

5

STRATÉGIES DE CROISSANCE DE DEUX GRAMINÉES PÉRENNES
DES SAVANES SOUDANIENNES D'AFRIQUE DE L'OUEST
ANDROPOGON ASCINODIS ET *SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM*

Anne FOURNIER

*Muséum National d'Histoire Naturelle, Ecologie Générale, Brunoy**

Les Graminées pérennes prédominent largement dans la strate herbacée des savanes tant en fréquence qu'en biomasse. La majorité des espèces a une morphologie, un mode de croissance et un mode de reproduction très semblables : leur croissance est clonale, leur reproduction se fait pour l'essentiel par multiplication végétative, même si des semences sont produites chaque année. Il n'y a même pas entre elles de partage temporel du milieu par étalement des floraisons comme dans les savanes du Venezuela (Silva et Ataroff, 1985) car presque toutes se reproduisent sexuellement au même moment. Sur les vingt espèces les plus communes, quinze sont ainsi très proches. On peut alors se demander ce qui permet la coexistence d'espèces si semblables.

L'objet du présent travail est de comparer la stratégie globale de croissance d'*Andropogon ascinodis* C.B. Cl. et de *Schizachyrium sanguineum* (Retz) Alston qui dominent conjointement dans la majorité des faciès naturels des savanes soudaniennes d'Afrique de l'Ouest. Ces espèces sont par ailleurs parmi les premières Graminées pérennes à se réinstaller après une mise en culture. La première partie des résultats concerne la morphologie, dont certains traits reflètent le déroulement du programme de croissance de l'espèce (ou modèle « architectural » au sens de Hallé *et al.* ; 1978). La taille, le nombre et l'arrangement des modules morphologiques à différents niveaux de hiérarchie (feuille, talle, touffe) peuvent ainsi renseigner sur le mode de croissance des plantes. La seconde partie du travail concerne le rythme et la durée des diverses étapes de la croissance (variations saisonnières des effectifs de feuilles et de tiges, durée de vie des feuilles, etc.) ; elle s'appuie sur de précédents travaux auxquels il sera largement fait appel (Fournier, 1982a, 1983, 1984, 1989, 1991).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le milieu naturel

L'étude a été menée dans les localités de Ouango-Fitini en Côte-d'Ivoire (09° 35' N, 04° 01' W) sur sous-sol schisteux, et de Nazinga au Burkina Faso

* Adresse actuelle : Antenne ORSTOM, B.P. 171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.

06 AOUT 1992

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36.510 ex 1

Cote : B

1987 M

(11° 04' N, 01° 16' W) sur granite. Une unique saison des pluies y alterne avec une saison sèche de six mois à Ouango-Fitini (octobre à mars) et de sept mois à Nazinga (octobre à avril). Le total annuel moyen des précipitations en mm est de 1100 à Ouango-Fitini et de 995 à Nazinga (respectivement 1088 et 753 pour les années d'étude). Les températures moyennes annuelles sont respectivement de 27,0 °C et de 27,7 °C. Ces régions à forts contrastes climatiques saisonniers et interannuels sont par ailleurs régulièrement parcourues par des feux de saison sèche qui maintiennent la végétation sous sa forme actuelle.

Les sites d'étude

Les travaux ont été menés au cours des années 1980, 1985 et 1986 dans cinq faciès (Tab. I), dont la description détaillée a été faite ailleurs (Fournier, 1991). Il s'agit de savanes relativement peu anthropisées : ni pâturées ni mises en culture depuis de longues périodes, elles subissent cependant les feux comme tous les milieux « naturels » de ces régions.

TABLEAU I

Description succincte des faciès et des études qui y ont été menées.

LOCALITÉS	OUANGO-FITINI (1980)*		NAZINGA (1985 et 1986)**		
	01	02	N1	N2	N3
NOM DU FACIÈS					
TOPOGRAPHIE	bas de pente	mi-pente	plateau	haut de pente	mi-pente
SOL		ferrugineux tropical			
	remanié ferrallitique sur schistes		lessivé	lessivé à poches et concrétions	lessive indurée
RECOUVREMENT LIGNEUX	2 %	30 %	2 %	5 %	20 %
ESPÈCES ÉTUDIÉES					
<i>Andropogon ascinodis</i>	2	1	1	1	1
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	1	2	1	1	3
Etude morphologique	non	non	non	oui	non
Dynamique foliaire	oui	oui	oui	oui	oui
Dynamique des talles	non	non	oui	oui	oui
Floraison	oui	oui	oui	oui	oui

* OUANGO-FITINI (1980)
(Parc National de la Comoe)
01 : Savane herbeuse
02 : Savane arbustive

** NAZINGA (1985 et 1986)
(Ranch de gibier de Nazinga)
N1 : Savane herbeuse
N2 : Savane arbustive
N3 : Savane arborée

1, espèce présente et étudiée ; 2, espèce présente mais non étudiée ; 3, espèce absente.

Rappels sur la morphologie et la biologie des Graminées pérennes

Leur séquence de développement est conforme au modèle architectural de Tomlinson défini par Hallé *et al.* (1978). Les feuilles du premier axe issu de la graine ont la phyllotaxie distique propre aux parties végétatives des Graminées. Dans sa partie inférieure, constituée d'entre-nœuds courts, apparaissent ensuite des axes secondaires qui peuvent se ramifier selon une séquence semblable, puis éventuellement des axes tertiaires, etc... : le mode de croissance est ainsi typiquement clonal (Fig. 1). La zone épaissie des entre-nœuds courts, souvent à moitié enfouie dans le sol, constitue un « plateau de tallage » qui persiste d'une année sur l'autre. Des « bourgeons d'innovations », dont une partie au moins commence immédiatement à se développer (Fournier, 1991), s'y forment dès octobre ou novembre. Ils fourniront les nouveaux axes lors de la « repousse » consécutive au feu.

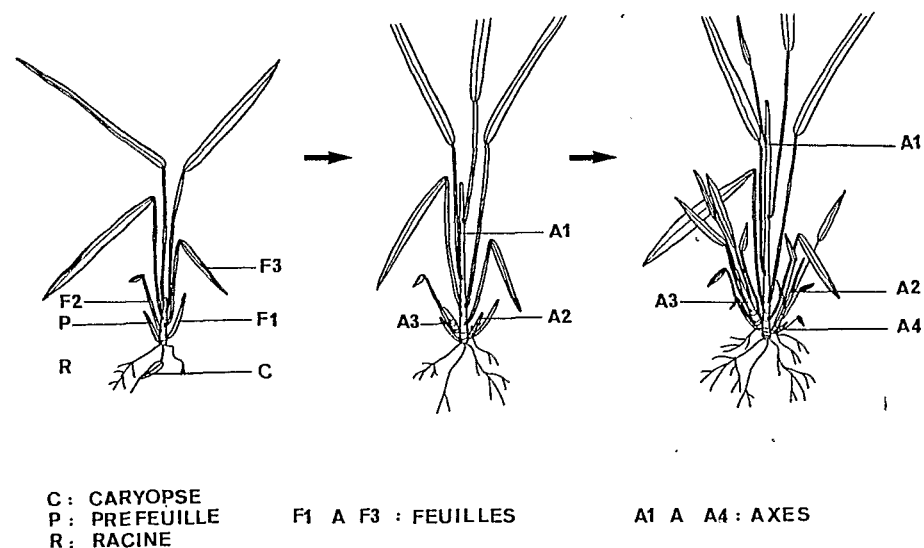


Figure 1. — Schéma de développement des Graminées pérennes tropicales (d'après Fournier, 1991).

De la base vers le sommet, les entre-nœuds sont de plus en plus longs dans toute la partie végétative de l'axe, puis à nouveau assez brusquement plus courts dans sa partie sexualisée. Le passage des entre-nœuds courts aux longs se fait presque sans transition, si bien que l'on distingue nettement les deux zones. Des « ramifications aériennes » (Jacques-Félix, 1962) prennent en outre souvent place dans la partie sexualisée de l'axe (entre-nœuds longs). Elles n'ont généralement pas — ou très peu — d'entre-nœuds courts, contrairement aux ramifications basales, qui en possèdent toujours plusieurs.

L'essentiel des données a été réuni en 1986 dans le faciès arbustif de Nazinga (Tab. I) pendant le mois d'octobre, époque de la reproduction sexuée des Graminées et de leur développement maximal. Elles deviennent ensuite assez rapidement sénescentes, puis le feu détruit l'ensemble de leurs parties aériennes.

Les traits architecturaux ou morphologiques étudiés sont :

- la hauteur et le nombre d'axes des touffes ;
- la « production » ou « descendance » des axes ;
- la longueur du limbe de la plus grande feuille ;
- le nombre d'entre-nœuds longs et courts ;
- la longueur de certains entre-nœuds.

Les axes apparus sur le plateau de tallage après le passage du feu sont dits d'ordre I, leurs ramifications d'ordre II, etc... Des ordres supérieurs à III n'ont pas été rencontrés dans les populations étudiées.

Pour déterminer la taille maximale moyenne des plantes, la hauteur de 10 touffes par espèce et par faciès a été suivie chaque mois pendant une année, en 1980 à Ouango-Fitini et en 1985 à Nazinga.

Le nombre moyen d'axes de 500 touffes prises au hasard a été évalué pour chaque espèce en octobre 1986 dans la savane arbustive de Nazinga. Seuls les axes développés, fleuris ou non, à l'exclusion des innovations ne comportant encore que des entre-nœuds courts, ont été pris en compte.

La longueur du limbe de la plus grande feuille a été mesurée sur 78 axes chez *Schizachyrium* et 27 axes chez *Andropogon* (tous de premier ordre).

Les entre-nœuds ont été comptés sur 232 axes (dont 107 d'ordre I et 88 d'ordre II) chez *Schizachyrium* et sur 129 axes (dont 103 d'ordre I et 26 d'ordre II) chez *Andropogon*.

La longueur des troisième, quatrième et cinquième entre-nœuds longs a été mesurée pour des axes de premier ordre intacts et fleuris (106 chez *Andropogon* et 109 chez *Schizachyrium*). Cette région correspond toujours à l'endroit des axes où les entre-nœuds deviennent de plus en plus longs. Sont ainsi exclus des mesures les entre-nœuds intermédiaires entre longs et courts que l'on rencontre parfois à la limite des deux zones de l'axe, ainsi que les axes incomplètement développés, malades ou traumatisés. L'entre-nœud le plus long a en outre été mesuré sur une centaine d'axes chez *Andropogon* et chez *Schizachyrium*.

La « descendance » ou « production » de 500 axes ayant visiblement subi le feu a été dénombrée : elle est définie comme l'ensemble des axes d'ordre quelconque que porte en octobre un axe formé lors d'un cycle précédent. L'axe « père », dont l'apex a été détruit, ne comporte plus alors que la base de sa tige, restée vivante. C'est une descendance « nette » qui est ainsi mesurée, car certains axes peuvent avoir déjà disparu avant le dénombrement. Diverses catégories y ont été distinguées : les axes fleuris, les axes traumatisés ou morts, et les axes à croissance inachevée.

Méthodologie de l'étude de croissance

Les plantes ont été suivies par marquage en conditions naturelles dans cinq faciès (Tab. I), selon une méthode qui s'inspire de celle publiée par Coupland (1974). Une description détaillée en a déjà été donnée à plusieurs reprises (Fournier, 1982a, 1983, 1984, 1991).

A intervalles d'un mois, les feuilles nouvellement apparues sur une dizaine de touffes sont dénombrées et marquées d'un point de couleur. Les feuilles anciennement marquées sont à nouveau dénombrées en distinguant les vivantes des mortes d'une part, les différentes cohortes (une couleur par date de marquage) d'autre part. L'évolution saisonnière du nombre des tiges par simple comptage (sans marquage) a conjointement été suivie à Nazinga.

Sont ainsi évalués : l'effectif des feuilles vivantes et mortes à chaque date, leur répartition en classes d'âge, le nombre de feuilles apparues ou disparues entre les relevés pour l'ensemble de la touffe, la durée moyenne de vie des feuilles pour chacune des cohortes. La durée de vie des cohortes est définie par le paramètre T50, temps de disparition de 50 % des effectifs, et par l'espérance de vie qui correspond à la durée moyenne de vie des feuilles encore présentes à l'âge considéré. Les comptages de tiges permettent de connaître les variations saisonnières de leurs effectifs et de calculer le nombre moyen de feuilles vivantes par tige. Plutôt que d'étudier la composition en classes d'âge des

populations cohorte par cohorte (voir Fournier, 1983, 1984, 1989, 1991), on a préféré ici ne distinguer que deux catégories : les feuilles jeunes (moins d'un mois) et les feuilles âgées (plus d'un mois).

RÉSULTATS

A. — LA MORPHOLOGIE

1. Comparaison de la morphologie des deux espèces

Hauteur moyenne des touffes. Chez *Andropogon ascinodis*, elle avoisine le mètre (Tab. II), les différences entre faciès, mises à l'épreuve du test de la somme des rangs (Snedecor et Cochran, 1984), ne sont pas significatives. Chez *Schizachyrium sanguineum*, elle est voisine de 1,5 m à Nazinga, la faible différence entre les deux faciès est significative (test de comparaison de la somme des rangs au seuil de sécurité 0,001). La moyenne de Ouango-Fitini, bien que plus faible, ne diffère pas significativement des deux précédentes car les valeurs de l'échantillon sont dispersées.

TABLEAU II

Hauteur moyenne en cm de 10 touffes de Schizachyrium sanguineum et d'Andropogon ascinodis à l'époque de la floraison (octobre) en 1985 à Nazinga (Burkina Faso).

	<i>Andropogon ascinodis</i>	<i>Schizachyrium sanguineum</i>	Signification de la différence*
NAZINGA			
Savane herbeuse	114 ± 34	149 ± 18	+
Savane arbustive	95 ± 44	145 ± 15	+
Savane arborée	120 ± 45	—	
OUANGO-FITINI			
Savane herbeuse	—	98 ± 52	
Savane arbustive	125 ± 50	—	

+ indique une différence significative entre les deux espèces, au seuil de sécurité de 0,05, test de rang de Mann-Whitney-Wilcoxon.

Dans les faciès communs aux deux espèces (Nazinga), la hauteur moyenne des touffes est significativement plus élevée pour *Schizachyrium* que pour *Andropogon* (Tab. II).

Nombre moyen d'axes par touffe et taille maximale du limbe. Le nombre d'axes est significativement plus faible (Tab. III), mais le limbe est une fois et demie plus long (Tab. IV) chez *Andropogon* que chez *Schizachyrium*.

TABLEAU III

Nombre moyen d'axes de 500 touffes de *Schizachyrium sanguineum* et d' *Andropogon asciodis* à l'époque de la floraison (octobre) en 1985 dans une savane arbustive de Nazinga (Burkina Faso).

<i>Andropogon asciodis</i>	23,0 ± 0,6
<i>Schizachyrium sanguineum</i>	18,3 ± 0,5
différence <i>Andropogon-Schizachyrium</i> t de Student à 998 ddl : + 5,81*	4,7 ± 0,8

* Valeur significative au seuil de sécurité 0,05.

TABLEAU IV

Longueur moyenne en cm du limbe de la plus grande feuille chez les axes d'ordre I des populations de *Schizachyrium sanguineum* et d' *Andropogon asciodis* d'une savane arbustive de Nazinga (Burkina Faso) en 1986 à l'époque de la floraison (octobre).

<i>Andropogon asciodis</i> (27 limbes)	45,27 ± 5,11
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (78 limbes)	30,49 ± 6,28
Différence entre les espèces t de Student à 103 ddl : 12,17*	14,77

* Valeur significative au seuil de sécurité 0,01.

Nombre moyen d'entre-nœuds. Les axes d'ordre I possèdent plus d'entre-nœuds (courts et longs) chez *Schizachyrium* que chez *Andropogon*, mais c'est l'inverse pour les axes d'ordre II (Tab. V). Chez les deux espèces, le nombre des entre-nœuds longs est toujours supérieur à celui des entre-nœuds courts, tant dans les axes d'ordre I que dans ceux d'ordre II (Tab. V).

Chez les deux espèces, les axes d'ordre I ont plus d'entre-nœuds courts que ceux d'ordre II, la différence étant cependant plus marquée chez *Schizachyrium* (Tab. VI). Le nombre d'entre-nœuds longs est également plus élevé chez *Schizachyrium* pour l'ordre I, alors qu'il n'y a aucune différence entre axes d'ordre I et II chez *Andropogon* (Tab. VI).

Longueur moyenne des entre-nœuds. Dans les axes d'ordre I, elle augmente significativement du troisième au cinquième chez les deux espèces, comme il est habituel chez les Graminées (Tab. VII). Ces longueurs, ainsi que celle de l'entre-nœud le plus long, sont environ deux fois moins grandes chez *Schizachyrium* que chez *Andropogon* (Tab. VII).

Production. La « production » d' *Andropogon* est presque double de celle de *Schizachyrium* (Fig. 2). La répartition des axes fils dans les diverses catégories diffère : *Andropogon* a environ deux fois plus d'axes à croissance inachevée, mais

TABLEAU V

Statistique du nombre d'entre-nœuds des axes fleuris dans les populations de *Schizachyrium sanguineum* et d' *Andropogon asciodis* d'une savane herbeuse de Nazinga (Burkina Faso) en octobre 1986.

	AXES D'ORDRE I		
	courts	longs	total
<i>Andropogon asciodis</i> (103 axes)	7,63 ± 2,16	12,26 ± 2,13	19,89 ± 2,93
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (107 axes)	9,40 ± 2,48	13,30 ± 1,98	22,71 ± 3,67
	AXES D'ORDRE II		
	courts	longs	total
<i>Andropogon asciodis</i> (27 axes)	6,44 ± 2,12	11,89 ± 3,10	18,26 ± 2,93
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (87 axes)	0,66 ± 0,87	3,37 ± 2,55	4,02 ± 2,93

DIFFÉRENCE : *Andropogon* - *Schizachyrium*

		t de STUDENT
ORDRE I ORDRE II	Entre-nœuds courts - 1,77 ± 0,32 5,79 ± 0,42	- 5,52* (208 ddl) 13,84* (112 ddl)
	Entre-nœuds longs - 1,04 ± 0,28 8,52 ± 0,66	- 3,65* (208 ddl) 12,97* (112 ddl)
ORDRE I ORDRE II	Total (courts + longs) - 2,82 ± 0,46 14,24 ± 0,92	- 6,16* (208 ddl) 15,55* (112 ddl)

COMPARAISON ENTRE-NŒUDS COURTS ET LONGS PAR ESPÈCE

	DIFFÉRENCE EL-EC	t de STUDENT
<i>Andropogon asciodis</i>		
ORDRE I	4,63	15,48* (204 ddl)
ORDRE II	5,58	9,53* (50 ddl)
<i>Schizachyrium sanguineum</i>		
ORDRE I	3,90	12,71* (212 ddl)
ORDRE II	2,70	9,44* (174 ddl)

* Valeur de t significative au seuil de sécurité 0,05.

moins d'axes traumatisés ou morts et moins d'axes fleuris ; ces différences sont significatives (test de Student, seuil de sécurité de 0,05 au moins).

2. Signification des différences entre les deux espèces

Les différences découlent en fait du type de construction et de croissance des deux espèces. Chez *Andropogon* les axes d'ordre II sont en majorité des ramifica-

Comparaison du nombre d'entre-nœuds des axes fleuris de différents ordres dans les populations de *Schizachyrium sanguineum* et d'*Andropogon ascinodis* d'une savane herbeuse de Nazinga (Burkina Faso) en octobre 1986.

ESPÈCE	(ORDRE I-ORDRE II)	
	courts	longs
<i>Andropogon ascinodis</i> t de Student à 127 ddl	+ 0,94 ± 0,40 2,36*	- 0,01 ± 0,53 - 0,01
<i>Schizachyrium sanguineum</i> t de Student à 193 ddl	+ 8,75 ± 0,26 34,05*	+ 9,95 ± 0,33 30,00*

* Valeur de t significatives au seuil de sécurité 0,05.

Andropogon ascinodis Schizachyrium sanguineum

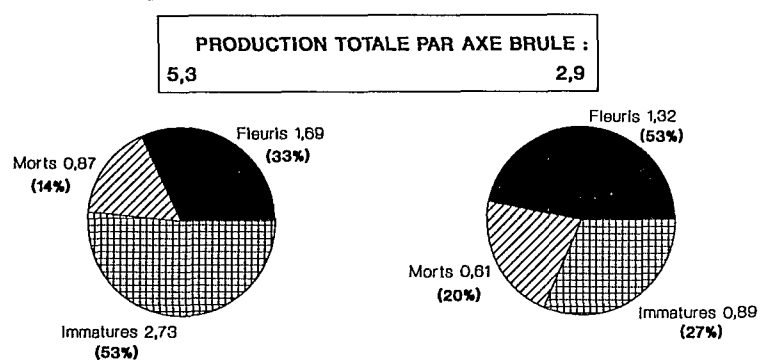


Figure 2. — Descendance moyenne d'un axe ayant subi le feu chez les populations naturelles d'*Andropogon ascinodis* et de *Schizachyrium sanguineum* dans une savane herbeuse de Nazinga au Burkina Faso en octobre 1986.

tions de la zone à entre-nœuds courts (donc basales) : chez *Schizachyrium* ce sont plutôt des ramifications « aériennes » de la zone à entre-nœuds longs. Chez *Schizachyrium* après la mise en place des axes d'ordre I, la ramification basale, assez rare, est en effet surtout liée à des traumatismes de l'axe père. Chez *Andropogon* au contraire elle semble faire partie de la séquence normale de développement de la plante (l'effectif des axes basaux d'ordre II atteint près d'un quart de celui des axes d'ordre I). C'est pourquoi les axes d'ordre I et II se ressemblent davantage chez *Andropogon* que chez *Schizachyrium* (voir Tab. VI).

L'importante proportion d'axes à croissance inachevée chez *Andropogon* va de pair avec leur mise en place continue au cours de l'année : beaucoup d'entre eux étant encore très jeunes à la période de reproduction.

Taille en cm des entre-nœuds longs chez les axes fleuris d'ordre I des populations de *Schizachyrium sanguineum* et d'*Andropogon ascinodis* d'une savane herbeuse de Nazinga (Burkina Faso) en octobre 1986.

MOYENNE ET ÉCART-TYPE de l'échantillon	
<i>Andropogon ascinodis</i> (106 axes)	
Entre-nœud n° 3	21,53 ± 5,37
Entre-nœud n° 4	24,82 ± 4,07
Entre-nœud n° 5	25,42 ± 3,62
Entre-nœud le plus long (a)	27,16 ± 3,14
<i>Schizachyrium sanguineum</i> (109 axes)	
Entre-nœud n° 3	11,12 ± 3,26
Entre-nœud n° 4	12,71 ± 2,78
Entre-nœud n° 5	13,87 ± 2,36
Entre-nœud le plus long (a)	15,02 ± 1,75

COMPARAISON DES DIVERS ENTRE-NŒUDS

		t de STUDENT
<i>Andropogon ascinodis</i>		
Différence n° 4-3	3,28 ± 4,28	7,86* (104 ddl)
Différence n° 5-4	0,60 ± 3,13	1,95* (104 ddl)
Différence n° 5-3	3,88 ± 5,24	7,58* (104 ddl)
<i>Schizachyrium sanguineum</i>		
Différence n° 4-3	1,58 ± 2,40	6,84* (107 ddl)
Différence n° 5-4	1,15 ± 2,15	5,64* (107 ddl)
Différence n° 5-3	2,74 ± 3,02	9,44* (107 ddl)

COMPARAISON DES DEUX ESPÈCES (*Andropogon* - *Schizachyrium*)

Entre-nœud n° 3	10,41 ± 0,61	17,03* (211 ddl)
Entre-nœud n° 4	12,11 ± 0,48	25,29* (211 ddl)
Entre-nœud n° 5	11,54 ± 0,42	27,46* (211 ddl)
Le plus long (a)	12,08 ± 0,35	34,25* (205 ddl)

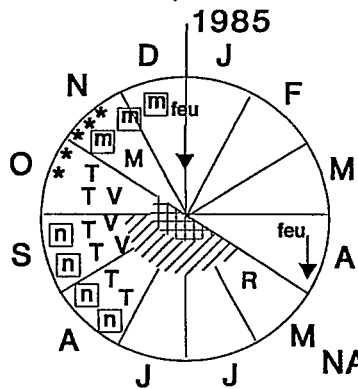
* Valeur de t significative au seuil de sécurité 0,05 ou plus. (a) place variable.

En résumé la touffe d'*Andropogon*, relativement plus petite, fabrique de façon continue au cours de chaque cycle annuel un relativement grand nombre d'axes constitués d'entre-nœuds peu nombreux mais de grande taille, avec de grandes feuilles, tandis que *Schizachyrium*, espèce plus grande, met en place en une fois lors de la repousse un moins grand nombre d'axes, constitués d'entre-nœuds plus nombreux mais de faible longueur, avec des feuilles plus petites.

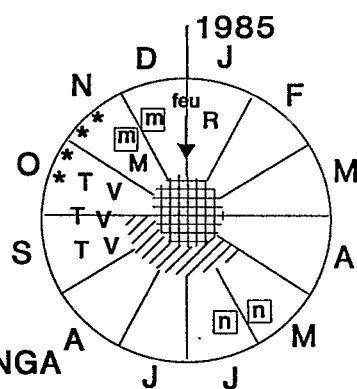
B. — LA CROISSANCE

Une étude détaillée de la variation saisonnière des effectifs de feuilles, de la natalité et de la mortalité pour chaque espèce dans chaque faciès a été faite ailleurs (Fournier, 1991). La figure 2 reprend de manière synthétique quelques-uns des principaux résultats et apporte en même temps des informations sur la disponi-

SAVANE HERBEUSE

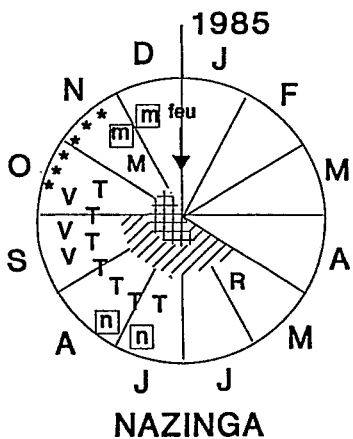


SAVANE ARBUSTIVE



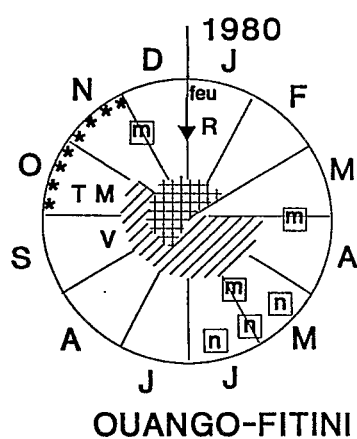
ANDROPOGON ASCINODIS

SAVANE ARBOREE



NAZINGA

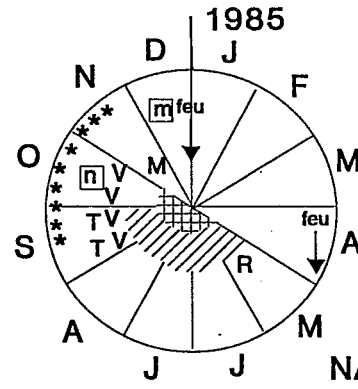
SAVANE ARBUSTIVE



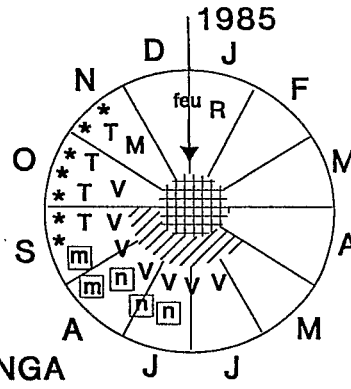
OUANGO-FITINI

Figure 3a. — Principaux éléments de la phénologie d'Andropogon ascinodis dans cinq faciès de savane en Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso.

SAVANE HERBEUSE



SAVANE ARBUSTIVE

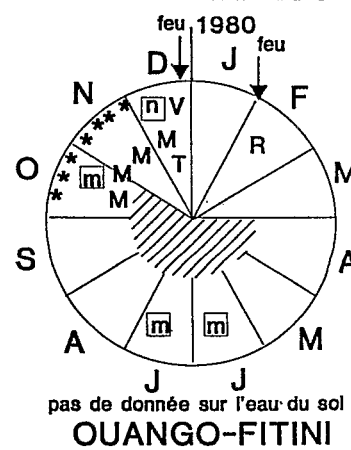


SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM

Légendes

- R reprise de la croissance
- V maximum des effectifs de feuilles vivantes
- M maximum des effectifs de feuilles mortes
- T maximum des effectifs totaux (feuilles vivantes et mortes)
- n maximum de la natalité
- m maximum de la mortalité
- * floraison-fruitification
- ⊕ eau du sol > pF 4,2 (0-30 cm)
- ▨ saison des pluies

SAVANE HERBEUSE



OUANGO-FITINI

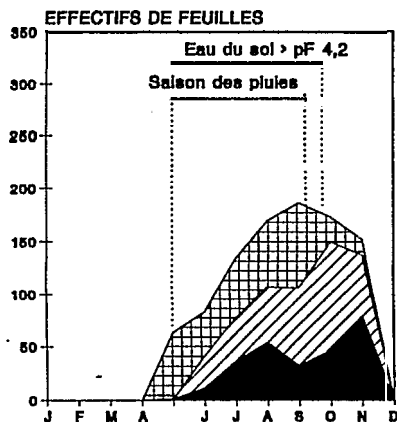
Figure 3b. — Principaux éléments de la phénologie de Schizachyrium sanguineum dans cinq faciès de savane en Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso.

bilité hydrique (eau du sol et pluies). La saison des pluies n'exède pas 7 mois dans les sites et lors des années étudiés; selon les faciès, la restriction hydrique (pF < 4,2 et saison sèche) dure ainsi effectivement de moins de 1 mois à 5 mois.

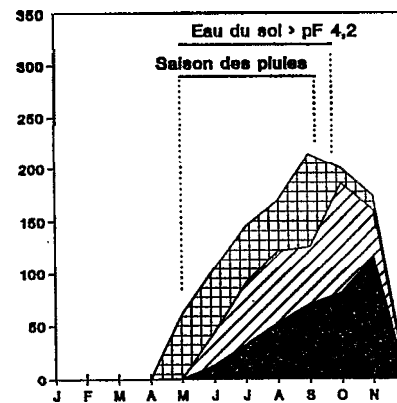
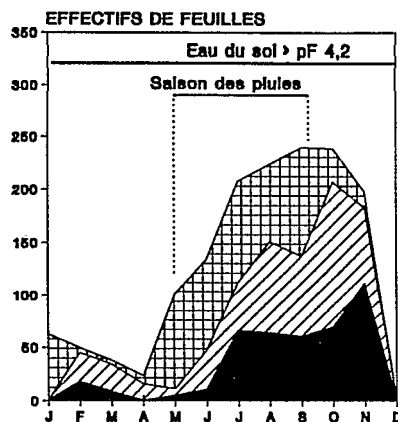
On peut remarquer dès à présent que les diagrammes se ressemblent davantage entre eux pour un même faciès que pour une même espèce: les conditions locales de milieu sont donc suffisamment contraignantes pour canaliser le comportement des plantes (Figs 3a et b). C'est par ailleurs lorsque les conditions hydriques sont le moins limitantes que les différences entre les espèces d'un même faciès s'affirment le plus clairement (Figs 3 à 5).

1. Natalité, mortalité et variations saisonnières des effectifs de feuilles

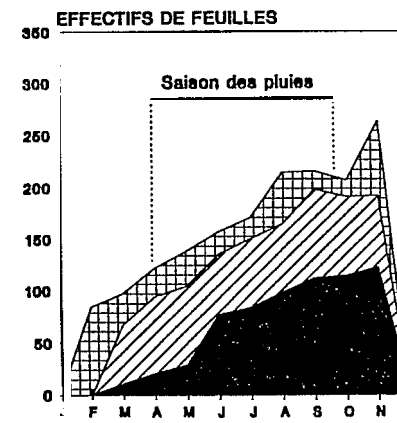
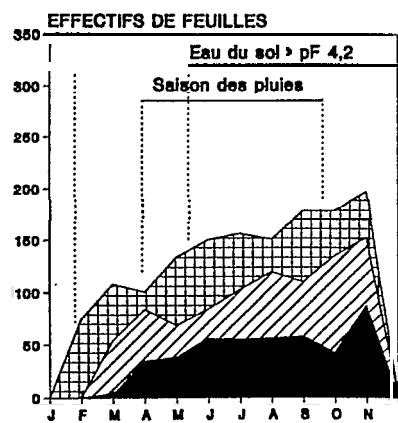
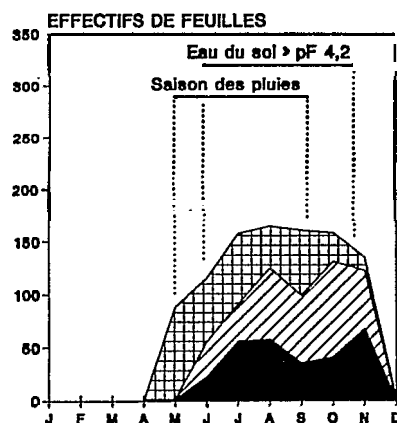
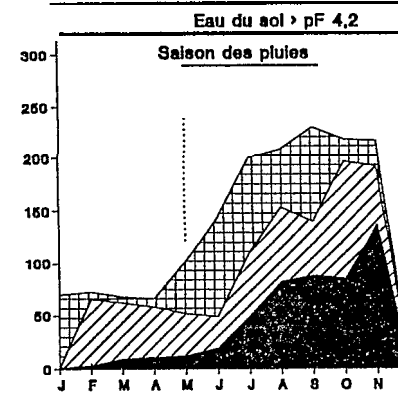
Les effectifs, comme la natalité et la mortalité, présentent de larges variations saisonnières liées au passage du feu et à la disponibilité en eau d'une part, aux étapes du développement de la plante d'autre part (Fournier, 1982a, 1983, 1984, 1991). Après l'élimination par le feu de toute la partie aérienne des plantes entre octobre et janvier, la croissance reprend et les populations de feuilles se reconstituent plus ou moins rapidement selon qu'il y a ou non une réserve d'eau dans le sol (Figs 3 et 4). Les variations ultérieures des effectifs, de la natalité et de la mortalité dépendent aussi pour une large part de la quantité d'eau disponible dans le sol. Le maximum des effectifs de feuilles vivantes est généralement atteint



ANDROPOGON ASCINODIS



SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM



LEGENDES

- FEUILLES MORTES
- FEUILLES VIVANTES AGEES DE MOINS D'UN MOIS
- FEUILLES VIVANTES AGEES DE PLUS D'UN MOIS

Figure 4a. — Variation saisonnière de la composition en classes d'âge des feuilles d'*Andropogon ascinos* dans les populations naturelles de quatre faciès des savanes de Nazinga au Burkina Faso et de Ouango-Fitini en Côte-d'Ivoire.

pas de données sur l'eau du sol

Figure 4b. — Variation saisonnière de la composition en classes d'âge des feuilles de *Schizachyrium sanguineum* dans les populations naturelles de trois faciès des savanes de Nazinga au Burkina Faso et d'Ouango-Fitini en Côte-d'Ivoire.

en fin de saison des pluies avant la période de reproduction sexuée ; pour les feuilles mortes il se situe un à quatre mois plus tard, juste avant le feu (Figs 3). La natalité maximale coïncide presque toujours avec la saison des pluies et la mortalité maximale se rencontre entre septembre et décembre. La seule exception est *Schizachyrium* à Ouango-Fitini, avec une natalité maximale en décembre et une mortalité maximale en juin-juillet et octobre.

La composition de la population de feuilles est déterminée par les valeurs relatives de leurs taux d'apparition et de disparition ; elle varie sensiblement en

fonction des saisons (Figs 3). Encore une fois les différences sont plus importantes entre faciès qu'entre espèces. La proportion de feuilles mortes est cependant toujours légèrement plus faible chez *Andropogon* dont les effectifs de feuilles vivantes et mortes varient par ailleurs davantage. Dans la savane arbustive, la croissance de *Schizachyrium* se répartit plus régulièrement sur l'année, alors que celle d'*Andropogon* est plus étroitement liée à la saison des pluies.

Au total les différences entre les deux espèces sont assez minimes.

2. Variations saisonnières du nombre de tiges et de feuilles par tige

Elles ont été suivies dans trois faciès à Nazinga (Figs 4a et b).

Malgré une certaine influence du faciès, des particularités propres à chaque espèce sont visibles dans la variation saisonnière du nombre de tiges. L'effectif mis en place par *Schizachyrium* dans la savane arbustive lors de la repousse diminue légèrement jusqu'à la période de reproduction sexuée, puis augmente à nouveau ensuite. Chez *Andropogon ascinodis* en revanche, l'effectif mis en place après le feu se maintient pendant la saison sèche, puis augmente pendant le reste de l'année, après un pic important au moment des premières pluies. Dans la savane herbeuse, où le feu a été tardif et dans la savane arborée, où l'alimentation en eau n'est devenue bonne qu'à partir de mai, le cycle est amputé de sa première partie. Les fortes valeurs survenant en novembre et décembre chez les deux espèces correspondent à la mise en place des innovations par ramification basale, alors que le reste de la plante devient sénescent.

Les variations saisonnières du nombre moyen de feuilles par tige sont très sensibles. La fin de la période de reproduction sexuée s'accompagne d'une forte diminution du nombre de feuilles par tige. Elle correspond à la sénescence des parties déjà développées de la plante et à la mise en place des innovations par ramification basale.

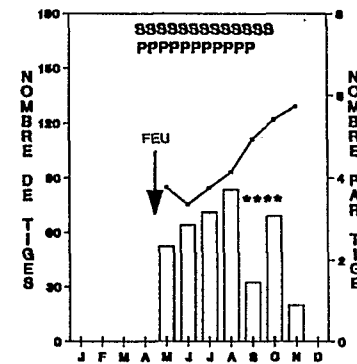
Les deux espèces se différencient cependant nettement, quel que soit le faciès considéré: *Andropogon* conserve toute l'année un nombre moyen de feuilles vivantes par tige relativement faible (deux à quatre), tandis que *Schizachyrium* l'augmente régulièrement jusqu'à un maximum fugitif voisin de six ou sept (Figs 4).

On sait que le nombre moyen de feuilles vivantes par tige, caractéristique de chaque espèce chez les Graminées, peut être influencé par les conditions de milieu (voir par exemple Ryle, 1964; Robson, 1973; Huiskes et Harper, 1979; François et Renard, 1979; Al-Sbei, 1982; Garnier, 1982). Par un test de rang de Mann-Whitney-Wilcoxon on a comparé pour chaque espèce les 10 valeurs de septembre entre les différents faciès. Chez *Schizachyrium* la différence entre faciès est significative au seuil de sécurité de 0,01; chez *Andropogon* en revanche, il n'y a pas de différence entre les faciès au seuil de sécurité de 0,05. Les conditions de milieu semblent donc bien avoir, au moins pour l'une des espèces, une influence sur le nombre maximal moyen de feuilles portées par les axes. Le manque apparent de réaction d'*Andropogon*, pourtant la plus sensible dans la variation du nombre des axes, pose cependant question.

3. Durée de vie des feuilles

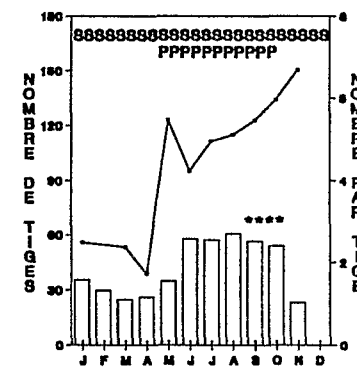
De précédents travaux (Fournier, 1982a, 1983, 1984, 1991) ont montré que, chez cinq Graminées de savane, ce sont les feuilles apparues en saison sèche et subissant des conditions de milieu difficiles (pratiquement pas de pluie, peu d'eau dans le sol, des températures diurnes dépassant fréquemment 35 °C, une humidité relative de l'air inférieure à 30 %), qui vivent le plus longtemps. Les feuilles se développant dans des conditions moins contraignantes, lors de périodes de croissance très active, ont au contraire une vie particulièrement brève. Les cohortes apparues peu avant la reproduction sexuée et qui participent donc bientôt à la sénescence générale de la plante, ont elles aussi une vie courte. Les

ANDROPOGON ASCINODIS



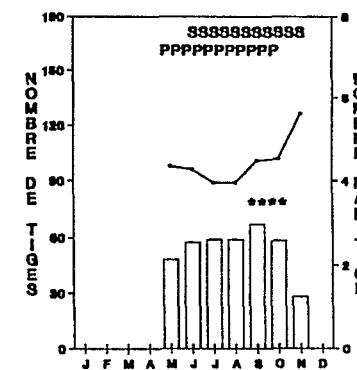
SAVANE HERBEUSE

ANDROPOGON ASCINODIS



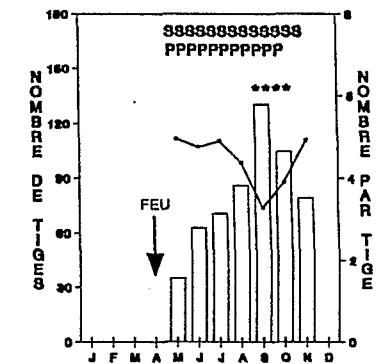
SAVANE ARBUSTIVE

ANDROPOGON ASCINODIS

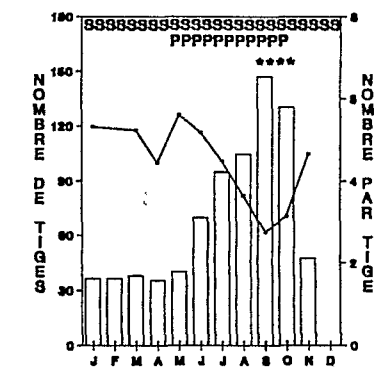


SAVANE ARBOREE

SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM



SCHIZACHYRIUM SANGUINEUM



LEGENDE

— EFFECTIF DE TIGES

□ FEUILLES VIVANTES

PPPPP SAISON DES PLUIES

SSSSS EAU DU SOL > pF 4,2 (0-30 cm)

**** PERIODE DE REPRODUCTION SEXUEE

Figure 5. — Variation saisonnière des effectifs de tiges et de feuilles vivantes par tige chez *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* dans trois faciès des savanes de Nazinga au Burkina Faso.

durées de vie les plus longues correspondent ainsi à un état de survie sans croissance, et les plus courtes à des périodes de croissance active ou de sénescence de la plante.

La durée de vie des feuilles varie de deux ou trois à six ou sept mois selon les saisons. Deux variables sont considérées ici : le paramètre T50 et l'espérance moyenne de vie. Dans les moyennes du T50 (pour les diverses cohortes) comme dans leur espérance de vie, il n'apparaît aucune différence appréciable entre les deux espèces (Tab. VIII). Les valeurs du T50 avoisinent 50 jours dans tous les cas, sauf pour *Schizachyrium* dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini où la moyenne est de plus de 100 jours. Les espérances de vie sont, elles aussi, toujours du même ordre de grandeur, sauf chez *Schizachyrium* dans la savane herbeuse de Ouango-Fitini où elles sont plus élevées (Tab. VIII). Ces données permettent tout au plus de dire que *Schizachyrium* est capable, dans certaines conditions, d'allonger la vie de ses feuilles. *Andropogon* n'ayant pas été étudié dans le faciès herbeux de Ouango-Fitini, on ne peut rien dire à son sujet.

TABLEAU VIII

Valeurs moyennes du paramètre T50 et de l'espérance de vie (en jours) pour les diverses cohortes de feuilles d'*Andropogon ascinodis* et de *Schizachyrium sanguineum* dans deux localités d'Afrique de l'Ouest.

	<i>Andropogon ascinodis</i>		<i>Schizachyrium sanguineum</i>	
	T50 (1)	ex	T50 (1)	ex
OUANGO-FITINI (1980)				
Savane herbeuse	—	—	105	191
Savane arbustive	53	158	—	—
NAZINGA (1985)				
Savane herbeuse	54	111	52	113
Savane arbustive	46	134	50	168
Savane arborée	53	111	—	—

1) Les moyennes sont pondérées par les effectifs des diverses cohortes.

En conclusion, la durée de vie des feuilles ne paraît pas différer entre les deux espèces.

DISCUSSION

Andropogon ascinodis et *Schizachyrium sanguineum* possèdent entre elles et avec la plupart des autres Graminées pérennes de savane de nombreux points communs (Fournier, 1982a et b, 1983, 1984, 1991). Ces plantes à croissance clonale, dont l'architecture est conforme au modèle de Tomlinson selon Hallé *et al.* (1978), sont capables de produire rapidement un feuillage dense et une grande surface de racines (voir Fournier, 1982a et b, 1987, 1991) pendant la saison

favorable à la croissance. Elles peuvent réajuster constamment la distribution de leurs surfaces absorbantes grâce à un renouvellement rapide des organes (dans les savanes étudiées, pour une feuille vivante présente lors du maximum des effectifs, ce sont en fait 2,3 à 5,6 qui ont été produites au cours du cycle annuel). La floraison annuelle régulière de ces plantes à une même période et leur faible production de semences les rapproche également. Une durée de vie relativement longue et la présence fréquente de bourgeons dormants ajoutées aux caractéristiques précédentes, font considérer ces plantes comme de stratégie typiquement « compétitrice » au sens de Grime (1978).

A la question — « y a-t-il des différences de mode de croissance entre les deux espèces ? » — la réponse est cependant oui. La similitude globale d'aspect, de phénologie et d'architecture, cache des divergences sensibles dans le détail de la croissance.

Stratégie d'*Andropogon ascinodis*

En fonction des conditions extérieures, mais de manière continue pendant presque toute l'année, *Andropogon* construit des axes à entre-nœuds relativement peu nombreux mais de grande taille, portant des feuilles relativement grandes. Plus d'une moitié des nombreuses tiges produites par chaque axe brûlé (plus de cinq axes fils en moyenne) reste immature, ne parvenant pas à achever un cycle complet de développement avant le passage du feu.

Une telle vigueur de croissance rend la plante capable de répondre très rapidement aux variations du milieu. Dès que les ressources deviennent plus abondantes, la taille de l'appareil végétatif augmente ; si elles redeviennent plus rares la mort d'une partie des axes permet un ajustement sans entraver véritablement la croissance en hauteur. C'est ainsi que le retour de la saison des pluies (mai) se marque dans le faciès arbustif de Nazinga par une nette augmentation du nombre de tiges, à laquelle succède une diminution due vraisemblablement à une compétition entre les nouvelles tiges en croissance. La hauteur des plantes ne diffère en revanche pas de manière significative entre les trois faciès de Nazinga, bien que des conditions de milieu assez dissemblables y déterminent une différence de quatre mois dans la durée du cycle annuel.

L'extension horizontale est ainsi privilégiée par *Andropogon* qui peut occuper rapidement l'espace au sol lorsque les ressources sont abondantes. Ce peut être un avantage dans un milieu végétal dense mais régulièrement perturbé.

Une telle stratégie paraît en contrepartie coûteuse en énergie. Beaucoup de jeunes feuilles meurent en effet avant d'avoir contribué efficacement à la production de matière vivante et à la reproduction de la plante. L'unité morphologique de base (la tige et ses feuilles), de taille relativement réduite bien que la feuille soit grande, semble ainsi construite pour vivre peu de temps, sa disparition, statistiquement très probable, étant « prévue » par le programme de croissance.

L'espèce semble mieux armée que *Schizachyrium* face à des perturbations aléatoires répétées, au sens d'événements impliquant une destruction partielle ou totale de la biomasse (Grime, 1979), conditions dans lesquelles il est primordial d'assurer le remplacement de ses axes. Si la fréquence des perturbations est très élevée, comme dans le cas du surpâturage, on peut craindre que le remplacement systématique et rapide conduise cependant la plante à l'épuisement.

La stratégie de croissance de *Schizachyrium* est bien plus économe : pour qu'un axe de second ordre apparaisse après la période initiale de repousse il faut un traumatisme de l'axe père. En cas de surplus de ressources, les dépenses énergétiques semblent être dirigées vers le maintien et la croissance des organes déjà en place, plutôt que vers l'augmentation immédiate du nombre des modules morphologiques.

Schizachyrium semble ainsi orienter sa croissance vers la progression en hauteur plutôt que vers l'occupation horizontale de l'espace. Quand la meilleure disponibilité hydrique permet un cycle plus long, par exemple dans le faciès arbustif de Nazinga comparé au faciès herbeux, la hauteur des plantes et le nombre de feuilles vivantes par tige au maximum du développement sont ainsi plus grands en moyenne, ce qui n'est pas le cas chez *Andropogon*. En l'absence de données morphologiques en savane herbeuse, il n'est pas cependant pas possible de dire dans ce cas si le nombre moyen d'entre-nœuds des axes pleinement développés (c'est-à-dire fleuris) est plus grand, ou si la croissance des axes immatures est seulement plus avancée. Quoi qu'il en soit, de meilleures conditions hydriques favorisent incontestablement la croissance en hauteur chez *Schizachyrium*.

Chaque unité morphologique de base est de plus grande taille et vit en moyenne plus longtemps que chez *Andropogon*. Presque tous les axes de la touffe sont en effet de premier ordre, c'est-à-dire qu'ils sont apparus sur des axes brûlés au moment de la reprise de croissance après le feu. La contribution de chacun à la croissance du clone et à sa reproduction sexuée est ainsi bien plus probable que chez *Andropogon*.

Ce type de stratégie semble adapté à un milieu relativement moins perturbé, où la disparition d'une proportion importante des axes est une éventualité plus rare, mais où la contrainte est plus sévère.

Comparaison des deux stratégies

D'après la classification de Grime, *Andropogon* est plus purement compétitrice que *Schizachyrium*, qui tend plutôt à être « compétitrice résistant aux contraintes ». Face à une contrainte intermittente (ici la restriction hydrique) la première espèce augmente immédiatement le nombre de ses modules morphologiques de base dès que les ressources sont disponibles, alors que la seconde réagit moins rapidement par une augmentation de la taille des modules déjà en place. Le premier comportement (acquisition active des ressources au moment où elles sont disponibles) est typiquement compétiteur. Il serait, selon Grime, adapté à des milieux où le principal frein à la croissance ne serait ni la contrainte ni la perturbation mais la présence des autres plantes. La stratégie de la deuxième espèce est davantage de conserver les ressources déjà acquises (ici par un renforcement de modules morphologiques déjà existants). Ce comportement plus « tolérant à la contrainte » serait adapté à des milieux où les conditions sont plus contraignantes.

Taille et durée de vie des plantes

Chez *Andropogon* la croissance est plus dirigée vers l'augmentation du nombre d'axes que chez *Schizachyrium* ; la descendance nette par axe d'une année

à l'autre (déduction faite des pertes) est d'ailleurs plus nombreuse. Ces caractéristiques laissent prévoir une augmentation plus rapide de la taille des touffes (en nombre d'axes) au fil des années chez *Andropogon*. Les touffes de *Schizachyrium* comportent cependant en moyenne environ cinq axes (soit 25 %) de plus que celles d'*Andropogon*. Il faut donc faire l'hypothèse d'une vie plus longue des touffes chez *Schizachyrium* que chez *Andropogon*. Le schéma type d'évolution au cours du temps des touffes de Graminées, souvent décrit (Gillet et Tinchant, 1964, Granier *et al.*, 1977, Loiseau, 1977, Zhukova, 1961 in Gatsuk *et al.*, 1980 ; Fournier, 1982a, 1991) ne serait cependant pas toujours suivi. César (1990) montre en effet que, sur trois années successives, les variations de taille et de forme des touffes semblent tout autant déterminées par des interactions avec les plantes voisines que par une dynamique propre liée à leur âge.

Une autre explication peut être proposée. Le fonctionnement énergétique des plantes, dont la mesure du nombre total de feuilles produites au total par feuille présente lors du maximum donne une estimation grossière, semble équivalent pour les deux espèces. Malgré une productivité par unité de biomasse très comparable, il est possible que la stratégie de « gaspillage » d'*Andropogon* conduise cette espèce à d'importantes pertes aléatoires de matière au fil du temps, si bien qu'au bout de quelques années la quantité de matière accumulée est moindre que chez *Schizachyrium*.

Ecologie

Les Graminées pérennes de savane ont généralement une grande amplitude écologique ; leurs affinités avec les facteurs du milieu, plus subtiles que celles des plantes ligneuses, sont variables, notamment à cause de phénomènes de compensation de facteurs (César, 1990). Les études de César (1978, 1984, 1991) et de Toutain (1974, 1979) consacrées à ces régions, donnent cependant certaines informations. *Schizachyrium* aurait une affinité plus marquée qu'*Andropogon* pour les milieux à fortes contraintes hydriques (gravillons, sol sableux), une meilleure capacité de réinstallation dans des milieux dégradés et une particulière résistance au pâturage. Au total *Schizachyrium* s'accommoderait donc de milieux plus difficiles qu'*Andropogon*.

Appétibilité et valeur nutritive

Quelques travaux abordent ces questions pour la région concernée (Toutain, 1974, 1978 ; César, 1982, 1990 ; Bruzon, 1990). L'appétibilité des deux espèces y est considérée comme bonne, même si le caractère relatif de cette notion est souligné, ainsi que sa variabilité saisonnière. Une certaine préférence irait cependant à *Andropogon*. La valeur nutritive, elle aussi variable selon l'organe (tige, feuille, ...), son âge, la saison et le milieu où croît la plante, serait généralement bonne ou très bonne pour les deux espèces mais légèrement supérieure chez *Andropogon*.

Ces données laissent penser que la consommation par les grands herbivores tant sauvages que domestiques — ils ont les mêmes préférences (Taylor et Walker, 1978) — serait relativement plus importante pour *Andropogon*.

CONCLUSION

C'est évidemment la ressemblance entre les deux espèces qui explique leur succès dans les milieux de savane : leur stratégie commune de compétitrices s'y

révèle performante. Ce sont en revanche probablement à leurs différences qu'est due leur fréquente coexistence au sein des mêmes faciès.

Les données qui viennent d'être présentées permettent de penser à l'existence de capacités adaptatives légèrement différentes chez les deux espèces. La vigueur et la souplesse de croissance d'*Andropogon ascinodis* paraît une bonne adaptation à des ressources qui ne sont abondantes que par intermittence. La stratégie plus économe de *Schizachyrium sanguineum* semble au contraire plus efficace pour résister pendant les périodes, parfois longues, de forte contrainte hydrique.

Chacune des deux espèces paraît ainsi un peu mieux armée que l'autre pour faire face à l'une des deux situations qui alternent en savane : l'abondance et la limitation des ressources. On peut ainsi supposer que, selon la saison et selon l'année, elles auront l'avantage à tour de rôle, les « mauvaises années » ou les « mauvaises périodes » étant mieux supportées par *Schizachyrium*, mais les « bonnes années » ou les « bonnes périodes » étant mieux mises à profit par *Andropogon*. Leur coexistence pourrait ainsi s'expliquer par de légères variantes au sein d'une stratégie globale semblable, *Andropogon ascinodis* étant plus opportuniste et *Schizachyrium sanguineum* plus résistant aux contraintes. Cette hypothèse concorde bien avec ce que l'on sait de l'écologie des deux espèces et des caractéristiques générales du milieu.

On peut également faire l'hypothèse d'un équilibre en partie maintenu par une consommation sélective par les grands herbivores. Leur légère préférence pour *Andropogon ascinodis* pourrait diminuer la dominance de cette espèce potentiellement plus agressive. Les deux hypothèses ne s'excluent évidemment pas.

RÉSUMÉ

Les stratégies de développement de deux Graminées pérennes *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* ont été comparées au cours du cycle annuel dans deux savanes soudanaises peu anthropisées du nord de la Côte-d'Ivoire (Ouango-Fitini) et au Burkina Faso (Nazinga).

La morphologie, le mode de croissance et le mode de reproduction sont très semblables : la stratégie globale de vie des deux plantes est conforme au type « compétiteur » défini par Grime (1979). On peut donc s'interroger sur ce qui peut expliquer leur coexistence fréquente dans les mêmes milieux. Une étude détaillée du rythme saisonnier de croissance (effectifs des tiges et des feuilles, natalité, mortalité et durée de vie des feuilles), et de certains aspects de la morphologie (nombre et longueur des entre-nœuds) met en évidence des différences dans leur architecture qui correspondent à de légères variations de la stratégie de croissance.

L'hypothèse est proposée que ces quelques différences, ainsi que l'hétérogénéité temporelle du milieu, peuvent expliquer la coexistence de ces deux espèces. La possibilité d'une appétence différente pour les grands herbivores est également examinée.

SUMMARY

The life-history strategies of two perennial grasses *Andropogon ascinodis* et *Schizachyrium sanguineum* were compared throughout the yearly cycle in undisturbed sudanian savannas of northern Ivory Coast (Ouango-Fitini) and Burkina Faso (Nazinga), Western Africa.

The morphology, growth, and reproductive habits of the two species are very similar : both belong to the « competitive type » of life-history, as defined by Grime (1979). They nevertheless coexist at the same sites.

A detailed study of their seasonal growth rythm (number of tillers and leaves ; natality, mortality and life-span of leaves), and of some of their morphological traits (size and number of internodes), shows some differences in their architecture, which result from slight differences in their growth strategies.

Together with the temporal heterogeneity of their environment, it is suggested that these differential traits might explain the coexistence of the two species in sudanian savannas. The possibility of differences in palatability for large herbivores and of selective herbivory is also raised.

REFERENCES

- AL-SBEI, M.R. (1982). — *Dynamique de la morphogenèse et de la production chez Dactylis glomerata L.* Thèse de troisième cycle, Université de Montpellier.
- BRUZON, V. (1986). — *Note sur la valeur alimentaire des divers types de savanes du nord de la Côte-d'Ivoire.* SODEPRA-nord, Projet Aménagements pastoraux, Korhogo.
- BRUZON, V. (1990). — *Les savanes du nord de la Côte-d'Ivoire, Mésologie et dynamique : l'herbe, le feu et le pâturage.* Thèse de doctorat de l'Université de Paris VII.
- CÉSAR, J. (1978). — *Végétation, flore et valeur pastorale des savanes du Parc de la Comoé.* Centre de recherche zootechnique, Bouaké, Côte-d'Ivoire, Document n° 13 Pât.
- CÉSAR, J. (1982). — Contribution à l'étude de la composition floristique des savanes exploitées par coupe. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux*, 35 : 435-442.
- CÉSAR, J. (1984). — *Les pâturages du Foro-Foro.* Institut des savanes (IDESSA), Bouaké, Côte-d'Ivoire, Note technique.
- CÉSAR, J. (1990). — *Etude de la production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire, et de son utilisation par l'homme. Biomasse, valeur pastorale et production fourragère.* Thèse de doctorat de l'Université de Paris VI.
- COUPLAND, R.T. (1974). — *Producers. V. Dynamics of shoot development in grasses and sedges.* Projet Matador, Rapport technique n° 55.
- 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 troisième cycle, Université de Montpellier.
- FOURNIER, A. (1982b). — Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire). *Annales de l'Université d'Abidjan, Série E, Ecologie*, 15 : 63-94.
- FOURNIER, A. (1983). — Analyse démographique appliquée aux feuilles de quatre Graminées de savane (Côte-d'Ivoire). *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*, 2 : 183-203.
- FOURNIER, A. (1984). — Dynamique foliaire chez deux espèces de Graminées en savane préforestière (Lamto Côte-d'Ivoire), *Vegetatio*, 57 : 177-188.
- FOURNIER, A. (1987). — Cycle saisonnier de la phytomasse et de la production herbacée dans les savanes soudanaises de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes ouest-africaines. *Bulletin d'Ecologie*, 18 : 409-430.
- FOURNIER, A. (1990). — Variation de la dynamique foliaire chez les Graminées pérennes le long d'un gradient climatique en Afrique de l'Ouest. *C.R. de la 12^e Réunion Plénière de l'A.E.T.F.A.T., Hambourg, 4-10 sept. 1988, Mitt. Inst. Bot. Hamburg*, 23b : 823-839.
- FOURNIER, A. (1991). — *Phénologie, croissance et production végétale dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient de sécheresse.* ORSTOM, Collection Etudes et Thèses, 312 pp.
- FRANÇOIS, J. et RENARD, C. (1979). — Etude en milieu contrôlé du comportement d'un tapis de *Festuca rubra* Schreb en régime d'assèchement. *Oecologia Plantarum*, 14 : 417-433.
- GARNIER, E. (1982). — *Approche démographique de la constitution de l'appareil photosynthétique : étude comparative du Dactyle Dactylis glomerata L. et du Brome Bromus erectus Huds. en pelouse et en sous-bois.* Rapport de stage de D.E.A., Physiologie de la nutrition, Université de Montpellier.

- GATSUK, L.E., SMIRNOVA, O.V., VORONTZOVA, L.I., ZAUGOLNOVA, L.B. et ZHUKOVA L.A. (1980). — Age states of plants of various growth forms : a review. *Journal of Ecology*, 68 : 675-696.
- GILLET, M. et TINCHANT, D. (1964). — Note on an aspect of the morphology of some grasses. *Annales de l'Amélioration des Plantes*, 14 : 309-315.
- GRANIER, P., CABANIS, Y., ELLENBERGER, F. et RAZAFINDRATSIVA, R. (1977). — Evolution des pâturages. Etude de la biologie de deux Graminées *Imperata cylindrica* (Linn) et *Aristida rufescens* Steud. *Revue d'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux*, 29 : 267-275.
- GRIME, J.P. (1979). — *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- HALLE, F., OLDEMAN, R.A.A. et TOMLINSON, P.B. (1978). — *Tropical trees and forests. An Architectural Analysis*. Berlin, Heidelberg, New York, Springer Verlag.
- HUISKES, A.H.L. et HARPER, J.L. (1979). — The demography of leaves and tillers of *Ammophila arenaria* in a dune sere. *Ecologia Plantarum*, 14 : 435-446.
- JACQUES-FÉLIX, H. (1962). — *Les Graminées d'Afrique Tropicale. I. Généralités, classification, description des genres*. I.R.A.T., Paris.
- LOISEAU, P. (1977). — Morphologie de la touffe et croissance de *Nardus stricta* L. Influence de la pâture et de la fauche. *Annales d'Agronomie*, 28 : 185-213.
- ROBSON, M.J. (1973). — The growth and development of simulated swards of perennial ryegrass. 1. Leaf growth and dry weight change as related to the ceiling yield of a seedling sward. *Annals of Botany*, 37 : 487-600.
- RYLE, G.J.A. (1964). — A comparison of leaf and tiller growth in seven perennial grasses as influenced by nitrogen and temperature. *Journal of the British Grasslands Society*, 19 : 281-290.
- SILVA, J.F. et ATAROFF, M. (1985). — Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in Western Venezuela. *Acta Oecologica, Ecologia Plantarum*, 6 (20) : 41-52.
- TAYLOR, R.D. et WALKER, B.H. (1978). — Comparisons of vegetation use and herbivore biomass on a Rhodesian game and cattle ranch. *Journal of Applied Ecology*, 15 : 565-581.
- TOUTAIN, B. (1974). — *Implantation d'un ranch d'embouche en Haute-Volta. Région de Léo. Etude agrostologique préalable*. Institut de médecine vétérinaire des pays tropicaux, Maisons-Alfort, Etude agrostologique n° 40.
- TOUTAIN, B. (1979). — *Premier ranch collectif de Samarogouan, Haute-Volta. Etude agrostologique*. Institut de médecine vétérinaire des pays tropicaux, Maisons-Alfort, Etude agropastorale n° 53.