

<b>Zeitschrift:</b>	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	52 (1997)
<b>Heft:</b>	2
<b>Artikel:</b>	Effet du couvert des arbres sur la structure spécifique de la strate herbacée en savane subhumide soudanienne (Sénégal, Afrique de l'Ouest)
<b>Autor:</b>	Akpo, Léonard-Elie / Samb, Pape Ibra / Grouzis, Michel
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-879441">https://doi.org/10.5169/seals-879441</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Effet du couvert des arbres sur la structure spécifique de la strate herbacée en savane subhumide soudanienne (Sénégal, Afrique de l'Ouest)

LÉONARD-ELIE AKPO  
PAPE IBRA SAMB  
&  
MICHEL GROUZIS

## RÉSUMÉ

AKPO, L.-E., P. I. SAMB & M. GROUZIS (1997). Effet du couvert des arbres sur la structure spécifique de la strate herbacée en savane subhumide soudanienne (Sénégal, Afrique de l'Ouest). *Candollea* 52: 287-299. En français, résumés français et anglais.

Cette étude se propose d'établir la composition floristique de la végétation herbacée sous et hors couvert ligneux en Casamance, région subhumide située au Sud-Sénégal. Des relevés floristiques sous des arbres isolés, des bosquets d'arbres et hors couvert ont été effectués et traités par les méthodes d'analyse multivariée (AFC). Dans la zone des bosquets d'arbres (forêt classée), le recouvrement de la végétation ligneuse est de l'ordre de 75% contre 24% environ en terroir villageois. L'AFC appliquée aux données permet de distinguer nettement les relevés effectués dans les bosquets de ceux réalisés dans les clairières, d'une part, et les relevés sous couvert d'arbres isolés de ceux de la zone découverte, d'autre part. Il existe ainsi un "effet couvert". Celui-ci est associé à un cortège floristique caractéristique des différents biotopes. La richesse spécifique est aussi significativement plus importante sous l'arbre. Bien que le recouvrement du tapis herbacé y soit en revanche plus faible que dans les milieux découverts, ces éléments traduisent une amélioration plus importante des conditions du milieu sous l'arbre qu'à l'extérieur de la projection de la couronne de l'arbre.

## ABSTRACT

AKPO, L.-E., P. I. SAMB & M. GROUZIS (1997). Effect of tree shelter on the specific structure of the herbaceous layer in a soudanian subhumid savanna (Senegal, West-Africa). *Candollea* 52: 287-299. In French, French and English abstracts.

The specific composition of the herbaceous layer inside and outside the tree crown has been studied in Casamance, subhumid region in South-Senegal soudanian savanna. The tree canopy cover represented, per hectare, 2400 m<sup>2</sup> in sparse woody vegetation (with isolated trees) and 7500 m<sup>2</sup> in forest (with clumps of tree), that is to say 24% and 75%. The floristic data were treated with methods of multivariate analysis which has distinctly separated the relevés of shady biotopes of those in open zone. Furthermore, the analysis has distinctly indicated the sparse woody vegetation of the forest. Thus, there is a tree effect on the herbaceous layer which, accompanied by a characteristic floristic composition for each biotope, expresses better conditions of the herbaceous layer development under the tree crown than in the open. Under the tree canopy, the specific richness is significantly higher but the herbaceous stand is scattered.

**KEY-WORDS:** Tree – Grass – Phytocenosis – Specific richness – Casamance – Senegal.

## Introduction

Les formations herbeuses boisées de la zone tropicale dérivent de la dégradation des forêts denses sèches caducifoliées. Elles doivent leur extension, sans cesse croissante, aux incendies répétés, à l'agriculture sur brûlis, à l'exploitation incontrôlée de la végétation ligneuse et au surpâturage, même dans les régions où la densité de la population est faible. Elles occupent une place importante dans le paysage africain: environ 3.765.106 km<sup>2</sup> (MALAISSE, 1973).

La fragilité de ces écosystèmes est alors liée non seulement à l'importance de la végétation herbacée, qui favorise les passages répétés des feux de brousse, mais aussi au rôle économique qu'ils jouent, notamment sur le plan agropastoral.

Par rapport à la caractérisation de la végétation herbacée et ligneuse de ces écosystèmes, peu de travaux (MENAUT & al., 1990; MORDELET, 1993) ont été consacrés aux relations entre l'arbre et l'herbe en zone subhumide.

Au Sahel, la présence de l'arbre dans l'écosystème modifie la composition de la végétation herbacée en augmentant de manière significative la richesse spécifique, allonge le cycle de vie des espèces (AKPO, 1993; AKPO & GROUZIS, 1993) et la production fourragère (GROUZIS & AKPO, 1996).

Ainsi, nous avons entrepris au niveau de quelques phytocénoses ouest-africaines l'étude des relations Herbe/Arbre. Ce programme intéresse notamment les variations de l'influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la végétation herbacée le long d'un gradient climatique.

La présente étude examine en zone subhumide du Sénégal l'organisation de la végétation herbacée sous et hors couvert des arbres.

## Matériel et méthodes

### *La zone d'étude*

L'étude est menée en Haute-Casamance, dans le Sud-Sénégal, soit entre 12°50' et 13°05' N et entre 14°38' et 14°58' W (fig. 1).

La partie méridionale du Sénégal, qui correspond à la région naturelle dite "Casamance", se caractérise par une succession de bas plateaux au modèle plat et peu marqué. Ces plateaux sableux se déploient à faible altitude sur le grand et profond bassin sédimentaire sénégal-mauritanien (MICHEL, 1969).

La Haute-Casamance se situe dans la région sud-soudanienne, dont la végétation est marquée par la flore et la végétation de transition régionale soudanienne (WHITE, 1986). Le climat est tropical à pluies d'été. Il est caractérisé par une longue saison sèche (7 mois) et une courte période humide (5 mois). Les précipitations varient de 900 à 1100 mm par an, dont 60 à 80% durant les mois d'août et de septembre. Les températures moyennes mensuelles minimales et maximales sont de 23°C (janvier) et de 32°C (mai) tandis que la température moyenne annuelle est de l'ordre de 27°C.

Le paysage s'organise selon une toposéquence typique où les plateaux interfluviaux et les vallées se relaient, sans discontinuité majeure, dans un continuum spatial à faibles contrastes. La végétation ligneuse haute des zones d'interfluve est dominée par *Bombax costatum* Pellegr. & Vuill., *Pterocarpus erinaceus* Poir., *Danielia oliveri* (Rolle) Hutch & Dalz., *Cordyla pinnata* (Lepr.) Milne-Redhead, *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth., *Terminalia macroptera* Guill. & Perr. tandis que la strate arbustive est largement dominée par *Oxythenantera abyssinica* (A. Rich.) Munro et *Prosopis africana* (Guill. & Perr.) Taub. Dans les vallées, l'emprise de l'agriculture est

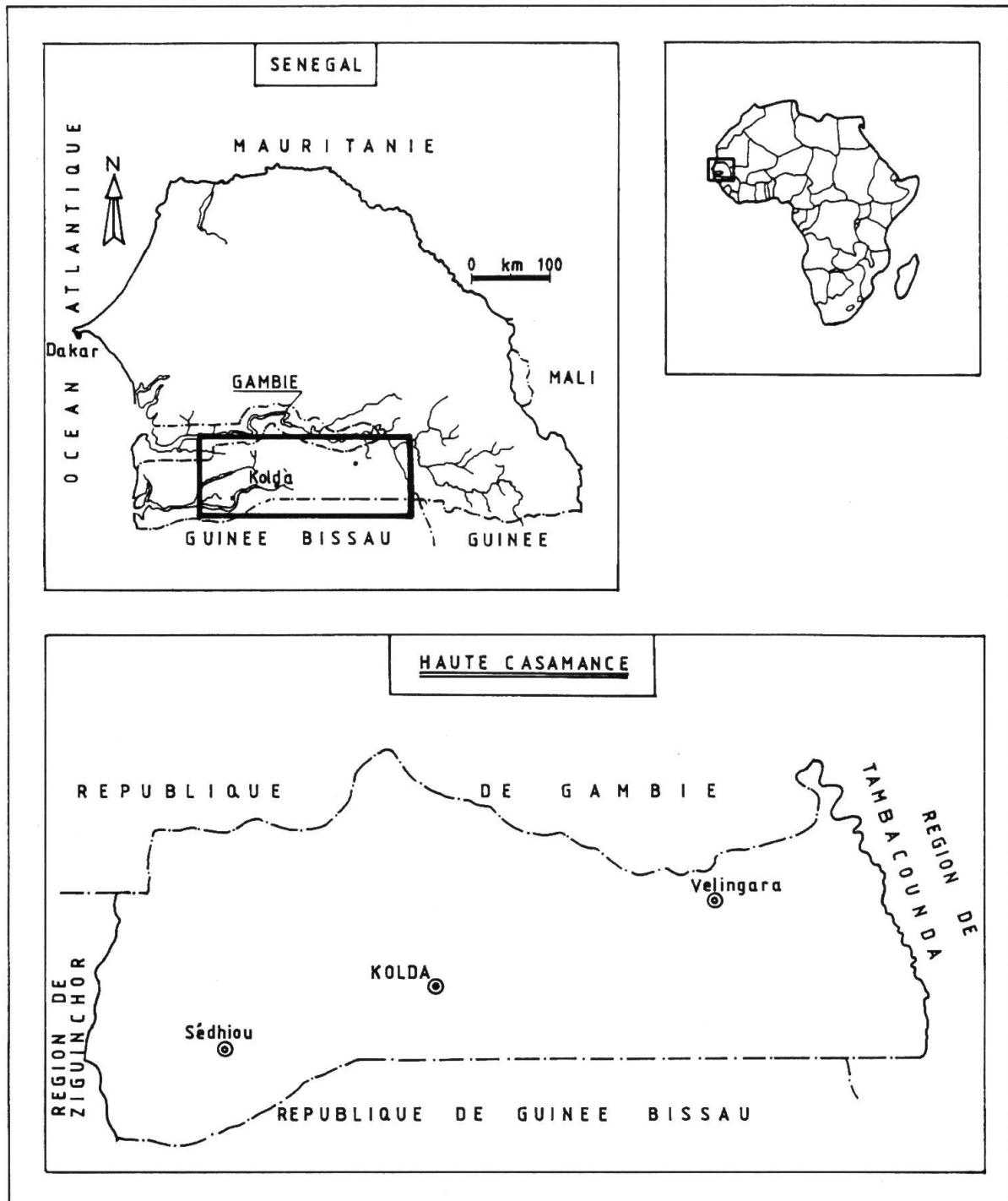


Fig. 1. – La zone d'étude: cartes de situation.

très forte et les arbres présents apparaissent en solitaires. On y rencontre principalement *Adansonia digitata* L., *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., *Ficus* sp., *Mitragyna inermis* (Willd.) O. Ktze., *Elaeis guineensis* Jacq.

#### *La collecte et le traitement des données*

L'inventaire de la végétation herbacée a été effectué dans une formation pseudoclimacique (au niveau des arbres isolés d'une jachère ancienne de 20 ans environ) et, dans des bosquets d'arbres d'une forêt classée (forêt classée de Bakor). Nous avons ainsi distingué un couvert faible (des arbres isolés de jachère) et un couvert fort (zone de forêt).

Dans chaque phytocénose, nous avons par ailleurs désigné "SC" le sous couvert ligneux, c'est-à-dire l'aire d'influence de l'arbre ou d'un bosquet d'arbres correspondant à la projection verticale du houppier au sol, et "HC" le hors couvert ou clairière. L'aire d'échantillonnage a été adaptée aux différents biotopes. L'effectif des relevés phyto-écologiques est donné dans le tableau 1.

Phytocénoses	SC	HC	Total
Pseudoclimax	25	17	42
Forêt	30	26	56
Total	55	43	98

Tableau 1. – Répartition des relevés floristiques en fonction des biotopes et des phytocénoses.

Le nombre de relevés couverts (bosquets ou sous les arbres) est plus élevé que celui réalisé dans les milieux découverts. Un relevé HC sert parfois de témoin en effet à deux relevés SC.

Les relevés sont numérotés de 1 à 60 pour la zone de forêt et de 61 à 109 pour les arbres isolés du périmètre de jachère. Pour chaque relevé, la liste floristique a été établie, l'abondance relative de chaque espèce est estimée sur la base du recouvrement (0 à 100%), la situation topographique du site est indiquée. Lorsqu'il s'agit de sites couverts, l'espèce ligneuse est identifiée et la circonférence du tronc à la base est mesurée.

La détermination des taxons a été effectuée à l'aide de la "Flore du Sénégal" (BERHAUT, 1967). Les synonymes ont été actualisés et normalisés sur la base de l'"Enumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale" (LEBRUN & STORK, 1991, 1992).

Pour séparer les relevés réalisés dans les biotopes couverts de ceux des milieux découverts d'une part, et les relevés sous couvert faible de ceux de la zone de couvert dense d'autre part, nous avons utilisé l'analyse factorielle de correspondance (AFC) (progiciel BIOMECO, Praxème/CNRS). Cette méthode permet de résumer l'information du tableau des données en en donnant une écriture simplifiée sous forme graphique. Les diagrammes obtenus sont de deux ordres: diagramme des relevés (dendrogramme ou chronogramme) et diagramme des espèces (cénogramme).

La comparaison de la première série de graphes dans les différents systèmes d'axes permet d'isoler des nuages de points (relevés) présentant des affinités. Les diagrammes des espèces sont étudiés de la même façon et sont superposés aux dendrogrammes du même système d'axes. Nous pouvons ainsi caractériser un ensemble de relevés pour un ensemble d'espèces, car l'AFC permet d'analyser simultanément les proximités au niveau des profils-lignes (ligne du tableau; espèces), d'une part et des profils-colonnes (colonne du tableau; relevés) d'autre part.

L'interprétation des résultats repose sur la valeur propre ou inertie, les contributions des variables (espèces) et des observations (relevés) et la qualité de la représentation. La valeur propre représente l'information portée dans chaque axe. Les contributions des variables (points-

colonnes) et des individus (points-lignes) indiquent l'importance des relevés et des espèces au niveau de chacun des axes factoriels; elles permettent une description et une interprétation de ceux-ci.

## Résultats

### *Caractéristiques de la végétation arborée: le recouvrement ligneux*

Dans la forêt, les arbres sont répartis en individus solitaires ou regroupés c'est-à-dire en bosquets. La densité est de 34 bosquets par hectare. L'effectif du bosquet est de  $7 \pm 3$  arbres en moyenne. Le couvert du bosquet s'étale sur 6 à 16 m de raxon, soit 7,65 m en moyenne. Ainsi l'aire d'influence est de l'ordre de 200 m<sup>2</sup>. Associée au couvert des arbres isolés de la forêt (de rayon moyen de couvert de 6,50 m), la surface ombragée peut être estimée à près de 7500 m<sup>2</sup> par hectare. La superficie d'une clairière peut atteindre 180 m<sup>2</sup>.

Au niveau du terroir villageois, les populations locales exercent des activités champêtres à la faveur d'éclaircies dans les formations végétales. Le périmètre étudié est un champ en jachère depuis environ 20 ans. Il y subsiste quelques grands arbres. Le diamètre du couvert des arbres, qui varie de 12 à 24 m, est de 17,40 m en moyenne. L'aire d'influence d'un arbre est alors estimée à 240 m<sup>2</sup> environ. Avec une densité de 10 individus par ha, le recouvrement du sol par les arbres est de l'ordre de 2400 m<sup>2</sup>. C'est donc une formation herbeuse boisée, au sens de WHITE (1986).

Le couvert moyen d'un arbre isolé au niveau de la zone de jachère apparaît plus élevé que celui d'un bosquet, mais la zone ombragée par hectare de référence est plus importante en forêt; de l'ordre de trois fois en raison de la densité des bosquets d'arbres.

### *Répartition de la végétation herbacée sous et hors couvert*

Nous avons d'abord analysé séparément les relevés relatifs à chacune des phytocénoses afin de mettre en évidence l'effet de l'arbre sur la végétation herbacée et de vérifier ainsi si celui-ci est généralisable. Dans une analyse globale, les variations liées à l'importance du recouvrement (ligneux) ont été ensuite recherchées.

#### *Effet couvert sur la structure spécifique de la strate herbacée*

La variance expliquée (tableau 2) par les plans des axes 1-2 et 1-3 est de 25,7 et 24,7% dans la forêt et de 25,7 et 23,9% en zone de jachère. Elle est respectivement de 41,4 et de 43,9% pour l'ensemble des quatre premiers axes en forêt et en terroir villageois. La différence de quantité d'information au niveau des plans ou de chacun des axes ne paraît pas significative.

La contribution, qui mesure l'importance d'un individu (points-lignes ou relevés) ou d'une variable (points-colonnes ou espèces) par rapport à un axe factoriel, permet de donner une signification écologique à chacun d'eux. Ainsi, peuvent intervenir de manière significative les points dont la contribution est supérieure à la moyenne (23,3 et 18,2% pour les observations ou relevés, 17,2 et 13,5% pour les variables ou espèces respectivement en terroir villageois et dans la forêt classée).

Nous pourrons alors retenir pour les abscisses positives les relevés 79(91) (n° du relevé et, entre parenthèses, valeurs correspondant aux contributions sur l'axe considéré), 61(56), 73(52), 71(46), 63(35) d'une part et, pour les abscisses négatives 78(88), 102(63), 80(56), 84(46) d'autre part sur l'axe 1 (fig. 2).

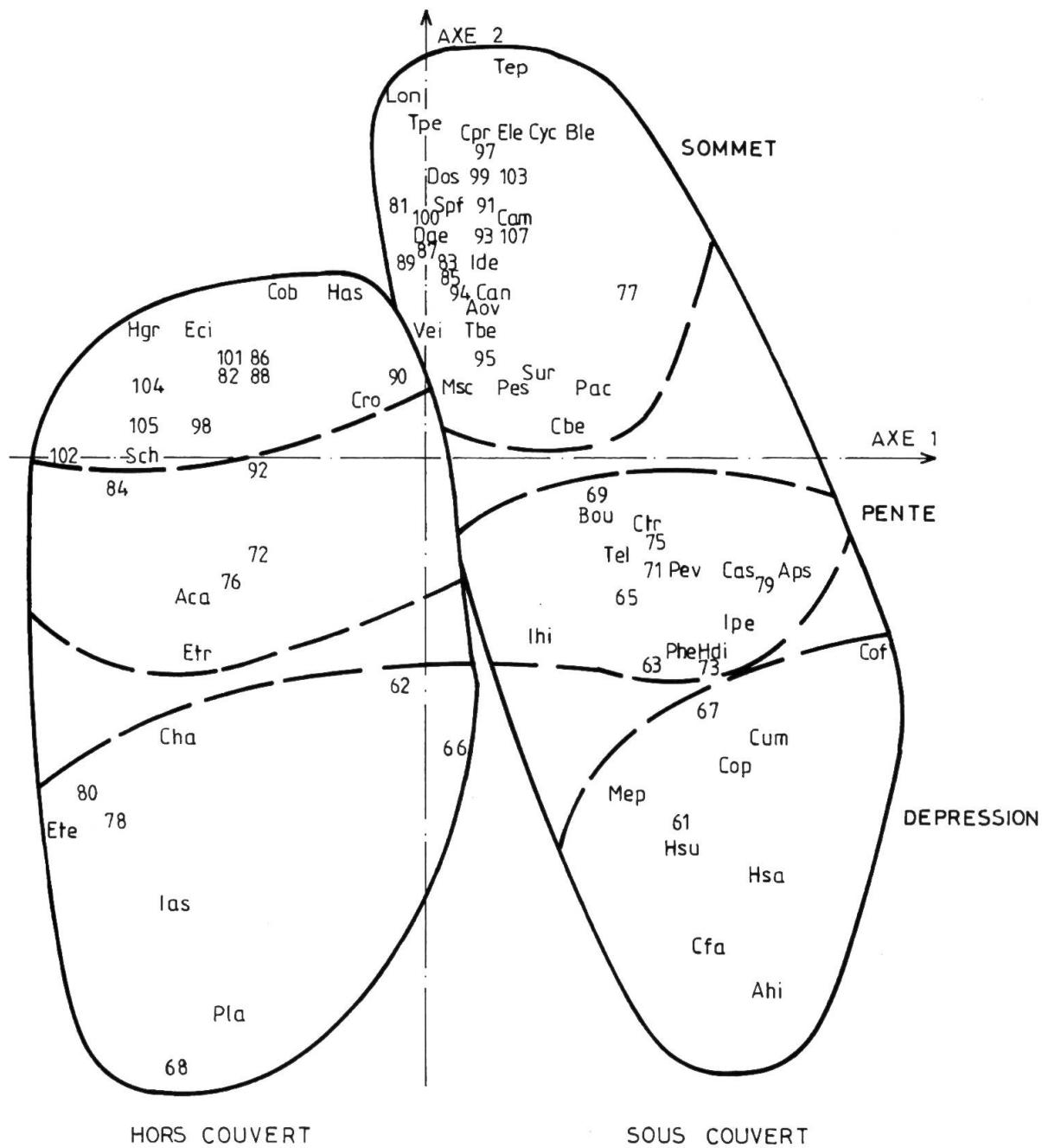


Fig. 2. – Analyse partielle: zone de jachère. Distribution des espèces et des relevés sous et hors couvert ligneux dans le plan des axes 1-2 (nombres impairs: relevés sous couvert; nombres pairs: relevés hors couvert). Codes et noms des espèces au tableau 5.

<i>Caractéristiques</i>	<i>Forêt classée Bakor</i>					<i>Zone de jachère</i>				
Axes	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Valeurs propres	0.47	0.32	0.29	0.20	0.18	0.57	0.47	0.38	0.34	0.29
Inertie (%)	15.30	10.42	9.36	6.340	5.80	14.0	11.7	9.4	7.8	7.2
Cumul (%)	15.30	25.72	35.1	41.40	47.20	14.0	25.7	35.1	43.9	51.1

Tableau 2. – Valeurs propres et inertie (%) des axes de l’AFC appliquée aux relevés de végétation réalisés en Haute-Casamance (Sénégal): analyse partielle.

L’axe horizontal (ou axe 1) oppose ainsi les relevés couverts (nombre impair) à ceux des milieux découverts (nombre pair). Tous les relevés de nombre pair présentent une contribution supérieure à la contribution moyenne. L’axe 1 représente donc le facteur ombrage, généré par le couvert des arbres.

A ces deux groupes de relevés sont associées des espèces. Sous les arbres (dans la partie droite de la figure 2), *Hibiscus diversifolius* Jacq. (158), *Ipomoea argenteaurata* Hall. f. (69), *Andropogon pseudapricus* Stapf (56) et *Pandiaka angustifolia* (Vahl) Hepper (47) présentent des contributions supérieures à la contribution moyenne. Dans les milieux découverts, ce sont *Schizachyrium exile* (Hochst.) Pellegr. (369), *Panicum laetum* Kunth (47) et *Spermacoce chaetophala* (DC.) Hepper (36) qui sont déterminantes.

L’axe vertical (ou axe 2) distingue nettement deux groupes dans les relevés sous et hors couvert. Le premier groupe est constitué, dans les ordonnées positives, des relevés de replat tandis que le second, dans les ordonnées négatives, représente l’ensemble des relevés de pente et de dépression. Cette séparation met en évidence certainement l’abondance plus ou moins variable de l’argile. Cet axe pourrait représenter le gradient topographique.

Pour ce qui est de l’axe 3, trois espèces seulement se dégagent des autres de par leur contribution. Ces espèces, *Schizachyrium exile* (297) dans les ordonnées positives, *Panicum laetum* (220) et *Digitaria horizontalis* Willd. (112) pour les ordonnées négatives, se situent donc de part et d’autre de cet axe.

L’analyse des relevés de la zone de forêt classée révèle aussi une nette séparation le long de l’axe 1 des relevés des bosquets (ou couverts) de ceux des clairières (ou milieux découverts).

Dans les bosquets, l’axe 2 distingue nettement trois groupes, qui correspondent à des conditions écologiques précises: G3 (taches d’hydromorphie à *pseudogley*), G2 (termitières) et G1 (plateau typique).

Les résultats montrent ainsi que l’effet de l’arbre sur la distribution de la végétation herbacée est généralisable en zone soudanienne. Sous les arbres isolés ou au niveau des bosquets, on observe toujours la nette distinction des relevés couverts de ceux effectués hors ombrage. Le couvert crée donc une hétérogénéité du milieu, qui permet de différencier la végétation des biotopes.

#### *Variation selon l’intensité du couvert*

Les valeurs propres de l’AFC appliquée à l’ensemble des relevés/espèces sont élevées, et ainsi la quantité d’information (proportion d’inertie) portée par chacun des axes (tableau 3) eu égard à l’importance de la matrice de données. Elles se stabilisent autour du troisième axe. Aussi la valeur propre du premier axe est nettement supérieure à celle du second.

Ces résultats indiquent que le nuage de points est bien structuré et, de ce fait, que les groupes de relevés/espèces sont bien individualisés.

Le chronogramme, qui constitue le diagramme des relevés, indique en effet deux groupes (fig. 3). Le premier groupe, dans les abscisses positives, rassemble les relevés de n° 1 à 60 tandis que le deuxième groupe se compose de ceux portant les numéros 61 à 109. Ces relevés ont été effectués respectivement dans la forêt (1 à 60) et dans la parcelle de jachère (61 à 109) c’est-à-dire en zones de couvert dense (75% par ha) et faible (24%). L’axe 1 oppose ainsi nettement le périmètre de jachère (couvert faible) à la zone de forêt (couvert fort).

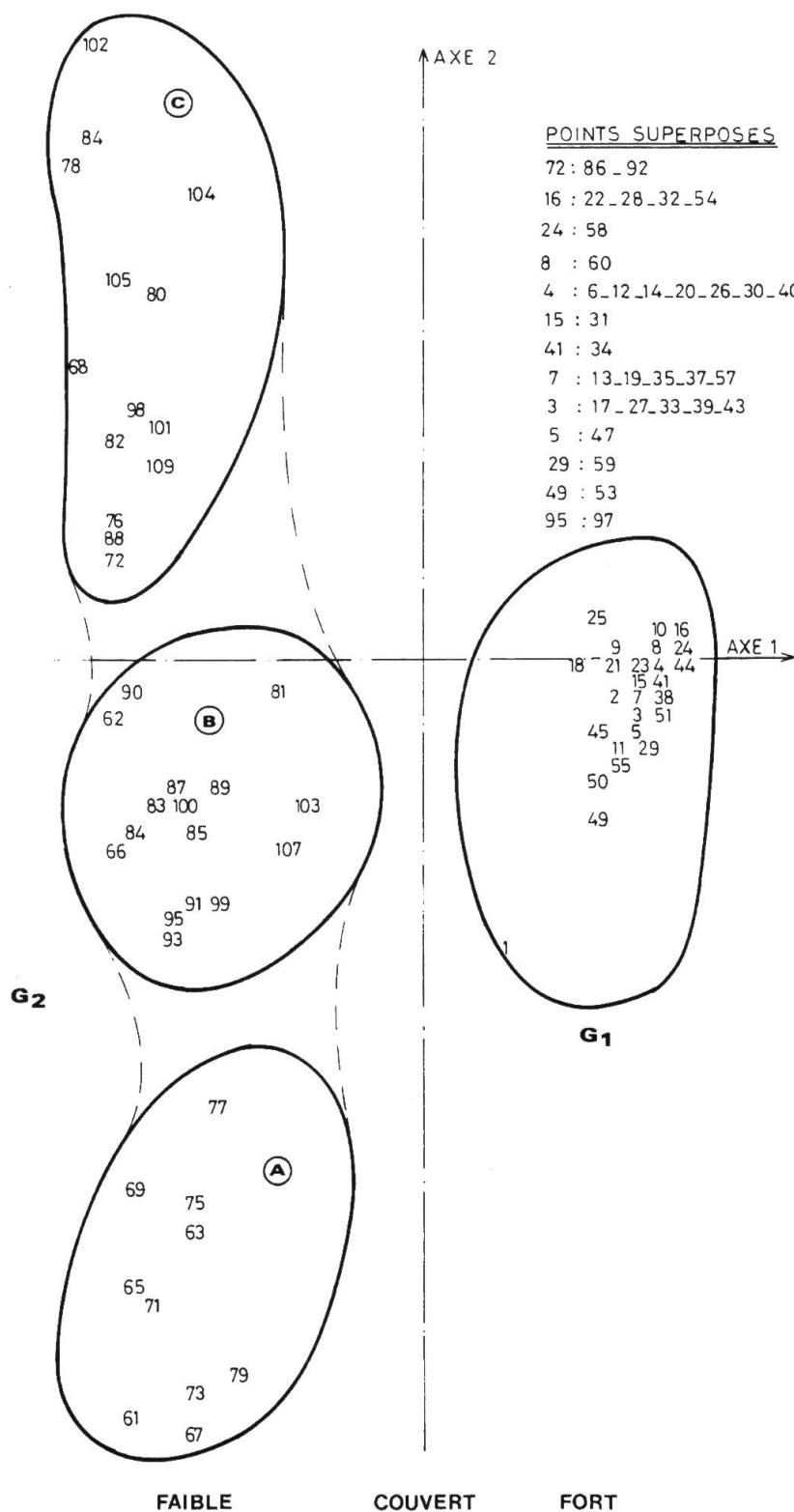


Fig. 3. – Analyse globale: AFC de 95 relevés de végétation: représentation graphique des relevés. Codes et noms des espèces au tableau 5.

Axes	1	2	3	4	5
Valeurs propres	0.89	0.54	0.46	0.44	0.37
Inertie (%)	12.80	7.71	6.60	6.40	5.30
Cumul (%)	12.80	20.50	27.10	33.50	38.80

Tableau 3. – Valeurs propres et inertie (%) des axes de l’AFC appliquée aux relevés de végétation de la Haute Casamance (Sénégal): analyse globale.

Caractéristiques	<i>Terroir villageois (jachère)</i>		<i>Forêt</i>	
	Sous couvert	Hors couvert	Bosquet	Clairière
Nombre total d'espèces	30	4	26	5
Poacées	6	4	2	2
Légumineuses	7	0	5	0
Autres familles	17	0	19	3
Plantes vivaces	7	0	17	0
Plantes annuelles	23	4	9	5

Tableau 4. – Quelques caractéristiques des espèces exclusives.

La répartition des relevés du périmètre de jachère le long de l’axe 2 tend à isoler les relevés de nombre impair (ordonnées négatives) de ceux de nombre pair (ordonnées positives). Trois sous-groupes peuvent être identifiés: A, B et C le long de l’axe. Le sous-groupe A correspond aux relevés de bas-fond sous couvert. Les sous-groupes B et C rassemblent les relevés sous et hors couvert; B représenterait les relevés sous couvert des sites de pente dans lesquels se trouvent projetés certains relevés HC des points bas. De même trois relevés couverts (101, 105 et 109) se retrouvent parmi ceux des milieux découverts, à cause probablement des arbres (plus de 20 m de haut et à ombrage réduit) sous lesquels ils ont été réalisés. Cet axe pourrait ainsi représenter le facteur ombrage.

Cette analyse, qui indique deux entités distinctes correspondant à la jachère et à la forêt, met en évidence l’intensité du recouvrement ligneux. La distribution de la végétation herbacée sous et hors-couvert ligneux en zone subhumide est ainsi guidée par deux facteurs essentiels, l’éclairement et la topographie, tous deux en relation avec le bilan hydrique du sol.

### *Cortège floristique*

La richesse floristique est de 58 espèces dans le périmètre de jachère, 74 espèces en zone de forêt et de 114 espèces pour l’ensemble des relevés. Elle est plus élevée en zone de forêt, de l’ordre de 40%.

Les compositions spécifiques des deux peuplements herbacés, comparées par le test de Kolmogorov-Smirnov (SCHERRER, 1984), sont significativement différentes ( $D_{ob}(0.763) > D_{0.05}(0.203)$ ). Peu d’espèces sont communes (10%), c’est-à-dire rencontrées simultanément en forêt et dans la zone de jachère.

Les espèces différentielles sont plus nombreuses dans la zone de forêt (63 espèces) qu’au niveau du terroir villageois (43 espèces).

Lorsque l’on considère la présence des espèces dans les différents relevés sous et hors couvert, il apparaît deux groupes d’espèces. Le premier groupe, est constitué des espèces indifférentes ou espèces communes. Le second groupe représente les espèces exclusives: ce sont les espèces sciaphiles pour le biotope couvert et héliophiles pour le milieu découvert. Le nombre d’espèces sciaphiles varie de 26 et 30 espèces respectivement en forêt et en terroir villageois (dont cinq espèces communes) contre cinq et quatre espèces héliophiles. Le nombre d’espèces sciaphiles est plus élevé que celui des héliophiles (5 et 8 fois).

Codes et noms des espèces et groupes d'espèces de la végétation herbacée sous et hors couvert en haute Casamance (Sénégal)

Espèces exclusives		Espèces indifférentes	
		vraies	
<b>Espèces sciaphiles</b>			
1 Amo:	<i>Amorphophalus aphyllis</i>	34 Sch:	<i>Hyptis spicigera</i>
2 Bde:	<i>Bidens engleri</i>	35 Spf:	<i>H. suaveolens</i>
3 Bma:	<i>Blepharis maderapratensis</i>		<i>Indigofera apera</i>
4 Cbe:	<i>Commelinina benghalensis</i>		<i>Ipomoea barteri (sepalia)</i>
5 Cfo:	<i>Commelinina forskalei</i>		<i>Indigofera dendroides</i>
6 Cme:	<i>Cucumis melo</i>		<i>Ipomoea hederifolia</i>
7 Cmi:	<i>Cassia mimosoides</i>		<i>Indigofera hirsuta</i>
8 Cob:	<i>C. obtusifolia</i>		
9 Cpu:	<i>Cissus populnea</i>	36 Aov:	<i>Alysicarpus ovalifolius</i>
10 Cro:	<i>Crotalaria retusa</i>	37 Asc:	<i>Atylosia scaraboides</i>
11 Csp:	<i>Crotalaria sphaerocarpa</i>	38 Cni:	<i>Cassia nigricans</i>
12 Cwa:	<i>Cissus waterlotii</i>	39 Cpr:	<i>Chloris prieuri</i>
13 Cyc:	<i>Cyperus cylindratus</i>	40 Dae:	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>
14 Dto:	<i>Desmodium tortuosum</i>	41 Eco:	<i>Euphorbia convolvuloides</i>
15 ler.		42 Egl:	<i>E. glomerifera</i>
16 Lde:	<i>Ipomoea eriocarpa</i>	43 Ele:	<i>Eleonorius elegans</i>
17 Rmi:	<i>Lindernia débilis</i>	44 Epr:	<i>Eclipta prostrata</i>
18 Tri:	<i>Rhynchosia minima</i>	45 Iar:	<i>Ipomoea argenteaurata</i>
19 Vlu:	<i>Triumfetta pentandra</i>	46 Ipt:	<i>I. pes-tigris</i>
20 Bdi:	<i>Vigna luteola</i>	47 Mpi:	<i>Merremia pinnata</i>
21 Bri:	<i>Brachiaria distichophylla</i>	48 Msc:	<i>Mirracarpus scaber</i>
22 Cab:	<i>Briophyllum sp.</i>	49 Pba:	<i>Phaulopsis barteri</i>
23 Cti:	<i>Cassia absus</i>	50 Pla:	<i>Panicum laetum</i>
24 Dos:	<i>Cochlospermum tinctorium</i>		
	<i>Dolichos stenophyllus</i>	<b>à tendance sciaphile</b>	
25 Bga:	<i>Blainvillea gayana</i>	51 Aas:	<i>Achyranthes aspera</i>
26 Eci:	<i>Eragrostis ciliaris</i>	52 Aga:	<i>Andropogon gayanus</i>
27 Ete:	<i>Eragrostis tremula</i>	53 Ahe:	<i>Aspilia helianthoides</i>
28 Hag:	<i>Hackelochloa granularis</i>	54 Ahi:	<i>Acanthospermum hispidum</i>
29 Isc:	<i>Ischaemum sp.</i>	55 Aps:	<i>Andropogon pseudaprucus</i>
30 Mer:	<i>Microchloa indica</i>	56 Aru:	<i>Alysicarpus rugosus</i>
31 Pmu:	<i>Polygala multiflora</i>	57 Asp:	<i>Asparagus sp.</i>
32 Idi:	<i>Indigofera diphylla</i>	58 Cas:	<i>Caperonia senegalensis</i>
33 Mdi:	<i>Merremia diphylla</i>	59 Cca:	<i>Crotalaria calycina</i>
		60 Cf:	<i>Crochorus fascicularis</i>
		61 Cga:	<i>Commelinina gambiae</i>
		62 Cru:	<i>Cissus rufescens</i>
		63 Cir:	<i>Crochorus tridens</i>
		64 Dho:	<i>Digitaria horizontalis</i>
		65 Dio:	<i>D. longiflora</i>
		66 Ete:	<i>Eragrostis tenella</i>
		67 Has:	<i>Hibiscus aspera</i>
		68 Hsa:	<i>H. subdariffa</i>
		69 Hdi:	<i>H. diversifolius</i>
		70 Hsp:	
		71 Hsu:	
		72 Ias:	
		73 Iba:	
		74 Ide:	
		75 Ihe:	
		76 Ihi:	
		77 Init:	
		78 Ipc:	
		79 Iva:	
		80 Lce:	
		81 Lch:	
		82 Mci:	
		83 Mma:	
		84 Ovi:	
		85 Phe:	
		86 Phu:	
		87 Phy:	
		88 Psi:	
		89 Pvi:	
		90 Rhi:	
		91 Rot:	
		92 Sel:	
		93 Shy:	
		94 Sno:	
		95 Spa:	
		96 Sta:	
		97 Sut:	
		98 Sve:	
		99 Swa:	
		100 TTbr:	
		101 Tin:	
		102 Ti:	
		103 Tpe:	
		104 Uab:	
		105 Ver:	
		106 Vra:	
		107 Win:	

Tableau 5. – Cortège floristique: espèces sciaphiles, héliophiles et indifférentes.

Les fréquences des espèces exclusives dans les relevés varient de 3 à 35% dans la zone de forêt, de 4 à 60% dans la jachère pour les espèces sciaphiles et de 6 à 25% pour les espèces héliophiles. En forêt, les espèces héliophiles n'ont été inventoriées qu'une seule fois; ce sont des espèces rares.

Les espèces héliophiles sont représentées essentiellement par des plantes annuelles parmi lesquelles les Poacées constituent une proportion importante, de 60 à 100% selon l'écosystème (tableau 3). Dans le groupe des espèces sciaphiles, les légumineuses sont peu abondantes dans la végétation de la forêt (19,2%). Elles représentent 23,3% dans la jachère. Les Poaceae, en revanche, atteignent 20% dans la jachère contre 8% en forêt. Les plantes vivaces sont plus nombreuses en forêt, 65,4% pour 23,3% en zone de jachère.

Quant aux espèces indifférentes, pour celles recensées dans au moins cinq relevés, le rapport des fréquences de présence sous et hors couvert permet de préciser davantage leurs préférences écologiques. Les noms des espèces répertoriées dans les différents groupes sont indiqués dans le tableau 5.

- Certaines espèces (14 dans les bosquets et 9 sous-arbres isolés) présentent des valeurs de rapport comprises entre 1 et 2; elles constituent des indifférentes vraies.
- D'autres espèces montrent de fortes tendances sciaphiles (avec un rapport  $> 2$ ); elles représentent 18,6 et 70% des espèces indifférentes initialement identifiées respectivement en forêt et en terroir villageois. Ainsi les espèces dont les fréquences de présence sont nettement plus élevées sous l'ombrage représentent 73 et 84,5% des listes floristiques respectives.
- D'autres enfin, trois seulement, présentent une affinité pour le biotope découvert (rapport  $< 1$ ).

Le nombre d'espèces par relevé varie de 10 à 22 dans les bosquets et de 7 à 14 dans les clairières pour la zone de forêt, de 6 à 25 sous couvert et de 5 à 18 au niveau des arbres isolés du terroir villageois. Les variations sont plus importantes en terroir villageois (Cv: 33,10 et 36,8% respectivement sous et hors couvert contre 19,4 et 23% dans la forêt; Cv = coefficient de variation de la moyenne).

La richesse spécifique moyenne est respectivement de 9,7 et 15,5 sous et hors couvert dans la zone de forêt, de 14,8 et 9 dans le périmètre de jachère. Elle apparaît nettement plus élevée ( $t = 8,0583$  pour  $ddl = 53$  (forêt) et  $t = 4,4931$  pour  $ddl = 40$  (pseudoclimax)) dans les biotopes couverts que dans la zone.

Par ailleurs, au niveau du biotope couvert, la richesse spécifique moyenne dans les bosquets n'est pas différente de celle observée sous les arbres isolés de jachère. Lorsque l'on considère la végétation des deux milieux, la richesse spécifique moyenne est de 12,5 en terroir villageois et 12,9 en forêt. Le nombre d'espèces par relevé est équivalent ( $t = 0,4261$  pour  $ddl = 95$ ).

Dans les phytocénoses de la zone étudiée, la différence des biotopes couvert et découvert se situerait essentiellement au niveau de la composition spécifique et de l'abondance relative des espèces, c'est-à-dire le recouvrement du tapis.

#### *Le couvert herbacé*

Le couvert herbacé ou recouvrement global indique la portion de sol recouverte par la végétation herbacée.

Sous l'ombrage, le recouvrement global varie de 15 à 40%. Il peut atteindre 60 à 100% dans les zones dégagées (sans arbres). Il est nettement plus faible sous l'arbre, de l'ordre de 2 à 3 fois.

## Discussion – Conclusion

L'objectif de ce travail est d'étudier l'influence du couvert sur la strate herbacée à travers la distribution des espèces sous l'arbre et hors de l'arbre en savane subhumide soudanienne. Les observations, réalisées en Casamance au Sud-Sénégal, ont consisté en des relevés floristiques dans une formation pseudoclimacique (sous des arbres isolés), dans des bosquets d'arbres et clairières en forêt. Ils ont été soumis à l'analyse factorielle de correspondance.

L'aire d'influence d'un arbre isolé de la jachère étudiée est plus grande (de 20%) que celle d'un bosquet d'arbres en forêt mais la zone ombragée par hectare devient nettement plus importante en forêt, de l'ordre de trois fois en raison de la densité des bosquets (34 bosquets contre 10 arbres). Aussi l'aire d'échantillonnage, c'est-à-dire la surface des relevés floristiques, calquée sur les différents couverts et clairières, est largement supérieure à l'aire minimale (15 à 45 m<sup>2</sup>) déterminée par différents auteurs (POISSONET & CÉSAR, 1972; CORNET, 1981; GROUZIS, 1988; FOURNIER, 1991) pour la strate herbacée de différentes formations tropicales.

L'analyse de la végétation herbacée montre que les deux phytocénoses étudiées sont nettement distinctes; la zone de jachère est en effet une formation herbeuse, boisée, tandis que la zone de forêt étudiée correspond à une zone de forêt claire, marquée par la flore et la végétation de la forêt de transition guinéo-soudanienne (WHITE, 1986).

La présence de l'arbre permet de mettre en évidence dans ces phytocénoses deux systèmes écologiques: le système arbre-herbe et le peuplement herbacé. Nous avons pu distinguer en effet les relevés sous l'arbre ou dans les bosquets (donc sous couvert) de ceux réalisés dans les milieux découverts ou hors ombrage. Il existe un effet couvert sur la distribution des espèces. Il se caractérise par un enrichissement de la végétation sous couvert.

La richesse floristique totale est nettement plus élevée en forêt qu'en terroir villageois. De même, les listes floristiques sont fondamentalement différentes; elles présentent en effet peu d'espèces communes. Le nombre d'espèces par relevé est de 60 à 65% plus élevé sous couvert. L'écart de la richesse spécifique moyenne des biotopes n'apparaît pas significativement différent. Des espèces indifférentes présentent des fréquences plus élevées pour le facteur couvert; augmentant davantage le nombre des espèces à tendance sciophile.

Associé au facteur topographique, l'effet couvert amplifie l'hétérogénéité du milieu. Ainsi trois sous-groupes plus ou moins distincts ont été identifiés dans chacun des milieux inventoriés et correspondant respectivement aux relevés de dépression, de pente et de replat (sommet).

La distribution de la végétation herbacée est donc liée à l'existence de deux gradients orthogonaux; ce sont le facteur éclairement et le gradient topographique, tous en relation probable avec le bilan hydrique.

Ces résultats corroborent ceux obtenus dans d'autres zones climatiques par OVALLE (1986) au Chili, VACHER (1984) en Espagne, BOUBAKER (1988) en Tunisie, HAMIDOU (1987) en France, et AKPO (1993) en zone sahélienne du Sénégal.

Dans les zones semi-arides, l'effet favorable est généralement attribué à l'atténuation de la demande évaporative de l'air (effet tampon du couvert sur les variations des facteurs microclimatiques) et au relèvement de la fertilité (hydrique et minérale) des sols.

Dans la zone subhumide, où l'eau n'est pas un facteur limitant des productions végétales, il semble que le facteur déterminant soit l'éclairement (ALEXANDRE, 1982; MORDELET, 1993). Le feuillage forme un écran dense qui réduit considérablement la transmission du rayonnement. La quantité de rayonnement qui atteint le sol dépasse rarement 25%.

Il importe de poursuivre les investigations afin de dégager si l'effet bénéfique du couvert ligneux sur la structure se manifeste aussi sur la production de la végétation herbacée et dégager le déterminisme de l'influence du couvert sur la végétation herbacée.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKPO, L. E. (1993). *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien*. Orstom éd., TDM, 174 pp.
- AKPO, L. E. & M. GROUZIS (1993). Etude comparée de la phénologie de la strate herbacée sous et hors couvert ligneux en milieu sahélien. *Webbia* 47: 387-401.
- ALEXANDRE, D. Y. (1982). Etude de l'éclaircissement du sous-bois d'une forêt dense humide sempervirente (Taï, Côte d'Ivoire). *Acta Oecol., Oecol. Gener.* 3: 407-447.
- BERHAUT, J. (1967). *Flore du Sénégal*. Clairafrique éd., Dakar, 485 pp.
- BOUBAKER, Ben A. (1988). *Relation Acacia cyanophylla (Lindl.) – végétation herbacée en conditions pâturées (Tunisie du nord-ouest)*. Thèse USTL, Montpellier, 145 pp.
- CORNET, A. (1981). *Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal*. Thèse USTL, Montpellier, 353 pp.
- FOURNIER, A. (1991). *Phénologie, croissance et productions végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient climatique*. Orstom éd., Etudes et Thèses, 371 pp.
- GROUZIS, M. (1988). *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens: la mare d'Oursi au Burkina Faso*. Orstom éd., Etudes et Thèses, 336 pp.
- GROUZIS, M. & L. E. AKPO (1996). The influence of tree cover on herbaceous above and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *J. Arid Environment* 35: 285-296.
- HAMIDOU, B. (1987). *Relation herbe-arbre en conditions pâturées. Influence du recouvrement arboré dans les taillis de chêne pubescent (Quercus pubescens Willd.)*. Thèse USTL, Montpellier, 114 pp.
- LEBRUN, J.-P. & A. L. STORK (1991, 1992). *Enumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. Vol. 1: *Généralités et Annonaceae à Pandiacaceae*: 249 pp. Vol. 2: *Chrysobalanaceae à Apiaceae*: 257 pp. Conserv. & Jard. Bot. Genève.
- MALAISSE, F. (1973). Contribution à l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 8, le projet Miombo. *Ann. Univ. Abidjan* 6: 227-250.
- MENAUT, J. C., J. GIGNOUX & J. CLOBERT (1990). Modeling tree community dynamics in a humid savanna of Côte d'Ivoire: effects of fire and competition with grass and neighbours. *J. Biogeogr.* 17: 471-481.
- MICHEL, P. (1969). *Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique*. Thèse, Université de Strasbourg, 1167 pp.
- MORDELET, P. (1993). Influence of tree shading on carbon assimilation of grass leaves in Lamto savanna, Côte d'Ivoire. *Acta Oecol.* 14: 119-127.
- ovalle, C. (1986). *Etude du système écologique sylvo-pastoral à Acacia caven (Mol.) Hook. & Arn. Applications à la gestion des ressources renouvelables dans l'aire climatique méditerranéenne humide et subhumide du Chili*. Thèse USTL, Montpellier, 224 pp.
- POISSONET, J. & J. CÉSAR (1972). Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier rônier de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan* 5: 577-601.
- SCHERRER, B. (1984). *Biostatistique*. Gaëtan Morin éd.
- VACHER, J. (1984). *Les pâturages de la Sierra Norte. Analyse phyto- et agroécologique des dehesas pastorales de la Sierra Norte (Andalousie occidentale, Espagne)*. Thèse USTL, Montpellier, 195 pp.
- WHITE, F. (1986). La végétation de l'Afrique: mémoire accompagnant la carte de végétation de l'Afrique. Unesco/AET-FAT/UNSO. In: *Recherches sur les ressources naturelles, XX*. Orstom-Unesco, Paris, 384 pp

