

Evolution des pâturages

Etude de la biologie de deux graminées *Imperata cylindrica* (Linn.)
et *Aristida rufescens* (Stend)

par P. GRANIER, Y. CABANIS, F. ELLENBERGER, R. RAZAFINDRATSITA

RÉSUMÉ

L'étude de la biologie d'*Imperata cylindrica* et *Aristida rufescens* permet de mettre en évidence l'importance de l'appareil souterrain et l'influence du facteur édaphique sur le développement de ces graminées.

Ces espèces seraient secondaires en savane mais dans des conditions de sous-exploitation (écimage des chaumes et suppression des feux), elles peuvent devenir dominantes alors qu'on a pu penser qu'elles étaient favorisées par le surpâturage.

Le contrôle de leur expansion est important à considérer parce que leur productivité est faible, leur appétibilité temporaire et surtout parce qu'elles modifient la vocation des zones, qu'elles occupent.

INTRODUCTION

Dans le cadre de l'étude des facteurs écologiques modifiant l'équilibre de la strate graminéenne en savane, nous avons été amenés à préciser certaines caractéristiques biologiques des principales espèces afin de mieux situer le niveau de la compétition. L'évolution du recouvrement et de la contribution spécifique a été suivie sur des carrés témoins implantés dans des pâturages soumis à des traitements différents et représentatifs des divers modes d'exploitation. Les buts recherchés sont d'une part la connaissance fondamentale du mécanisme de la compétition et d'autre part la mise au point d'un mode d'exploitation de la savane qui permette le maintien en équilibre des associations végétales tout en accroissant la productivité de l'herbe donc la charge à l'hectare.

On peut très sommairement considérer qu'il y a une compétition pour l'occupation de l'espace entre les hémicryptophytes et les géophytes ou les ligneux. Dans les premières se situent principalement des Andropogonées qui sont les espèces fourragères dominantes et dans

les deuxièmes on rencontre des plantes, soit des graminées (*Imperata*, *Aristida*), soit des arbustes, qui ont tendance à se substituer aux espèces fourragères dès qu'un « accident » dans l'exploitation vient modifier les conditions de la germination, du tallage ou de la fructification.

Lorsqu'un changement du milieu amène aussi une modification de la couverture végétale et que les espèces savaniques banales sont remplacées par d'autres mieux adaptées aux nouvelles conditions comme *Aristida rufescens* ou *Imperata cylindrica*, le sens de l'évolution est négatif pour l'élevage. Les touffes de ces espèces ne sont pas consommées par le bétail ou seulement à l'état jeune.

Le problème primordial pour l'expansion de l'élevage est de savoir dans quelles conditions s'effectuent ces changements de faciès et quelle est la vitesse de l'évolution. Les études antérieures faites par d'éminents botanistes (1) faisaient le rapport entre la valeur du sol et la couverture végétale sans préciser le rôle et la part de chaque facteur écologique, en particulier l'influence du bétail, aucune étude sur la biologie de ces espèces et de la dynamique du phénomène n'ayant été entreprise.

Etant donné l'importance des surfaces désormais occupées par *Aristida et Imperata*, il nous a paru nécessaire de connaître les raisons intrinsèques de cette expansion et les causes favorisantes. Nous avons donc envisagé dans cette étude, 2 aspects :

a) un aspect fondamental :

— l'étude de la biologie, orientée essentiellement sur les modes de propagation. Ces travaux nous ont permis d'apporter une contribution à la connaissance de la dynamique des peuplements de savane à Madagascar ;

b) un aspect appliqué :

— l'étude de l'influence respective des différents facteurs intervenant dans l'écosystème où le bétail, par le broutage sélectif et le piétinement, et l'homme jouent un rôle prépondérant.

Cette analyse devrait nous amener à faire le point sur le problème de l'évolution des pâturages et à envisager une amélioration des techniques d'exploitation.

I^{re} PARTIE.

IMPERATA CYLINDRICA (Linn.)

Imperata cylindrica est une graminée pan-tropicale commune dans les pâturages à *Hyparrhenia* des zones à climat de type soudanien. Elle est importante sur le plan économique parce que son éradication des cultures et des pâturages est rendue difficile par l'existence d'un appareil souterrain développé et résistant et une activité photosynthétique intense.

Son extension dans un pâturage naturel diminue considérablement la productivité de celui-ci à cause de son appétibilité temporaire, la plante n'étant pâturée qu'à l'état jeune.

Afin de connaître sa réaction lorsqu'elle est soumise à la pression plus ou moins forte des facteurs écologiques, des expérimentations ont été suivies dans des pâturages où la charge instantanée et le mode d'exploitation (rythme des feux) subissaient des variations nettes et parfaitement connues.

I. BIOMORPHOLOGIE

L'étude de la biomorphologie d'*Imperata cylindrica* a été essentiellement orientée sur le mode d'occupation de l'espace souterrain.

Des prélèvements de sol d'une superficie de 1 m² et sur 20 cm de profondeur ont été faits dans des associations végétales présentant des faciès de dégradation à différents stades.

Dans une savane sous-exploitée par le bétail et dans laquelle *Imperata cylindrica* devenait dominant, le contrôle du développement de l'appareil souterrain a donné les résultats suivants :

Rhizomes

Densité de rhizomes au m² sur 20 cm de profondeur.

Longueur totale/m².

Imperata domi- = 250 m de rhizomes vivants
nant 60 m de rhizomes morts

Faciès dégradé = 135 m de rhizomes vivants
(longueur moyenne)

Poids total/m² en matière sèche = 0,521 kg
p. 100 de ms dans la matière brute = 37 p. 100

Racines

Divers sondages nous ont permis d'évaluer le poids des racines au 1/10 du poids des rhizomes (en ms).

Poids total de l'appareil souterrain/ha en ms

5 210 kg + 521 kg = 5 730 kg/ha .

Rapport appareil souterrain/appareil aérien

Sur les mêmes surfaces, dans le faciès dégradé, le poids total des talles est, à l'hectare, environ de 3 430 kg de matière sèche.

On peut estimer que le poids de l'appareil aérien est égal au poids de l'appareil souterrain $\times 0,6$. Ce coefficient est à comparer avec celui donné par HEDIN (4) qui, étudiant la même question en pays tempéré, trouve le même coefficient de 0,6 mais inversé, la biomasse de l'appareil souterrain étant moins élevée que celle de la végétation épigée.

On peut donc dire qu'*Imperata cylindrica* est essentiellement une plante géophyte rhizomateuse, que sa biologie est étroitement liée aux sols et on peut prévoir que son développement sera influencé par les facteurs qui vont en modifier la structure et la composition. Par ailleurs, si l'on admet que 80 p. 100 de l'azote de l'appareil souterrain est minéralisé, la présence dans la couche superficielle d'une quantité importante de matière organique va amener un enrichissement du profil en composés phospho-humiques et en azote.

II. FACTEURS INFLUANT LE DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF

1. Mise en évidence de l'importance de la compétition interspécifique

Un contrôle de l'évolution du tallage d'*Imperata* a été mis en place à la fin de la saison des pluies (mars 1972) dans un pâturage naturel présentant 2 zones :

- l'une exploitée normalement (objet A-I),
- l'autre brûlée tous les ans (objet A-II).

Dans la zone brûlée régulièrement, on a arraché toutes les touffes n'appartenant pas à l'espèce *Imperata cylindrica* afin de supprimer toute compétition (objet A-III). Les résultats apparaissent dans le tableau I.

TABL. N°I- Nombre de talles vivantes/4m²

Objet	Date		
	25.03.72	25.05.72	14.01.73
A - I	44	33	30
A - II	380	385	392
A - III sarclé	386	769	2005

L'influence du couvert végétal apparaît nettement. La présence d'autres espèces dans les zones exploitées normalement par le feu et le pâturage maintient ou fait régresser le nombre

de talles, alors que la suppression de la compétition des espèces hémicryptophytes permet l'expansion très rapide d'*Imperata cylindrica*.

2. Influence du mode d'exploitation sur le développement de l'individu (recouvrement)

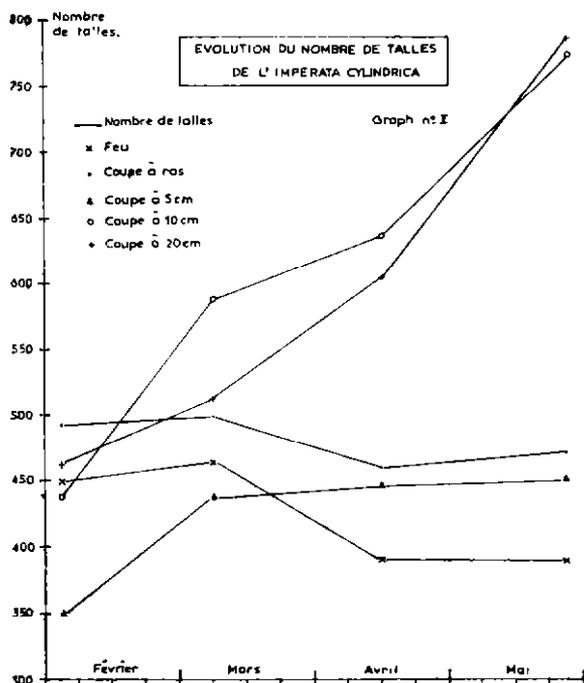
Le comportement d'*Imperata cylindrica* soumis à des traitements différents reproduisant les conditions d'exploitation en milieu extensif a été étudié sur une parcelle homogène sur le plan des sols et du recouvrement. Les traitements effectués étaient :

- mise à feu,
- coupes au ras du sol (répétées mensuellement),
- coupes à 5 cm au-dessus du sol,
- coupes à 10 cm au-dessus du sol,
- coupes à 20 cm au-dessus du sol.

Sur des carrés témoins, on a contrôlé l'évolution du tallage.

Résultats : graphique n° I et II, tableau n° II.

On peut séparer les réactions en 2 groupes. Les coupes basses et le feu ont un effet dépressif sur le nombre de talles, avec une prépondérance pour l'action du feu. Il semble que le seuil se situe vers 5 cm de hauteur.



Graph n° II PROGRESSION RELATIVE DU PEUPEMENT D'IMPERATA CYLINDRICA D'APRES LE NOMBRE DE TALLES (Intervention mensuelle)

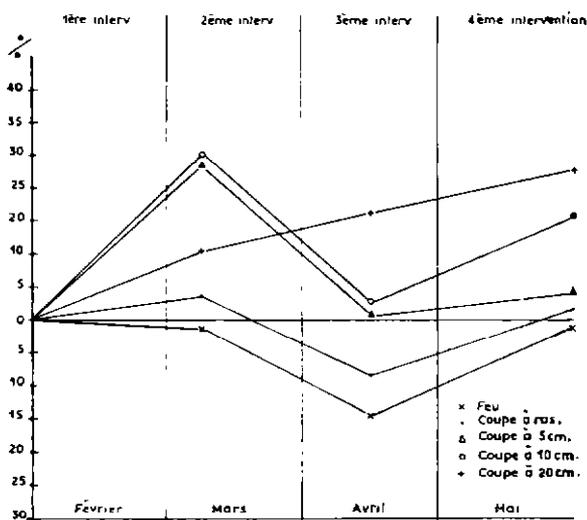


TABLEAU N°II - Progression du peuplement en talles au m²

	Progression relative à chaque intervention				Progression totale sur 4 mois			
	1ère interv. (installation 2.02.72)	2e interv. 8.03.72	3e interv. 14.04.72	4e interv. 30.05.72	Nombre de talles 2.02.72	30.05.72	Δ	p.100
Feu	456	- 4 - 0,87 p.100	- 65 -14,4 p.100	- 3 - 0,85 p.100	456	384	- 72	- 15,8
Coupe à ras	489	+ 18 + 3,68 p.100	- 43 - 8,4 p.100	- 5 + 1 p.100	489	470	- 19	- 3,8
Coupe à 5 cm	344	+ 102 +29,6 p.100	+ 4 - 0,9 p.100	+ 14 + 3,1 p.100	344	464	+ 120	+ 34,8
Coupe à 10 cm	447	+ 137 +30,6 p.100	+ 16 + 2,74 p.100	+ 137 +21,4 p.100	447	777	+ 330	+ 73,8
Coupe à 20 cm	451	+ 49 +10,8 p.100	+ 110 +21,5 p.100	+ 172 +27,9 p.100	451	787	+ 336	+ 74,5

Par contre, les coupes hautes à 10 et 20 cm exercent une stimulation dont les effets cumulatifs accroissent nettement le nombre de talles et le recouvrement.

La suppression totale de l'appareil aérien modifie profondément la physiologie de la plante, l'arrêt des activités photosynthétiques a un effet dépressif sur la vitalité de cette espèce essentiellement souterraine. Le rapport entre la végétation hypogée et épigée peut laisser supposer qu'il y a déséquilibre du rapport C/N, la minéralisation d'une quantité importante d'azote au niveau des rhizomes exige une synthèse active du carbone. Il faut remarquer que contrairement à ce que l'on observe chez les hémicryptophytes de savane, les chaumes d'*Imperata* persistent plusieurs années ; ils ne sont pas éliminés et remplacés à chaque arrêt de végétation comme chez les autres Andropogonées (*Hyparrhenia*, *Heteropogon*, *Hyperthelia*). La faible biomasse de l'appareil épigée est compensée par une activité photosynthétique continue.

L'effet des coupes hautes, et en particulier de la première, a un effet stimulant si elle n'est pas inférieure à 5 cm. Son optimum d'effet se situe entre 5 et 10 cm, et c'est le niveau habituel de coupe de l'herbe par le bétail.

La suppression totale par le feu ne favorise pas la multiplication des innovations et l'intervention répétée déprime la plante et entraîne la disparition et l'épuisement partiel de celle-ci si l'appareil aérien est régulièrement supprimé. L'écimage des feuilles a un effet stimulant sur le tallage, et sur la croissance intercalaire, de nouvelles feuilles étant développées par élongation.

Il semble que dans des conditions favorables (sol, écimage) il y a accroissement du tallage et croissance plagiotropique en profondeur des rhizomes que nous avons appelés : « rhizomes d'expansion » pour *Aristida rufescens*, ce qui favorise l'occupation de l'espace souterrain.

Dans des conditions défavorables, lorsqu'il y a un déséquilibre produit par la suppression répétée de l'appareil aérien (feu, surpâturage), il semble qu'il y ait un arrêt dans la croissance, le « stress » déclenchant le développement d'un cycle complet, l'appareil épigé réduit donnant des chaumes qui fleurissent et grainent.

3. Influence du mode d'exploitation sur la dynamique de l'association (contribution spécifique)

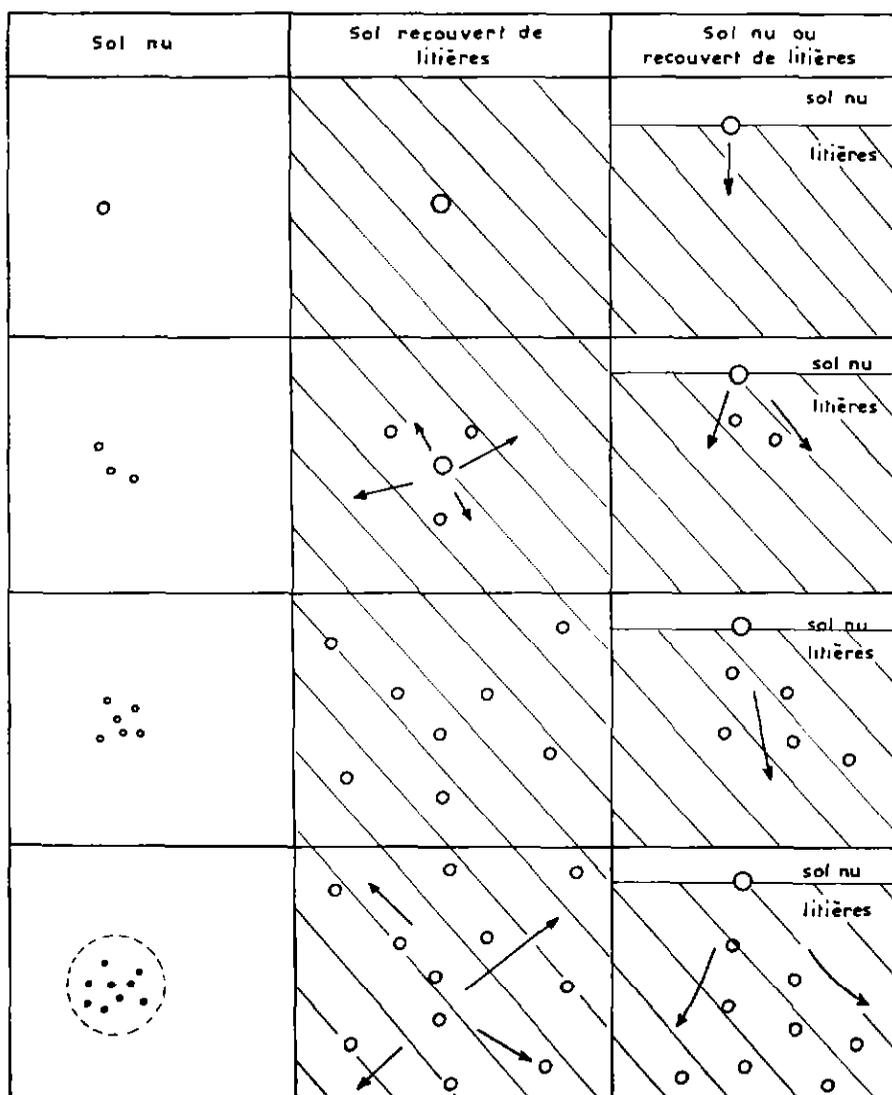
Dans le tableau n° III, on note la progression du nombre de talles/m² dans une savane soumise à divers modes d'exploitation. Il est impossible de connaître l'état initial de la savane, mais on peut supposer, étant donné la très grande homogénéité des sols et du relief, que la végétation était homogène avant sa mise en valeur par l'élevage extensif.

L'exploitation par fauchage ou mise à feu permet de contrôler l'expansion d'*Imperata cylindrica*, la sous-exploitation favorise l'envahissement et l'occupation de l'espace aérien par les talles, qui sont stimulées comme nous venons de le noter au paragraphe précédent par un écimage dû à la dent du bétail. Dans les zones mises en défens nous avons déjà remarqué que l'espace souterrain était pratiquement colonisé par la masse importante des

TABLE. N°III-Influence du mode d'exploitation sur les variations de la présence et de l'abondance-dominance d'*Imperata cylindrica*.

Faciès ou traitement	Nombre de talles/m ²			Variations
	15-10-70	16-07-71	20-06-72	
Fauchage régulier	6	3	2	- 66 p.100
Fauché et pâturé rationnellement	23	25	18	- 21 p.100
Brûlé en rotation (en saison sèche)	48	33	17	- 6,1 p.100
Brûlé à contre-saison en rotation	120	118	122	-
Brûlé à contre-saison puis sous-exploité	31	33	40	+ 30 p.100
Mise en défens depuis 4 ans	33	56	93	+ 181 p.100
Mise en défens depuis 11 ans	119	509	458	+ 284 p.100

SCHEMA DU MODE D'EXPANSION D'IMPERATA CYLINDRICA



rhizomes et des racines. L'occupation de l'espace aérien par les chaumes ayant une grande longévité interdit toute possibilité de régénération aux hémicryptophytes cespiteuses.

4. Influence de la couverture du sol sur l'expansion d'*Imperata cylindrica*

Dans les schémas ci-contre, nous avons illustré les résultats d'une expérimentation effectuée pour déterminer l'influence du couvert végétal, en particulier la présence de litières sur le mode de colonisation du sol par les rhizomes et les touffes issues d'un pied-mère. Sur une zone desherbée, on a planté une touffe d'*Imperata* composée d'un fragment de rhizome et d'une innovation.

Le développement de touffes secondaires a été suivi pendant 1 an. On voit sur les schémas que :

— si le sol reste nu, la plante n'a pas tendance à s'étendre. Elle donne peu de touffes secondaires, les rhizomes sont courts, les points d'apparition des talles sont concentrés autour du point initial ;

— si le sol est couvert d'une épaisse couche de litières, les rhizomes se développent, s'allongent et on constate l'apparition diffuse des touffes secondaires sur l'ensemble de la parcelle (6 m²) ;

— lorsque la touffe initiale est plantée à la limite de 2 zones, l'une nue et l'autre recouverte, l'expansion se fait exclusivement dans la zone protégée par le mulch.

La protection du sol, par l'action qu'elle exerce sur le maintien de l'humidité, la température du sol et la minéralisation de la matière organique favorise l'expansion de *Imperata*. Ce comportement peut être interprété comme une adaptation aux sols forestiers, l'existence d'un mulch ne pouvant être considérée comme normale en savane.

On avait observé que dans certains pâturages où le foin était laissé en andains à la disposition du bétail, *Imperata* avait tendance à coloniser l'emplacement des andains, ce qui se matérialisait par des bandes parallèles à dominance d'*Imperata*. La persistance d'un mulch élimine les hémicryptophytes qui sont des héliophytes stricts et favorise les géophytes (*Imperata*).

III. MULTIPLICATION

1. Végétative

Des essais de bouturage ont été effectués sur des parcelles élémentaires, avec du matériel végétal comprenant des fragments soit :

- de talles avec ou sans racines,
- de rhizomes avec ou sans racines, avec ou sans bourgeons, etc...,
- de rhizomes principaux ou secondaires.

Dans tous les cas, on a remarqué un tallage actif, l'expansion étant rapide dès qu'une talle commence à photosynthétiser.

Les racines ne sont pas indispensables à la reprise, mais l'existence d'un bourgeon terminal assure le démarrage.

L'activité photosynthétique est intense, si l'on juge le rapport entre la surface verte et la production de matière sous le sol.

Il est certain qu'un labour ne peut éliminer *Imperata* d'une zone. Tous les fragments des rhizomes principaux peuvent redonner une touffe qui, dès qu'une feuille apparaît, permet à l'appareil souterrain de coloniser les sols favorables, ameublés par le labour.

2. Sexuée

Au cours de l'expérimentation sur les réactions de l'individu à l'action de divers traitements (II.2) on a noté le déclenchement de la floraison.

Au cours d'une année d'observations, les traitements ont donné les résultats suivants :

— action du feu :
elle déclenche la floraison sur 20 p. 100 des talles ;

— action de la coupe :
au niveau du sol : 12 p. 100 d'inflorescences
à 5 cm : 6 p. 100 d'inflorescences
à 10 et 20 cm : aucune inflorescence.

Il semble que la floraison soit indépendante du cycle végétatif. Elle n'est pas liée comme pour les savanicoles à la longueur du jour ou au dessèchement du sol. Elle est déclenchée par l'épuisement de l'appareil végétatif, la disparition des activités photosynthétiques. L'écimage répété des feuilles n'a aucune action, même en saison sèche, sur le déclenchement de la floraison.

La germination

Au cours d'une étude de la germination de quelques graminées de savane (3) nous avons testé le pouvoir germinatif des semences d'*Imperata cylindrica* soumises à des traitements qui reconstituaient en laboratoire les effets des principaux facteurs écologiques auxquels les semences sont soumises dans la nature.

Résultats

On note l'influence favorable de la dénudation et de la mise au contact de l'eau, et l'action défavorable du feu. Cette espèce a un très grand pouvoir germinatif en milieu humide. La graine est protégée par son enveloppe cotonneuse qui, une fois imbibée, permet une germination rapide en maintenant une atmosphère humide autour de l'embryon. C'est le pouvoir germinatif le plus élevé enregistré au cours de l'expérimentation.

TABLEAU N°IV-Résultats

Traitement	Pourcentage de levées		
	à 6 j.	12 j.	16 j.
Témoin	1	47	75
Feu sur graines en surface	9	17	18
Feu sur graines enterrées	2	13	13
Chaleur 200° pendant 3 mn	0	0	0
Chaleur 60° pendant 8 jours	27	52	55
Exposition au soleil pendant 3 mois	33	45	47
Humidité pendant 8 jours	44	56	58
Dénudation totale des semences	51	92	92

La dispersion dans le milieu est limitée parce que :

— la floraison est déclenchée accidentellement et les semences peuvent être produites à une époque défavorable ;

— l'énergie germinative est très élevée ; il faut attendre 16 jours pour obtenir le maximum de plantules. Les besoins en eau sont donc importants et, en savane, le milieu subit parfois des dessèchements brusques et prolongés ;

— dans une association végétale, les savanicoles ont une énergie germinative faible et concurrencent *Imperata* ;

— un milieu riche en eau et en matière organique est nécessaire.

Si dans la savane ces conditions ne sont pas souvent rassemblées, par contre le défrichement et les jachères favorisent la multiplication de l'espèce.

CONCLUSION

Bien qu'*Imperata cylindrica* soit considérée comme une espèce commune, accompagnatrice banale des associations végétales à *Hyparrhenia* ou *Heteropogon*, son comportement est très différent de celui des hémicryptophytes dominantes en savane.

Sa biomorphologie montre que c'est essentiellement une espèce souterraine, liée aux conditions édaphiques, sur le plan de la structure physique, de la teneur en matière organique en profondeur et également influencée par l'existence d'une couverture en surface (litières).

L'étude de ses capacités de germination montre qu'elle a des affinités avec les milieux humides, ce qui laisse penser qu'elle est originaire d'un domaine différent de celui de la savane.

De plus, dans un pâturage naturel rationnellement exploité, on observe que les introductions d'*Imperata* sont rares, ou qu'il régresse sous l'effet conjugué du feu et du pâturage. Il semble que contrairement à une opinion admise, ce n'est pas le surpâturage qui favorise sa multiplication, mais au contraire le sous-pâturage et la mise au repos prolongée de la savane. Nous avons montré comment la sous-exploitation reproduite par des coupes hautes favorisait le tallage et l'expansion en maintenant une activité photosynthétique qui joue un rôle primordial dans la physiologie de cette espèce souterraine.

La suppression du feu, dont les effets sur le sol ont été reproduits par le maintien d'une litière de chaumes, semble avoir une influence sur l'expansion à la fois de la masse des rhizomes et de la végétation épigée, la plante parvenant à occuper tout l'espace souterrain et aérien.

Imperata se comporte comme un « parasite » de l'association végétale. En conditions d'exploitation normale, la compétition des savanicoles n'est pas favorable à son extension, mais dès qu'apparaît un déséquilibre en surface, une modification de la couche superficielle du sol, il concurrence les hémicryptophytes et parvient à les éliminer. « L'ouverture » du milieu, par les

défrichements de forêts ou les jachères favorise son expansion. L'occupation du sol devient définitive quand la densité de rhizomes atteint 180 à 200 talles environ au m².

C'est une plante accompagnatrice qui devient dominante et modifie profondément le milieu. Si la productivité du pâturage est considérablement réduite, les potentialités des sols sont accrues et nécessitent l'introduction de techniques intensives pour les exploiter.

Cette étude permet d'expliquer l'influence du bétail et du pâturage non contrôlé, l'appétibilité faible et temporaire d'*Imperata* favorisant son expansion et dans un autre domaine, le rôle néfaste de l'utilisation du gyrobroyeur dans une zone en déséquilibre, l'accumulation des litières favorisant la propagation du géophyte.

II^e PARTIE.

ARISTIDA RUFESCENS (Stend)

Aristida rufescens Stend. (= *Aristida multicaulis* Bak.) est placée dans la section *Chaetaria* du genre *Aristida* à côté d'*A. similis* Stend. et *A. junciformis* Trin. et Rupr. (espèce homologue d'Afrique australe).

Les caractères spécifiques qui permettent de la distinguer sont ceux de la clé des graminées des pâturages de J. BOSSER (2). L'observation des populations dans différentes zones montre des convergences de formes et d'espèces voisines, et surtout avec *Aristida similis*.

L'utilisation de critères biométriques tels que la longueur des arêtes ne permet pas la délimitation de l'espèce avec précision, ce qui nous a amené à considérer l'existence de nombreux accommodats ou écotypes.

Néanmoins, le but de notre étude n'étant pas présentement la systématique de l'espèce, nous nous sommes appuyés sur des échantillons caractéristiques de l'espèce *rufescens*.

I. ÉTUDE DESCRIPTIVE

A. Description

1) Appareil végétatif

a) La talle

Le nombre des nœuds est variable, les variations constatées vont de 5 à 14 nœuds pour des talles d'origine et de port différents.

Le bourgeon terminal de chaque talle est florifère. La croissance en longueur de l'axe est bloquée à chaque fin de cycle à la fin de la saison humide, par le développement de l'appareil reproducteur mais des bourgeons axillaires intra-vaginaux se développent régulièrement tout le long de cet axe dans un ordre basifuge comparable à la basitonie des ligneux. La levée d'inhibition est rapide puisque des ramifications apparaissent pendant le même cycle de végétation que celui de la talle principale, ce qui est une preuve de dominance apicale réduite, localisée ou passagère. La verse ou la plagiotropie favorise le démarrage de tous les bourgeons axillaires même quand ils sont en position hypotone.

Les rameaux secondaires ont un port dressé, oblique ou arqué selon leur position sur la touffe, l'angle pouvant atteindre 90° dans le cas où le chaume principal est couché ; la talle secondaire ne dépasse pas la hauteur de son support. Chaque ramification fleurit pendant la saison de végétation. Elle peut porter d'autres ramifications d'ordre 3 et d'ordre 4 qui apparaissent soit la même année que l'axe principal, soit les années suivantes, selon un mode de croissance monopodique.

La longévité de la talle principale peut être supérieure à 2 années dans des conditions normales de développement contrairement à ce que l'on observe généralement sur les autres graminées vivaces de savane.

b) La touffe (planches 1, 2, 3)

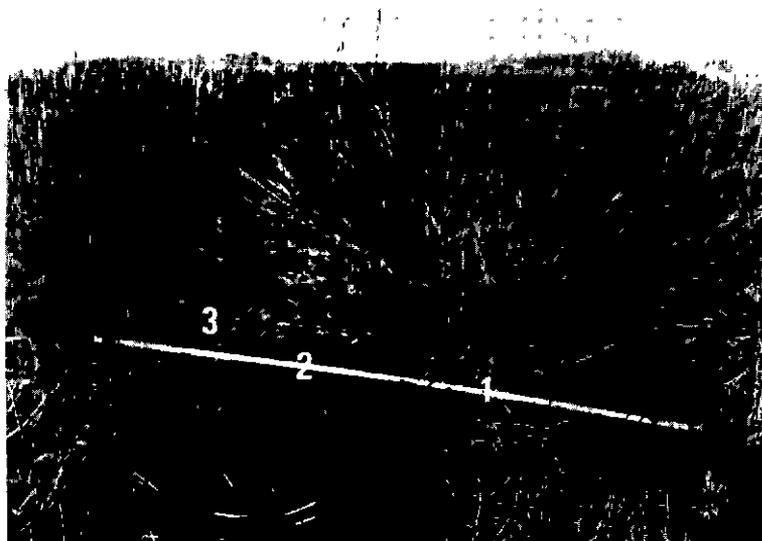
Sur plateau : l'aspect de touffe est donné, à la surface du sol par les talles vivantes, dressées le plus souvent, densément groupées, de taille comparable (touffe en boule, aspect de botte d'asperges).

Chaque touffe bien individualisée montre sur tout son pourtour une auréole vide de végétation de 30 à 60 cm de large que nous appelons « zone à *Aristida* ». Elle est représentée par du sol nu ou un mulch formé par la litière issue des talles accumulées (voir schéma du profil, planche 2).

Le nombre de talles très élevé (300 pour une touffe de 60 cm de diamètre) est due à la ramification échelonnée sur l'axe principal.

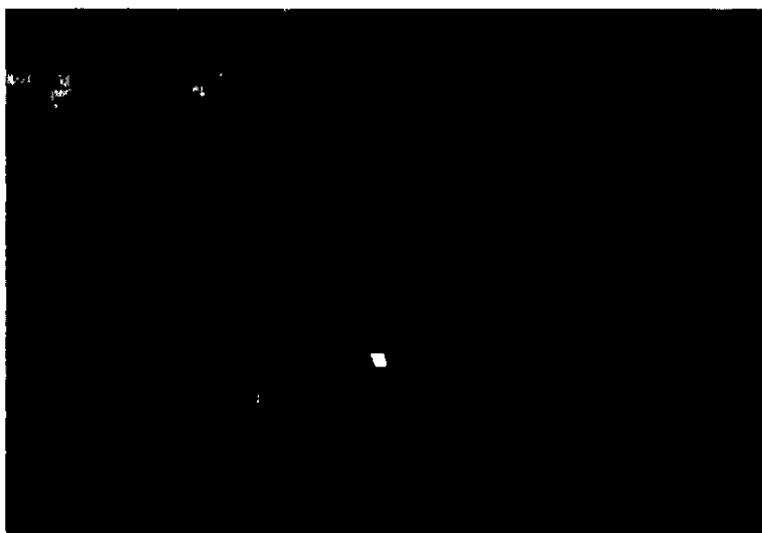
Sur pentes : la forme s'ovalise et le pourtour se lobe jusqu'à former un croissant. Les talles sont diffuses et les innovations se concentrent à la partie inférieure de la zone et sur la partie

Planche 1. — Touffe d'*Aristida rufescens*
(Moyen Ouest de Madagascar).



— Touffe normale en section :

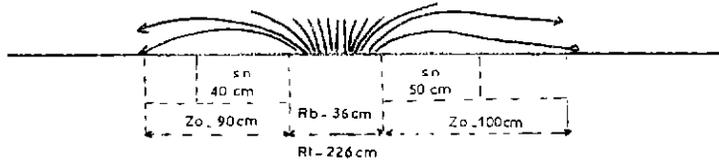
- 1) Centre de la touffe.
- 2) Zone à *Aristida* (sol nu)
- 3) Talles ayant versé.



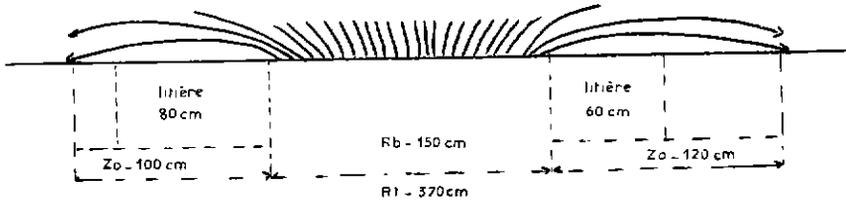
— Touffe implantée sur une termitière : les talles les plus récentes se trouvent au sommet de la termitière et sur les dernières extensions de celle-ci.

PROFIL DE L'APPAREIL AÉRIEN DE LA TOUFFE D'ARISTIDA RUFESCENS

A. Touffe jeune brulée tous les ans



B. Touffe ancienne en défens

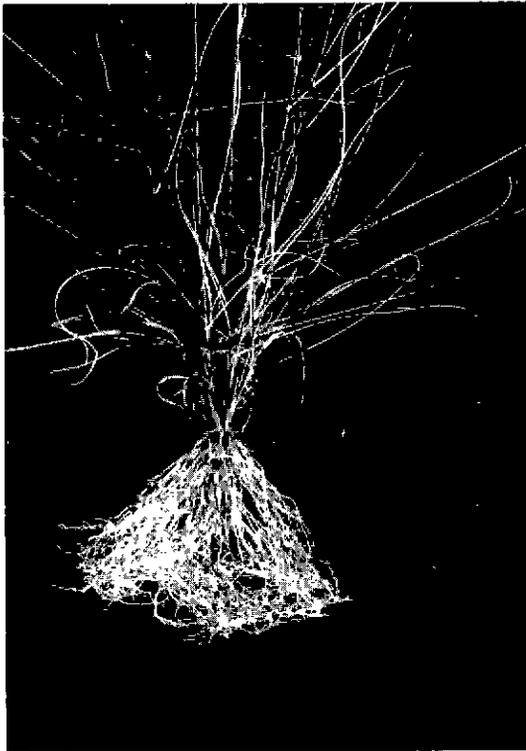


Zo - zone d'influence de la touffe

sn - sol nu

Rb - recouvrement basal.

Rt - recouvrement total.

Planche 3. — Appareil aérien d'*Aristida rufescens*.

— Jeune touffe issue d'un semis au laboratoire (âge : 6 mois).



— Touffe pâturée : ramifications secondaires apparues après suppression des bourgeons supérieurs.

du terrain en relief : bourrelet de sol meuble conservé ou reconstitué.

A certains moments sur des surfaces très érodées ce sont de véritables plages à *Aristida* continues, sans touffes individualisées.

Sur talus et parois de lavaka : la dominance d'*Aristida* est maximale sur les pentes où la compétition interspécifique est supprimée. L'aspect de la touffe est caractérisée par un port horizontal des talles primordiales, une abondante ramification des axes principaux :

— à la base (bourgeons inférieurs donnant des talles à port horizontal) ;

— à leur extrémité (bourgeons supérieurs donnant des talles à port redressé ou vertical).

Une accumulation des chaumes secs sous la touffe et vers le bas (verse par gravité) s'accompagne d'une reprise au centre et à la partie supérieure : la forme est en « queue de cheval » et le rajeunissement des individus semble plus rapide qu'ailleurs par suite des remaniements fréquents de la paroi et de la zone dénudée.

c) L'appareil souterrain (planches 4, 5, 6)

Cet ensemble composé du plateau de tallage, des rhizomes et des racines, concentré dans les horizons supérieurs du sol A2 et B2 s'étend par les racines jusqu'à l'horizon C qui peut se situer à plusieurs mètres de profondeur, 2 à 3 m dans le Moyen-Ouest.

1) Le plateau de tallage

Il est situé à une profondeur déterminée pour chaque type de sol, mais, dans chaque cas, reste toujours à la même distance de la surface. *Aristida* est bien un géophyte.

Le plateau de tallage est caractérisé par :

— une activité quasi ininterrompue et un accroissement régulier, pendant toute la vie de la plante ;

— une accumulation constante de nouveaux éléments sur la souche mère.

Les axes principaux sont presque toujours parallèles à la surface du sol et suivent par conséquent les déformations de cette surface : verticaux, ascendants ou descendants, horizontaux, obliques.

2) Les rhizomes

Les axes principaux : ce sont des axes directeurs de la « souche » à entre nœuds assez

courts, à nœuds épais sans aucune protection extérieure et fortement ligneux.

Les axes secondaires : plus épais, plus noueux et plus denses que les précédents, ils sont le siège d'un tallage constant et le niveau de départ des racines principales. Leur direction de croissance est souvent perpendiculaire aux axes principaux. Ils portent 2 types de bourgeons, les uns normaux, les autres hypotones gros et enveloppés d'écailles protectrices scarieuses (bourgeons quiescents).

Les rhizomes d'expansion (planche 4) : ce sont des axes jeunes à conformation normale, protégés par une écorce cireuse et sèche et portant des bourgeons intra-vaginaux alternes et amphitones. Ils sont issus du centre de la souche et proviennent de l'éclosion des « macro-bourgeons » hypotones. La croissance de ces axes est rapide, d'abord plagiotrope au-dessous de la touffe puis orthotrope, par suite de la courbure déterminée par une plage favorable : sol nu, horizon remanié.

Ils ne portent pas de racine au départ et peu de ramification tant que le bourgeon terminal n'a pas évolué en talle aérienne adulte (montaison) par suite d'une très forte dominance apicale temporaire.

La ramification souterraine (planche 4) : les nombreux départs du plateau de tallage sont localisés aux rhizomes secondaires.

La disparition d'une talle provoque le démarrage des bourgeons situés immédiatement en-dessous sur le même rhizome qui donnent des talles toujours verticales.

Par contre, le rhizome d'expansion ne se ramifie pas tant qu'il reste dans la zone d'influence de la touffe. Après une progression plus ou moins longue, il finit par se redresser et donne des talles secondaires selon le même mode que ceux issus du plateau de tallage. Ainsi se crée une nouvelle touffe.

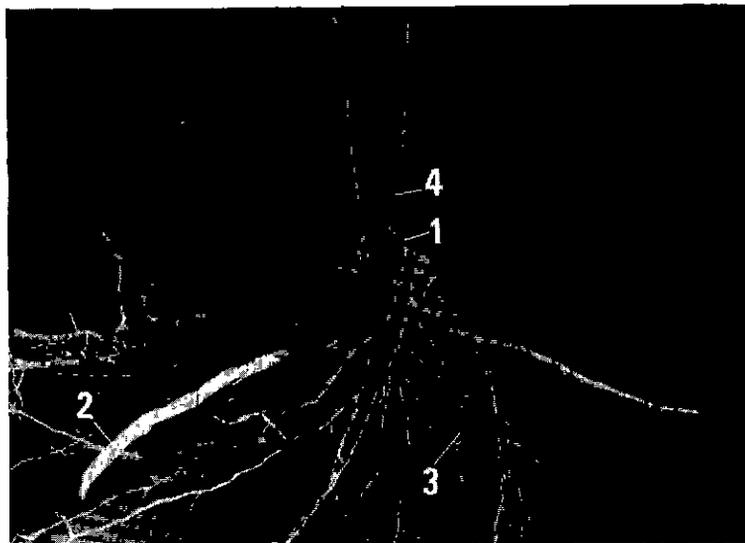
3) L'appareil racinaire (planche 7).

L'évolution de la structure des racines monte :

— la persistance d'une assise pilifère dense sur les racines âgées,

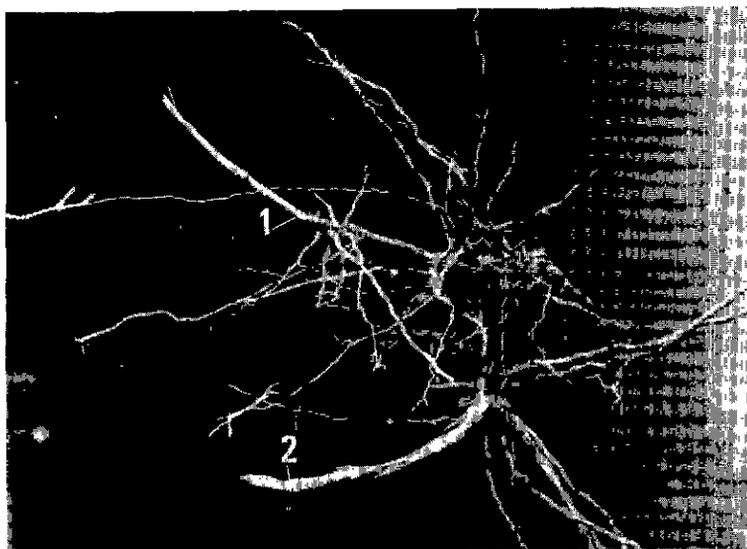
— la formation d'un anneau de tissu lacuneux, dans l'écorce, entre l'assise de sclérenchyme superficiel et l'endoderme.

Planche 4. — Appareil souterrain d'*Aristida rufescens*.



— Jeune touffe :

- | | |
|-------------------------|----------------------|
| 1) Plateau de tallage. | 3) Réseau racinaire. |
| 2) Rhizome d'expansion. | 4) Talles aériennes. |

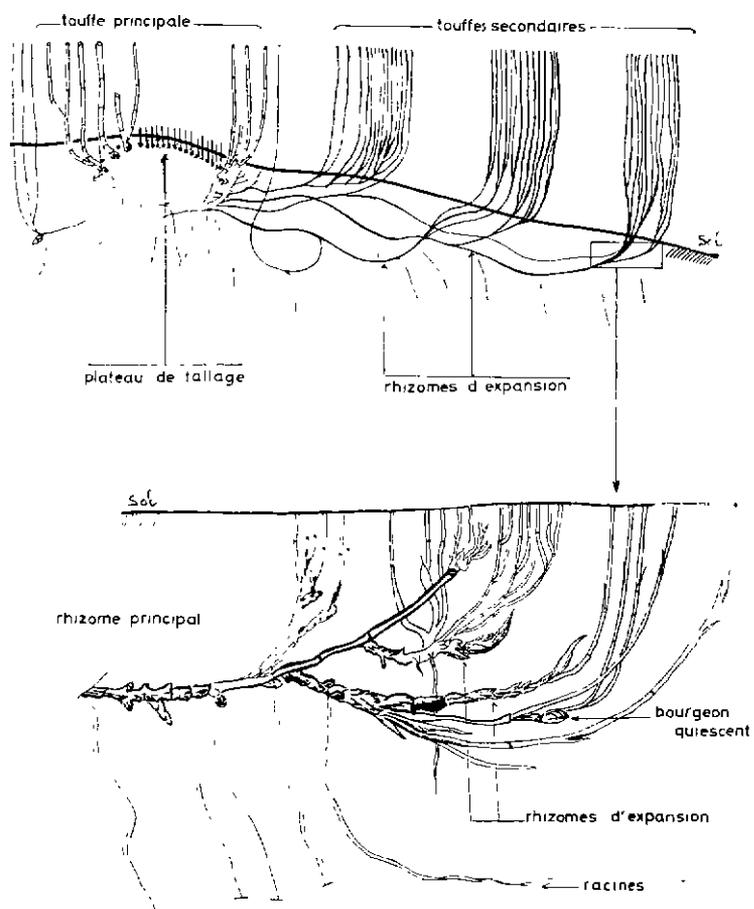


— Fragment d'une touffe âgée montrant 2 plans de colonisation du sol :

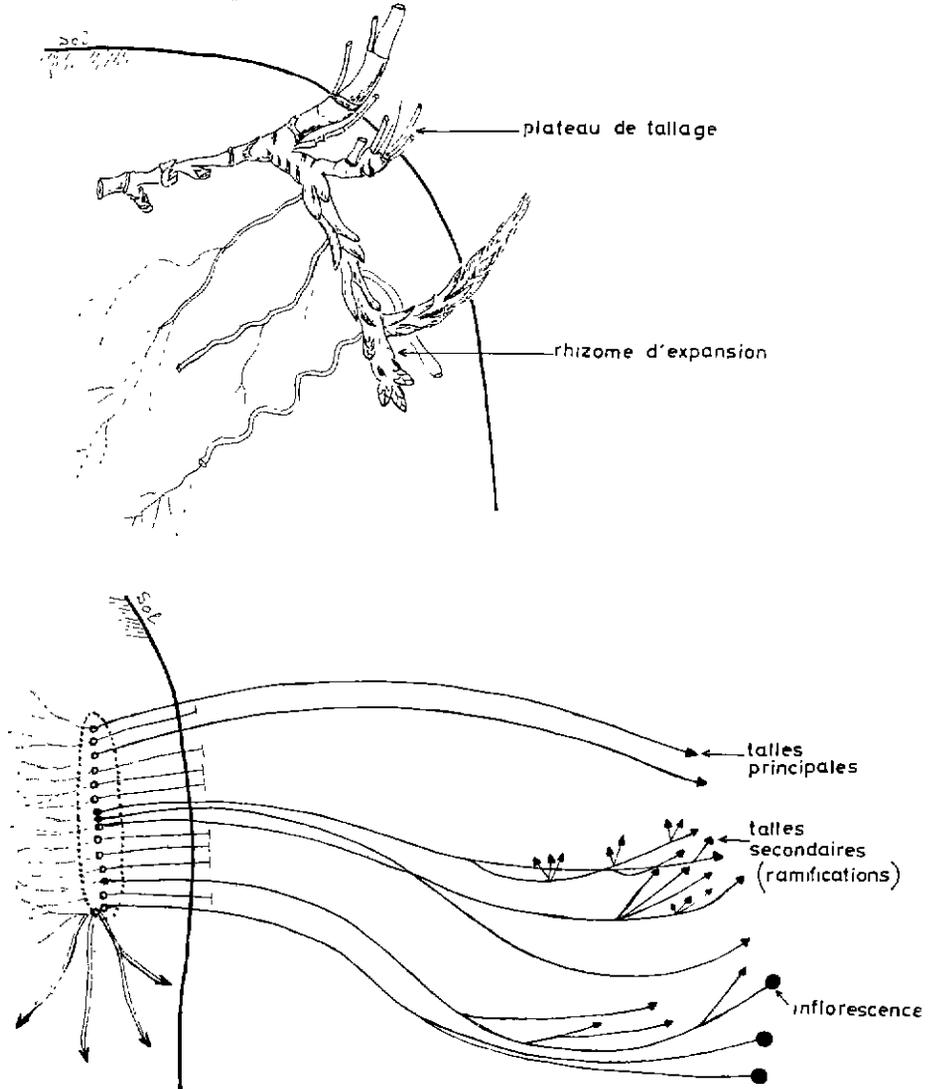
- | |
|----------------------------------|
| 1) Celui du plateau de tallage. |
| 2) Celui du rhizome d'expansion. |

TOUFFE D'ARISTIDA RUFESCENS - PROFIL SUR PLATEAU

Pt 3



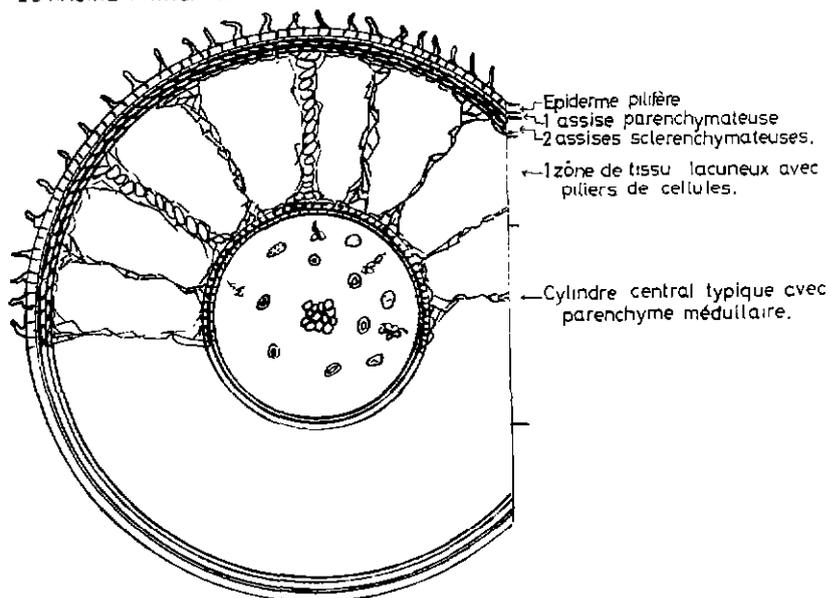
TOUFFE D'ARISTIDA RUFESCENS - PROFIL SUR PENTE Pl 6



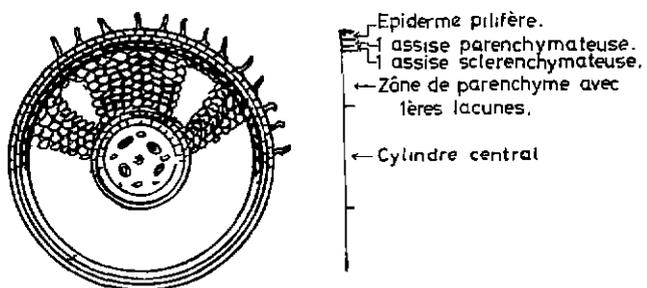
RACINE D'ARISTIDA RUFESCENS

Pl. 7

I. RACINE PRINCIPALE.



II. RACINE SECONDAIRE.



Cette zone lacunaire doit vraisemblablement jouer un rôle de protection contre le dessèchement rapide du milieu, ou l'augmentation des forces de rétention de l'eau dans des sols dépourvus de matière organique.

En outre, le réseau racinaire fasciculé typique des graminées est bien développé, en forme de cône, sur une profondeur de l'ordre de 50 cm et prolongé par certaines racines qui descendent dans des couches plus profondes jusqu'à l'horizon minéral ou humide. Dans des sols ferrallitiques homogènes, on a observé des racines jusqu'à 3 m de profondeur.

L'allongement constant des racines permet à cette plante vivace d'atteindre les couches profondes qui ne sont pas prospectées par d'autres espèces. Ce caractère nous semble déterminant d'une part pour l'implantation et la résistance de l'espèce, d'autre part pour la régénération des sols (mobilisation des éléments minéraux inférieurs).

2) L'appareil reproducteur

L'épillet est un épillet typique de graminées ; nous retiendrons comme caractéristique du genre la présence d'une arête trifurquée, d'un callus basal et la persistance des glumes sur l'axe.

L'absence d'articulation particulière à la section *Chaetaria* des *Aristida* (8) montre la persistance des arêtes pendant la vie ralentie de la graine, même dans la litière en voie de décomposition.

Si la fécondité de l'espèce et la fertilité des graines sont normales, par contre, la dissémination et le rythme de floraison paraissent originaux.

Aristida fleurit tardivement au début de la saison sèche et la maturation des graines paraît plus longue que celle des graminées spontanées associées (*Hyparrhenia*, *Heteropogon*). En effet la cassure est tardive ; elle se produit généralement en-dehors de la saison sèche.

La graine passe donc 5 mois sur son support, dans des conditions de sécheresse maximale.

B. Structure et composition

a) Anatomie

L'examen des coupes de limbe à divers niveaux montre bien l'appartenance au type *Chaetaria*. Il semble y avoir une forme constante avec poils unicellulaires, sclérenchyme dans les sillons externes et succession homogène des différents faisceaux. Le repli du limbe est secondaire. Les rhizomes ont des structures typiques de monocotylédons avec de nombreux cycles de faisceaux vasculaires. Le parenchyme intercalaire contient de nombreuses réserves d'amidon. Une épaisse couche de sclérenchyme périphérique assure la rigidité de ces axes.

b) Composition

La comparaison du pourcentage de matière sèche des rhizomes d'*Aristida* (70 p. 100) et d'*Imperata* (25 p. 100) montre la ressemblance avec la composition du ligneux pour *Aristida rufescens*.

Le tableau n° I établit la comparaison entre les espèces à croissance rapide comme *Chloris*, *Setaria*, une espèce à cycle court, *Stylosanthes* annuel et 2 espèces caractéristiques de la savane, *Hyparrhenia* et *Aristida*.

On remarque :

— dans les 2 espèces de savane, une teneur élevée en lignine,

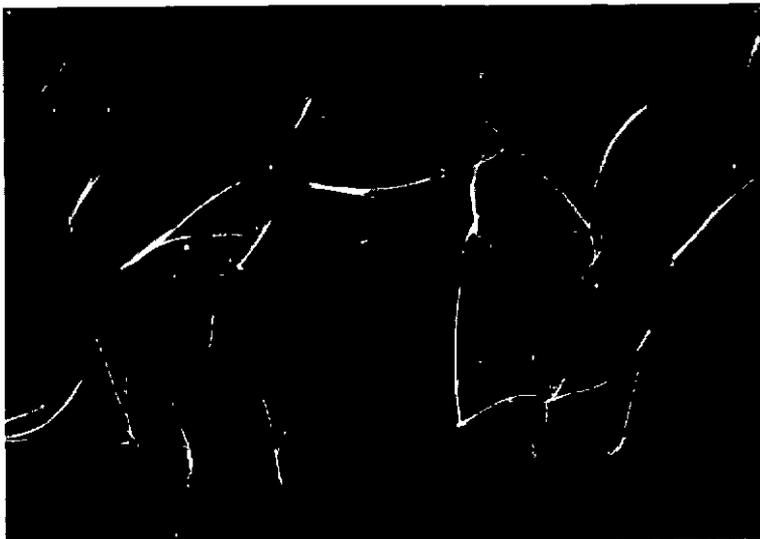
— des teneurs très élevées en cellulose et hémicellulose chez *Aristida rufescens* qui se distingue nettement de l'*Hyparrhenia*, savanicole typique.

Ces caractéristiques sont à rapprocher de la pérennité de la touffe, de la longueur des cycles et de son comportement qui rappelle celui de ligneux (bambous).

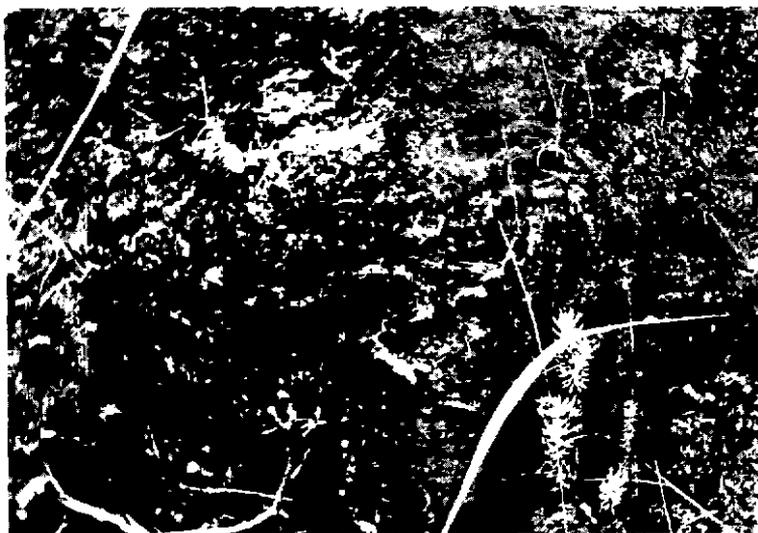
TABL. N°I-Dosages des glucides membranaires de quelques espèces caractéristiques.

Espèces Constituants en p.1 000 de la MS	<i>A. rufescens</i> (feuilles en saison sèche)	<i>H. rufa</i> (feuilles en saison sèche)	<i>Chloris</i> <i>gayana</i>	<i>Setaria</i> <i>sphacellata</i>	<i>Stylosanthes</i> <i>humilis</i> (annuelle)
Cellulose	338,2	278,7	281,0	298,1	211,3
Hémicellulose	350,0	271,6	216,5	231,2	134,4
Lignine	149,7	150,9	142,7	127,1	118,8

Planche 8. — Germinations d'*Aristida rufescens*.



— Premiers stades récoltés au pied des touffes (zone à *Aristida*).



— Premiers stades en place : paroi abrupte à surface craquelée.

II. ÉTUDE DE SA BIOLOGIE

A. Germinations (planche 8)

Des germinations ont été trouvées dans les milieux suivants : domaine de l'Est : seuils rocheux, parois de lavaka ; domaine du Centre : plateaux, pentes, lavaka, alluvions, sous forêts ; domaine de l'Ouest : buttes érodées, alluvions, sols compacts.

Au laboratoire, des germinations ont été obtenues sans aucun prétraitement sur divers supports : litières, sable grossier, terreau, papier buvard.

Aristida peut se propager par graines et germe partout à condition de disposer d'humidité sous ombrage ou en plein soleil ; d'un support grossier : sol squelettique ou érodé, sédiments non structurés ; d'une surface libre de toute compétition végétale active.

Ces exigences permettent de comprendre sa place dans la catena topographique (stations accidentées, zone d'alluvionnement intense) et sa position de pionnier dans l'origine du peuplement.

L'étude des facteurs de la germination faite au laboratoire a donné les résultats suivants :

TABLEAU N° II

Pré-traitements	Pourcentage de germinations	
	à 6 j.	à 12 j.
Sans traitement stockées à l'ombre	16	36
Feu sur diaspores en surface	1	3
Feu sur diaspores à moitié enterrées	4	6
Forte chaleur passagère 200° pendant 2 mn	0	0
Chaleur moyenne (60°) pendant 8 jours	14	22
Exposition au soleil (2 mois)	36	52
Action de l'humidité (atmosphère saturée pendant 8 j)	25	25
Suppression de l'arête	13	19
Dénudation totale	14	19

On peut en déduire que :

— le pouvoir germinatif est normal, ce qui assure la dispersion de l'espèce ;

— l'action des différents facteurs testés n'améliore pas le pouvoir germinatif ;

— l'action du feu est défavorable ;

— l'action du soleil semble indispensable à la maturation de la graine et cela est à rapprocher de la persistance de la diaspore sur les chaumes pendant toute la saison sèche ;

— la suppression des téguments qui est primordiale pour les espèces savaniques à grande extension (*Heteropogon*) ne donne aucun résultat sur *Aristida*, ce qui démontre l'absence d'inhibition tégumentaire, donc de protection.

B. Dispersion des graines

L'observation montre que, dans la nature, les diaspores demeurant très longtemps en place sur les chaumes sont dans des conditions d'ensoleillement maximal. De plus, on a remarqué que les germinations se produisent lorsque les pluies sont bien installées, dans un milieu saturé d'humidité et que l'arête reste attenante à la plantule. Ces caractères distinguent *Aristida* des espèces savaniques typiques. Ceci nous amène à dire que la plante, à son origine, appartient à des stations humides ou saturées où la constance du milieu permet des levées rapides.

On trouve, au pied des touffes de nombreuses germinations qui se développent dans la litière, les diaspores n'ont donc pas été disséminées très loin mais ont pu pénétrer à travers cette litière grâce à leur forme allongée et fine.

Sur les éboulis ou seuils rocheux, on a observé (planche 9) que les diaspores pouvaient s'insérer dans des fissures ou s'accrocher aux moindres aspérités sur des parois verticales. Dans ces conditions, elle pénètre facilement comme ci-dessus dans la litière, mais il semble que les arêtes jouent un rôle efficace dans l'accrochage.

Ces 2 observations montrent, sans qu'il y ait contradiction, qu'elle peut pousser aussi bien sur des sols protégés par une litière épaisse comme dans les sous-bois, et sur des sols nus ou remaniés.

Nous avons vu que les diaspores persistaient sur les chaumes pendant toute la saison sèche. Le feu, étant un facteur écologique habituel en savane, va consumer les plantes avant la saison des pluies. Les diaspores n'ayant aucune protection suffisante contre le feu et l'élévation de température qui est maximale à cette hauteur

PREMIERS STADES DE CROISSANCE
D'ARISTIDA RUFESCENS

Pl 9



Stade G 1 : 1 ou 2 feuilles en 8 j.

Stade G 2 : 2 à 3 feuilles en 10-15 j.

Stade V 1 : 4 à 5 feuilles.

Stades V 2 et V 3 : plus de 6 feuilles.

(1 m environ) seront détruites. Cela est une inadaptation aux conditions normales de la savane.

C. Longévité et croissance de la touffe

Mode d'implantation

A partir d'une germination, la touffe s'accroît par addition des talles apparues successivement et colonise les espaces libres.

Les stades de développement constatés sont les suivants pour des températures de saison chaude et une humidité constante (planche 9) :

- Stade G1, 1 ou 2 feuilles en 8 jours.
- Stade G2, 2 à 3 feuilles en 10-15 jours.
- Stade V1, 4 à 5 feuilles, durée non appréciée.
- Stades V2 et V3, au-delà de 6 feuilles, apparition dans l'année de germination.

Nous avons obtenu, en semis irrigué, des touffes à 5 talles en 2 mois 1/2 et à 27 talles au stade de montaison en 8 mois (planche photo n° 3).

Cette implantation est possible grâce à l'étendue du réseau racinaire, au fait que les racines principales sont très pénétrantes puisqu'on les a observées dans un bloc de granit en voie de décomposition, et à une adaptation au dessèchement brusque par l'existence d'un manchon protecteur. La jeune plante se maintient en dépit de l'érosion intense, et cela met en valeur le système d'accrochage des racines, leur rapide croissance pour atteindre le niveau minéralisé et l'enfoncement progressif du plateau de tallage avec 2 éventualités :

a) phénomène passif : augmentation du niveau du sol superficiel par l'arrêt des sédiments constitués par la litière ou les éléments fins de surface entraînés par le ruissellement ;

b) phénomène actif : tallage et expansion vers les zones plus riches, libres de toute compétition ou plus profondes lorsque le sol est décapé en surface.

L'extension en surface

Les grandes touffes (> 2 m) en principe les plus âgées, sont circulaires dans les conditions normales.

L'occupation du sol se fait donc d'une manière concentrique sans qu'il y ait déplacement ou

disparition de la partie centrale (individualité de chaque « pied »).

Il en résulte une très lente colonisation des plages voisines lorsque la végétation existante est en déséquilibre. Par son mode de tallage, *Aristida* n'est pas une espèce agressive dans la formation herbacée de savane.

Rénovation et durée d'une touffe

Toutes les innovations issues du plateau de tallage accomplissent un cycle végétatif complet. Ces départs nombreux laissent une masse lignifiée qui va s'accroître régulièrement pour former une véritable souche. Il y a donc addition des unités végétatives (talles superposées) et accumulation souterraine d'organes ligneux dont la longueur et la densité augmentent régulièrement pendant toute la vie de la touffe.

L'âge et la longévité de chaque touffe nous sont inconnues. Elle peut excéder 10 ans.

D. Mode d'occupation du terrain

1) *Au-dessus du sol : la verse*

Chez les graminées cespiteuses de savane, les innovations apparaissent à l'extérieur de la touffe et sont détruites chaque année : ceci a pour effet de libérer l'espace et de lever la dormance des bourgeons basilaires. La touffe s'étale, la partie centrale meurt, ce qui provoque la fragmentation en plusieurs touffes secondaires.

Il n'y a pas d'accumulation de matière végétale d'une année à l'autre à un endroit donné.

Dans le cas d'*Aristida*, les talles persistent et se ramifient pendant plusieurs années. Il n'y a pas d'espace libéré chaque année au niveau de la touffe. La régénération de celle-ci et la levée de dormance ne peuvent se faire que s'il se produit une élimination des chaumes les plus anciens.

En savane le feu peut supprimer ces chaumes, c'est un moyen accidentel. En l'absence de feu, il y a accumulation des talles vivantes qui sont produites sur toute la surface du plateau de tallage et essentiellement au centre. Leur développement n'est possible que si les chaumes anciens basculent vers l'extérieur et ouvrent ainsi la touffe : c'est le phénomène de la verse qui libère un espace utile au-dessus de chaque pied. Sur les pentes, il se produit naturellement par gravité ; sur les plateaux, il apparaît essen-

tiellement au début des pluies et l'imbibition en alourdissant les parties aériennes accélère le mouvement de bascule. Cela a pour conséquence une accumulation de chaumes morts sur le sol tout autour de la touffe. La richesse en lignine de cette matière végétale la rend difficilement putrescible. L'épaisseur de litière accumulée pendant plusieurs années et sa lente minéralisation étouffe et empêche le retour de toute végétation herbacée. C'est cet espace que nous avons appelé « la zone à *Aristida* » : celle-ci représente une auréole de protection de l'individu. Si les feux courants disparaissent, ce phénomène provoque l'extension et la création de peuplements monospécifiques fermés. Inversement, on a observé que dans les pâturages naturels fauchés tous les ans, en empêchant l'accumulation, la verse et donc la formation de la « zone à *Aristida* », cette espèce n'étendait pas son recouvrement.

La protection de la touffe est également réalisée par cette « zone » lorsque, dans les conditions habituelles de la savane, elle est brûlée épisodiquement.

En effet, la combustion des chaumes versés et accumulés sur le sol pendant plusieurs cycles provoque une très forte élévation de température ; toutes les semences déposées à ce niveau sont détruites et il y a formation d'un anneau de sol nu. Le feu réalise une suppression de la compétition à l'avantage de la plante géophyte dont les bourgeons sont enterrés et qui pourra coloniser la zone dénudée par ses rhizomes d'expansion.

2) Dans le sol : les rhizomes d'expansion (planche 4)

A l'accroissement par le tallage s'ajoute une expansion par des rhizomes qui réalisent une véritable prospection des horizons propices et avoisinants. Par leur vigueur de pousse et leur vitesse de croissance, ils constituent le pont jeté entre la touffe-mère et la (ou les) plage favorable. Dès que l'émergence de la talle principale est assurée, des ramifications se produisent et permettent l'occupation du terrain disponible. Deux cas sont à envisager :

— si le rejet apparaît à la périphérie de la touffe d'origine, on aura affaire à une extension de celle-ci,

— si le rejet se trouve assez loin de la touffe-mère (> 30 cm), il sera le point de départ d'un nouveau pied, antécédent d'une jeune touffe

qui entrera en compétition avec la végétation environnante et la touffe-mère.

La plupart du temps, un pied qui paraît isolé est en fait relié à un autre (touffe-mère) par le rhizome d'expansion qui lui a donné naissance. On peut rapprocher de ce comportement, la colonisation du sol par les stolons du *Chloris gayana* qui se développent lorsque la touffe-mère a exporté du sol tous les éléments nécessaires à sa croissance.

L'extension d'*Aristida* peut se faire à partir du tallage et du réensemencement mais ces moyens ne sont pas toujours efficaces ou suffisamment rapides pour la réaliser.

Par contre, il émet des rhizomes qui prospectent le sol en profondeur et peuvent attendre pour donner une nouvelle touffe qu'accidentellement une zone devienne favorable soit par remaniement du sol, soit par disparition de la compétition dans les couches superficielles. Ce mécanisme est très efficace pour la propagation de l'espèce et permet d'expliquer pourquoi, malgré une extension lente des individus, *Aristida* finit par former des peuplements denses et fermés.

Le fait que cette expansion se réalise toujours en profondeur donne à *Aristida* un avantage certain sur les espèces savaniques hémicryptophytes dont la présence est sans cesse remise en cause sous l'effet des facteurs écologiques agissant en surface. L'exploration permanente des couches profondes du sol lui permet de s'adapter à toutes les variations de niveau du sol et rend son éradication difficile.

Son expansion souterraine indépendante des contraintes écologiques externes est constante et en même temps définitive. Cela permet de comprendre pourquoi l'aire de l'*Aristida* s'accroît inéluctablement.

E. Levée de dormance et démarrage des innovations

Tous les bourgeons axillaires peuvent se développer pendant la même saison que le bourgeon terminal ou ultérieurement à celui-ci. La subordination sur l'axe principal ou sur les secondaires nous échappe encore. Nous pouvons dire seulement que la verse, l'écimage, le fauchage, la coupe au ras du sol, la destruction par le feu des talles développées stimulent le démarrage des bourgeons secondaires basiliaires. Il y a levée de dormance immédiate.

Des expériences sur le comportement d'*Aristida* ont été installées dans une de nos stations pour étudier le phénomène de la verse des talles et de la levée d'inhibition.

Les premières observations montrent que :

— la suppression de l'apex ou de la partie terminale du chaume par coupe ou pâturage lève l'inhibition des bourgeons axillaires subaltes et basilaires ;

— le piétinement de la touffe et le passage du port dressé au port couché par verse provoquée entraîne une reprise des innovations au centre de la touffe, région dépourvue de couverture ;

— le maintien des chaumes dressés par suppression de la verse bloque l'apparition des innovations et favorise, au contraire, la ramification aérienne par activité des bourgeons axillaires supérieurs.

Il est possible d'affirmer encore que :

— les repousses sont immédiates quelle que soit l'intervention ou quel que soit le traitement invoqué. Le feu stimule la croissance ;

— la vigueur de la repousse axillaire dépend de sa position sur la tige et de son éloignement du bourgeon apical.

Le réveil échelonné des bourgeons axillaires montre qu'il y a une hiérarchie entre ceux-ci du sommet vers la base ; cette corrélation est à rapprocher du comportement des ligneux.

Conclusion

L'étude de la biologie d'*Aristida rufescens* montre les caractéristiques suivantes :

— la dispersion de l'espèce est assurée par la production de semences à pouvoir germinatif assez élevé ;

— la morphologie des diaspores et leur taille leur assurent un accrochage ou une pénétration dans les supports dénudés ou recouverts de litières ;

— les diaspores persistent sur les chaumes pendant toute la saison sèche et seront mises au contact du sol lorsque l'humidité sera suffisante ;

— la graine germe immédiatement car elle n'est pas protégée par des téguments imperméables ;

— la colonisation racinaire rapide permet une implantation dans les milieux les plus

difficiles et assure une croissance prolongée en dehors des saisons des pluies ;

— l'accumulation des talles en provoquant la verse assure une limitation de la compétition inter-spécifique et l'extension du recouvrement de l'espèce ;

— l'accumulation des rhizomes constitue une souche souterraine et vivace qui assure la pérennité de l'individu et son éventuelle expansion.

— la multiplication végétative par rhizome est un mode d'occupation du sol efficace dans un milieu où les accidents de relief et les facteurs écologiques, dont le feu, limitent le développement à la surface du sol.

Aristida est une plante herbacée rhizomateuse à accroissement constant : c'est une géophyte fondamentalement vivace. Par sa ramification c'est une chamaephyte. Elle est caractérisée par l'accumulation continue sous le sol, lente et limitée en surface, de l'appareil végétatif. Elle a un comportement de ligneux, son implantation est définitive.

III. ÉCOLOGIE DE L'ESPÈCE (planche 10)

Elle peut être envisagée à plusieurs niveaux :

A. Sur le plan du domaine phytogéographique

On retrouve *Aristida rufescens* dans les domaines de l'Est, du Centre et de l'Ouest de Madagascar, tels que les définit PERRIER DE LA BATHIE. L'observation des données météorologiques et des diagrammes ombrothermiques de quelques stations échelonnées de l'Est à l'Ouest et du Nord au Sud permet de l'intégrer aux étages perhumide à hiver froid à chaud, humide à hiver froid à chaud, subhumide à hiver frais à chaud (climogramme pluviothermique d'Emberger).

Cette vaste aire de dispersion suppose de la part d'une espèce graminéenne endémique une grande plasticité biologique ou une multiplication de types écologiques en cours de différenciation.

B. Sur le plan de la Station

Dans la zone forestière, il occupe les parois rocheuses escarpées, les talus rajeunis, les éboulis récents. Il est partout où il y a diminution du couvert végétal et où apparaît une compétition



Planche 10. — Stations d'*Aristida rufescens*.

- Sur paroi de lavaka.
- Sur fissure de granite.
- Sur paroi de talus décapé.

pour l'eau. Dans les zones de savane, il colonise les pentes et les sols très compacts et dans le sédimentaire sa niche écologique est représentée par les buttes témoins où l'érosion décape fortement les horizons superficiels et empêche l'installation des savanicoles.

C. Sur le plan des sols

Les sols qui portent *Aristida* sont toujours acides et comprennent des sols ferrallitiques jaunes ou bruns, des sols peu évolués, des lithosols, des sols squelettiques, des sédiments mal ou pas structurés, des sols décapés et des sols bruns eutrophes, des sols organiques épuisés... C'est dire que ce végétal accepte tout un éventail pédologique qui exclut une préférence édaphique précise. *Aristida*, en effet, grâce à son profond développement racinaire entre en contact avec l'horizon de décomposition de la roche-mère où il puise les substances fondamentales. Tout rajeunissement du profil, tout ameublissement du sol, tout décapage qui supprime les horizons stérilisés produit un effet améliorant certain (3).

En conclusion de cet aperçu écologique, on peut dire que :

— *Aristida* tolère de grandes variations climatologiques et pluviométriques ;

— Sa présence est l'indication d'un sol dégradé par disparition des horizons superficiels ou l'existence d'un horizon compact plus ou moins impénétrable ;

— Son développement et son extension sont liés à la disparition du couvert végétal primaire ou secondaire.

L'existence de peuplements fermés et persistants entraîne une modification du couvert végétal (aspect de fourré) et des changements dans la structure du sol, sa teneur en matière organique, son bilan hydrique, ce qui provoque un enrichissement si la mise en défens contre les feux dure assez longtemps (une dizaine d'années).

Dans tous les cas, l'installation d'*Aristida rufescens* représente une étape dans l'évolution du peuplement (planches n^{os} 10 à 12).

IV. ASPECTS PHYTOSOCIOLOGIQUES

Sa fréquence et son recouvrement varient selon l'écologie et la compétition naturelle ou

l'influence d'un traitement particulier. Les tableaux établis au CRZF de Kianjasoa illustrent dans quel sens vont ces variations. Il est remarquable de constater que la dominance d'*Aristida* se manifeste dans le sous-bois d'Eucalyptus où la compétition est nulle au niveau du sol, dans le pâturage naturel dégradé et dans la parcelle en défens. Par contre, elle est éliminée ou réduite à l'état d'accompagnatrice dans les pâturages de savane maintenus en équilibre par le feu ou le fauchage.

La compréhension de son rôle dans l'association végétale nécessite que l'on fasse intervenir un facteur biotique déterminant, qui est le broutage sélectif du bétail. Dès le stade de la montaison, *Aristida* est délaissée par le zébu, ce qui lui permet d'« accumuler » une biomasse importante d'autant que la compétition est diminuée par le fait que les autres espèces de l'association, les savanicoles typiques, sont rasées sélectivement. Il y a d'une part réduction du recouvrement et de la vigueur des touffes surpâturées, et d'autre part mise en défens d'*Aristida*, ce qui favorise la verse et l'extension de la touffe. Dans certains cas de dégradation du pâturage, le piétinement du bétail accélère le déséquilibre et favorise *Aristida* en accentuant la verse et en éliminant les touffes des espèces savanicoles (6).

Si la pression des facteurs est continue, *Aristida* finit par demeurer seul. Il peut être considéré comme le stade ultime de la dégradation selon un schéma désormais classique.

D'un autre côté, dans une association végétale où elle n'est qu'une accompagnatrice banale, si l'on supprime le feu, on constate une évolution progressive rapide. L'étude a été effectuée en suivant l'évolution de la végétation et des sols sur une parcelle en défens contre les feux pendant 10 ans.

Les tableaux n^{os} IV et V montrent une augmentation considérable du recouvrement d'*Aristida* aux dépens des espèces savanicoles.

Lorsque son installation est assurée et si le nouvel équilibre introduit n'est pas perturbé, l'implantation d'*Aristida* est définitive et l'association ainsi créée avec *Imperata* (le plus souvent) devient fermée à tous les herbacés de savane. Il s'ensuit une quasi-disparition du pâturage naturel.

Par la suite, on assiste à l'apparition de ligneux dont le type biologique (microphanérophytes,

TABL. N° III-Fréquence des touffes d'*Aristida rufescens* et de ligneux pâturage naturel (C.R.Z.F. Kianjasoa). Pour 100 m².

F a c i è s	P l a t e a u						P e n t e	
	Savane à <i>Hyparrhenia</i> <i>Heteropogon</i> (1)	Savane à <i>Imperata</i> (2)	Savane à <i>Imperata</i> <i>Aristida</i> (2)	Savane en défens (3)	Savane à <i>Aristida</i> <i>Hyparrhenia</i> (2)	Savane défrichée et semis <i>Stylosanthes</i> <i>gracilis</i>	<i>Aristida</i> dominant pente forte	<i>Aristida</i> dominant pente moyenne et piétinement
<i>Aristida rufescens</i>	14 t.	5 t.	26 t.	6 t.	70 t.	5 t.	59 t.	71 t.
<i>Sarcobotrya strigosa</i> (légumin.)	-	-	-	8 p.	-	-	-	96 p.
Ligneux divers	-	1 p.	-	40 p.	-	-	1 p.	5 p.

t. = touffes; p. = pied.

(1) Savane maintenue en équilibre par les facteurs écologiques;

(2) Savane évoluant sous l'influence des facteurs biotiques;

(3) Evolution de la strate graminéenne terminée, début d'envahissement par les ligneux.

TABL. N° IV-Recouvrement au sol. Savane de plateaux. Moyen-Ouest (C.R.Z.F. Kianjasoa).

	En défens Miarrinarivo	Sous-bois eucalyptus Antsahabe	Aire de fauche Miarrinarivo	Parcelle fauchée C.T.F.T.	Parcelle brûlée tous les ans C.T.F.T.	Parcelle brûlée accidentellement surpâturée Betenina	Parcelle brûlée accidentellement sous-pâturée Maitra
Sol nu	88,5	89	75,6	72	86,8	89,2	68,4
Litière	63,6	86	33,2	52	4	-	2,8
<i>Aristida</i>	3,9	5,4	-	2	-	9,6	-
<i>Imperata</i>	3,1	0,8	1,6	-	-	-	0,3
<i>Hyparrhenia</i>	1,1	3,79	8,8	6	2	1,6	6,8
<i>Heteropogon</i>	2,7	-	13,2	20	10,2	0,5	23,1
Divers	-	-	-	1	-	-	-

TABL. N° V-Recouvrement en couronne. Savane de plateaux. Moyen-Ouest (C.R.Z.F. Kianjasoa)

		En défens Miarrinarivo	Sous-bois eucalyptus Antsahabe	Aire de fauche Miarrinarivo	Parcelle brûlée accidentellement sous-pâturée Maitra
<i>Aristida</i>	Fr	21,7	72,9	0,8	2,4
	Cs	18,9	77,2	0,6	1,8
<i>Imperata</i>	Fr	61,6	6,5	8,8	1,2
	Cs	53,6	6,6	7,5	0,9
<i>Hyparrhenia</i>	Fr	12,6	11,8	64,4	63,2
	Cs	10,9	12,5	55,6	49
<i>Heteropogon</i>	Fr	13		39,2	59,6
	Cs	11,3		33,6	46,3
Divers	Fr	5,9	3,3	2,8	0,3
	Cs	5,7	3,5	2,4	0,2

Fr : Fréquence ; Cs : Contribution spécifique.

TABLEAU N° VI

Evolution du sol

d'après F. BOURGEAT

Savane brûlée périodiquement	Savane en défens contre les feux depuis 10 ans (<i>Aristida</i> et <i>Imperata</i>)
<i>De 0 à 12 cm</i> : horizon gris humifère ; structure grumeleuse grossière ; fort degré de structuration ; enracinement maximal ; porosité très élevée.	<i>De 0 à 15 cm</i> : horizon humifère gris, moyennement grumeleux à structure plus développée ; porosité exceptionnelle ; bon enracinement ; pas de concentration préférentielle des racines. Passage très progressif avec l'horizon suivant.
<i>De 12 à 27 cm</i> : horizon intermédiaire rouge avec traînées grises de matières organiques ; structure polyédrique, grossière, émoussée ; concrétions argileuses compactes ; <i>compacité forte</i> ; enracinement moyen ; agrégats non pénétrés par les racines. Limite festonnée.	<i>De 15 à 36 cm</i> : horizon polyédrique rouge avec traînées de matières organiques assez meubles ; moyennement <i>friable</i> ; porosité moyenne ; les racines pénètrent bien cet horizon ; compacité un peu marquée.
<i>De 27 à 50 cm</i> : horizon rouge ; structure polyédrique très émoussée ; <i>compacte</i> ; porosité très faible ; enracinement très faible.	Cet horizon est en train d'être colonisé par les racines et de s'ameublir. Devient <i>forestier</i> et concurrentiel pour les ligneux.
<i>De 50 à 120 cm</i> : horizon rouge très peu compact, très meuble, très friable, poreux, enracinement inférieur ou égal à celui de l'horizon précédent. <i>En-dessous de 120 cm</i> : horizon structural polyédrique très poreux ; quelques concrétions argileuses.	<i>De 36 à 120 cm</i> : horizon rouge très peu compact, très friable, très poreux très bon enracinement. <i>En-dessous de 120 cm</i> : horizon structural polyédrique.

nanophanérophytes) est adapté à la compétition avec les strates de végétation herbacée (buissons à port en boule).

L'apparition de tous les ligneux présents dans la région à partir des pieds présents qui sont des porte-graines montre bien que le stade de végétation herbacée est bloqué et que l'évolution ne peut se faire que dans le sens d'un reboisement et de la reconstitution d'un fourré clairsemé en attendant la formation d'une strate arborescente.

Conclusion

Nous devons placer *Aristida* au niveau des formations herbacées situées à la transition des formations climax et des formations graminéennes à grande extension. Occupant les espaces libres ou libérés de la concurrence végétale ligneuse ou herbacée, *Aristida* originaire de stations isolées et accidentées a étendu son aire et conquis une position dynamique fondamentale en créant un peuplement dense et fermé permettant le retour du climax forestier et en éliminant les espèces savanicoles.

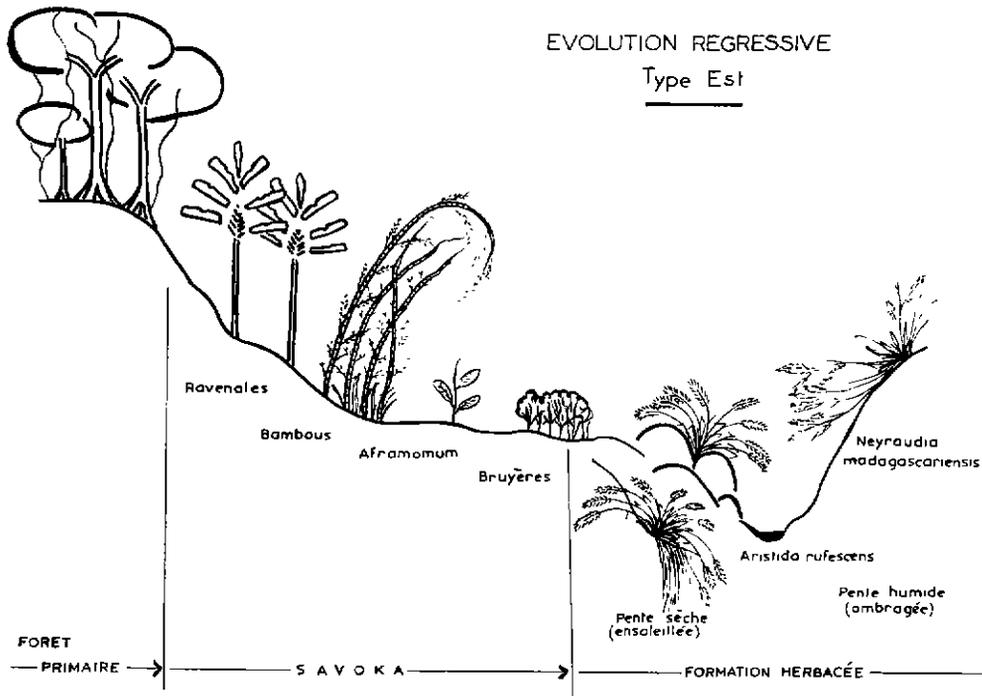
La savane à *Aristida* serait le 1^{er} stade de la lignification dans l'évolution progressive.

L'étude de l'évolution des sols (tabl. n° VI) semble bien confirmer ce retour à un milieu « forestier », avec la disparition des horizons compacts caractéristiques de la savane, la colonisation par les racines et l'enrichissement en matières organiques de l'ensemble du profil.

En conclusion, nous pouvons émettre l'hypothèse qu'*Aristida* n'est pas une espèce de savane, que dans une évolution régressive, elle retrouve une place qui est comparable à sa station originelle, et qu'en phase progressive elle n'est qu'un intermédiaire vers le retour au climax.

V. ASPECTS PHYTOGÉOGRAPHIQUES (planches 11-12)

Aristida rufescens est une espèce endémique à Madagascar. Or, d'après PERRIER DE LA BATHIE, l'endémisme concerne 89 p. 100 des espèces forestières, 94 p. 100 des ligneux et 93 p. 100 des espèces dont le transport des diaspores est nul.



Ensuite, si on suit la répartition d'*Aristida*, on voit que son aire n'est pas disjointe et on peut admettre une continuité que nous pensons d'origine et non acquise par la dispersion des diaspores non adaptées au biotope savanicole. Or, l'existence d'îlots forestiers témoins de la végétation climax et l'homogénéité du cortège floristique des forêts de plateaux portent à penser que la forêt recouvrait en un temps tous les terrains qui lui étaient favorables dans un pays au relief tourmenté et soumis à des grandes amplitudes climatiques.

Dans ce paysage botanique, *Aristida* devait occuper les espaces libres et ensoleillés tels que clairières, pentes dénudées, berges alluviales... comme une espèce ligneuse héliophile.

Adaptée à des habitats difficiles et réduits, elle ne possédait qu'une aire limitée, morcelée, confinée à des stations précises.

A partir du moment où le couvert forestier a été disjoint par une lente évolution progressive, l'aire d'*Aristida* a pu s'étendre sur des zones favorables à son installation où il n'y avait plus de concurrence de la part des sciaphytes.

Cette hypothèse se trouve corroborée par le fait qu'*Aristida* existe en peuplements denses en bordure de formations ligneuses ou à l'intérieur des forêts de l'Est, dans les zones où la

déforestation est récente, le plus souvent sur des sols ferrallitiques rajeunis ou décapés.

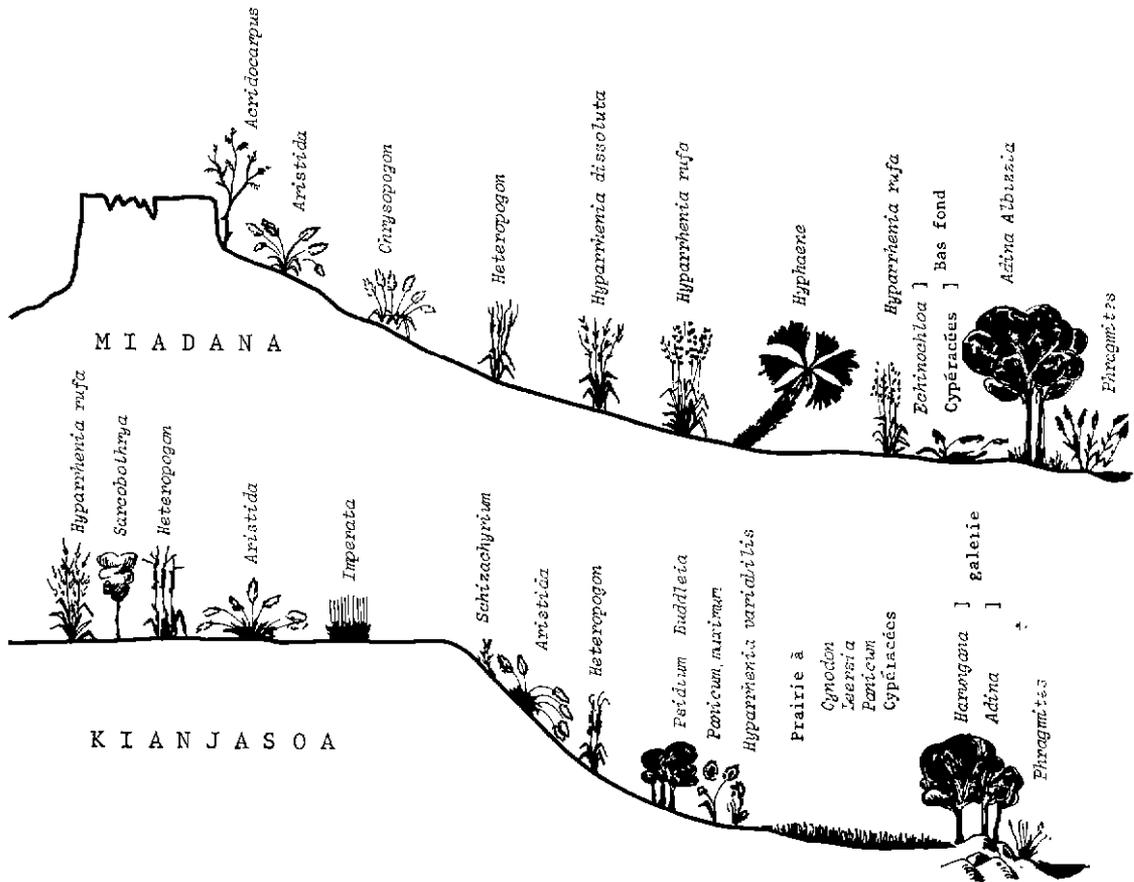
Aristida rufescens serait donc lié directement à tous les sols accidentés à texture argileuse et ferrallitique dont le climax est une forêt *semper virens*. Les limites de son habitat pourraient être édaphiques.

On peut dire, en définitive que sa biologie le rattacherait davantage aux éboulis et aux lisières forestières où il atteint son plein développement mais que son comportement de géophyte lui a permis de s'adapter aux conditions particulières des pyrophytes de savane.

L'extension de l'aire d'*Aristida* serait donc une conséquence directe de la disparition du ligneux et une reprise de l'évolution progressive, la plante étant considérée comme pionnière dans l'habitat habituel.

Dans la savane herbeuse, dont il fait désormais partie, il occupe une place croissante par suite de la dégradation régulière du faciès. Le peuplement en *Aristida* serait un fourré temporaire (avec comme associée « forestière » : *Imperata cylindrica*) une formation ligneuse rabougrie, 1^{re} étape d'un « reboisement » en ligneux.

Pourquoi *Aristida* « herbacé » cespiteux, issu



de la formation forestière, a-t-il pu prendre cette place phytogéographique ?

D'abord par ses qualités intrinsèques de plantes pionnières (besoins limités, réserves en eau, grand pouvoir de multiplication) et vraisemblablement par la production de types adaptés.

Ensuite à cause de l'absence de concurrence des ligneux endémiques ou étrangers. En effet, la rapidité de la dégradation de la forêt et les remaniements pédologiques n'ont pas favorisé la création d'écotypes à partir d'espèces endémiques.

Enfin par la nature du profil topographique et pédologique accidenté et rajeuni en permanence.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Conséquences pratiques

L'étude de la biologie de ces 2 graminées montre que ces espèces sont des « géophytes » fondamentalement vivaces. Elles n'ont pas une agressivité suffisante pour s'introduire dans les associations fermées comme une savane en équilibre. Par contre, elles sont très adaptées à la colonisation des sols grâce au grand développement de leur appareil souterrain et à leur prospection par leurs rhizomes d'expansion.

Ces adaptations à des stations d'origine très particulières leur ont permis de s'insérer dans les savanes secondaires lorsque sous l'influence de l'homme et du bétail la végétation en place

évoluait, dans un sens aussi bien régressif que progressif.

Lorsqu'un individu s'est implanté à partir d'une germination dans une association de savanicoles, il résiste aux effets du broutage sélectif, du feu, du piétinement et de la compétition interspécifique et, nous avons vu que la pression de ces facteurs en diminuant la vigueur des espèces de savane, accélérât l'extension et l'expansion des « géophytes ».

L'expérience montre que l'écimage des chaumes qui est réalisé soit par une coupe haute ou un sous-pâturage stimule le développement de l'appareil aérien par levée d'inhibition. Dans le cas d'*Aristida*, le piétinement a le même effet en provoquant la verse de la touffe.

On peut donc avancer que la sous-exploitation est la cause principale de l'évolution du pâturage, qui aboutit à la suppression progressive des espèces savanicoles fourragères par des « géophytes » et la réduction de la charge en bétail, ces dernières, trop ligneuses étant peu appréciées.

L'importance de la biomasse de l'appareil hypogé amène une amélioration du sol par la modification de la structure et l'enrichissement en matières organiques. Lorsque l'évolution est parvenue à la mise en place d'une formation fermée, sur le plan pratique, il y a disparition du pâturage proprement dit, mais d'autre part régénération lente des sols.

Si l'on veut maintenir le pâturage extensif, il faut considérer le problème sous 2 aspects différents :

1) Si l'on maintient le feu dans le mode d'exploitation, il est indispensable de pratiquer une rotation et d'accroître momentanément l'intensité du broutage sur certaines parcelles afin d'éviter l'effet de stimulation que provoque la sous-exploitation sur les géophytes.

La mise au repos à la fructification permet

aux savanicoles de se régénérer et aux germinations de coloniser les plages de sol nu.

2) Si l'on supprime le feu, il est nécessaire d'intervenir mécaniquement pour régulariser la strate herbacée mais non pas en utilisant le gyrobroyeur qui laisse un mulch et favorise les géophytes, mais la faucheuse qui permet l'enlèvement des litières (refus).

Le fauchage demandant des investissements importants en matériel ne peut être pratiqué en milieu paysan sur de grandes surfaces, aussi on a cherché à limiter l'expansion des espèces indésirables en introduisant une espèce agressive qui améliore la valeur alimentaire du pâturage tout en provoquant son évolution dans un sens favorable à la productivité de l'élevage. La réussite du *Stylosanthes gracilis* tient en partie au fait que son enracinement est plus profond que celui des géophytes et qu'en s'approvisionnant en eau toute l'année dans la nappe phréatique cette plante avait une croissance quasi continue.

L'étude de la biologie de ces 2 graminées montre que par leur mode d'enracinement et leur propagation sous le sol elles s'implantent définitivement, ce qui a des conséquences directes sur les modes d'exploitation des pâturages naturels.

Aux premiers stades de l'envahissement de la savane, il est possible de contrôler le déséquilibre en respectant certaines règles qui permettent de maintenir la compétition et de favoriser les espèces introduites. Lorsque l'on est parvenu au stade du réembroussaillage, l'évolution vers une formation fermée semble inéluctable et provoque alors une mutation de la vocation de la zone dans laquelle le pâturage extensif doit être abandonné. Le couvert végétal et les sols sont tellement modifiés qu'ils impliquent une modification de l'exploitation et l'adoption d'un mode d'intervention intensif.

SUMMARY

Botanical trend in rangelands. A study of the biology of two grasses : *Imperata cylindrica* (Linn.) and *Aristida rufescens* (Stend.)

A study of the biology of *Imperata cylindrica* and *Aristida rufescens* showed the importance of the root system and soil type in the growth of these grasses.

These species are of secondary importance in the range, but if the sward is underused (light grazing and no fire) they can become dominant. It had previously been thought that they were favored by overuse of the range.

Control of these species is important because their yield is low their palatability is of short duration, and especially because they modify the land use system in the areas they invade.

RESUMEN

Evolución de los pastos. Estudio de la biología de dos gramíneas :
Imperata cylindrica (Linn.) y *Aristida rufescens* (Stend.)

El estudio de la biología de *Imperata cylindrica* y *Aristida rufescens* permite evidenciar la importancia del aparato subterráneo y la influencia del factor edáfico sobre el desarrollo de dichas gramíneas.

En sabana, estas especies parecen secundarias pero en condiciones de submanejo (desmoche de los rastrojos y supresión de los fuegos), pueden llegar a ser dominantes mientras que se ha podido pensar que el sobrepasto las favorecían.

Es importante considerar la comprobación de su expansión porque su productividad es poco elevada, su apetecibilidad temporal y sobretodo porque modifican la vocación de las zonas que ocupan.

BIBLIOGRAPHIE

I. *Imperata*

1. CHEVALIER (A.). Sur l'origine des Campos brésiliens et sur le rôle des *Imperata* dans la substitution des savanes aux forêts tropicales. *C. R. Acad. Sci.* 1928 (juillet) : 387.
2. DEFFONTAINES (J. P.). Une méthode d'appréciation du système racinaire sous prairie. *Fourrages*, 1964 (19) : 91-96.
3. GRANIER (P.), CABANIS (Y.). Etude de la germination de quelques graminées de savane et de ses rapports avec leur répartition. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1974, 27 (3) : 363-369.
4. HEDIN (L.). Influence des racines sur la teneur de la matière organique du sol. *Fourrages*, 1972 (50) : 83-97.
5. HEDIN (S.), GRAS (R.), MONNIER (G.). Le profil cultural. 2^e éd., Paris, Masson, 1969.
6. JACQUARD. Rythmes annuels de croissance des graminées pérennes. Graminées et rythmes biologiques. Réunion, Paris, 1970. *Bull. signal. C. N. R. S.*, ser. 370, 1970, 32 : 4465.
7. LEBRUN (J.). Les formes biologiques dans la végétation tropicale. (Coll. Morph. Montpellier, 1965). *Mem. Soc. Bot. Fr.*, 1966 : 164-175.
8. RAMAM (S. S.). Root development in alluvial grasslands of Varanasi. *Indian Forester*, 1970, 96 (2) : 100-110.
9. RHODES (I.). Competition between herbage grasses. *Herb. Abstr.*, 1970, 40 (2) : 115.
10. STOBBS (T. H.). Animal production from *Hyparrhenia* grassland oversown with *Strylosanthes gracilis*. *E. Afr. agric. for. J.*, 1969, 35 (2) : 128-134.

II. *Aristida*

1. BOSSER (J.). Les pâturages naturels de Madagascar. Mémoires de l'I. R. S. M., série B, 1954.
2. BOSSER (J.). Graminées des pâturages naturels de Madagascar. Mémoire O. R. S. T. O. M., Paris, 1969, n° 35.
3. BOURGEAT (F.). Contribution à l'étude des sols sur socle ancien à Madagascar. Thèse O. R. S. T. O. M. Tananarive, 1970.
4. CHIPPINDALL (Lucy K. A.). The grasses and pastures of South Africa. Part I. Central News Agency, 771 p.
5. DELHAYE (R.) et collab. Etude de pâturages naturels à Madagascar en vue de l'aménagement des zones d'embouche pour bovins. Maisons-Alfort, I. E. M. V. T., 1968 (Etude agrostologique n° 25).
6. GRANIER (P.). Le rôle de l'élevage dans la dynamique des savanes à Madagascar. D. E. S. Faculté des Sciences, Tananarive, 1967.
7. GRANIER (P.), LAHORE (J.), DUBOIS (P.). Etude du pâturage naturel à Madagascar. *Rev. Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1968, 21 (2) : 203-217.
8. HENRARD. A monography of the genus *Aristida* Medederlingen Van's Rijks Herbarium Leiden. 2.
9. HUMBERT (H.). La végétation de Madagascar. Paris. L'encyclopédie coloniale et maritime : Madagascar, 1947, I : 47-62.