

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 58 (2003)
Heft: 2

Artikel: Diversité de la végétation herbacée sous arbre : variation selon l'espèce ligneuse en milieu sahélien
Autor: Akpo, Léonard Elie / Bada, Fidèle / Grouzis, Michel
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879316>

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>

Diversité de la végétation herbacée sous arbre: variation selon l'espèce ligneuse en milieu sahélien

LÉONARD ELIE AKPO

FIDÈLE BADA

& MICHEL GROUZIS

RÉSUMÉ

AKPO, L. E., F. BADA & M. GROUZIS (2003). Diversité de la végétation herbacée sous arbre: variation selon l'espèce ligneuse en milieu sahélien. *Candollea* 58: 515-530. En français, résumés français et anglais.

Les variations de la composition de la strate herbacée sciaphile ont été étudiées en fonction de l'espèce ligneuse qui détermine le biotope couvert. Les relevés floristiques, effectués sous diverses espèces ligneuses (*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana*), ont été soumis à différentes méthodes d'analyse (analyse de correspondances, profils écologiques,...). Les espèces exclusives sont essentiellement des espèces rares. Peu d'espèces herbacées paraissent significativement liées à l'espèce ligneuse. Malgré l'apparente identité des listes d'espèces, les groupes reconstitués en fonction des espèces ligneuses sont différents, suggérant ainsi un effet espèce ligneuse.

ABSTRACT

AKPO, L. E., F. BADA & M. GROUZIS (2003). Diversity of the herbaceous understory vegetation: influence of overstory woody species in the Sahel area. *Candollea* 58: 515-530. In French, French and English abstracts.

The influence of overstory species on the composition of the herbaceous understory was investigated in the Sahel area of North-Senegal. The presence and abundance of the grass species growing under the different tree species (*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana*) were recorded. A few grass species founded under a given tree species, but all of them were also characterised by a low abundance. Consequently a straight forward link between the presence of grass and a tree species could not be inferred. Nevertheless the relative abundance of the different grass species was found to be dependent on the tree species.

KEY-WORDS: Woody species effect – Specific structure – Ecological profiles – Frequences – Senegal.

Introduction

Les savanes désignent des écosystèmes naturels ou paysages caractérisés par la coexistence d'une strate herbacée continue et d'une végétation ligneuse discontinue. Elles représentent 1600 millions d'hectares (SCHOLLES & ARCHER, 1997) dont 44% en Afrique et Australie, 45% en Amérique du Sud, 10% en Inde et Asie du Sud. Ces phytocénoses occupent une place économique importante, notamment sur le plan de l'agriculture et de l'élevage.

De nombreuses études consacrées aux écosystèmes sahéliens ont essentiellement porté sur la caractérisation soit de la végétation herbacée (BILLE, 1977; VALENZA & DIALLO, 1972;

DE VRIE PENNING & DJITÉYE, 1982; GROUZIS, 1988) soit de la végétation ligneuse (POUPON, 1980; TOUTAIN & al., 1983). Elles n'ont alors pas tenu compte de la coexistence de l'arbre et de l'herbe.

Dans le cadre du Programme "Herbe-Arbre au Sahel" mené par le Laboratoire d'écologie du Centre Orstom de Dakar, nous avons examiné l'influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée.

Sur le plan de la variabilité spatiale des formations, l'arbre gère la structure de la végétation herbacée; il modifie la composition floristique en augmentant de manière significative le nombre d'espèces sciaphiles (AKPO, 1993; AKPO & al., 1997).

Le travail entrepris examine particulièrement l'"effet espèce ligneuse" c'est-à-dire les variations de la composition spécifique de la strate herbacée par rapport à l'espèce arborée déterminant le biotope couvert. Il s'agit précisément d'établir les préférences écologiques des espèces herbacées.

Matériel et méthodes d'étude

La zone d'étude

L'étude a été menée au Ferlo, dans le Nord-Sénégal (Fig. 1). Le Ferlo appartient aux formations sableuses dunaires. Les reliefs sont séparés par des dépressions longitudinales à sol sablo-argileux grisâtre, localement calcaire et à sol hydromorphe à engorgement temporaire. Les sols, brun-rouges subarides, sont neutres à faiblement acides et contiennent 80 à 85% de sable et 3.5% d'argile en surface. Ils sont pauvres en matière organique.

La température moyenne annuelle s'établit à 28,6°C tandis que les températures moyennes mensuelles minimale et maximale sont respectivement de 14,1°C (janvier) et 40,4°C (mai). Les précipitations annuelles sont faibles: 282 mm entre 1918 et 1990 à Dagana (station de référence) avec un coefficient de variation de 37%. Dagana se caractérise par un déficit pluviométrique persistant qui a commencé en 1970 (AKPO, 1993). Les pluies, qui s'étendent de juin à octobre, permettent de distinguer classiquement dans l'année deux périodes: une période sèche ($P < 0.35$ ETP) de 7 à 9 mois (octobre à mai) et une saison des pluies ($P \geq 0.35$ ETP) de 3 à 5 mois. Le climat est ainsi de type sahélien.

La végétation étudiée est une formation à *Balanites aegyptiaca* et *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (VALENZA & DIALLO, 1972) établie sur sol ferrugineux tropical peu lessivé. La strate herbacée, sous la forme d'un tapis plus ou moins continu, dominé par des espèces annuelles, notamment des *Poaceae* généralement à feuilles basilaires, à limbes étroits et pliés ou enroulés (*Schoenefeldia*, *Aristida*, *Cenchrus*, *Chloris*, ...), peut atteindre 50 cm à 1 m de hauteur.

Les méthodes utilisées

La collecte des données

Dans une formation à *Balanites aegyptiaca* et *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (VALENZA & DIALLO, 1972), le peuplement ligneux a été inventorié, et la structure des populations des différentes espèces établie (AKPO & GROUZIS, 1996), et leur recouvrement évalué.

Un comptage exhaustif des arbres et arbustes par espèce et par catégorie de dimension (grosseur) a alors été réalisé sur 14 placettes de un hectare, soit 14 ha. Cette superficie d'échantillonnage dépasse largement l'aire minimale (2500 m²) proposée par BOUDET (1984) pour l'étude de la végétation ligneuse sahélienne.

Pour chaque individu ont été mesurées l'aire d'influence (projection de la couronne au sol) et la circonférence à la base du tronc et non, comme classiquement en foresterie, à 1.30 m car pour de nombreux individus les ramifications se situent en-dessous de ce niveau. En outre pour les espèces multicaules, nous avons considéré la plus grosse tige.

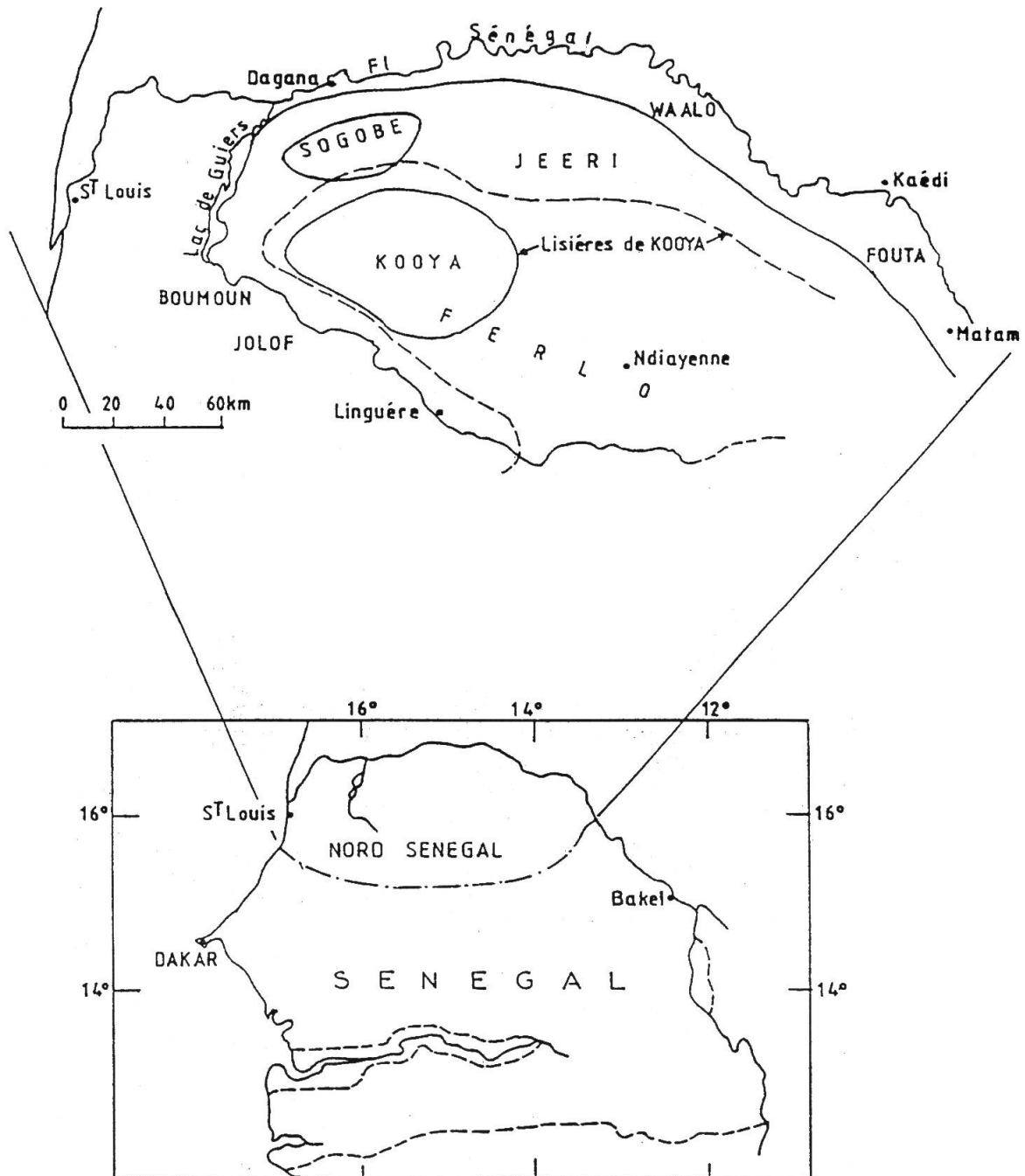


Fig. 1. – Zone d'étude: cartes de situation.

Des relevés floristiques ont été effectués sous des arbres. Le rayon moyen du couvert des arbres de la dition est de 4 m (AKPO, 1993). Les relevés floristiques ont été réalisés sur une surface circulaire de 50 m². Cette superficie est supérieure à l'aire minimale (16 à 45 m²) déterminée par différents auteurs (POISSONET & CÉSAR, 1972; GROUZIS, 1988; FOURNIER, 1991) pour différentes formations tropicales.

Pour chaque relevé, la liste floristique est établie, le recouvrement de chaque espèce herbacée est estimé sur une échelle allant de 0 à 100%.

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, 1995, 1997).

Le traitement des données

Les relations entre les espèces ligneuses et herbacées ont été étudiées en utilisant différentes méthodes:

- analyse de correspondance pour discriminer les relevés en fonction des espèces ligneuses sous lesquelles ils ont été réalisés; cette méthode permet de résumer l'information du tableau de données en en donnant une écriture simplifiée sous forme graphique,
- analyse fréquentielle, qui utilise les profils écologiques (GODRON, 1968; GUILLERM, 1971), pour rechercher les espèces herbacées inféodées ou indicatrices du couvert de telle ou telle espèce ligneuse,
- divers indices de diversité (indice de Shannon, indice d'équitabilité) pour évaluer globalement les variations d'abondance des espèces herbacées sous les trois espèces ligneuses. L'indice de Shannon ($I_s = -\sum p_i \log p_i$, où p_i représente le recouvrement de l'espèce i) varie en fonction du nombre des espèces recensées et des effectifs de celles-ci. Il apparaît judicieux d'utiliser l'équitabilité, qui doit à sa qualité de rapport (entre diversité observée et diversité maximale théorique) d'être un terme de comparaison plus rigoureux. L'équitabilité renseigne sur la distribution des abondances des espèces herbacées sous les arbres, et par conséquent, sur la structure de la végétation herbacée dans ces biotopes. Une faible équitabilité traduit une répartition très irrégulière des effectifs entre les espèces et souligne des phénomènes de forte dominance.

Par ailleurs, les fréquences de co-occurrences des espèces prises 2 à 2 et se rencontrant au moins dans 5% des relevés ont été déterminées et soumises à une classification hiérarchique (méthode des dendrites) pour définir des groupes d'espèces qui croissent préférentiellement ensemble, donc en fonction de leurs affinités.

Résultats - Discussion

Les caractéristiques du peuplement ligneux

La composition et l'effectif du peuplement

La densité est d'environ 125 arbres par hectare. Trois espèces (*Boscia senegalensis*: 44,2%, *Balanites aegyptiaca*: 30,7% et *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*: 21,7%), avec 1656 individus représentent plus de 95% des effectifs du peuplement, et les espèces compagnes sont *Acacia senegal*, *Ziziphus mauritiana*. *Combretum glutinosum* est faiblement représentée (tableau 1).

La distance moyenne entre deux arbres est de 7,1 m, soit environ un arbre tous les 10 m.

Il faut noter que densité et distance entre deux arbres sont des caractéristiques moyennes qui n'ont par conséquent de valeur que considérées à l'échelle d'un même site car la variabilité est très forte (cv = 25,30% pour la densité et 41% pour l'écartement). Cette forte variabilité pour

Tableau 1. – Caractéristiques du peuplement ligneux.

| Espèces | Total | Densité ¹ | Cv ² | Fr% |
|---|-------------|----------------------|-----------------|------------|
| <i>Acacia senegal</i> | 32 | 2,3 | 182 | 1,8 |
| <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> | 374 | 27 | 33,9 | 21,7 |
| <i>Balanites aegyptiaca</i> | 534 | 38,1 | 34,7 | 30,7 |
| <i>Boscia senegalensis</i> | 771 | 55,1 | 15,2 | 44,2 |
| <i>Combretum glutinosum</i> | 3 | 1 | – | 0,2 |
| <i>Ziziphus mauritiana</i> | 24 | 1,7 | 140 | 1,4 |
| Total | 1743 | 124,5 | 25,3 | 100 |

¹Densité/ha. – ²Cv = coefficient de variation (%).

l'écartement entre les arbres suggère une distribution en agrégats. En effet, cela correspond bien à la situation de certains sujets qui se développent sous d'autres, en l'occurrence *Boscia senegalensis*. Pour l'ensemble des relevés, nous avons observé 57,2% de *Boscia* inventoriées sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, alors que nous n'en avons trouvé que 43% à l'échelle de l'hectare de référence.

Le recouvrement des ligneux

La relation entre la projection de la couronne de l'arbre au sol c'est-à-dire le recouvrement $S(m^2)$ et la circonférence $C(cm)$ du tronc à la base a été établie pour les trois principales espèces (Fig. 2).

Les meilleurs ajustements sont portés dans le tableau 2.

Le couvert ligneux, évalué sur la base de la projection verticale de la couronne de l'arbre au sol, représente $3755.4 m^2 \cdot ha^{-1}$ soit 37.6%. Il est réparti entre *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (23.5%), *Balanites aegyptiaca* (12.5%) et *Boscia senegalensis* (1.6%). Nous n'avons tenu compte toutefois que des individus dont la projection de couronne n'est pas incluse dans une autre.

Malgré la forte densité de *Balanites* et de *Boscia* (près de 70% du peuplement), ces deux espèces ne recouvrent ainsi que 14% de l'hectare de référence.

Par ailleurs au cours des investigations, il a été noté que l'effet arbre n'est manifeste sur la strate herbacée que lorsque le couvert atteint au moins $3 m^2$. Cela réduit considérablement la zone d'influence des arbres, soit:

Acacia tortilis subsp. *raddiana*: 21.8%

Balanites aegyptiaca: 10.9%

Boscia senegalensis: 0.6%

c'est-à-dire un recouvrement de $3325.7 m^2$ par hectare, soit un couvert de 33.3%.

Tableau 2. – Paramètres d'ajustement du recouvrement de la couronne $S(m^2)$ en fonction de la circonférence du tronc à la base $C(cm)$.

| | Fonctions | a | b | r^2 |
|---|------------|-------|-----|-------|
| <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> | Puissance | 0.015 | 1.8 | 0.85 |
| <i>Balanites aegyptiaca</i> | Puissance | 0.002 | 2.4 | 0.95 |
| <i>Boscia senegalensis</i> | Logarithme | – 3.9 | 2.6 | 0.85 |

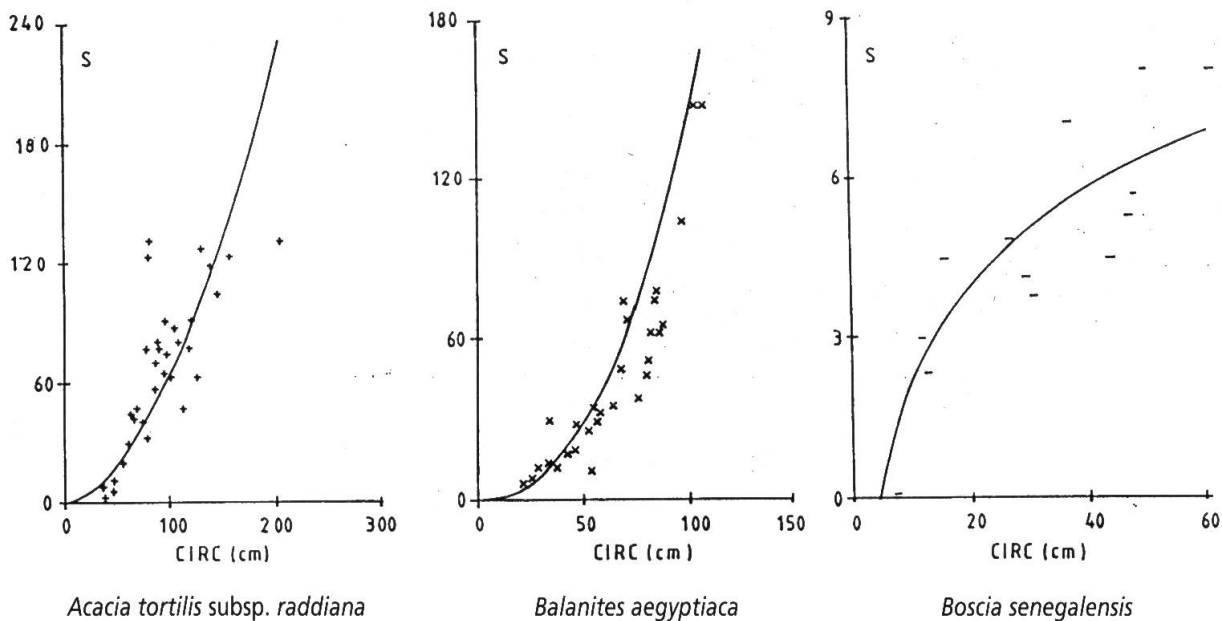


Fig. 2. – Variation du recouvrement de la couronne $S(m^2)$ de trois espèces ligneuses sahéniennes en fonction de la circonférence CIR(cm) à la base du tronc et son ajustement.

La réduction particulièrement importante pour *Boscia* provient de la structure en arbustes muticaules (5 à 20). L'aire d'influence de cette espèce est inférieure à 1%. Ainsi nous lui avons préféré *Ziziphus mauritiana*, dans la suite du travail, bien que localisée essentiellement dans les dépressions.

Les préférences écologiques des espèces herbacées

Analyse de la structure spécifique

L'échantillonnage est constitué de 72 relevés floristiques, qui sont répartis proportionnellement à la densité des trois principales espèces ligneuses: *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (22), *Balanites aegyptiaca* (44) et *Ziziphus mauritiana* (6). La matrice 72 relevés \times 89 espèces a été soumise à une AFC pour rechercher si ces relevés se répartissent en fonction de ces trois espèces ligneuses, qui assurent le couvert et sous lesquelles ils ont été réalisés.

La variance totale du tableau des données, mesurée en inertie, est de 2.63 dont 14% sont portées par le premier axe, 11% par le second, 8% par le troisième et 6.7% par le quatrième. Le plan principal (axes F1 & F2) apporte ainsi 25%; pourcentage élevé si on tient compte du nombre important de relevés (72).

L'interprétation de ce plan principal (Fig. 3) permet d'identifier:

- Une opposition le long de l'axe factoriel F1 des relevés 115 à 143 à ceux de n° 1 à 113. Le premier groupe de relevés a été réalisé au niveau d'une unité de végétation établie sur des sols de l'erg ancien (tendance à l'aplanissement du relief) tandis que le second se rapporte à des unités sur sols de l'erg récent. L'axe F1 pourrait donc représenter l'âge des ergs, et plus particulièrement la géomorphologie.
- Une nette différenciation le long de l'axe F2 des relevés des unités de végétation établies sur sols d'erg récent, qui s'échelonnent des sites de dépressions (I), de pentes (II) et de sommets de dunes (III); cet axe factoriel apparaît lié à la topographie, et essentiellement à l'eau du sol.

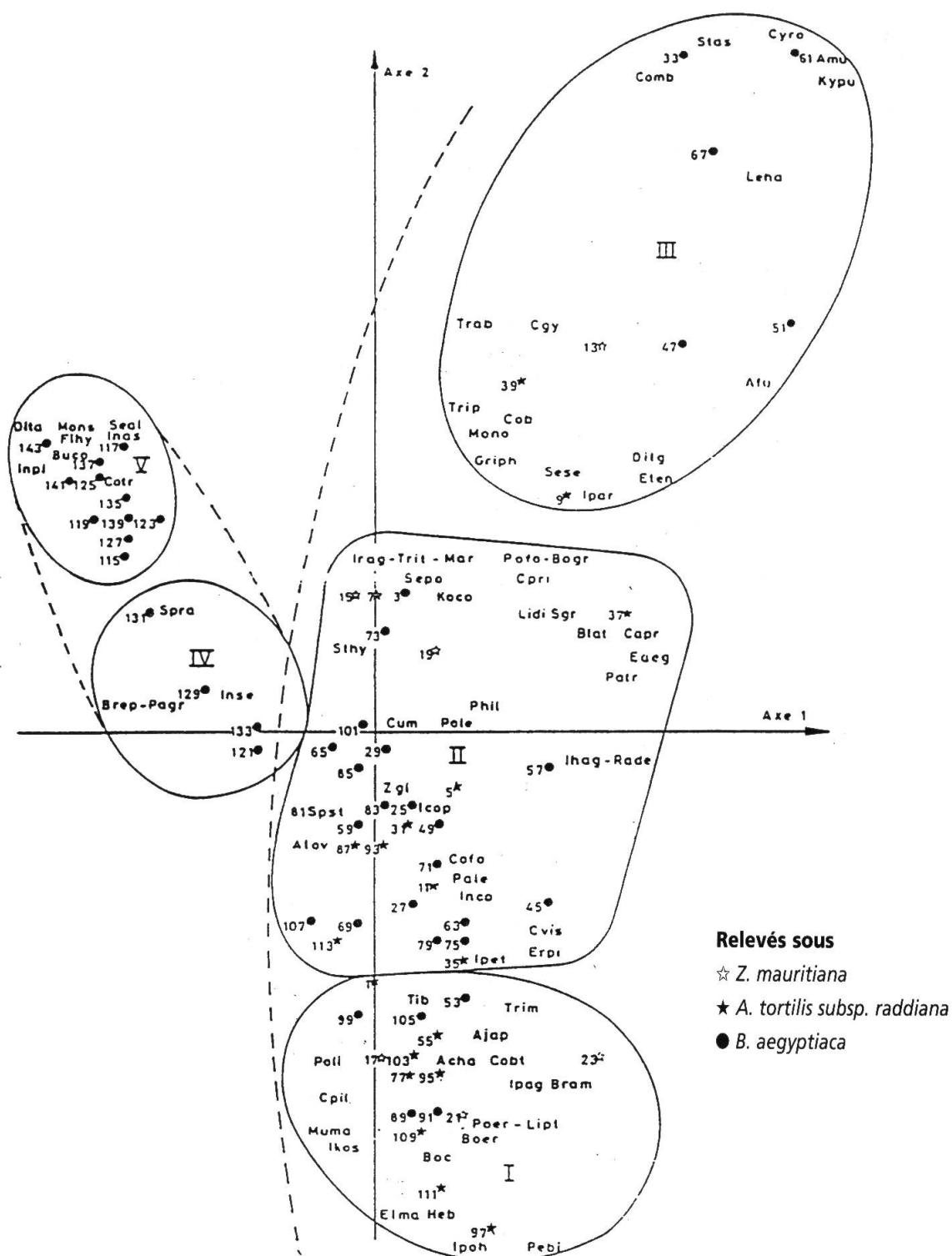


Fig. 3. – AFC: diagramme des relevés × espèces sous arbres du Ferlo (Nord-Sénégal) dans le plan des axes F_1 (horizontal) et F_2 (vertical). Codes et noms des espèces au tableau 3.

| Tableau 3. – Liste des espèces rencontrées et profils écologiques des 53 premières espèces herbacées des biotopes couverts par trois espèces ligneuses sahéliennes. Inf.mut.: information mutuelle ou valeur indicatrice; Fsi: fréquence spécifique; R%: fréquence relative; Fr%: fréquence relative; ES: erreur standard. | | | | | | | | | | | | | | |
|--|-------|-------------|-----|-----|---------------|-----|-----|---------------|------|-----|------------------|---------------|-----|-----|
| Nom et code des espèces | FC(%) | A. raddiana | | | B. aegyptiaca | | | Z. mauritiana | | | Inform. mutuelle | Profil indicé | | |
| | | R % | ES | Fsi | R % | ES | Fsi | R % | ES | Fsi | | Ar | Bae | Zma |
| Achyranthea sicula (Achar) | 88.6 | 46 | 5 | 20 | 18.7 | 3.2 | 36 | 36 | 10.2 | 6 | 0.024 | | | 0 |
| Aerva javanica (Aja) | 1.4 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.014 | | | |
| Alysicarpus ovalifolius (Alov) | 82.9 | 2.4 | 0.9 | 14 | 3.3 | 0.6 | 38 | 3 | 0.9 | 6 | 0.024 | 0 | | 0 |
| Aristida funiculata (Arfu) | 5.7 | 0 | 0 | 0 | 0.3 | 0.1 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0.013 | 0 | | 0 |
| Aristida mutabilis (Armu) | 37.1 | 4.5 | 2.6 | 4 | 8.82 | 3.5 | 19 | 12.2 | 8.6 | 3 | 0.04 | 0 | | 0 |
| Boerhavia diffusa (Bodi) | 11.4 | 0.6 | 0.2 | 6 | 0.1 | 0.1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0.083 | + | | 0 |
| Boerhavia erecta (Boer) | 17.4 | 0.6 | 0.2 | 9 | 0.1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0.135 | +++ | | 0 |
| Boerhavia graminicola (Bogr) | 40 | 0.3 | 0.1 | 5 | 0.9 | 0.2 | 22 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.055 | 0 | + | 0 |
| Boerhavia repens (Brep) | 4.3 | 0 | 0 | 0 | 0.1 | 0.1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0.006 | 0 | | 0 |
| Bracharia lata (Blat) | 2.9 | 0.3 | 0.2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.029 | | | 0 |
| Bracharia ramosa (Bram) | 60 | 8.9 | 2.5 | 11 | 7.7 | 1.8 | 28 | 9.5 | 5.6 | 3 | 0.007 | 0 | | 0 |
| Bulbostylis coleothrica (Bucu) | 15.7 | 0 | 0 | 0 | 0.6 | 0.2 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0.021 | - | ++ | 0 |
| Cassia obtusifolia (Cobt) | 65.7 | 0.8 | 0.2 | 9 | 2.7 | 0.6 | 32 | 7.8 | 4.3 | 5 | 0.057 | - | 0 | |
| Cenchrus biflorus (Cebi) | 37.1 | 0.3 | 0.1 | 5 | 0.6 | 0.2 | 18 | 3.7 | 3.3 | 3 | 0.021 | 0 | | 0 |
| Ceratoteca sesamoides (Cese) | 20 | 0 | 0 | 0 | 0.4 | 0.2 | 11 | 1.2 | 0.6 | 3 | 0.034 | -- | | 0 |
| Chloris pilosa (pilosa) | 20 | 0 | 0 | 0 | 0.4 | 0.2 | 11 | 1.2 | 0.6 | 3 | 0.034 | -- | | 0 |
| C. prieurii (Cpri) | 90 | 15.1 | 3.4 | 18 | 16.8 | 2.1 | 40 | 32.2 | 11.4 | 5 | 0.003 | 0 | | 0 |
| Citrusul colocynthis (Cico) | 5.7 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0.1 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | | 0 |
| Citrusul lanatus (Cila) | 1.1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | | | |
| Cleome gynandra (Cgyn) | 11.4 | 1.2 | 0.7 | 4 | 0.1 | 0.1 | 2 | 0.7 | 0.5 | 2 | 0.06 | 0 | | 0 |
| Cleome monophylla (Cmon) | 2.9 | 0.3 | 0.3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0.5 | 0.5 | 1 | 0.026 | | | 0 |
| Cleome tenella (Cten) | 2.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | 0 |
| Cleome viscosa (Cvis) | 2.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | 0 |
| Corchorus tridens (Cotr) | 30 | 0 | 0 | 0 | 0.8 | 0.3 | 19 | 0.3 | 0.2 | 2 | 0.035 | -- | ++ | 0 |
| Commelina benghalensis (Cben) | 1.4 | 0.7 | 0.7 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.014 | | | |
| Commelina korsikalei (Coko) | 42.9 | 5.5 | 2 | 15 | 0.8 | 0.2 | 14 | 1.2 | 1.2 | 1 | 0.13 | ++ | - | 0 |
| Cucumis melo (Cumu) | 58.6 | 0.5 | 0.2 | 6 | 2.2 | 0.4 | 30 | 4.8 | 1.9 | 5 | 0.104 | -- | 0 | |
| Cyperus rotundus (Cyro) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | | | |
| Dactyloctenium aegyptium (Daeg) | 67.1 | 3.6 | 1.2 | 9 | 12.3 | 2 | 35 | 7 | 3.2 | 3 | 0.085 | - | ++ | |
| Digitaria horizontalis (Dihor) | 98.6 | 32 | 2.4 | 20 | 37.9 | 4.4 | 43 | 32.3 | 6.1 | 6 | 0.019 | 0 | | 0 |
| Dipcadi longifolium (Dilo) | 10 | 0.1 | 0.1 | 2 | 0.1 | 0.1 | 4 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.003 | | | |
| Dipcadi tazazeaunum (Dita) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | | | |
| Eragrostis pilosa (Erpi) | 75.7 | 5.4 | 1.3 | 16 | 3 | 0.5 | 34 | 3.5 | 1.6 | 3 | 0.022 | 0 | | 0 |
| Eragrostis spicatus (Ersp) | 58.6 | 2.6 | 0.9 | 11 | 12.7 | 2.7 | 29 | 0.5 | 0.5 | 1 | 0.057 | 0 | | 0 |
| Eragrostis tremula (Etre) | 28.6 | 0.2 | 0.1 | 3 | 0.7 | 0.2 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0.048 | 0 | + | 0 |
| Euphorbia aegyptiaca (Eaeg) | 8.6 | 0 | 0 | 0 | 0.1 | 0.1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0.013 | 0 | | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------|-----|-----|----|------|-----|----|---|-----|-----|---|-------|---|---|
| <i>Fimbristylis hispida</i> (Fili) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>Gisekia pharmacoides</i> (Giph) | 8.6 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0.1 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.04 | 0 | 0 |
| <i>Heliotropium bacciferum</i> (Heba) | 1.4 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.004 | 0 | 0 |
| <i>Heliotropium strigosum</i> (Hest) | 7.2 | 0 | 0 | 0 | 0.1 | 0 | 4 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.009 | 0 | 0 |
| <i>Indigofera aspera</i> (Inas) | 11.4 | 0 | 0 | 0 | 0.3 | 0.2 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.013 | 0 | 0 |
| <i>I. collutea</i> (Inco) | 20 | 0.2 | 0.1 | 3 | 0.2 | 0.1 | 8 | 0 | 0.5 | 0.2 | 3 | 0.032 | 0 | 0 |
| <i>I. pilosa</i> (Inpi) | 10 | 0 | 0 | 0 | 0.3 | 0.1 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.02 | 0 | 0 |
| <i>I. senegalensis</i> (Inse) | 75.7 | 3.4 | 2.2 | 13 | 4 | 0.9 | 36 | 0 | 1.7 | 0.6 | 4 | 0.024 | 0 | 0 |
| <i>Ipomoea aquatica</i> (Ipaq) | 7.2 | 0 | 0 | 0 | 0.1 | 0.1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.005 | 0 | 0 |
| <i>I. argentea</i> (Ipar) | 8.6 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.1 | 0 | 4 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.008 | 0 | 0 |
| <i>I. coptica</i> (Ipcu) | 64.3 | 1.6 | 0.5 | 13 | 11.4 | 0.3 | 27 | 0 | 2.8 | 1.3 | 5 | 0.013 | 0 | 0 |
| <i>I. eriocarpa</i> (Iper) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>I. hagerupii</i> (Ipha) | 1.4 | 0 | 0 | 1 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>I. hederifolia</i> (Iphe) | 27.1 | 6.3 | 2.2 | 10 | 1.9 | 0.7 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.057 | 0 | 0 |
| <i>I. kostchiana</i> (Ipko) | 1.4 | 0.4 | 0.4 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.014 | 0 | 0 |
| <i>I. pes-tigridis</i> (Ipet) | 22.9 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.5 | 0.1 | 12 | 0 | 3.2 | 2.1 | 3 | 0.077 | 0 | 0 |
| <i>I. vagans</i> (Ivan) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>Mollugo nudicaulis</i> (Monu) | 20 | 0 | 0 | 0 | 0.4 | 0.1 | 13 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.024 | 0 | 0 |
| <i>Monsonia senegalensis</i> (Mose) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>Mukia maderaspatana</i> (Muma) | 1.4 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.014 | 0 | 0 |
| <i>Panicum trianthemum</i> (Patr) | 8.6 | 0.2 | 0.1 | 3 | 0.1 | 0.1 | 2 | 0 | 0.5 | 0.5 | 1 | 0.024 | 0 | 0 |
| <i>Panicum gracilicaule</i> (Pagr) | 22.9 | 0.2 | 0.1 | 2 | 0.8 | 0.2 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.038 | 0 | 0 |
| <i>P. laetum</i> (Pala) | 58.6 | 2.2 | 0.7 | 10 | 6.5 | 1.1 | 31 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.034 | 0 | 0 |
| <i>Peristrophe bicalyculata</i> (Pebi) | 1.4 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.014 | 0 | 0 |
| <i>Phyllanthus pentandrus</i> (Ppen) | 11.4 | 0.2 | 0.1 | 3 | 0.1 | 0 | 4 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.006 | 0 | 0 |
| <i>Polycarpea linearifolia</i> (Poli) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>P. erioptera</i> (Poer) | 10 | 0.1 | 0.1 | 2 | 0.2 | 0.1 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.002 | 0 | 0 |
| <i>Portulaca foliosa</i> (Pofo) | 68.6 | 4 | 1.3 | 16 | 1.6 | 0.5 | 27 | 0 | 3.2 | 1.3 | 5 | 0.031 | 0 | 0 |
| <i>P. oleracea</i> (Pole) | 22.9 | 0.7 | 0.3 | 5 | 0.3 | 0.1 | 9 | 0 | 0.3 | 0.2 | 2 | 0.006 | 0 | 0 |
| <i>Rogeria adenophylla</i> (Rade) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.007 | 0 | 0 |
| <i>Schoenefeldia gracilis</i> (Sgr) | 10 | 0 | 0 | 0 | 0.3 | 0.1 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.002 | 0 | 0 |
| <i>Sesamum alatum</i> (Sala) | 2.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Sesuvium sesuvioides</i> (Sese) | 4.3 | 0.2 | 0.1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.03 | 0 | 0 |
| <i>Sesuvium portulacastrum</i> (Sepu) | 32.9 | 0 | 0 | 0 | 0.5 | 0.1 | 22 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.065 | 0 | 0 |
| <i>Spermacoce radiata</i> (Sprata) | 57.1 | 0.5 | 0.2 | 6 | 2.8 | 1 | 30 | 0 | 1 | 0.4 | 4 | 0.088 | 0 | 0 |
| <i>Spermacoce stachydea</i> (Sta) | 2.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.021 | 0 | 0 |
| <i>Striga aspera</i> (Stas) | 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.033 | 0 | 0 |
| <i>Stylochiton hypogaeus</i> (Sthy) | 2.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0.5 | 0.5 | 1 | 0.021 | 0 | 0 |
| <i>Tragus berteronianus</i> (Trab) | 14.3 | 0 | 0 | 0 | 0.4 | 0.2 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.027 | 0 | 0 |
| <i>Trianthema portulacastrum</i> (Trip) | 2.9 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0.2 | 0.2 | 1 | 0.021 | 0 | 0 |
| <i>Tribulus terrestris</i> (Ter) | 32.9 | 0.2 | 0.1 | 4 | 0.5 | 0.1 | 18 | 0 | 0.5 | 0.5 | 1 | 0.038 | 0 | 0 |
| <i>Trichoneura mollis</i> (Trim) | 2.9 | 0.1 | 0.1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zornia glochidiata</i> (Zogl) | 72.9 | 1.5 | 0.8 | 9 | 4.6 | 1.4 | 39 | 0 | 1.2 | 0.6 | 3 | 0.153 | 0 | 0 |

- Des espèces apparaissent aussi fortement liées à ces axes factoriels; ce sont *Aristida mutabilis* (34%)¹, *Achyranthes argentea* (6%) pour les abscisses positives de l'axe F1, *Eragrostis spicatus* (19%), *Digitaria horizontalis* (12%) et *Dactyloctenium aegyptium* (6%) pour les abscisses négatives. Par rapport à l'axe F2, ce sont d'une part *Achyranthes argentea* (21%), *Brachiaria ramosa* (8%) et *Ipomoea hederifolia* (7%) en ordonnées négatives et d'autre part *Aristida mutabilis* (36%) pour les ordonnées positives. Des espèces qui présentent de fortes affinités tant pour la géomorphologie (F1) que pour la topographie (F2) ont été ainsi mises en évidence.

Dans la figure 3, nous avons repéré par différents symboles les relevés sous les différentes espèces ligneuses. A l'exception de l'unité de végétation établie sur sol de l'erg ancien dans laquelle les relevés n'ont été réalisés que sous *Balanites aegyptiaca*, il apparaît une distribution aléatoire des relevés réalisés sous les différentes espèces ligneuses assurant le couvert. Cette répartition démontre qu'il n'existe pas d'effet espèce ligneuse sur la structure spécifique de la végétation herbacée. En d'autres termes, à cette échelle d'analyse il n'y pas d'espèces herbacées inféodées à une ou à des espèces ligneuses.

L'analyse partielle des groupes de relevés des différentes situations topographiques ne permet pas non plus de mettre en évidence un effet particulier de telle ou telle autre espèce ligneuse.

Profils écologiques

Richesse spécifique

Le cortège floristique (tableau 3) est composé de 46 espèces sous *Ziziphus*, 58 sous *Acacia* et de 69 sous *Balanites*, soit au total 79 espèces, réparties entre Poacées (15 espèces), Légumineuses (7) et autres familles (57 espèces); c'est un tapis herbacé essentiellement dominé par les graminées.

Dans chaque relevé, nous avons inventorié en moyenne 17 espèces sous *Acacia*, 19 sous *Ziziphus* et 21 sous *Balanites*, avec un coefficient de variation de 24, 15 et 19% respectivement. Le nombre d'espèces par relevé est plus variable sous *Acacia*.

La comparaison de la richesse spécifique moyenne observée sous les 3 espèces ligneuses par l'analyse de variance indique une plus grande richesse spécifique sous *Balanites aegyptiaca*. La différence n'apparaît pas significative entre les biotopes sous *Ziziphus* et sous *Acacia* ou encore entre ceux sous *Ziziphus* et sous *Balanites*, en raison probablement de l'effectif des relevés sous *Ziziphus*.

Fréquences de présence des espèces

Les espèces fréquemment rencontrées sont *Digitaria horizontalis* (95.8%), *Chloris prierurii* (87.5%), *Achyranthes argentea* (86.1%), *Alysicarpus ovalifolius* (80.6%), *Eragrostis pilosa* (73.6%), *Indigofera senegalensis* (73.6%) et *Zornia glochidiata* (70.8%). Ces espèces sont généralement présentes sous les trois espèces ligneuses à la fois; elles constituent le groupe des indifférentes.

En revanche, un plus grand nombre d'espèces ne figure que dans moins de 5% des relevés; ce sont les espèces rares. Celles-ci peuvent alors être rencontrées soit sous une seule, soit deux espèces, soit enfin sous les trois espèces à la fois. Rencontrées dans un même type de biotope (sous une seule espèce ligneuse), ces espèces herbacées sont dites exclusives ou caractéristiques; ce sont:

- **sous *Acacia*:** *Aerva javanica*, *Brachiaria lata*, *Commelina benghalensis*, *Heliotropium bacciferum*, *Ipomoea kotschyana*, *Mukia maderaspatana*, *Peritrophe bicalyculata* et *Sesuvium portulacastrum*;

¹Les valeurs entre parenthèses indiquent les contributions des espèces aux axes factoriels.

- **sous *Balanites*:** *Boerhavia repens*, *Cleome tenella*, *Cleome viscosa*, *Citrulus lanatus*, *Cyperus rotundus*, *Dipcadi tacazzeanum*, *Fimbristylis hispidula*, *Ipomoea hagerupii*, *Ipomoea eriocarpa*, *Ipomoea vagans*, *Monsonia senegalensis*, *Polycarpea linearifolia* et *Rogeria adenophylla*;
- **sous *Ziziphus*:** *Striga aspera*.

Ces espèces herbacées indiquent ainsi une certaine préférence de biotope.

Au couvert de *Balanites*, des espèces de fréquence de présence élevée sont aussi liées; c'est le cas de *Bulbostylis coleotricha* (15.3%), *Tragus berteronianus* (13.9%), *Indigofera aspera* (1.1%), *Indigofera pilosa* (9.7%), *Schoenefeldia gracilis* (9.7%), *Euphorbia aegyptiaca* (8.3%), *Ipomoea aquatica* (6.9%) et *Aristida funiculata* (5.6%).

Probabilité associée à la présence ou à l'absence d'une espèce herbacée dans un biotope donné: le profil indicé

L'étude des fréquences de présence des espèces permet de distinguer le groupe des espèces exclusives, et celui des espèces indifférentes. La probabilité associée aux fréquences de présence d'une espèce herbacée dans un couvert donné permet de tester la sensibilité de celle-ci par rapport au type de couvert, donc les liaisons entre espèces herbacées et ligneuses. Une espèce peut être positivement ou négativement sensible à la classe d'un descripteur, au seuil de 5%, 1% et 0.1%, symbolisé par +, ++, +++ ou -, --, ---. Elle peut être indifférente à la classe du descripteur, le symbole est alors 0. Lorsque l'échantillonnage est insuffisant et ne permet pas de calcul de probabilité, aucun symbole n'est donné (DAGET & GODRON, 1982).

Ainsi la flore herbacée inventoriée peut être répartie en deux groupes. Le premier groupe est constitué d'espèces herbacées sensibles au facteur "espèces ligneuses". Le seuil de sensibilité varie non seulement selon les espèces herbacées, mais aussi en fonction de l'espèce ligneuse assurant l'ombrage. On retiendra comme espèces herbacées positivement sensibles donc liées:

- **au couvert de *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*:** *Boerhavia erecta*, *Commelina forskalei*, *Ipomoea hederifolia* et *Sesuvium sesuvioides*;
- **au biotope couvert par *Balanites aegyptiaca*:** *Boerhavia graminicola*, *Corchorus tridens*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Eragrostis tremula*, *Indigofera aspera*, *Mollugo nudicaulis*, *Panicum gracilicaule*, *Panicum laetum*, *Sesuvium portulacastrum*, *Spermacoce radiata*, *Tragus berteronianus* et *Zornia glochidiata*.

Une seule espèce herbacée (*Ceratoteca sesamoides*) apparaît positivement sensible au couvert de *Ziziphus mauritiana*. Ce manque d'effet pourrait être lié à la faible présence des arbres de l'espèce dans le secteur. *Ziziphus mauritiana* se retrouve essentiellement dans les points bas, à bilan hydrique assez favorable. Six arbres seulement de l'espèce en effet y ont été inventoriés.

Une espèce positivement sensible au couvert de l'une des espèces ligneuses est tout au plus indifférente à celui des autres si elle n'est pas négativement sensible. *Boerhavia erecta* (+++ sous *Acacia*) est indifférente au couvert de *Balanites* et de *Ziziphus*. *Dactyloctenium aegyptium*, très liée à *Balanites*, rare sous *Acacia*, est insuffisamment échantillonnée sous *Ziziphus*.

Quant à *Panicum laetum*, assez liée aux conditions générées par *Balanites aegyptiaca*, indifférente au couvert d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, cette espèce est rare sous *Ziziphus mauritiana*.

Le second groupe est représenté par les espèces indifférentes (profil indicé = 0), soit 43.3, 64.2 et 75.5% sous *Balanites aegyptiaca*, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* et *Ziziphus mauritiana* respectivement. Cette ubiquité peut être totale et l'espèce est dite indifférente vraie. Le profil indicé et alors égal à zéro sous les trois espèces ligneuses. C'est le cas de *Cleome gynandra*, *Tribulus terrestris*, *Aristida mutabilis*, *Indigofera collutea*, *Chloris prierii*, *Phyllanthus pentandrus* et *Portulaca oleracea*.

D'autres espèces herbacées peuvent être indifférentes au couvert d'une seule espèce ligneuse; c'est le cas, sous *Balanites aegyptiaca*, de *Commelina forskalei* (très liée à *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*) et *Cassia obtusifolia* (rare sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*).

Les espèces herbacées peuvent aussi être indifférentes au couvert de deux espèces ligneuses à la fois, et les fréquences de présence sont alors presque équivalentes dans ces biotopes.

D'autres espèces enfin ne paraissent globalement pas suffisamment échantillonnées: c'est le cas de *Digitaria horizontalis* dans les 3 couverts, *Chloris prieurii* sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*.

Information mutuelle

La quantité d'information apportée par une espèce herbacée relativement au couvert d'une espèce ligneuse est estimée à partir des profils écologiques de présence et/ou d'absence de l'espèce herbacée; elle est appelée information mutuelle. Plus une espèce herbacée apporte d'information sous les différentes espèces ligneuses, plus la valeur de l'information est forte. Ainsi entre une espèce (herbacée) et un facteur (espèce ligneuse), l'information mutuelle permet d'estimer la liaison entre cette espèce et ce paramètre écologique. Cela permet de reconnaître les espèces indicatrices qui sont précisément celles qui, étant fortement liées (positivement ou négativement) au couvert des différentes espèces ligneuses, possèdent une forte valeur.

L'information mutuelle entre les 53 espèces herbacées les plus fréquentes et le couvert ligneux varie de 0 (*Polygala erioptera*) à 0.176 (*Zornia glochidiata*), avec une moyenne de 0.039. 40% des espèces apportent une quantité d'information supérieure à la valeur moyenne. *Zornia glochidiata*, *Commelina forskalei* (0.119), *Boerhavia erecta* (0.112), *Dactyloctenium aegyptium* (0.102), *Cucumis melo* (0.099), *Ceratoteca sesamoides* (0.094) et *Spermacoce radiata* (0.0992) sont les plus sensibles au couvert; elles constituent de ce fait les meilleures indicatrices. *Digitaria horizontalis* (95.8%), *Portulaca foliosa* (66.7%), *Ipomoea coptica* (62.5%) et *Brachiaria ramosa* (58.3%) bien que très fréquentes (FC%), rencontrées dans plus d'un relevé sur deux, n'apportent presque pas d'information. De même *Gisekia pharnacioides* (8.3%), *Polygala erioptera* (9.7%) ou *Dipcadi longifolium* (9.7%) ne semblent pas liées au facteur étudié, compte tenu de la valeur de l'information mutuelle; elles sont très peu fréquentes.

L'information mutuelle fait non seulement apparaître les espèces indicatrices mais les classe dans une échelle de valeur. Les espèces peuvent alors être classées par valeur décroissante de leur information mutuelle. Leur rang dans cette ordination caractériserait leur valeur indicatrice (colonne 13) pour le facteur étudié, l'ombrage.

L'information mutuelle varie aussi selon les modalités du descripteur (ou types de couvert); elle est de 0.042 sous *Balanites*, 0.056 sous *Acacia* et 0.203 sous *Ziziphus*; l'information est plus forte sous *Ziziphus*.

L'importance d'un descripteur dans une analyse écologique n'est autre que son efficacité pour reconnaître des unités phytoécologiques (DAGET & GODRON, 1982); il s'agit donc de l'efficacité d'un paramètre du milieu, représenté ici par le couvert, pour sélectionner les espèces herbacées. L'efficacité associée est nettement plus élevée sous *Ziziphus*: 0.074 contre 0.039 sous *Acacia* et 0.040 sous *Balanites*.

L'information mutuelle entre une espèce et une variable écologique est essentiellement liée donc à la répartition des individus de l'espèce dans les différentes classes de la variable. *Ceratoteca sesamoides*, concentrée sous *Ziziphus* (rencontrée 4 fois dont 3 sous *Ziziphus*), a une information de 0.094 tandis que *Alysicarpus ovalifolius* qui totalise 58 présences ou *Digitaria horizontalis* (69 présences) n'en affichent que 0.034 et 0.016 respectivement, car ces deux espèces semblent également distribuées dans les différentes modalités du facteur étudié. De même *Gisekia pharnacioides* (6 présences) et *Portulaca oleracea* (16) présentent la même valeur indicatrice (0.003), eu regard à la distribution des individus des espèces herbacées sous les différents types d'arbres.

Développement des espèces: le recouvrement herbacé

Le recouvrement maximal des espèces herbacées varie entre les biotopes: de 36% sous *Ziziphus mauritiana*, 38% sous *Balanites aegyptiaca* et 46% sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*.

L'examen des espèces présentant un recouvrement moyen de l'ordre de 4 à 46% sous les différentes espèces ligneuses permet de dégager, par ordre d'importance:

- **sous *Acacia***, 11 espèces herbacées (soit 19% des espèces inventoriées) – *Achyranthes argentea*, *Chloris prieurii*, *Brachiaria ramosa*, *Ipomoea hederifolia*, *Commelina forskalei*, *Eragrostis pilosa*, *Aristida mutabilis*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Indigofera senegalensis* et *Portulaca foliosa* – qui contribuent pour 75% au couvert;
- **sous *Balanites***, les 11 premières espèces contribuent pour 70% au recouvrement; ce sont *Digitaria horizontalis*, *Achyranthes argentea*, *Chloris prieurii*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Eragrostis spicatus*, *Aristida mutabilis*, *Brachiaria ramosa*, *Panicum laetum*, *Zornia glochidiata* et *Alysicarpus ovalifolius*;
- **sous *Ziziphus***, *Achyranthes argentea*, *Digitaria horizontalis*, *Chloris prieurii*, *Aristida mutabilis*, *Brachiaria ramosa*, *Cassia obtusifolia*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Chloris pilosa*, *Cucumis melo*, *Eragrostis pilosa*, *Portulaca foliosa*, *Cenchrus biflorus* et *Ipomoea pes-tigridis*.

Il apparaît ainsi que ce sont les mêmes espèces qui présentent de fortes contributions au tapis herbacé: *Achyranthes argentea*, *Digitaria horizontalis*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Brachiaria ramosa*, *Chloris pilosa*, *Commelina forskalei*, *Ipomoea* spp.; ce sont les espèces caractéristiques du couvert (AKPO, 1993).

Indices synthétiques de diversité

Les indices de diversité donnent des informations sur la structure du peuplement et sur la façon dont les individus y sont répartis entre les diverses espèces (RAMADE, 1990); ils permettent de définir des phénomènes de dominance particulière entre espèces.

L'indice de Shannon est de 4.54 sous *Acacia*, 5.12 sous *Ziziphus* et 5.45 sous *Balanites*; il est plus élevé sous *Balanites* et *Ziziphus*. Un indice de diversité plus élevé indique non seulement des dominances particulières dans la distribution des individus des différentes espèces dans le biotope considéré mais aussi une stabilité plus grande dans celui-ci par rapport aux autres milieux. La végétation établie sous *Ziziphus mauritiana* apparaît toutefois plus équilibrée que celle sous les autres espèces ligneuses, comme en témoigne la plus forte valeur d'équitabilité (0.93); elle est de 0.86 sous *Balanites* et de 0.79 sous *Acacia*.

L'indice de diversité β ou indice de similitude interbiotope, qui permet de mesurer la différence entre peuplements de deux biotopes voisins. Appliqué au couvert herbacé sous les différentes espèces ligneuses, l'indice de similitude est de 0.84 entre les biotopes sous *Balanites* et sous *Acacia*, 0.45 entre *Balanites* et *Ziziphus*, et 0.55 entre *Acacia* et *Ziziphus*. Relativement faible entre les biotopes sous *Ziziphus* et *Balanites* et/ou *Acacia*, l'indice est élevé entre ceux sous *Acacia* et *Balanites*; les peuplements herbacés établis dans ces biotopes (*Ziziphus-Balanites* et *Ziziphus-Acacia*) apparaissent ainsi plus ou moins différents. Les biotopes sont en effet similaires lorsque l'indice est égal à 1, ils sont au contraire différents s'il tend vers zéro.

Les affinités entre les espèces herbacées sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* et *Balanites aegyptiaca*

Les similitudes floristiques

Le dendrogramme répartit le cortège floristique en trois groupes d'espèces sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* et *Balanites aegyptiaca*; chaque groupe étant subdivisé en sous-groupes.

Dans le groupe 1, nous avons dénombré 18 espèces sous *Acacia* dont les fréquences de présence varient entre 5 et 21 contre 20 espèces sous *Balanites* rencontrées dans 6 à 16 relevés.

Le premier sous-groupe est composé de 6 espèces sous *Acacia* et de 5 espèces sous *Balanites*. Cependant, les trois premières espèces (*Achyranthes argentea* -Achar-, *Digitaria horizontalis* -Diho-, *Chloris prierurii* -Cpri-) occupent les mêmes trois premiers rangs, puis *Portulaca foliosa* (Pofo) et *Eragrostis pilosa* (Erpi) se remplacent mutuellement. *Commelina forskalei* (Cofa) qui constitue la sixième espèce sous *Acacia* se retrouve dans le second groupe sous *Balanites* (41°).

Le groupe 2 est constitué surtout des espèces très peu fréquentes (une ou deux fois sous *Acacia* voire cinq fois sous *Balanites*). La plupart de ces espèces sont des sciaphiles (AKPO, 1993).

Le groupe 3 rassemble, par contre, les espèces souvent communes à l'ombrage et à la zone découverte (*Aristida mutabilis* -Armu-, *Zornia glochidiata* -Zogl-, par exemple). Elles sont présentes au moins dans un relevé sur trois.

Les espèces les plus fréquentes se retrouvent donc dans le groupe 1, quelle que soit l'espèce ligneuse. Ce type de similitude rassemble en fait, les espèces qui occupent des aires de distributions comparables, même si elles ont des fréquences différentes (BRISSE & GRANDJOUAN, 1971).

Ainsi *Boerhavia compressa* -Boco- (5 présences) rencontrée constamment avec *Achyranthes argentea* -Achar- (22 présences) et/ou *Digitaria horizontalis* -Diho- (22 présences) se retrouve dans le groupe 1 sous *Acacia*. Sous *Balanites*, les fréquences des espèces de ce même groupe varient de 16 à 9. L'écart des fréquences entre les espèces apparaît ainsi moins important sous *Balanites*.

Sous les deux espèces ligneuses, le test de rang de Spearman (SCHERRER, 1984) appliqué au classement global des espèces herbacées indique une différence significative dans les rangs des espèces ($r_s = 0.642$).

De même, la comparaison des différents groupes par le même coefficient de rang révèle une différence significative ($r_s = 0.895$) pour les groupes 2 alors que les groupes 1 sont semblables. Les groupes 3 n'ont pas été testés, les effectifs paraissant relativement faibles.

Les relations interspécifiques

L'étude de la matrice de corrélation entre espèces permet de mettre en évidence les relations existant entre deux ou plusieurs espèces, et ainsi les espèces qui se développent généralement ensemble. Nous allons illustrer les propos à partir des résultats des espèces herbacées positivement sensibles aux espèces *Acacia* et *Balanites*.

Pour les espèces herbacées sensibles aux différents biotopes "couvert", les affinités suivantes ont été établies.

Sous *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*: ***Boerhavia erecta*** (Boer) est très souvent associée à *Alysicarpus ovalifolius* (Alov), *Achyranthes argentea* (Achar), *Cassia obtusifolia* (Cobt), *Spermacoce radiata* (Spra), *Limeum pterocarpum* (Lipt), *Indigofera senegalensis* (Inse), *Zornia glochidiata* (Zogl), *Ipomoea hederifolia* (Iphe), *Panicum gracilicaule* (Pagr). Elle est en revanche peu fréquente avec *Cenchrus biflorus* (Cebi) et rarement en association avec *Dactyloctenium aegyptium* (Daeg), *Pancratium trianthum* (Patr), *Polygala erioptera* (Poer) et *Chloris prierurii* (Cpri).

Sous *Balanites aegyptiaca*: ***Mariscus aristatus*** (Mari) est très souvent associée à *Cleome gynandra* (Clgy), *Sesuvium sesuvioides* (Sese), *Portulaca oleracea* (Pole), *Tragus berteronianus* (Trab), *Portulaca foliosa* (Pofo), *Commelina forskalei* (Cofa), *Chloris prierurii* (Cpri), *Eragrostis pilosa* (Erpi) et *Digitaria horizontalis*. Elle est peu fréquente avec *Sesuvium portulacastrum* (Sepa), *Ipomoea hederifolia*, *Zornia glochidiata*, *Chloris pilosa*, *Cassia obtusifolia*. Elle est plus

rarement en association avec *Achyranthes sicula*, *Mollugo nudicaulis* (Monu) et *Panicum laetum* (Pala) ou *Panicum gracilicaule*.

Sur le plan pratique, ce type d'affinité est intéressant à connaître compte tenu de la valeur pastorale de certaines espèces, et qui peuvent être utilisées pour des programmes de promotion de cultures fourragères, à partir d'espèces locales. On pourrait ainsi associer légumineuses et graminées, qui croissent préférentiellement ensemble: c'est le cas par exemple de *Zornia glochidiata*, qui est très souvent associée à *Eragrostis spicatus*, *Eragrostis tremula*, *Panicum* sp. et *Digitaria horizontalis*, qui sont des graminées d'excellente qualité fourragère. Cette technique permettrait alors d'améliorer sensiblement les pâturages sahéliens, qui sont largement dominés par les graminées.

Conclusion

L'analyse des profils synécologiques du cortège floristique du biotope couvert nous a permis de mettre en évidence des espèces herbacées sensibles vis-à-vis des espèces ligneuses assurant l'ombrage. Plusieurs espèces herbacées semblent ainsi liées à l'espèce arborée. Les fréquences de présence de 13 espèces sous *Balanites*, et 4 seulement sous *Acacia* leur sont liées. Par ailleurs, les absences ou les faibles fréquences sont aussi assez remarquées: *Panicum laetum* sous *Ziziphus* et 11 espèces sous *Acacia* et 2 (*Boerhavia erecta*, *Commelina forskalei*) seulement sous *Balanites*.

La composition spécifique de la végétation herbacée des différents biotopes couverts apparaît identique. Cependant, la classification hiérarchique montre une différence significative entre les groupes d'espèces constitués sous *Acacia* ou sous *Balanites*.

Globalement, sous *Balanites* la diversité spécifique est élevée, mais peu d'espèces participent au tapis herbacé. Le nombre d'espèces herbacées associées aux arbres de *Balanites* est important. Sous *Acacia*, un grand nombre d'espèces contribue au recouvrement herbacé mais la richesse spécifique moyenne est faible, comparée à celle observée sous *Balanites*. Les arbres de *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* semblent offrir de conditions favorables de développement pour de nombreuses espèces herbacées.

Il importe de poursuivre les investigations afin d'établir les conditions écologiques qui règnent dans ces biotopes sous arbre et de préciser l'effet espèce ligneuse sur la productivité et la qualité des pâturages sahéliens.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKPO, L. E. (1993). *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien*. Orstom.
- AKPO, L. E. & M. GROUZIS (1996). Influence du couvert sur la régénération de quelques espèces ligneuses sahéliennes (Nord-Sénégal, Afrique occidentale). *Webbia* 50: 247-263.
- AKPO, L. E., P. I. SAMB & M. GROUZIS (1997). Effet du couvert sur la structure spécifique de la strate herbacée en savane subhumide soudanienne (Sénégal, Afrique de l'Ouest). *Candollea* 52: 287-299.
- BERHAUT, J. (1967). *Flore du Sénégal*. Clairafrique.
- BILLE, J. C. (1977). *Etude de la productivité primaire nette d'un écosystème sahélien*. Orstom.
- BOUDET, G. (1984). *Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères*. 4^e éd., Paris, Ministère de la Coopération, Manuels et Précis d'Elevage, 4: 1-254.
- BRISSE, H. & G. GRANDJOUAN (1971). Adaptation d'une méthode de classification multivariable par similitudes à l'écologie végétale en milieu naturel. 1. Exposé de la méthode. *Oecol. Pl.* 6: 163-187.
- DAGET, Ph. & M. GODRON (1982). *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Collection d'Ecologie 18, Masson.
- DE VRIE PENNING, F. W. T. & M. A. DJITÈYE (1982). *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. CABO.

- FOURNIER, A. (1991). *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variations selon un gradient de pluviosité*. Orstom.
- GODRON, M. (1968). Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Pl.* 3: 185-212.
- GROUZIS, M. (1988). *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso)*. Orstom.
- GUILLERM, J. L. (1971). Calcul de l'information fournie par un profil écologique et la valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Pl.* 6: 209-225.
- LEBRUN, J.-P. & A. STORK (1991, 1992, 1995, 1997). *Enumération des plantes à fleurs d'Afrique tropicale*. vol. 1, 2, 3 & 4. Conservatoire et Jardin botanique de la Ville de Genève.
- POISSONET, J. & J. C. CÉSAR (1972). Structure spécifique de la strate herbacée dans la savane à palmier ronier de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ann. Univ. Abidjan, sér. E* 5: 577-601.
- POUPON, H. (1980). *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal*. Orstom.
- RAMADE, F. (1990). *Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale*. MacGraw-Hill.
- SCHOLES, R. J. & S. R. ARCHER (1997). Tree-grass interactions in savannas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 517-544.
- SCHERRER, B. (1984). *Biostatistique*. Gaëtan Morin.
- TOUTAIN, B., L. BORTOLI, D. DULIEU, G. FORIGIRNI, J. C. MENAUT & J. PIOT (1983). *Espèces ligneuses et herbacées dans les écosystèmes pâturés sahéliens de Haute-Volta*. ACC, GRIZA (LAT), Gerdar-Orstom.
- VALENZA, J. & A. K. DIALLO (1972). *Etude des pâturages du Nord-Sénégal*. Etudes agrostologiques 34, IEMVT.

Adresses des auteurs: LEA: UCAD/F.S.T., Département de biologie végétale, BP 5005 Fann, Dakar, Sénégal.

FB: UNB/FAST, Département de biologie végétale, BP 526 Cotonou, Bénin.

MG: Mission Orstom, BP 434, Antananarivo 101, Madagascar.