SEGHIERI, 1995). On a considéré que l'eau était disponible pour les plantes, à chaque instant et pour chaque tranche de sol de 10 cm d'épaisseur, lorsque sa quantité dépassait la quantité d'eau au point de flétrissement permanent ( $\Psi = -1.6\text{MPa}$ ). Les moyennes hebdomadaires des températures et de l'hygrométrie de l'air ont été calculées à partir des données journalières de la station météorologique de Maroua. Pour les principales espèces ligneuses, l'évolution de la feuillaison, de la floraison et de la fructification a été suivie d'avril

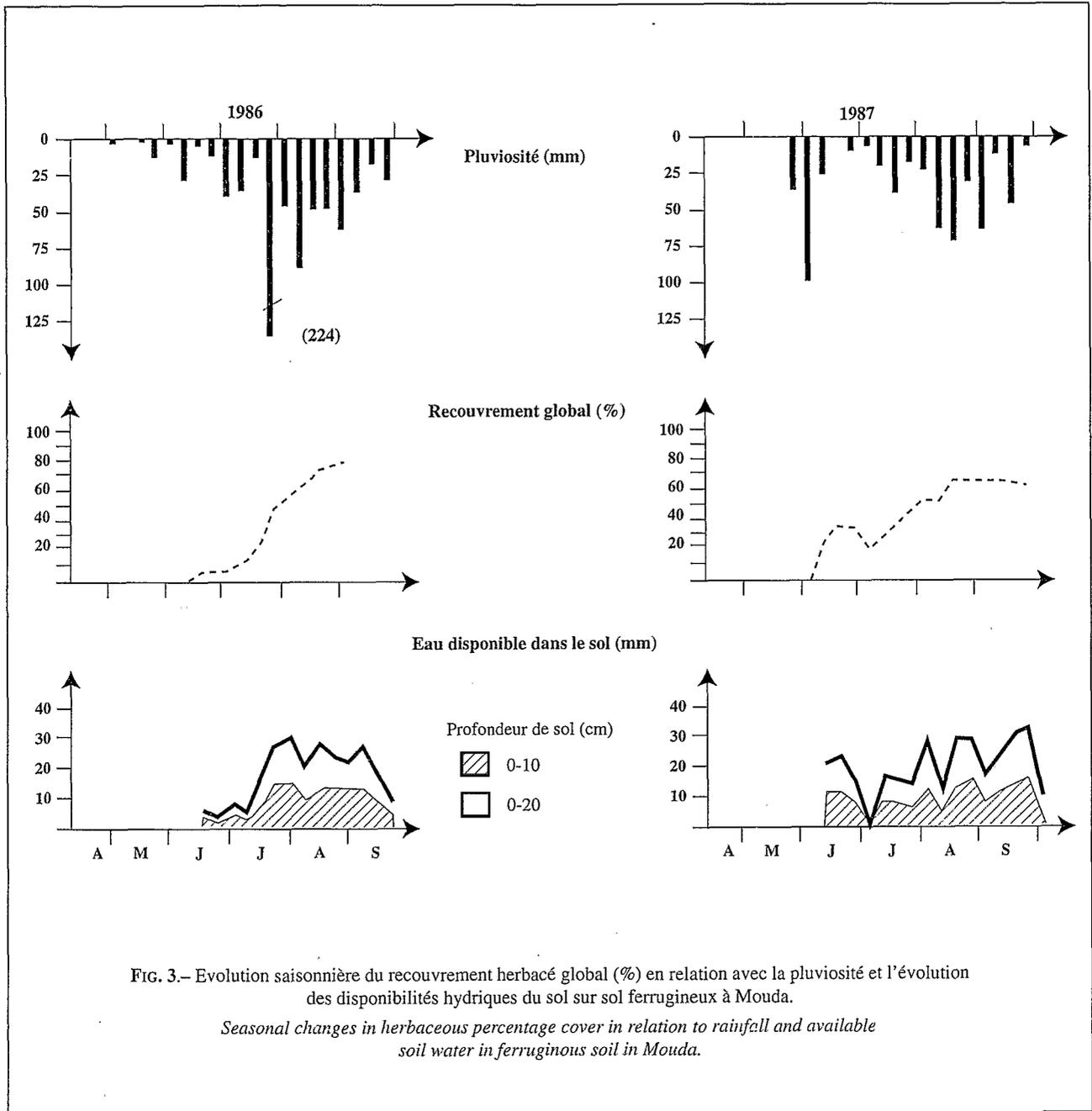
1986 à novembre 1987 selon la méthode de GROUZIS & SICOT (1980). Pour chaque espèce, l'échantillonnage a consisté à retenir, pour le suivi, un nombre d'individus proportionnel à son importance relative sur la station afin d'avoir une représentation la plus fidèle possible de l'écosystème (TAB. II). Les relevés étaient hebdomadaires en saison des pluies et mensuels en saison sèche. Pour la strate herbacée, les relevés étaient effectués dans des quadrats de 30x30 cm selon la méthode de DURANTON (1978). Nous avons estimé le pourcentage de recouvrement global et pour chaque espèce, le recouvrement spécifique ainsi que la proportion de chaque population présente dans chaque phase (feuillaison, floraison, fructification). En 1986, 35 quadrats ont été répartis au hasard dans un rayon de 10 m autour du tube d'accès de la sonde à neutrons. En 1987, 15 de ces quadrats ont été conservés ce qui était suffisant pour prendre en compte 80 % des espèces (selon l'abaque de Greig SMITH dans MILNER & HUGUES, 1968). La fréquence des relevés était hebdomadaire. Au cours des deux années, le recouvrement a cessé d'être estimé à partir du moment où il avait atteint sa valeur maximale.

## RÉSULTATS

En 1986 et 1987, il est tombé au total 715 mm et 559 mm de pluie. Selon la classification de STROOSNIJDER & VAN HEEMST (1982), 1986 a été une année normale tandis que 1987 a été une année plutôt sèche. De plus, la distribution des pluies a été plutôt régulière (unimodale) en 1986 et irrégulière (bimodale) en 1987 (FIG. 3 et FIG. 4). Ces deux années contrastées du point de vue de la répartition des pluies vont nous permettre de cerner le comportement hydrique du sol ferrugineux et ses conséquences sur le développement de la végétation.

### ÉVOLUTION DU RECOUVREMENT GLOBAL DU TAPIS HERBACÉ

La figure 3 montre l'évolution du recouvrement global du tapis herbacé au cours des deux années d'étude ainsi que la répartition des pluies et l'évolution de la

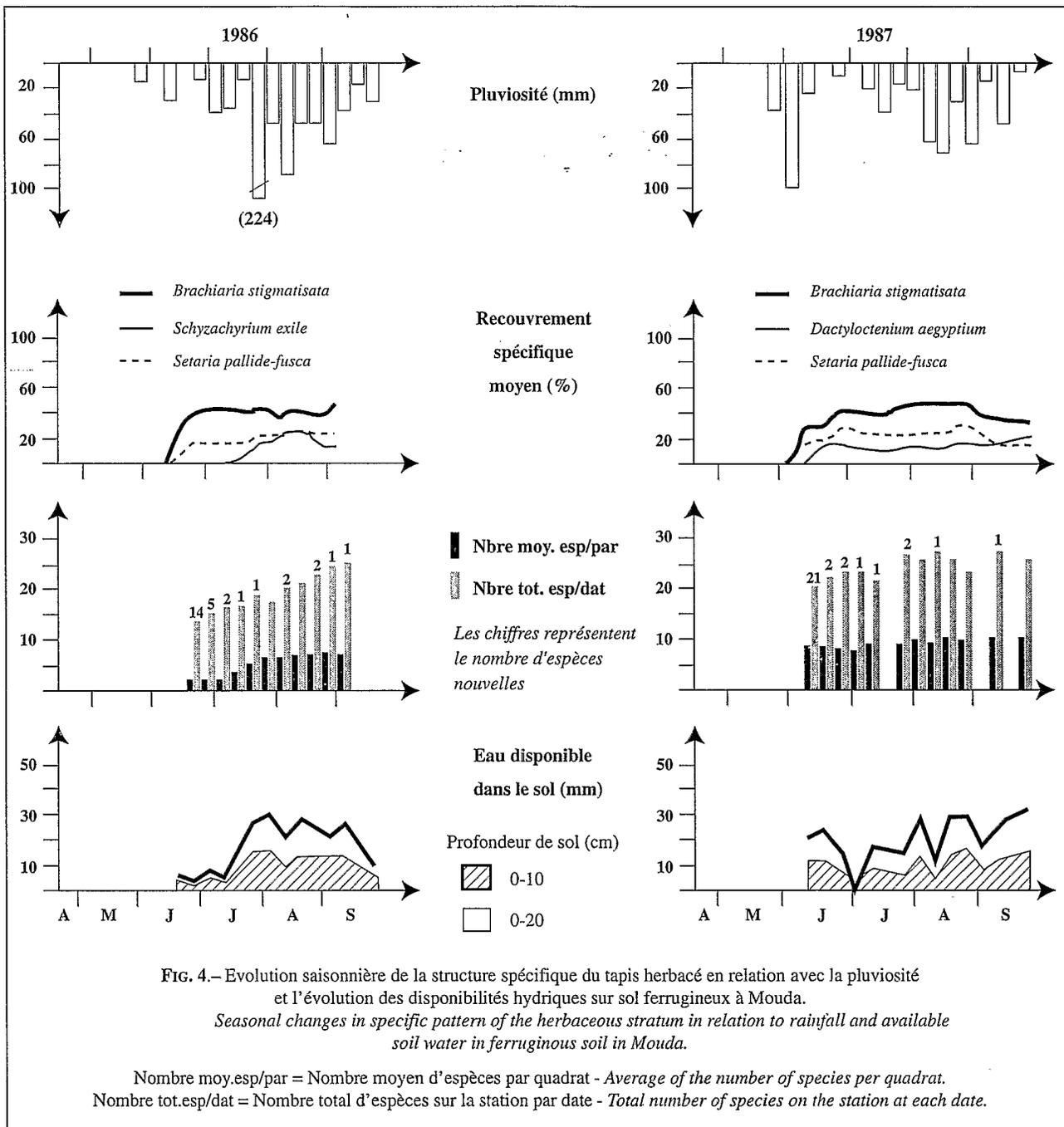


disponibilité en eau du sol dans les 20 premiers centimètres de profondeur.

En 1986, l'évolution du recouvrement global des plantes herbacées a été tout aussi progressive que l'augmentation de la pluviométrie hebdomadaire. La courbe de l'évolution du recouvrement est une sigmoïde dont le point d'inflexion se situe en juillet. L'accélération du développement du couvert à cette période coïncide avec l'augmentation brutale des ressources hydriques du sol, suite à des précipitations de 224 mm au cours de la dernière semaine de juillet. A partir de cette période, les

pluies sont régulières et abondantes, ce qui permet le maintien d'un stock d'eau disponible dans le sol élevé, avec un pic au mois d'août dû à une succession de fortes pluies. En conséquence, le couvert augmente de façon continue et régulière jusqu'au maximum (80 %). Le stock d'eau disponible dans le sol ferrugineux diminue très rapidement après la dernière pluie tandis que les espèces herbacées se dessèchent tout en achevant leur phase de reproduction sexuée.

En 1987, l'évolution du stock d'eau disponible dans le sol suit celle des pluies, avec un décalage d'une



semaine environ. Les pluies ont été très irrégulières par rapport à l'année précédente. De fin mai à mi juin 1987, les pluies totalisent 150 mm, c'est-à-dire presque 4 fois plus qu'en 1986 au cours de la même période. Elles sont suivies d'une semaine entière sans aucune pluie puis de deux semaines avec des pluies hebdomadaires inférieures à 10 mm. Cela s'est traduit, sur la strate herbacée, par l'accroissement rapide du recouvrement jusqu'au 15 juin où il a atteint 30 % (contre 10 % à la même date en 1986), suite aux pluies reçues fin mai à début juin.

Ensuite, le couvert régresse jusqu'à 20 % début juillet. Cette baisse du recouvrement correspond à un dessèchement létal de nombreuses plantules dû à l'assèchement du sol durant les trois semaines très peu arrosées. Avec la reprise régulière des pluies de début juillet jusqu'à fin août, le stock d'eau se reconstitue, mais avec des variations plus amples qu'en 1986. Le couvert maximum, de seulement 60 %, a été atteint dès la mi-août, contrairement à 1986 où il était en augmentation continue jusqu'en septembre.

### ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION FLORISTIQUE ET DE LA STRUCTURE DU PEUPEMENT HERBACÉ

La figure 4 montre l'évolution du recouvrement relatif des espèces dominantes ( $R_r$  = recouvrement spécifique/recouvrement total en %), du nombre moyen d'espèces par quadrat et du nombre total d'espèces par date, comparés à la pluviosité et à l'évolution du stock d'eau disponible dans le sol. La première variable (Nbremoyesp/quadr.) donne une idée de la densité d'espèces, la seconde (Nbretotesp/dat) correspond à la richesse spécifique de la station.

Deux des trois espèces dominantes sont communes aux deux années. Il s'agit de *Brachiaria stigmatifera* (Mez) Stapf et *Setaria pallide-fusca* (Schumach.) Stapf & Hubbard. *Schizachyrium exile* (Hochst.) Pilger est co-dominante en 1986 mais elle est remplacée en 1987 par *Dactyloctenium aegyptium* (L.) P. Beauv. (nomenclature d'HUTCHINSON & DALZIEL, 1954-1972). En 1986, *Schizachyrium exile* apparaît seulement en juillet alors que *Brachiaria stigmatifera* et *Setaria pallide-fusca* sont en place dès le mois de juin. En 1987, les trois espèces dominantes sont en place en juin malgré un léger retard (une semaine) de *Brachiaria stigmatifera*. Le rang des espèces qui dominent change d'une année à l'autre. *Brachiaria stigmatifera* domine nettement tout au long de la saison des pluies en 1986. Elle est remplacée à ce rang par *Setaria pallide-fusca* en 1987, tandis que *Brachiaria stigmatifera* est reléguée au troisième rang jusqu'en septembre. Cependant, le recouvrement relatif de l'espèce située au premier rang varie peu tout au long de la saison des pluies (autour de 40 %) et entre les deux années, malgré une pluviosité et une répartition du stock d'eau dans le sol très différentes les deux années.

Les fortes pluies en début de saison en 1987 ont permis l'apparition, à cette période, de plus d'espèces qu'en 1986 (21 contre 14). Cependant, en fin de saison, ce nombre est peu différent entre les deux années (autour de 25). Le nombre total d'espèces sur la station croît régulièrement en 1986, de juin à septembre, tandis qu'en 1987, élevé dès le début de saison, il augmente peu et fluctue jusqu'à fin septembre. Le nombre moyen d'espèces par quadrat suit une sigmoïde en 1986 et atteint fin juillet un palier d'environ 8 espèces. En 1987, il est déjà autour de 8 espèces en juin et fluctue jusqu'à la fin de la saison, comme le nombre total d'espèces sur la station.

On remarque de nouvelles apparitions d'espèces jusqu'en fin de saison au cours des deux années. Des apparitions d'espèces "tardives" peuvent se produire après une baisse du nombre total d'espèces (comme fin juillet en 1986 ou début septembre en 1987) ou en même temps qu'une baisse du nombre total d'espèces (comme mi-juillet en 1987). Il y a donc des remplacements intrasaisonniers au niveau des espèces dominées. Ces remplace-

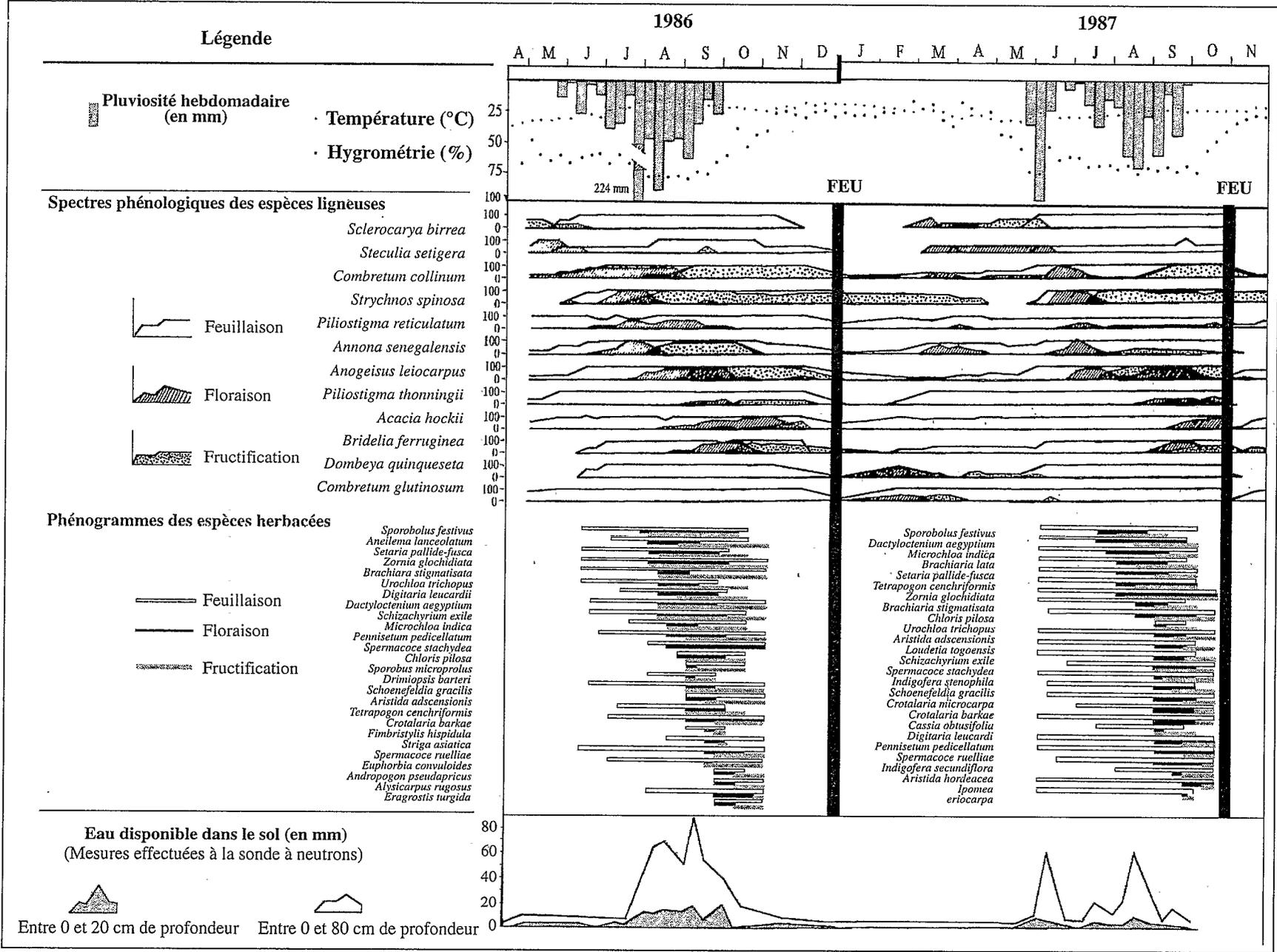
ments sont plus marqués encore en 1987 qu'en 1986 en liaison avec les plus amples fluctuations du stock hydrique du sol.

### COMPORTEMENT PHÉNOLOGIQUE DES ESPÈCES LIGNEUSES ET HERBACÉES

La figure 5 illustre les rythmes d'activité des espèces ligneuses et herbacées, sous forme de spectre phénologique pour les premières et de phénogrammes pour les secondes, en relation avec la pluviosité, la répartition des disponibilités hydriques du sol, l'évolution de la température et de l'hygrométrie de l'air.

La strate herbacée se caractérise par une période d'activité centrée sur la saison des pluies. La phase de reproduction (floraison et fructification) s'étale selon un gradient temporel de fin juillet à début novembre, avec un chevauchement important entre les espèces (FIG. 5). La fin du cycle de vie de ces espèces suit de très près l'assèchement du sol dans les 20 premiers centimètres de profondeur. Le feu peut être précoce, accidentellement, comme en 1987 (dès fin octobre au lieu de décembre à janvier habituellement) et réduire encore la durée de leur activité.

En revanche, pendant la saison sèche, il reste de l'eau disponible dans le sol entre 20 et 80 cm de profondeur dans les horizons plus argileux exploités par les racines des plantes ligneuses (SEGHERI 1990 ; SEGHERI, 1995). Malgré le passage du feu en décembre 1986, *Piliostigma reticulatum* et *Acacia hockii* sont restés feuillés en saison sèche. La première espèce se reproduit en milieu de saison des pluies, malgré une tentative de floraison avortée début avril 1986. La deuxième a une reproduction qui chevauche la fin de la saison des pluies et le début de la saison sèche suivante. La plupart des espèces perdent leurs feuilles mais il semble que le feu soit un événement déterminant de ce comportement, excepté pour *Sclerocarya birrea* (A. Rich.) Hochst. et *Sterculia setigera* Del. qui sont défeuillées indépendamment de son passage. Ces deux espèces se reproduisent en saison sèche juste avant la feuillaison. Les premières pluies tombent juste quand ces arbres sont déjà en feuilles. La remontée de l'hygrométrie ou la baisse de la température semblent plus en relation avec le début de la feuillaison qui précède de très peu les premières pluies. Les espèces qui semblent aptes à conserver des feuilles toute l'année mais qui sont brûlées par le feu montrent une grande variété de la période de reproduction en fonction des espèces. En effet, elles peuvent fleurir en même temps que tombent les premières pluies (*Strychnos spinosa* Lam., *Annona senegalensis*, *Combretum collinum*) avec parfois des tentatives avortées plus précoces (comme *Annona senegalensis* et *Combretum collinum*). Elles peuvent également fleurir en milieu de saison des pluies, stratégie plus prudente, s'assu-



rant que les disponibilités en eau sont au maximum (comme *Anogeissus leiocarpus*). D'autres fleurissent en fin de saison des pluies (comme *Piliostigma thonningii* et *Bridelia ferruginea*), après que les réserves d'assimilats ont été reconstituées par une photosynthèse continue tout au long de la saison des pluies. Enfin, certaines espèces se reproduisent entièrement en pleine saison sèche comme *Dombeya quinqueseta* (Del.) Exell et *Combretum glutinosum*. Les réserves en eau du sol disponibles en profondeur en saison sèche et une longue période d'activité photosynthétique avant et après la reproduction contribuent à maintenir une telle stratégie. C'est le moment où les parasites et les prédateurs sont les moins nombreux et où le feu ne risque plus d'anéantir l'effort de reproduction.

Cependant, malgré un étalement de leur activité qui dépasse largement la saison des pluies, toutes les espèces ligneuses sont en activité entre juin et septembre. C'est justement la période à laquelle les plantes annuelles sont limitées pour s'installer, se développer et se reproduire.

#### DISCUSSION

Pour les deux années de suivi, on constate que l'humidité du sol sableux entre 0 et 20 cm de profondeur répond rapidement aux variations hebdomadaires de la pluviosité. Les pics de disponibilité en eau suivent les pics des précipitations et les assèchements du sol suivent les périodes d'aridité climatique. Ce comportement est lié aux caractéristiques physico-hydriques du sol. Dans les horizons superficiels, du fait de sa texture faiblement argileuse, il présente une faible capacité de rétention de l'eau et une petite réserve utile potentielle. Le sol plus argileux au-delà de 35 cm de profondeur est difficile à atteindre par des espèces annuelles qui doivent reconstituer leur système racinaire chaque année. La cuirasse constitue un obstacle supplémentaire au développement du système racinaire diffus qui caractérise les Graminées (WALTER, 1971 ; SEGHERI, 1995). Les plantes herbacées ne disposent donc que d'un petit réservoir hydrique. En période de pluies abondantes, beaucoup d'eau est perdue par ruissellement, évaporation et drainage vertical et latéral (SEINY-BOUKAR, 1990). Par conséquent, l'installation des annuelles est fortement conditionnée par la répartition des précipitations, en particulier en début de saison. Des premières pluies régulières induisent une installation progressive des popula-

tions d'espèces comme en 1986. Des premières pluies abondantes, comme en 1987, induisent une installation massive des plantes. Les périodes de sécheresse qui les suivent font diminuer considérablement leur population. Avec la reprise des précipitations, elles sont remplacées par de nouvelles plantes restées sous forme de graines viables dans le sol et nécessitant une humidification plus longue avant de pouvoir germer (PENNING DE VRIES & DJITEYE, 1982). Le stock de graines est rarement limitant dans les communautés de plantes annuelles (stratégie démographique "r" de populations soumises à d'importantes variations de l'environnement, RAMADE, 1984) ; cependant, les cohortes tardives de 1987 ont bénéficié d'une période de croissance plus courte que les plantes installées plus précocement l'année précédente. SCHOLLES (1990) suggère que l'alimentation hydrique des plantes contrôle la durée de leur période de croissance (longue en 1986 et courte en 1987), tandis que la fertilité chimique contrôle leur vitesse de croissance pendant cette période. Une fois installée, cette végétation s'est développée mais jusqu'à constituer un tapis moins couvrant et moins dense qu'en 1986, du fait d'une période de croissance courte et d'une fertilité du sol faible en surface. Elle s'est maintenue jusqu'à la fin de la saison, car elle était peu consommatrice d'eau et parce que les pluies sont devenues abondantes et régulières. Il a été constaté au cours des deux années qu'à partir du moment où les pluies deviennent régulières, les plantules installées croissent jusqu'à leur développement maximum.

En fin de saison de croissance, au cours des deux années, la faible variation de la densité d'espèces, de la richesse spécifique globale de la station et de l'importance relative de l'espèce dominante montre que le nombre d'espèces pouvant coexister, tant à l'échelle du quadrat que de la station, est à peu près constant d'une année sur l'autre. En revanche, la hiérarchie des dominances varie entre les deux années, ce qui suppose l'existence, au cours de la période d'installation des plantules, de facteurs qui contrôlent le jeu compétitif en favorisant chaque année une espèce différente. L'inversion du succès compétitif peut être une réponse aux variations temporelles des ressources (HUTCHINSON, 1948 ; RICE, 1989 & 1992). Dans les communautés d'espèces annuelles, l'irrégularité de la pluviosité (quantité et répartition) est responsable d'une grande variation des rythmes de germination entre les années, comme entre 1986 et 1987. De même qu'en Californie, le stade le plus sensible du cycle court des espèces annuelles se situe au moment de la composition du tapis herbacé en cours d'installation, quand la variation des précipitations entre les années est la plus grande. Les périodes de sécheresse du début de la saison des pluies (comme en 1987, par exemple) libèrent des emplacements qui peuvent ensuite être occupés par d'autres espèces ayant une période, un taux et un rythme de germination

FIG. 5.— Phénologie des espèces herbacées et de quelques espèces ligneuses en relation avec l'évolution saisonnière des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol ferrugineux à Mouda.

*Phenology of the herbaceous species and of some woody species in relation to the seasonal changes of the main climatic factors and the soil water availabilities in ferruginous soil in Mouda.*

différents de celles ayant germé après les toutes premières pluies (VAN DER MAAREL, 1988 ; HUENNEKE & MOONEY, 1989 ; RICE, 1992). Des expérimentations ont montré l'importance des conditions de l'environnement au moment des germinations sur le succès compétitif des espèces (RICE, 1989). L'interaction entre la capacité à germer et à s'installer des espèces et la variation des conditions hydriques contribuent fortement au changement annuel de la hiérarchie des espèces.

Cependant, d'autres facteurs sont susceptibles d'intervenir pour modérer l'ampleur de la domination d'une seule espèce chaque année. La fertilité peu élevée du sol sur la profondeur d'occupation par les racines des plantes annuelles limite la compétition en réduisant la vitesse de croissance des plantes, donc la vitesse à laquelle les populations atteignent l'équilibre compétitif (FROST *et al.*, 1986 ; VAN DER MAAREL, 1988 ; SCHOLLES, 1990). Cela conduit à la coexistence d'un plus grand nombre de compétiteurs potentiels pour l'eau et limite la dominance de quelques uns. Une dominance prononcée indiquerait en effet une fertilité chimique élevée (VAN DER MAAREL, 1988). Cette hypothèse se confirme car les vertisols en bon état du même bassin versant montrent une dominance constante de *Loudetia togoensis* (SEGHIERI *et al.*, 1994). Enfin, l'âge récent de la jachère (cinq ans) implique l'existence d'une dynamique post-culturale (succession secondaire) de remplacement progressif des espèces adventices qui contribuerait à la faible variation du nombre total d'espèces d'une année à l'autre (MITJA, 1990 ; FLORET & PONTANIER, 1993).

Ainsi, la structure de la strate herbacée qui se développe sur le sol ferrugineux étudié subit des variations interannuelles qui semblent refléter l'absence d'équilibre dynamique (HUTCHINSON, 1948 ; VAN DER MAAREL, 1988 ; RICE, 1989 & 1992). Cet état est entretenu par la variabilité interannuelle des précipitations en début de saison, au moment où les plantules sont en concurrence pour la colonisation du territoire, en combinaison avec une fertilité peu élevée constituant un stress supplémentaire au cours de leur croissance. Il est probablement favorisé encore par une dynamique de succession post-culturale. Le pâturage devrait également contribuer à retarder l'accession à un équilibre stable de la communauté en perturbant le jeu compétitif naturel de façon hétérogène à l'échelle de la station (HARPER, 1977). Le cycle de vie court des espèces annuelles représente une stratégie adaptative à un environnement où le risque de mortalité est élevé (SCHAFFER & GADGIL, 1975 ; SEGHIERI *et al.*, 1995).

Les rythmes phénologiques observés sur les espèces ligneuses sur sol ferrugineux au Nord-Cameroun concordent avec ceux observés par d'autres auteurs ayant travaillé sur les mêmes espèces en savane africaine (MENAUT & CÉSAR, 1979 ; POUPON, 1979 ; PIAT *et al.*, 1980 ; NOUVELLET, 1987 ; FOURNIER, 1990). La répartition des

pluies n'apparaît pas comme un facteur aussi limitant pour l'activité des espèces ligneuses que pour les espèces annuelles. Celles-ci montrent une grande diversité de la période de feuillaison et de reproduction. L'eau disponible tout au long de l'année en profondeur permet l'expression de stratégies très différentes. Cependant, ce qui est commun à la plupart des espèces ligneuses étudiées est qu'elles sont "arido-actives", au sens d'EVENARI (1986), quelle que soit la phase phénologique en cours en saison sèche. Une activité en saison sèche est possible grâce à un système racinaire pérenne leur permettant d'atteindre des ressources hydriques et minérales plus abondantes et plus durables en profondeur qu'en surface. En effet, les racines des plantes ligneuses sur cette station peuvent descendre à plusieurs mètres de profondeur, malgré une densité racinaire plus élevée en surface (SEGHIERI, 1995). De plus, l'existence d'organes de stockage de l'eau dans le tronc ou les racines n'est pas à exclure (KEMP, 1983). Les espèces présentes sur les sols très dégradés du bassin versant, dans lesquels l'infiltration est réduite aux premiers centimètres de profondeur, ont une activité limitée par la durée de la saison des pluies comme les plantes annuelles (SEGHIERI *et al.*, 1995). La grande gamme de rythmes de vie des espèces ligneuses étudiées contribue à la stabilité de leur coexistence, contrairement aux communautés d'espèces annuelles. Le décalage des différentes phases phénologiques qui existe entre les espèces leur permet de se maintenir dans des conditions très variables dans le temps et dans l'espace. Malgré le passage du feu en saison sèche, la reprise des activités de saison sèche est assez rapide, ce qui suppose une bonne adaptation également à cette perturbation.

Cependant, en saison des pluies, l'activité des espèces ligneuses est très importante aussi au moment où les espèces annuelles se développent. Ce chevauchement des activités des deux composantes de la savane participe à l'assèchement rapide du sol dans les horizons superficiels. L'activité simultanée des arbres accroît la contrainte subite par les plantes herbacées (variations rapides du stock d'eau et fertilité peu élevée) et contribue à limiter la durée de leur cycle de vie.

## CONCLUSION

La grande variabilité des ressources en eau dans les horizons de surface accessibles aux espèces annuelles les rend nettement tributaires de la répartition des pluies, et ce d'autant plus que leur croissance est limitée par une fertilité chimique du sol peu élevée dans ces horizons. La précarité de la survie des espèces herbacées et de leur régénération est renforcée par une concurrence directe des plantes ligneuses pérennes en saison des pluies. Les espèces ligneuses pallient les variations de la pluviosité par la pérennité de leur système souterrain, le plus grand

volume de sol exploité et l'accès à des ressources plus abondantes et durables en profondeur.

Cette étude montre que la coexistence et la dominance dans les communautés d'espèces annuelles sont principalement déterminées par les possibilités d'installation des plantes en fonction des variations successives des ressources disponibles et des contraintes qu'elles subissent. Dans des environnements très changeants comme celui décrit ici, les conditions optimales de régénération (installation, croissance et reproduction) peuvent différer en fonction des espèces (CHESSON & HUNTLY, 1989). Cependant, les périodes où ces conditions se réalisent sont tellement limitées dans le temps, et leur chevauchement est tellement important (comme celui des phénophases), qu'elles peuvent difficilement être différenciées et comparées. Ainsi, des espèces presque identiques du point de vue de leurs niches écologiques peuvent coexister conformément aux considérations théoriques récentes (CHESSON, 1991 ; VAN DER MAAREL & SYKES, 1993).

#### REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à Mr LE FLOC'H (CNRS, CEFÉ, Montpellier).

#### BIBLIOGRAPHIE

- BRABANT, P. & GAUVAUD, M., 1985.— *Les sols et les ressources en terre du Nord-Cameroun*. Carte et notice expl. N° 103. MESRES-IRA, Yaoundé (Cameroun) - ORSTOM ed., Paris.
- CASENAVE, A. & VALENTIN, C., 1989.— *Les états de surface de la zone sahéliennes. Influence sur l'infiltration*. ORSTOM ed., coll. Didactiques, Paris.
- CHESSON, P., 1991.— A need for niches ? *Trends Ecol. Evol.*, 6 : 26-28.
- CHESSON, P. & HUNTLY, N., 1989.— Short-term stabilities and long-term community dynamics. *Tree*, 4 : 293-298.
- DURANTON, J.-F., 1978.— Étude phénologique de groupements herbeux en zone tropicale semi-aride I. Méthodologie. *Adansonia*, ser. 2, 18 : 183-197.
- EVENARI, M., 1986.— Adaptation of plants and animals to the desert environment. In : EVENARI, M., NOY-MEIR, R.I. & GOODALL, D.W. (eds.), *Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the World 12B*. Elsevier, Amsterdam : 79-92.
- FLORET, C. & PONTANIER, R., 1993.— Recherches sur la dynamique de la végétation des jachères en Afrique tropicale. In : FLORET, C. & SERPENTINÉ, G., *La jachère en Afrique de l'Ouest*. Éditions de l'ORSTOM, coll. Colloques et Séminaires, Paris : 33-46.
- FOURNIER, A., 1990.— *Phénologie, croissance et production végétale dans quelques rares savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient de sécheresse*. Éditions de l'ORSTOM, coll. Etudes et Thèses, Paris.
- FROST, P., MEDINA, E., MENAUT, J.C., SOLBRIG, O., SWIFT, M. & WALKER, B.H., 1986.— *Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for collaborative programme of research*. IUBS-Unesco-MAB, Biology International, special issues N° 10.
- GROUZIS, M. & SICOT, M., 1980.— Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : Influence de quelques facteurs écologiques. In : LE HOUEROU, H.N. (ed.), *Les fourrages ligneux en Afrique. Etat actuel des connaissances*. Colloque sur les fourrages ligneux en Afrique, Addis-Abeba, 8-12 avril 1980. Centre International pour l'Élevage en Afrique, Addis-Abeba : 231-237.
- HARPER, J.L., 1977.— *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HUENNEKE, L.F. & MOONEY, H.A., 1989.— The California annual grassland : an overview. In : HUENNEKE, L.F. & MOONEY, H.A., *Grassland structure and function. California annual grassland*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London : 213-218.
- HUTCHINSON, G.E., 1948.— Circular causal systems in ecology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 50 : 221-246.
- HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J.M., 1954-1972.— *Flora of West tropical Africa*, second edition. Crown Agents for Oversea Governments and Administrations, Millbank, London.
- KEMP, P.R., 1983.— Phenological patterns of Chihuahuan desert plant in relation to the timing of water availability. *J. Ecology*, 73 : 427-436.
- LETOUZEY, R., 1985.— *Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000, 1*. IRA (Herbier National), Yaoundé (Cameroun)-Institut de la carte Internationale de la Végétation, Toulouse.
- MENAUT, J.C. & CÉSAR, J., 1979.— Structure and primary productivity of Lamto savanna, Ivory Coast. *Ecology*, 60 : 1197-1210.
- MILNER, C. & HUGUES, R.E., 1968.— *Methods for the measurement of the primary production of grassland*. IBP Handbook N°6, Blackwell Scientific publications.
- MITJA, D., 1990.— *Influence de la culture itinérante sur la végétation d'une savane humide de Côte d'Ivoire (Booro-Borotou ; Touba)*. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI.
- NOUVELLET, Y., 1987.— *Fiches techniques de diverses essences de la région de Maroua*. MESRES-IRA-CRF, Maroua (Cameroun).
- PENNING DE VRIES, F.W.T. & DJITEYE, M.A., 1982.— *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen (Pays-Bas).
- PIOT, J., NEBOUT, J.P., NANOT, R. & TOUTAIN, B., 1980.— *Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques. Etude quantitative dans la zone sud de la mare d'Oursi (Haute-Volta)*. GERDAT-CTFT-IEMVT.
- POUPON, H., 1979.— Etude de la phénologie de la strate ligneuses à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bulletin IFAN*, tome 41, sér. A, n°1 : 44-85.
- RAMADE, F., 1984.— *Éléments d'écologie : écologie fondamentale*. McGraw-Hill, Paris : 309-314.
- RICE, K.J., 1989.— Competitive interactions in California annual grasslands. In : HUENNEKE, L.F. & MOONEY, H.A., *Grassland structure and function. California annual grassland*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London : 59-71.
- RICE, K.J., 1992.— Theory and conceptual issues. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 42 : 9-26.
- SCHAFFER, W.M. & GADGIL, M.D., 1975.— Selection for optimal life history in plants. In : CODY, M.L. & DIAMOND, J.M. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge : 142-153.
- SCHOLERS, R.J., 1990.— The influence of soil fertility on the ecology of southern African dry savannas. *J. Biogeography*, 17 : 415-419.

- SEGHIERI, J., 1990.— *Dynamique saisonnière d'une savane sudano-sahélienne au Nord-Cameroun*. Thèse de Doctorat, Univ. Sciences et Techniques, Montpellier II.
- SEGHIERI, J., 1995.— The rooting patterns of woody and herbaceous plants in a savanna; are they complementary or in competition? *Afr. J. Ecol.* 23 : 358-365.
- SEGHIERI, J., FLORET, C. & PONTANIER, R., 1994.— Development of an herbaceous cover in a Sudano-Saharan savanna in North Cameroon in relation to available water. *Vegetatio*, 114 : 175-184.
- SEGHIERI, J., FLORET, C. & PONTANIER, R., 1995.— Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *J. Trop. Ecol.*, 11 : 237-254.
- SEINY-BOUKAR, L., 1990.— *Régime hydrique et érodibilité des sols au nord du Cameroun. Propositions d'aménagement*. Thèse de 3° cycle, Univ. de Yaoundé (Cameroun), Fac. Sciences, Départ. Sciences de la Terre.
- STROOSNIJDER, L. & VAN HEEMST, H.D.J., 1982.— La météorologie du sahel et du terrain d'étude. In: PENNING DE VRIES, F.W.T. & DIITEYE, M.A., *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Pays-Bas : 37-51.
- THEBE, B., 1987.— *Hydrodynamique de quelques sols du Nord-Cameroun, bassin versant de Mouda. Contribution à l'étude des transferts d'échelle*. Thesis of 3° cycle, Univ. Sciences et Techniques, Montpellier II.
- VAN DER MAAREL, E., 1988.— Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. In: DURING, H.J., WERGER, M.J.A. & WILLEMS, H.J. (eds.), *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Acad. Publish. bv, La Hague : 1-14.
- VAN DER MAAREL, E. & SYKES, M.T., 1993.— Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.*, 4 : 179-188.
- WALTER, H., 1971.— *Ecology of tropical and sub-tropical vegetation*. Oliver & Boyd eds., Edinburg : 238-298.

#### ENGLISH ABRIDGED VERSION

Dynamics of annual community and life cycles of annual and woody plants are studied in a Sudano-Saharan savanna in the northern Cameroon (LETOUZEY, 1985) on a ferruginous soil. This type of soil covers 562 260 ha in the Bénoué basin (BRABANT & GAVAUD, 1985). The station is located at the top of the catena of the Mouda watershed, 30 km south of Maroua, in the Diamaré plain. It is sandy in the upper horizons (down to 35 cm of depth) and sandy clay appears deeper down. Ferruginized gravel is scattered on the surface. Hardpan fragments are present in both horizons. The site is a recent fallow of five years old. The savanna undergoes an annual dry period of six to eight months, despite an average annual rainfall of 800 mm between May and September. Firstly we analysed how rainfall distribution and soil moisture regime influenced the establishment, development and final structure of the annual herbaceous cover during two rainy seasons (1986 and 1987). Secondly, we focused on

the phenological rhythms of herbaceous and woody strata in relation to the distribution of soil water availability.

Rainfall data were measured using a rain gauge. Soil moisture content was measured using a neutron humidimeter (SOLO 20) until 80 cm of depth. Because of the imprecise measurements of the neutron probe for the first 20 cm of soil, for this layer additional data were obtained by the gravimetric method. We calculated available soil water for plants, i.e. soil water humidity above -1.6MPa. Relative humidity and temperature data were provided by the nearby meteorological station at Maroua-Agro, representative of the study area. To collect data on the phenology of woody plants, we employed the method of GROUZIS & SICOT (1980). Only the most abundant species were included. For the readings on the annual herbaceous stratum, 35 quadrats (30x30cm) were installed in 1986. Among them, 15 were conserved in 1987, this last number of quadrats being sufficient to take into account 80 % of species (after the charts of GREIG SMITH in MILNER & HUGUES, 1968). According to the method proposed by DURANTON (1978), we monitored the seasonal and inter-annual trends in total cover, floral composition, richness in species, relative cover of each dominant species and phenology of every species. We did monthly readings during the dry season and weekly readings during the rainy season.

Results showed two contrasted rainy seasons. In 1986 the total rainfall was 715 mm, well distributed over the wet season. 1987 was a drier year with 559 mm and with a more irregular distribution of rain events. In the upper layers, ferruginous soil does not buffer the weekly changes of the rainfall, because of its sandy texture. It has a low water holding capacity and a small potential water reserve. The presence of surface iron pan led to a small soil depth that diffused roots of annuals Graminae can exploit (WALTER, 1971; SEGHIERI, 1995). Consequently, herbaceous stratum development and life cycle are strongly dependent on rainfall distribution. More particularly, the beginning of the rainy season is crucial for the final pattern of this layer. Irregular distribution, as in 1987, doomed to failure the first seedlings and shortened the growth period of lastly germinated and surviving plants. Thus the maximum cover was low and was reached earlier in 1987 than in 1986.

Combined with a low chemical fertility, the seasonal variation of water availability in the soil leads to a constant number of species, an annual change of species hierarchy, but a contribution of the dominant species being constant (RICE, 1989; SEGHIERI *et al.*, 1994). It is a "non-equilibrium coexistence" (VAN DER MAAREL, 1988). This non equilibrium is probably increased by a post-cultural succession of this recent fallow (MITJA, 1990; FLORET & PONTANIER, 1993) and by human disturbances (fire, pasture).

From 35 cm of depth layers were clayey with a higher chemical fertility than in the upper layers. During the dry season, these layers held available water. The woody plants, which had access to these resources (SEGHIERI, 1995), through a permanent underground system, showed a wide variety of phenological rhythms. During two years, there was at least one species with leaves, flowers or fruits. Consequently, the woody stratum is more independent of the variability of rainfall distribution than the herbaceous stratum. On ferruginous soil, at the beginning of the rainy season, the woody stratum would be more efficient than the annual plants in the exploitation of soil water because of its perennity and the exploitation of a larger soil surface. That would constitute an additional constraint for the annual stratum and dry out more quickly the upper horizons.