

Rôle du bétail dans le cycle culture-jachère en région soudanienne: la dissémination d'espèces végétales colonisatrices d'espaces ouverts (Bondoukuy, sud-ouest du Burkina Faso).

Jean-Louis Devineau

▶ To cite this version:

Jean-Louis Devineau. Rôle du bétail dans le cycle culture-jachère en région soudanienne: la dissémination d'espèces végétales colonisatrices d'espaces ouverts (Bondoukuy, sud-ouest du Burkina Faso).. Revue d'Écologie, 1999, 54, pp.97-121. hal-00357904

HAL Id: hal-00357904

https://hal.science/hal-00357904

Submitted on 23 Nov 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

RÔLE DU BÉTAIL DANS LE CYCLE CULTURE-JACHÈRE EN RÉGION SOUDANIENNE : LA DISSÉMINATION D'ESPÈCES VÉGÉTALES COLONISATRICES D'ESPACES OUVERTS (BONDOUKUY, SUD-OUEST DU BURKINA FASO)

Jean-Louis DEVINEAU*

SUMMARY

The dispersal of seeds by cattle on fallows was assessed in a sudanian region of West Africa. All the feces were collected in four stands during two years from March 1994 to May 1996 and seeds were manually extracted. Cow dungs represent the main part of all the feces collected. They were found on fallows mainly during the dry season when the cultivated area is open to cattle grazing. Cattle disperse weeds and some woody species that are in majority leguminous. Species diversity in dung is low and only some species such as Borreria stachydea, a weed, or Gardenia erubescens, a shrub, constitute the greater part of the seeds dispersed by cattle. Seed content of dung varies along the year, it is high from November to March and low in October, April and May and during the wet season. Weeds are dispersed by cattle during the whole dry season but are especially abundant from December to February when woody species are mainly dispersed from January to March. Cattle acts principally as a disperser of species that colonize open habitat and play a role in the successions of vegetation that occur during the fallow-cultivation cycle.

RÉSUMÉ

La dissémination des graines par le bétail dans des jachères est estimée dans une région soudanienne d'Afrique de l'Ouest. Toutes les fèces ont été collectées pendant 2 ans de mars 1994 à mai 1996 sur quatre sites puis les graines en ont été extraites manuellement. Les bouses de vache représentent la plus grande partie des fèces collectées. Celles-ci ont été trouvées sur les jachères principalement durant la saison sèche, alors que l'espace cultivé est ouvert au pâturage. Le bétail dissémine principalement des adventices des cultures et diverses espèces ligneuses dont la majorité sont des Légumineuses. La diversité spécifique dans les fèces est faible et seules quelques espèces comme Borreria stachydea, une adventice, ou Gardenia erubescens, un arbuste, constituent la plus grande part des graines dispersées par le bétail. La teneur en graines des fèces varie au cours de l'année, elle est forte de novembre à mars et faible en octobre, avril et mai ainsi que durant la saison humide. Les adventices des cultures sont dispersées par les animaux pendant toute la saison sèche, mais sont particulièrement abondantes de décembre à février alors que les espèces ligneuses sont dispersées principalement de janvier à mars. Le rôle du bétail comme agent disséminateur de semences est essentiellement celui de vecteur d'espèces colonisatrices d'espaces ouverts, en cela il joue un rôle dans les successions végétales liées aux cycles culture-jachère.

Rev. Ecol. (Terre Vie), vol. 54, 1999.

^{*} Laboratoire ERMES, IRD, 5, ruc du Carbone, 45072 Orléans cedex 2, France.

INTRODUCTION

L'activité pastorale est un élément déterminant de la dynamique de la végétation des savanes que l'homme utilise. Elle imprime souvent sa marque dans les paysages et certains faciès de végétation lui sont imputables. Elle influe sur l'équilibre herbe-arbre, agit en faveur des espèces annuelles et des phorbes, mais au détriment des espèces pérennes et des graminées. Une forte pression pastorale est souvent à l'origine d'une mauvaise reconstitution de la végétation et par conséquent d'une mauvaise restauration de la fertilité des sols et de la persistance des mauvaises herbes dans les jachères (Boutrais, 1992). Le bétail exerce en effet une consommation sélective de la phytomasse, piétine les sols et dissémine des plantes. La consommation sélective favorise les espèces les moins consommées ou refusées au détriment de celles qui sont appréciées. Cet aspect est maintenant assez bien connu pour les savancs et les nombreux travaux qui lui ont été consacrés montrent bien qu'il s'agit d'un facteur de première importance pour la dynamique de ces milieux (Heady, 1966; Walker et al., 1981; Cumming, 1982; Hoffman, 1985; Bruzon, 1990; César, 1992). Le bétail, ou les grands herbivores, participent aussi à la dissémination des semences, l'existence de graines dans les fèces du bétail est ainsi décrite depuis longtemps (Ridley, 1930). Peu de travaux ont cependant été consacrés à l'impact des transports de graines par les grands herbivores — et à celui de la zoochorie dans son ensemble — sur la dynamique des formations herbacées. L'importance de ces transports, même si elle est généralement reconnue, est en effet souvent jugée relativement secondaire (Mac Mahon, 1981: Malo & Suarez, 1995).

Le transport des graines par le bétail est pourtant souvent cité pour expliquer la répartition de certaines espèces ou la constitution de certains faciès ou groupements végétaux. Son utilisation pour des opérations de restauration d'écosystème a même été envisagée (Janzen, 1988).

La dissémination des graines par les herbivores a ainsi été invoquée pour expliquer la distribution géographique de certains acacias (Chevalier, 1947; Aubréville, 1950; El Houri, 1986) ou pour expliquer certains faciès de végétation où dominent ces espèces.

La présence d'espèces zoochores est fréquemment citée comme caractéristique de la flore associée aux lieux très fréquentés par le bétail : les lieux de passage ou de parcage (Koechlin, 1963). Le Bourgeois & Seignobos (1995) mentionnent ainsi que, au Cameroun, sur les passages à bétail, aux points d'abreuvement et dans les zones de stationnement des troupeaux prospèrent des espèces à dissémination zoochore. Pour Guinko (1984), dans les savanes ouest-africaines, « la zoochorie est un puissant facteur de modification floristique et physionomique de la végétation ». Il remarque que dans toutes les savanes soudaniennes parcourues par les bovins, les broussailles à acacia prennent une forte extension. C'est le cas des jachères du centre-est du Burkina Faso qui sont parcourues par des troupeaux qui y déposent des excréments contenant des graines d'acacia, ce qui entraîne leur envahissement par une formation épineuse dominée par *Acacia seyal* et *A. sieberiana*.

¹ Alors que dans les forêts tropicales humides la zoochorie est généralement considérée comme un phénomène primordial (Mac Mahon, 1981).

La fumure des champs par les restitutions organiques du bétail est par ailleurs considérée comme une des sources principales de l'infestation des cultures par les mauvaises herbes en régions tempérées comme tropicales (Van der Pijl, 1957; Powell & Waters-Bayer, 1985).

La dissémination des graines par les grands herbivores, en particulier par le bétail, joue un rôle certain sur la dynamique de la végétation des savanes, comme en témoignent divers phénomènes coadaptatifs (McNaughton, 1979, 1985). L'herbivorie a par ailleurs une influence importante dans le maintien des savanes ou de certains de leurs faciès. On peut donc s'interroger sur le rôle des graines disséminées par le bétail dans la dynamique actuelle de la végétation soudanienne souvent fortement pâturée, et plus particulièrement dans le cas de la reconstitution de ces milieux après culture, au cours de la jachère. Il existe cependant peu d'évaluations des quantités de graines dispersées par le bétail. Des informations sur ce point nous ont néanmoins semblé utiles dans le cadre d'une étude plus large que nous avons mené sur l'effet de la pression pastorale sur la dynamique de la végétation des jachères dans la région de Bondoukuy, dans l'ouest du Burkina Faso (Devineau et al., 1997). Nous avons donc tenté, dans le travail présenté ici, de déterminer les principales espèces déposées dans les fèces et d'évaluer l'importance des apports de graines sur des sites choisis par ailleurs pour estimer l'impact de la pression pastorale sur les jachères¹.

LA RÉGION DE BONDOUKUY

VÉGÉTATION ET SOLS

Le site de Bondoukuy (11° 51' N, 3° 45' W) appartient à la région soudanienne et se trouve à la limite nord de la forêt claire à *Isoberlinia doka* (White, 1983). Les activités pastorales et agricoles y sont importantes. Le système de culture est encore majoritairement fondé sur la jachère, mais la durée de celle-ci tend à diminuer et une agriculture fixée se met en place sur les meilleurs sols. La végétation dominante est une savane à *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora* et *Butyrospermum paradoxum* qui remplace la forêt claire initiale à *Isoberlinia doka*, comme l'indique White (*op. cit.*).

Les sols, venant sur substrat gréseux, sont successivement ferrallitiques, ferrugineux tropicaux et deviennent hydromorphes du haut vers le bas des toposéquences (Devineau *et al.*, 1997).

CLIMAT

Bondoukuy est situé entre les isohyètes 900 et 1 000 mm (L'Hôte & Mahé, 1996). Le climat y est typiquement soudanien avec une distribution unimodale des pluies et des températures (Fig. 1). Les pluies sont absentes ou très éparses de novembre à avril. En mars et avril certains passages humides peuvent cependant

¹ Sur ces sites l'évolution de la végétation a été suivie durant plusieurs années conjointement sur des parcelles mises en défens et sur des parcelles non protégées du bétail (Fournier, 1994).

survenir alors que les jours très secs sont fréquents. Les fortes averses s'observent d'avril à octobre, mais c'est en juin et juillet qu'elles sont le plus fréquentes. La distribution des températures est aussi unimodale et présente un maximum en avril et un minimum en janvier, mais un minimum secondaire apparaît nettement en août.

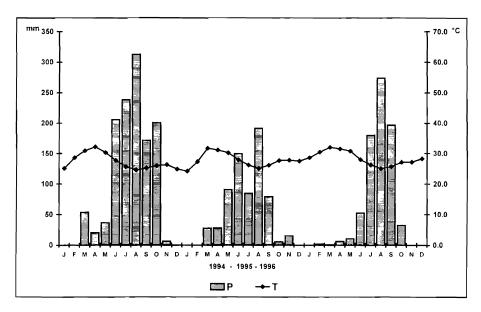


Figure 1. — Pluviosités (P) et températures (T) moyennes mensuelles en 1994, 1995 et 1996 à Bondoukuy.

La saison humide s'étend ainsi de mai à octobre, la saison sèche de novembre à avril. Le début et la fin de la saison humide constituent deux intersaisons, la première est centrée sur mai, la seconde sur octobre. La saison sèche et fraîche s'étend de décembre à février. L'harmattan est toujours présent et génère d'importants assèchements de l'air particulièrement fréquents en février. Les incendies de savane sont alors nombreux. Mars et avril constituent ensuite une saison sèche et chaude: les températures sont les plus élevées de l'année, l'humidité de l'air augmente progressivement et peut temporairement atteindre de fortes valeurs à l'occasion de l'incursion de masses d'air de mousson. Le début de la saison humide de mai à juin devient favorable à l'établissement (germinations) et à la croissance des végétaux. Durant la saison pluvieuse, de juillet à septembre, l'approvisionnement en eau des plantes est généralement suffisant. La période est dans son ensemble favorable à la production végétale et à la croissance des plantules, et le couvert herbacé devient important. La fin de la saison des pluies en octobre-novembre est très variable d'une année à l'autre, à cause de l'alternance aléatoire des vents humides de mousson et des vents secs d'harmattan.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

COLLECTE DES FÈCES ET TRI DES GRAINES

Toutes les fèces présentes sur quatre sites de jachère ont été collectées durant deux années de mars 1994 à avril 1996. Sur chaque site la collecte a été réalisée sur des parcelles de 2 500 m² subdivisées en placettes unitaires de 100 m². Les parcelles ont été visitées deux fois par semaine, mais en saison sèche la collecte des fèces a cependant été le plus souvent hebdomadaire. La visite intermédiaire a cependant parfois conduit à effectuer une collecte supplémentaire, dans le cas de pluies, d'attaque par les termites ou d'activité manifeste des coprophages. En saison sèche les fèces persistent en effet longtemps. Miller (1996) admet par exemple que durant la saison sèche, dans une savane d'Afrique du Sud, l'activité des coprophages est faible et que des collectes espacées de deux semaines permettent d'évaluer correctement les apports. A Bondoukuy, l'activité des coprophages est probablement très faible de novembre à février, mais elle pourrait être forte au début des pluies, comme c'est le cas en mars et avril dans la savane soudanienne de Ouango-Fitini dans le nord de la Côte-d'Ivoire (Cambefort, 1984). Les excréments importants, comme les bouses de bovins, ne disparaissent cependant pas complètement : « dans la plupart des cas il en reste une quantité appréciable à la surface du sol, émiettée et dilacérée » (Cambefort, op. cit.). Même si les coprophages sont actifs, les fèces ne disparaissent donc pas complètement et ne passent pas totalement inaperçues, ce qui permet d'ajuster éventuellement le rythme de collecte. En saison des pluies la fréquence de la surveillance des parcelles et de la collecte doit être renforcée. Malgré cela, la consistance des fèces, plus fluides en début de saison pluvieuse, la fréquence et la violence des pluies ainsi que l'activité des coprophages ne permettent pas une évaluation des apports aussi précise qu'en saison sèche. On peut penser que les apports sont alors sensiblement sous-évalués, mais il est toujours possible d'estimer la teneur en graines des fèces.

Les fèces collectées sont séchées à l'air et pesées. Elles sont ensuite dilacérées et dispersées avec précaution sur un tamis à maille fine. Les graines présentes sur et sous le tamis sont triées et dénombrées, quelques-unes d'entre elles sont mises à germer pour confirmer la détermination de l'espèce. La méthode ne permet par ailleurs que peu de précision sur les petites graines (< 1 mm) pour lesquelles il n'existe une bonne possibilité de détection que lorsqu'elles sont nombreuses. Il est en effet probable que ce tri manuel laisse ignorer la présence de quelques espèces à petites graines, peu représentées.

LES SITES D'ÉTUDE

Caractéristiques des sites

Les fèces ont été collectées sur quatre sites de jachère des alentours du village de Bondoukuy. La composition floristique de la strate herbacée de ces sites a été décrite par Fournier (1994). Le site le plus proche du village (site 1), situé dans l'auréole péri-villageoise, est une jachère de huit ans en début d'expérimentation. La strate herbacée est dominée par les espèces annuelles, phorbes (*Borreria*

radiata, Cassia mimosoides) et graminées (Loudetia togoensis, Ctenium elegans). Le peuplement ligneux est constitué d'arbustes bas, largement dominés par Pteleopsis suberosa et surmontés de karités (Butyrospermum paradoxum). Les jeunes plants ou rejets de souche les plus abondants sont ceux de Butyrospermum paradoxum, Pteleopsis suberosa, Stereospermum kunthianum et Sclerocarya birrea. Le sol, de type ferrallitique, est profond, sa surface est sableuse et sans gravillons.

Le second site, plus éloigné, se trouve à environ 3 km du village (site 2). C'est une jeune jachère de cinq ans au début de l'expérimentation. La strate herbacée est dominée par les graminées annuelles Dactyloctenium aegyptium et Eragrostis tremula. Le peuplement ligneux est constitué d'arbustes bas parmi lesquels Pteleopsis suberosa, Psorospermum febrifugum, Guiera senegalensis, Piliostigma reticulatum sont les plus abondants, et de quelques arbres principalement des karités. Les jeunes plants les plus nombreux sont ceux de Butyrospermum paradoxum, Gardenia erubescens, Annona senegalensis, Guiera senegalensis. Le sol est de type ferrugineux tropical, il est profond, sableux en surface et dépourvu de gravillons.

Le troisième site (site 3) est lui aussi à environ 3 km du village. C'est une savanc arbustive : il s'agit « probablement d'une vieille jachère, peut-être n'a-t-il même jamais été cultivé » (Fournier op. cit.). Le sol peu épais semble en effet peu propice à la culture. Un horizon induré s'y rencontre à une profondeur voisine de 50 cm. La teneur en gravillons est forte, principalement en surface. La strate herbacée est dominée par la graminée pérenne Andropogon ascinodis et par la graminée annuelle Loudetia togoensis. Le peuplement ligneux est dominé par Pteleopsis suberosa. Terminalia laxiflora, Butyrospermum paradoxum, Entada africana et Annona senegalensis. Terminalia avicennioides et Gardenia erubescens sont ensuite les espèces les micux représentées. Les plantules et jeunes plants d'Acacia dudgeoni, Annona senegalensis, Pteleopis suberosa et de Terminalia avicennioides sont les plus abondantes.

Le dernier site (site 4), le plus distant de Bondoukuy (6 km), mais situé à 3 km du village de Mokouna, est une jachère arbustive basse claire à Andropogon gayanus d'une quinzaine d'années. Le sol est de type ferrugineux tropical hydromorphe, il est sableux en surface et devient argileux vers 50 cm, profondeur à laquelle apparaissent des taches d'hydromorphie. Le peuplement ligneux est dominé par Terminalia avicennioides. Les espèces les mieux représentées sont ensuite Pteleopsis suberosa, Annona senegalensis. Butyrospermum paradoxum, Daniellia oliveri et Combretum collinum. Les plantules les plus souvent rencontrées sont celles de Combretum collinum, Pteleopsis suberosa, Butyrospermum paradoxum, Annona senegalensis et Terminalia avicennioides.

Rythme saisonnier de la végétation

On doit à Fournier (1994) l'étude de l'évolution saisonnière de la strate herbacée de ces sites et à Devineau (1997) l'étude de la croissance des arbres sur les deux sites les plus boisés (3 et 4). La feuillaison de saison sèche caractérise une majorité des espèces ligneuses présentes sur les sites. Chez plus de la moitié des espèces la floraison débute de façon précoce pendant la saison sèche et les fleurs apparaissent avec les feuilles ou un peu après. Chez la majorité des espèces les fruits mûrissent de façon précoce, durant la saison sèche. La maturation des fruits charnus de quelques espèces intervient cependant au début de la saison humide en

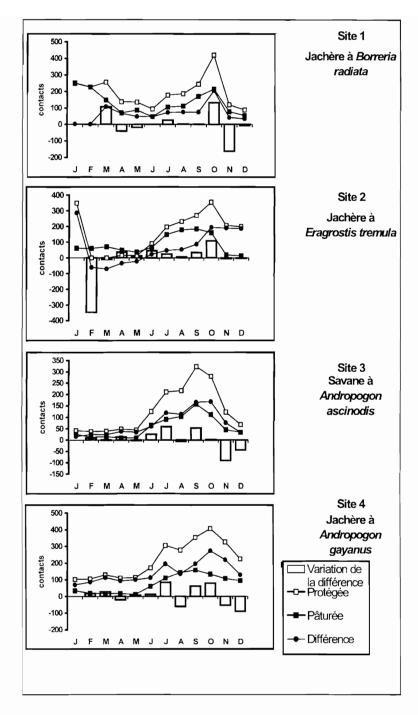


Figure 2. — Evolution saisonnière comparée de la densité de la strate herbacée (matière vivante et matière morte), estimée par la méthode des points-contacts, d'une parcelle mise en défens et d'une parcelle pâturée sur les quatre sites étudiés en 1995. D'après des données non publiées de A. Fournier.

mai ou juin (*Butyrospermum paradoxum*, *Sclerocarya birrea*) ou durant la saison des pluies (*Annona senegalensis*). D'autres espèces enfin, comme *Gardenia erubescens*, portent des fruits toute l'année.

Fournier (1994) montre que le cycle de la phytomasse herbacée se rapproche de celui des savanes soudaniennes faiblement anthropisées, notamment dans les jachères à herbes pérennes où une production est décelable tout au long de l'année. Fournier (op. cit.) a par ailleurs évalué l'impact de la pression pastorale par comparaison de l'évolution de la strate herbacée sur une parcelle pâturée et sur une parcelle mise en défens. En octobre 1992 la différence de biomasse entre la parcelle pâturée et la parcelle protégée atteint respectivement 6, 19, 33 et 24 % sur les quatre sites 1, 2, 3, 4. Des données non publiées de Fournier pour l'année 1995 montrent que la consommation par le bétail est toujours plus importante en septembre — octobre (Fig. 2). Dans la jachère à Borreria sur le site 1, une consommation notable est perceptible en saison sèche (mars) alors que la consommation est faible ou nulle durant toute la saison des pluies. Sur le site 2, jachère à graminées annuelles, où, en février, un incendie a détruit la strate herbacée sur la parcelle en défens, mais a laissé intacte la parcelle pâturée, la différence entre les deux parcelles reste faible durant la saison des pluies et augmente en septembre et octobre. Sur les parcelles à herbes pérennes des sites 3 et 4 la différence entre parcelles protégées et pâturées est toujours la plus forte en septembre-octobre, mais il existe semble-t-il une consommation intermittente durant toute la saison des pluies.

Environnement des sites

Les quatre sites font partie de l'espace agricole qui entoure le village de Bondoukuy. Le paysage est structuré en auréoles concentriques au village, qui sont le reflet de l'utilisation des sols, comme c'est généralement le cas des espaces villageois soudaniens. Plusieurs types de végétation peuvent ainsi être reconnus en fonction de leur éloignement du village ou des types de sols qui les portent.

La première auréole, la plus proche du village, est une formation arborée, à strate arbustive peu dense ou absente, qui constitue un « parc » dominé par le karité, (Butyrospermum paradoxum) accompagné de quelques autres espèces arborées telles Sclerocarva birrea ou Lannea acida. Aux abords même du village s'étend un parc à Acacia albida où l'espèce paraît mal se régénérer (Dallière, 1995). La seconde auréole où la strate arborée est toujours dominée par le karité, accompagné, entre autres, de Sclerocarya birrea ou de Lannea acida, présente cependant une strate arbustive généralement plus fournie. Plus loin du village, le paysage se compose de champs cultivés, sur lesquels les arbres du « parc » arboré sont conservés, mêlés de jachères arbustives encore assez nombreuses. Dans toutes ces zones certaines espèces se retrouvent constamment : des graminées comme Sporobolus festivus toujours abondamment représentée, Loudetia togoensis abondante surtout sur les sols ferrugineux tropicaux drainés, Andropogon fastigiatus, des phorbes comme Cochlospermum tinctorium, Borreria stachydea, Brachiaria distichophylla, Cassia mimosoides, Tephrosia bracteolata ou des ligneux comme Butyrospermum paradoxum, Detarium microcarpum, Pteleopsis suberosa, Gardenia erubescens, Guiera senegalensis, Terminalia avicennioides, Annona senegalensis, Cochlospermum planchonii. Certaines espèces sont en revanche plus fréquentes sur les jachères éloignées du village, en particulier sur les sols hydromorphes: Digitaria debilis, Andropogon gayanus, Stylochiton warneckei,

Indigofera dendroides ou sur les sols gravillonnaires, généralement non cultivés : Elionurus elegans, Andropogon ascinodis, Crossoptervx febrifuga. Dans cet ensemble Diallo (1997) reconnaît divers faciès qu'il lie à l'activité pastorale. Ce sont, entre autres, les faciès à Borreria stachydea¹ (en ceinture autour des villages des agriculteurs), Acanthospermum hispidum (aux alentours des villages fortement pâturés par les bœufs de trait sur des sols argilo-sableux), Tephrosia pedicellata (en brousse dans les milieux fortement pâturés et à côté des points d'abreuvement), Sida acuta (aux alentours des parcs fixes fortement pâturés sur des sols argilo-sableux), Gardenia erubescens (très abondant dans les parcours fortement pâturés) ou encore à Dichrostachys glomerata² et à Piliostigma thonningii.

RÉSULTATS

NATURE ET QUANTITÉ DES FÈCES DÉPOSÉES SUR LES SITES

Les déjections de bovins sont partout les plus abondantes. Le site le plus proche du village se caractérise néanmoins par l'importance des crottins d'âne, et dans une moindre mesure, par celle des crottes de moutons et de chèvres, alors que sur les autres parcelles les collectes traduisent le passage furtif de quelques représentants de la faune sauvage (Tab. I).

TABLEAU I

Poids de fèces collectées sur les parcelles (en kg/ha/an de matière sèche).

Site		Jachère de 8 ans; proche du village	Jachère de 5 ans	Savane arbustive	Jachère de 15 ans	
N° du site		1	2	3	4	
Poids total des fèches	kg/ha/an	12,2	22,3	23,5	10,6	
cv %	%	77,1	63,6	38,2	100,0	
Vache	%	66,1	92,6	98,7	98,2	
Ane	%	26,9				
Chèvre	%	2,0	4,2	0,01		
Mouton	%	5,0	0,6	0,4	0,3	
Céphalophe de Grimm (Sylvicapra grimmia)	%		2,0	0,9	1,5	
Ourebi (Ourebia ourebi)	%		0,4			
Singe rouge (Erythrocebus patas)	%		0,1	0,1		

¹ Borreria stachydea (DC) Hutch. & Dalz. var. stachydea est synonyme de Spermacoce stachydea DC, binôme utilisé par Diallo.

² Dichrostachys glomerata (Forsk.) Chiov. est synonyme de Dichrostachys cinerea (Linn.) Wight & Am subsp. africana Brenan & Brummitt.

Le poids total des fèces collectées est significativement plus faible sur les sites 1 et 4, le plus proche et le plus éloigné du village, que sur les deux autres sites (Tab. II). Les valeurs sont en revanche très voisines à l'intérieur de chacun des deux groupes, de l'ordre de 10 kg/ha/an sur les sites 1 et 4 et de 20 kg/ha/an sur les sites 2 et 3.

TABLEAU II

Comparaison des valeurs moyennes des poids totaux de fèces trouvées sur les sites (analyse de variance).

	Sites	Nombre d'échantillons	Somme	Moyenne	Variance
1		25	305,10	12,20	88,63
2		25	557,38	22,30	207,91
3		25	588,07	23,52	80,63
4		25	264,07	10.56	111,68

Source des variations	Somme des carrés	Degré de liberté	Moyenne des carrés	F
Entre groupes	3 373,57	3	1 124,52	9,20
A l'intérieur des groupes	11 732,43	96	122,21	
Total	15 106,	99		
D*	8,18			

^{*} D = Plus petite différence significative avec $Q_{0.05}$ (99 ddl) = 3,7 (Snedecor & Cochran, 1984).

ESPÈCES COLLECTÉES

Dix-neuf espèces ligneuses et quatorze espèces herbacées ont été reconnues dans les déjections animales déposées sur l'ensemble des sites étudiés (Tab. III). Pour les herbacées 4,5 % des graines collectées n'ont pu être identifiées. Il est donc certain, compte tenu aussi des limites de la méthode utilisée (cf. supra), que le nombre d'espèces déposées sur les sites est sensiblement supérieur à ce qui est donné ici.

Les espèces ligneuses représentées dans les fèces appartiennent à 11 familles, parmi lesquelles les Légumineuses, et en particulier les Mimosacées, dominent largement (Fig. 4). Les graines trouvées proviennent le plus généralement de fruits indéhiscents : baies, drupes, et le plus souvent gousses qui si elles sont indéhiscentes, tombent entières ou persistent longtemps sur l'arbre (*Acacia albida*, *A. machrostachya*). La plupart de ces espèces ligneuses sont communes dans les savanes et les jachères environnantes, quelques-unes sont cependant plus particulièrement liées aux activités ou aux habitats humains (*Acacia albida*, *Cassia occidentalis*). Seul cependant, un petit nombre d'espèces est représenté de façon significative dans les déjections. Six d'entre elles constituent en effet 98 % des effectifs observés et forment l'essentiel des apports — qui apparaissent ainsi très

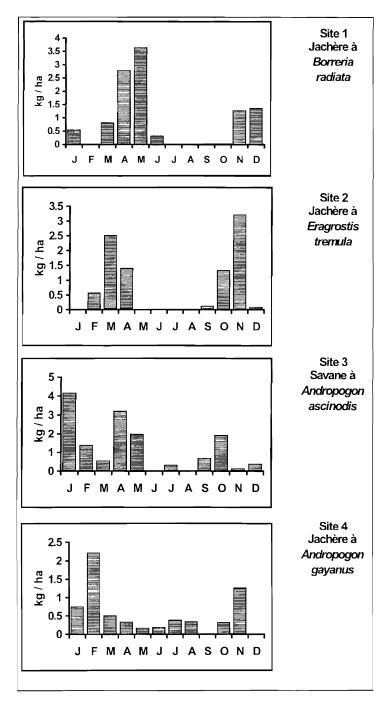


Figure 3. — Evolution saisonnière durant l'année 1995 des dépôts de fèces sur les quatre sites étudiés.

TABLEAU III Nombre de graines présentes dans les déjections collectées (ha/an).

SITE	1	2	3	4	Moyenne	%
	Jachère de 8 ans proche du village	Jachère de 5 ans	Savane arbustive	Jachère de 15 ans		
Espèces ligneuses						
Graines en bon état						
Gardenia spp.*	120	3 447	1 935	641	1 536	64,7
Cassia sieberiana DC.	172	79	534	76	215	9,1
Acacia albida Del.	177	234	277	57	186	7,9
Piliostigma spp.**	92	266	170	142	168	7,1
Prosopis africana (Guill. & Perr.) Taub	30	246	164	122	140	5.9
Dichrostachys cinerea (Linn.) Wight & Arn.	33	48	168	28	69	2,9
Swartzia madagascariensis Desv.	9	17	44	6	19	0,8
Strychnos spinosa Lam.	0	46	0	0	12	0,5
Acacia sieberiana DC.	2	2	11	7	6	0,2
Sclerocarya birrea (A. Rich.) Hochst.	0	9	6	6	5	0,2
Ozoroa insignis Del.	0	11	0	6	4	0,2
Parkia biglobosa (Jacq.) Benth.	0	1.5	0	0	4	0.2
Cochlospermum spp.***	0	4	ő	2	i	0,06
Cassia occidentalis Linn.	Ö	6	0	0	i	0.06
Annona senegalensis Pers.	ő	2	4	ő	1	0,06
Acacia macrostachya Reichenb. ex Benth.	0	4	0	0	1	0,04
Diospyros mespiliformis Hochst, ex A. DC.	2	0	0	ő	0	0.02
Ximenia americana Linn.	0	2	0	0	0	0,02
Total	642	4 442	3 316	1 092	2 373	0,02
Graines abimées, fragments	0.12		3310	1 0,2	2373	
Butyrospermum paradoxum (Gaernt. f.) Hepper	*	*	*	*	*	*
Espèces herbacées						
Graines en bon état						
Borreria stachydea (DC) Hutch. & Dalz.	9 126	17 018	15 982	13 948	14 018	75,7
Ipomea eriocarpa R. Br.	253	1 782	8 902	240	2 794	15,1
Hibiscus sabdariffa Linn.	153	233	251	135	193	1,0
Corchorus olitorius Linn.	349	76	72	4	125	0.7
Crotalaria mucronata Desv.	98	13	59	142	78	0,4
Crotalaria senegalensis (Pers.) Bacle ex DC.	17	48	137	0	50	0,3
Colocynthis citrullus (Linn.) O. Kotze.°	0	9	174	6	47	0,3
Cassia tora Linn.	4	37	6	42	22	0,3
Crotalaria cephalotes Steud. Ex A. Rich.	0	0	0	41	10	0.05
Hibiscus esculentus L.°°	2	2	9	2	4	0,03
Gossypium barbadense Linn.	0	2	0	0	0	0,02
Total	10 946	21 543	26 217	15 329	18 509	0,00
	10 940	41 545	20 217	15 329	10 309	
Graines abimées, fragments	932	2 289	521	757	1 125	6,1
Sorghum sp.	932	2 289 15	70	757 11	26	0,1
Pennisetum typhoides (Burm.) Stapf & C.E. Hubbard						
Zea mays Linn.	4	20	35	2	15	0,1
Divers	502	1 191	921	716	833	4,5

^{*} Gardenia erubescens Stapf & Hutch et G. ternifolia Schum. & Thonn.

^{***} Piliostigma thonningii (Schum.) Milne - Redhcad et P. reticulatum (DC.) Hochst.

*** Cochlospermum planchoni Hook. F et C. tinctorium A. Rich.

Synonyme de Citrullus lanatus (Thunb.) Matsumara et Nakai.

Synonyme de Abelmoschus esculentus (L.) Mocnch.

semblables — sur tous les sites étudiés. L'une d'elle, *Gardenia erubescens*¹, fournit à elle seule près de 65 % des graines collectées. C'est l'espèce la plus abondamment déposée sur les sites, sauf sur le site 1, le plus près du village, où *Acacia albida* arrive en tête.

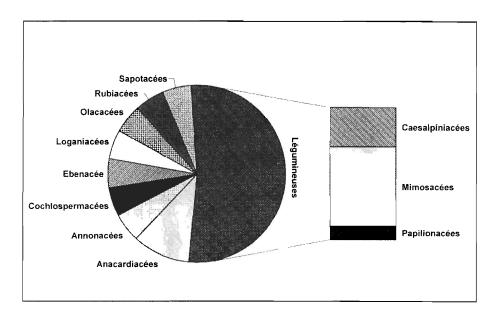


Figure 4. — Répartition par familles des espèces ligneuses présentes dans les fèces récoltées sur les jachères de Bondoukuy.

Chez les herbes toutes les espèces collectées sont des adventices des cultures ou des espèces composant les résidus de cultures. Les Malvacées et les Légumineuses y sont les familles les mieux représentées (Fig. 5). La prédominance d'un petit nombre d'espèces est plus accusée encore que chez les ligneux, puisque, à elles seules, deux espèces, *Borreria stachydea* et *Ipomea eriocarpa*, représentent plus de 90 % des graines collectées. *Borreria stachydea*, qui représente plus de 75 % des effectifs, domine largement sur tous les sites (Tab. III).

La prédominance de Gardenia erubescens et de Borreria stachydea est constante dans les fèces, les graines de ces deux espèces tiennent en effet le premier rang durant les deux années de suivi. Chez les herbacées la composition est sensiblement la même au cours des deux années, les variations observées n'apparaissent pas statistiquement significatives (Tab. IV). Chez les ligneux en revanche la variabilité d'une année sur l'autre semble plus importante, certaines

¹ Gardenia erubescens, dont les fruits sont comestibles et très recherchés par les animaux (Kiéma, 1992; Diallo, 1997), est probablement l'espèce la plus disséminée, mais ses graines n'ont pas pu être différenciées de celles de *G. ternifolia*, dont les fruits durs, ne sont pas consommés par l'homme, mais le seraient par les bovins.

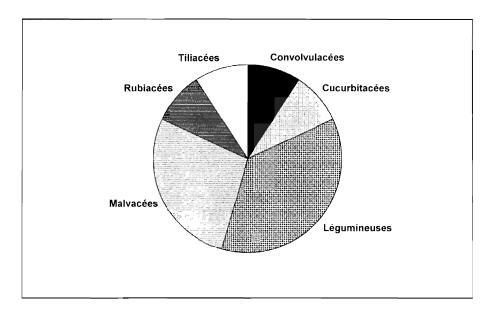


Figure 5. — Répartition par familles des espèces herbacées présentes dans les fèces récoltées sur les jachères de Bondoukuy.

espèces comme Cassia sieberiana ou Prosoposis africana, étant proportionnellement mieux représentées en 1996 qu'en 1995, alors que chez d'autres espèces comme Dichrostachys cinerea ou Acacia albida la diminution des effectifs est relativement importante.

Chez les animaux domestiques les teneurs en graines d'adventices des cultures sont plus élevées chez les ovins et dans une moindre mesure chez les caprins que chez les bovins (Tab. V). Borreria stachydea est toujours l'espèce herbacée la mieux représentée, alors que l'importance des autres espèces est plus variable selon les animaux. C'est ainsi qu'Ipomea eriocarpa très abondante dans les crottes de mouton et les bouses de vache n'a pas été trouvée ailleurs et que Corchorus olitorius n'a été rencontrée que dans les fèces des chèvres et des vaches. Les espèces des résidus de culture se retrouvent par ailleurs en plus forte proportion chez les bovins.

Si, pour les espèces ligneuses, les *Gardenia* demeurent prépondérants chez les bovins, il en va différemment chez les caprins où les *Gardenia* sont peu abondants alors que les Légumineuses (*Piliostigma spp., Prosopis africana, Cassia occidentalis* et *C. sieberiana*) dominent. Chez les herbivores sauvages¹ *Borreria stachydea* et *Gardenia spp.* sont aussi les espèces les plus disséminées. Ces deux espèces dominent ainsi dans les fèces de tous les herbivores, sauf on l'a vu *Gardenia spp.* moins abondant dans les déjections de chèvres et jamais observé

¹ Pour les animaux sauvages les valcurs ne sont données qu'à titre indicatif, compte tenu des faibles volumes de fèces déposés sur les sites.

TABLEAU IV

Comparaison des collections de graines trouvées dans les fèces durant la saison sèche (octobre à avril) en 1995 et en 1996 : test de corrélation des rangs de Spearmann (Snedecor & Cochran, 1984).

	Effectif	Rang		
	1995	1996	1995	1996
Espèces ligneuses				
Gardenia erubescens	1 592	1 266	1	1
Cassia sieberiana	34	394	5	2
Prosopis africana	18	283	6	3
Pilostigma spp.	86	251	3	4
Swartzia madagascariensis	1	39	9	5
Dichrostachys cinerea	116	34	2	6
Strychnos spinosa	0	25	13,5	7
Parkia biglobosa	0	8	13,5	8
Sclerocarya birrea	0	5	13,5	9
Annona senegalensis	0	3	13,5	11,5
Cassia occidentalis	0	3	13,5	11,5
Cochlospermum spp.	0	3	13,5	11,5
Sclerocarya birrea	0	3	13,5	11,5
Acacia sieberiana	7	2	7	14
Ximenia americana	0	1	13,5	15
Acacia albida	35	0	4	16,5
Butyrospermum paradoxum	3	0	8	16,5

r = 0,43; corrélation sur les rangs non significative au seuil 5 %

Espèces herbacées				
Borreria stachydea	8 118	16 900	1	1
Sorghum sp.	1 153	831	2	2
Corchorus olitorius	13	258	9	3
Ipomea eriocarpa	952	160	3	4
Divers	41	147	6	5
Hibiscus sabdariffa	151	145	4	6
Crotalaria mucronata	39	77	7	7
Cassia tora	2	42	12	8
Crotalaria cephalotes	0	22	15	9
Zea mais	2	13	12	10
Pennisetum typhoides	14	10	8	11
Crotalaria senegalensis	0	8	15	12
Colocynthis citrillus	98	4	5	13
Gossypium barbadense	0	1	15	14
Crotalaria senegalensis	2	0	12	15,5
Hibiscus esculentus	6	0	10	15,5

r = 0.67: corrélation sur les rangs significative au seuil 1 %

dans les fèces d'ânes, où la présence de graines d'arbres paraît accidentelle. La forte teneur en graines d'arbres des excréments de singe traduit par ailleurs l'importante composante frugivore du régime alimentaire de cet animal. On y note en particulier *Strychnos spinosa*, *Parkia biglobosa*, *Sclerocarya birrea* et *Annona senegalensis*.

TABLEAU V

Teneurs moyennes en graines (effectif par kg) des fèces collectées sur les quatre sites de jachère.

	Ane	Céphalophe	Chèvre	Mouton	Singe	Vache	Ourébi
Espèces ligneuses							_
Acacia albida						12,7	
Acacia macrostachya	1					0,04	
Acacia sieberiana						0,04	
Annona senegalensis					87,0	0,02	
Butyrospermum paradoxum		(1,5)				(0,1)	
Cassia occidentalis	1		7,4	41,7		2,1	
Cassia sieberiana		1,4	5,2	30,5		8,2	
Cochlospermum spp.						0,1	
Dichrostachys cinerea		7,1	1,3	13,9		3,9	
Diospyros mespiliformis	0,6						
Gardenia spp.	1	57,2	1,3	46,8		80,3	322,6
Ozoroa insignis						0,3	
Parkia biglobosa					222,2		
Piliostigma spp.			47,2		,		
Prosopis africana			12,4	14,8		7,8	
Sclerocarya birrea				•	269,3	0.1	
Strychnos spinosa					694,4		
Swartzia madagascariensis	1			3,0		0,9	
Ximenia americana					27,8		
Total espèces ligneuses	0,6	67,2	74,8	150,8	1 300,7	127,2	322,6
Espèces herbacées							
Borreria stachydea	27,6	12,6	1 140,9	2 577,3		917,0	215,1
Cassia tora		,-	,			1,6	,
Corchorus olitorius			89,4			10,5	
Crotalaria cephalotes			3,3			1,4	
Crotalaria mucronata	14,6		14,9	0,8		5,2	
Crotalaria senegalensis		2,9	14,9	1,5		1,5	
Hibiscus sp.				ŕ		4,8	
Ipomea eriocarpa	ĺ			337,0		129,9	
Total adventices	42,2	15,5	1 263,3	2 916,6		1 071,9	215,1
Espèces cultivées							
Colocynthis citrullus						0,2	
Gossypium barbadense	1					1.9	
Hibiscus esculentus						0,2	
Hibiscus sabdariffa			0,7			8,6	
Pennisetum typhoides*	0,6		- 7 .			1,4	
Sorghum sp.*	29,2			0,8		77,4	
Zea mays*	- /-					0,8	
Total espèces cultivées	29,8		0,7	0,8		90,6	

^{*} Graines généralement abimées et non viables.

RYTHME SAISONNIER

Les fèces ont été trouvées sur ces jachères essentiellement en saison sèche d'octobre à mai où, certains mois, le poids des déjections atteint 3 à 4 kg/ha. En

⁽⁾ Les graines de Butyrospermum paradoxum ne sont pas entières et pas viables.

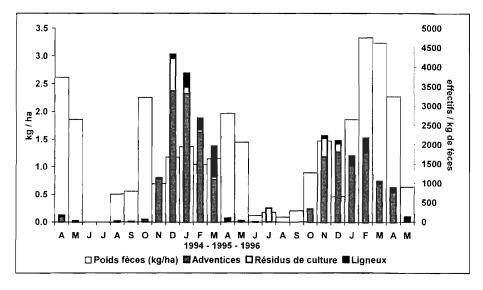


Figure 6. — Variations saisonnières moyennes du poids de fèces et de la teneur en graines pour l'ensemble des sites étudiés (avril 1994 à mai 1996).

1995, les fèces ont été collectées dès octobre-novembre, ou même septembre sur certaines parcelles (Fig. 3). Elles sont relativement importantes en mars, avril ou mai sur les parcelles à phorbes et herbes annuelles (site 1 et 2), mais mieux réparties tout au long de la saison sèche dans les milieux à herbes pérennes, où des dépôts sporadiques se sont aussi produits tout au long de la saison des pluies (sites 3 et 4). Les évaluations de la consommation faites d'après les données de Fournier (cf. supra et Fig. 2) correspondent assez bien avec ces observations. Elles indiquent une plus forte fréquentation des troupeaux sur l'ensemble des sites en fin de saison humide et début de saison sèche (septembre, octobre). La présence des troupeaux y est aussi décelable sur tous les sites en fin de saison sèche (février à mai), mais à cette époque la biomasse herbacée est faible et la fréquentation des troupeaux traduit surtout l'exploitation des ligneux. Les données de Fournier reflètent aussi une fréquentation sensiblement plus importante des troupeaux sur les sites 3 et 4 que sur les deux autres sites pendant la saison pluvieuse.

Pendant la saison des pluies les déjections ne contiennent pas, ou que très peu, de graines (Fig. 6). En octobre comme en avril et en mai, les tencurs en graines sont relativement faibles bien que les quantités de fèces collectées soient importantes. Les teneurs en graines sont en revanche fortes de novembre à mars : les adventices sont disséminées durant toute cette période, mais sont particulièrement abondantes dans les fèces de décembre à février. Les espèces traduisant l'utilisation des résidus de culture ont été essentiellement observées en novembre ou décembre¹, alors que les espèces ligneuses sont principalement dispersées de janvier à mars, en fin de saison sèche.

¹ Des grains de sorgho ont été trouvés en juillet 1995 dans des déjections de bovins sur le site 4, cela apparaît sur la figure 4. Il s'agit d'un fait accidentel qui n'a pas été observé sur un autre site ni au cours d'une autre année.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les quantités de fèces déposées sur les jachères du plateau de Bondoukuy sont très faibles. Les valeurs trouvées sur les sites étudiés sont en effet de l'ordre de 10 ou 20 kg/ha/an de matière sèche alors que, selon la norme souvent utilisée de 1 kg de MS fécale par 100 kg de poids vif et par jour, on peut admettre, avec Landais *et al.* (1991), que l'UBT (unité de bétail tropical, d'un poids standard de 250 kg vifs) qui ingère environ 2 300 kg de matière sèche par an, excrète environ 1 000 kg. De même Cambefort (1984) admet qu'un UBT rejette 2 à 2,5 kg de matière sèche de fèces par jour soit de 60 à 75 kg par mois et plus de 900 kg par an. La charge estimée à Bondoukuy se situant entre 37 et 42 UBT/km² (Diallo, 1997) soit environ 0,4 UBT/ha les quantités de fèces restituées seraient de l'ordre de 350 à 400 kg/ha/an de matière sèche.

Les faibles valeurs trouvées sur les sites étudiés sont aussi à comparer aux 190, 540, 840, 900 kg/ha qui représentent selon Fournier (1994) la diminution de la phytomasse maximale due à la consommation du bétail, évaluée au mois d'octobre 1992, sur ces sites (respectivement 1, 2, 3, 4). La restitution de matière organique par les fèces est donc faible dans ces jachères. C'est le cas décrit par César (1992) où en prélevant l'herbe dont il se nourrit, le bétail exporte une certaine quantité d'éléments minéraux et contribue à l'appauvrissement du milieu. La partie restituée par les déjections ne se retrouve pas sur les jachères pâturées : « il y a transfert de fertilité et non restitution » (César op. cit.).

Les dépôts de fèces, comme l'évolution de la strate herbacée sous l'effet du pâturage, traduisent le rythme saisonnier de l'utilisation pastorale des jachères de Bondoukuy, dont les travaux de Kiéma (1992), de Fournier (1996) puis ceux de Diallo (1997) donnent une idée précise. A partir de juillet la plupart des milieux sont de bons pâturages, l'essentiel du fourrage provient uniquement des herbacées, mais l'accessibilité des jachères est limitée par la grande densité des cultures qui interdisent souvent le passage des troupeaux. De juillet à octobre seules les savanes ou les jachères les moins enclavées sont en effet exploitées et l'essentiel du fourrage provient des herbacées. En novembre, période à laquelle commence généralement la saison sèche, l'espace cultivé s'ouvre au pâturage et les champs fraîchement récoltés sont exploités par les bovins. Au début de la saison sèche, entre la fin des récoltes (novembre) et la fin de la saison froide (janvier), le fourrage ligneux est peu utilisé, les animaux se nourrissent principalement des adventices des champs et des résidus de culture. Les champs fraîchement récoltés constituent en effet un pâturage très fréquenté par le bétail qui exploite les résidus de culture et les herbes messicoles, c'est la période de plus grande fréquentation de la zone agricole d'autant qu'alors un mouvement de transhumance en provenance du Sahel traverse la région de Bondoukuy. A cette époque, le parcage des animaux domestiques sur les parcelles des cultivateurs est fréquent, afin d'en fertiliser les sols. De janvier à mai l'essentiel de la nourriture provient en revanche des formations ligneuses, les jachères et les savanes arbustives ainsi que les bas-fonds sont alors très exploités. De mai à juillet l'essentiel du fourrage provient des repousses d'herbes pérennes ainsi que des jeunes herbes annuelles des jachères ou encore de quelques ligneux tant que le couvert herbacé n'est pas suffisant, mais dès juin, époque des semis, l'espace cultivé se ferme au pâturage.

Les faibles quantités de fèces collectées durant la saison des pluies, peuvent être imputables, on l'a vu, à la difficulté de collecte des déjections lorsque le climat est pluvieux, mais elles traduisent aussi la faible utilisation pastorale des jachères à cette époque, en particulier celles qui sont le plus enclavées dans l'espace cultivé. Les fèces ne contiennent alors pratiquement pas de graines, car les animaux se nourrissent essentiellement d'herbes. Le fourrage est abondant à ce moment, et lorsque les espèces annuelles commencent leur épiaison, elles sont délaissées. En climat soudanien et guinéen la majorité des graminées est en effet délaissée à partir du stade épiaison, les tiges et les inflorescences n'étant en général pas consommées parce qu'elles sont trop dures (Boudet, 1991; Rivière, 1978; Sawadogo, 1995; Fournier, 1996).

Les dépôts plus abondants en octobre et novembre signalent le retour du bétail dans l'espace cultivé. Les teneurs en graines, qui deviennent fortes à partir de novembre, traduisent l'importance prise par les phorbes et adventices des cultures dans l'alimentation des herbivores. Vers décembre, l'abondance des graines d'espèces cultivées correspond au pâturage préférentiel des champs et des résidus de culture. C'est aussi une période où les contrats de fumure entre exploitants et pasteurs sont nombreux ; il faut pourtant remarquer que la teneur des fèces en graines d'adventices des cultures est alors forte. L'utilisation croissante du fourrage ligneux à partir de janvier se traduit par l'accroissement de la teneur des déjections en graines d'espèces ligneuses. En avril ou mai, les fèces, qui sont toujours relativement abondantes sur les jachères, contiennent peu de graines car le bétail exploite alors les nouvelles pousses herbacées. Le début de la campagne agricole se traduit dès juin par une baisse importante, ou même par la disparition, des déjections sur les jachères.

Le rythme d'activité des animaux et la technique du parcage expliquent aussi la faible quantité de déjections trouvées sur les jachères. Les travaux de Kiéma (1992) et ceux de Diallo (1997) montrent que, à Bondoukuy, les animaux passent généralement une dizaine d'heures au pâturage et sont parqués le reste du temps. Ces observations sont cohérentes avec ce qu'indiquent Landais *et al.* (1991) qui estiment que dans la technique du parcage les temps de séjour sur les parcelles sont couramment de 14 h sur 24. Les quantités de fèces déposées dans les parcs sont alors de l'ordre de 50 kg de MS de fèces par UBT et par mois. Si l'on se fonde sur les valeurs citées plus haut, 10 à 25 kg de matière sèche de fèces seraient dispersés hors des parcs par UBT et par mois. Ce scrait alors pour la charge moyenne de 0,4 UBT/ha à Bondoukuy, 4 à 10 kg/ha/mois de matière sèche de fèces qui pourraient être déposés sur les pâturages. Les plus fortes valeurs de 3 à 4 kg/ha de matière sèche de fèces trouvées certains mois de saison sèche sur les sites étudiés, au moment de la plus grande fréquentation des jachères par les troupeaux, sont compatibles avec ces évaluations.

Compte tenu des faibles volumes de fèces déposés sur les jachères, on peut penser que le flux de graines qui en résulte est lui-même peu important, mais on dispose de peu d'éléments de comparaison avec d'autres écosystèmes. D'après les valeurs données par Miller (1996) dans une savane d'Afrique du Sud, les effectifs de graines d'acacias dispersées pendant la période de fructification dans les fèces des ongulés sauvages et des autruches seraient de l'ordre de 2,7 graines par m², dont plus de 69 % sont imputables au transport d'*Acacia tortilis* par les impalas¹. Les valeurs trouvées à Bondoukuy sont bien plus faibles, de l'ordre de

¹ Miller dans son tableau 2 p. 350 donne les valeurs moyennes par hectare des effectifs de graines d'acacia trouvées dans les fèces des différents herbivores de la savane de la Réserve naturelle de Nylsvey, en Afrique du Sud. La somme de ces valeurs donne un total d'environ 27 000 graines par ha soit 2,7 graines par m².

0,2 graines/m²/an en moyenne sur l'ensemble des sites pour les espèces ligneuses. La plus forte valeur enregistrée est de 0,4 graines /m²/an sur le site 2. Pour les espèces herbacées les valeurs trouvées sont en moyenne de 1,8 graines /m²/an, la plus forte valeur, de 2,6 graines /m²/an, étant observée sur le site 3.

Ces valeurs peuvent aussi être comparées aux densités de graines trouvées sur le sol par Ouedraogo (1994) sur le site soudano-sahélien de Watinoma au Burkina Faso. Pour *Acacia albida*¹ ces densités sont très variables, elles vont de 1,3 à 6,3 graines par m² sur les champs de villages où l'apport de fumier est continuel, à 0,67 graines par m² dans les champs du « bassin Est » et de l'ordre de 3 graines par m² autour des points d'abreuvement. Aucune graine d'*Acacia albida* n'a été trouvée sur les jachères. Pour *Acacia sieberiana* les densités sont 0 à 0,3 graines par m² dans les champs du « bassin Est » et pour *Piliostigma reticulatum* de 0,3 à 1,3 graines par m². Les apports de graines dans les fèces sur les jachères de Bondoukuy paraissent ainsi relativement peu importants, mais ils constituent un flux saisonnier relativement constant au cours des années.

L'efficacité de la dispersion endozoochore des graines dépend par ailleurs de l'état des semences au sortir du tractus digestif des animaux (Schupp, 1993). La plupart des graines collectées dans les fèces à Bondoukuy sont extérieurement intactes (cf. supra Tab. III) et l'on peut penser que leur aptitude à la germination est conservée sinon augmentée. Il a été souvent montré en effet que l'ingestion par les animaux augmente le pouvoir germinatif des semences, comme chez les acacias étudiés par Miller (1996), mais les observations de Hauser (1994) ou de Ouedraogo (1994) sur Acacia albida montrent que le phénomène varie en fonction des espèces et des conditions de milieu. L'effet positif des herbivores sur la fertilité des semences peut cependant résulter de phénomènes plus complexes que ceux dus aux effets physico-chimiques du passage dans le tractus digestif. L'interaction ongulé-acacia ne peut par exemple être comprise sans considérer les interactions avec les bruches (Lamprey et al., 1974, Hauser, 1994). Les acacias à gousses indéhiscentes sont ainsi souvent fortement parasités par diverses espèces de bruches (Coe & Coe, 1987, Ernst et al., 1989, 1990). Miller (1994) indique que lorsque les gousses de ces espèces sont consommées par les ongulés rapidement après la maturité de la graine, les bruches sont détruites avant que les tissus embryonnaires vitaux ne soient atteints. Les graines ingérées ont ainsi plus de chances de survivre que celles qui ne le sont pas.

La composition en espèces des fèces diffère sensiblement de la composition floristique des sites et de leur environnement ; la diversité des espèces transportées est faible en regard de la diversité floristique du milieu. La prédominance d'un petit nombre d'espèces est par ailleurs un caractère marquant des collections de graines trouvées dans les fèces sur les jachères de Bondoukuy. Un fait similaire est rapporté par Lieberman *et al.* (1979) pour les semences disséminées dans les déjections de babouins au Ghana. Il se peut que se créent des habitudes alimentaires qui renforcent la prépondérance de certaines espèces.

Chez les herbacées les espèces disséminées sont pour l'essentiel des adventices des cultures ou des rudérales. Les espèces graminéennes, qui dominent la végétation environnante (Devineau et al., 1997) et les espèces plus typiquement savanicoles sont absentes des déjections. Borreria stachydea, qui est de loin

¹ Acacia albida Del. est synonyme de Faidherbia albida (Del.) A. Chev. binôme retenu par Ouedraogo.

l'espèce la mieux représentée, est considérée par de nombreux auteurs comme une espèce caractéristique des parcours. César (1991) considère ainsi que sa présence permet de reconnaître qu'une savane est parcourue par le bétail. L'espèce est assez rare en savane non exploitée et son abondance est un indice de surpâturage ou de mauvaise gestion pastorale. Elle est généralement considérée comme un refus, plusieurs auteurs montrent en effet qu'elle n'est pratiquement pas consommée pendant la saison humide (Kiéma, 1992, Sinsin, 1993), elle est en revanche très appétée en saison sèche, comme l'a observé Diallo (1997) à Bondoukuy. Dès le début de la saison sèche la teneur en protéine, qui est le principal facteur déterminant l'appétibilité des plantes, est très faible chez pratiquement toutes les graminées (sauf chez les repousses) alors qu'elle se maintient au-dessus des seuils d'appétibilité chez la majorité des phorbes, notamment chez *Borreria stachydea* (Sawadogo, 1995).

Borreria stachydea bénéficie donc d'un double avantage pour s'implanter dans les pâturages : elle doit d'une part à son caractère d'espèce refusée de se maintenir aux dépens des espèces graminéennes durant la saison humide, elle doit d'autre part à la consommation qu'en fait le bétail durant la saison sèche, alors qu'elle est en fruit, d'être largement disséminée. C'est ainsi la phorbe la plus fréquente de la région de Bondoukuy (Devineau et al., 1997), elle y domine fréquemment la végétation herbacée des jachères où elle constitue des faciès dont Diallo (op. cit.) attribue la mise en place à sa dissémination par les moutons et par les bovins.

Borreria stachydea est aussi à Bondoukuy une adventice qui apparaît dès la 2° année de mise en culture après une défriche et qui est fréquemment envahissante en début de saison pluvieuse (Djimadoum, 1993). Il est alors probable que la dissémination de l'espèce et son implantation dans les champs puis dans les jachères peuvent bénéficier du parcage des animaux et des apports de fumier de saison sèche, alors que la teneur des déjections animales en graines de cette espèce — et des adventices en général — est forte.

L'espèce ligneuse la plus disséminée est un arbuste, Gardenia rubescens, fréquent principalement dans les jachères à Pteleopsis suberosa et Annona senegalensis (Devineau et al., 1997) qui composent en majorité l'environnement des sites étudiés. Diallo (1997) a décrit des faciès à Gardenia erubescens qui selon lui sont très abondants dans les parcours fortement pâturés.

La plupart des espèces ligneuses disséminées par le bétail sont des espèces de savane, elles ne sont cependant pas les plus fréquentes dans la région de Bondoukuy (Devineau et al., 1997). Ce sont en majorité des légumineuses, famille caractéristique de la forêt claire pseudo-climacique (White, 1983), mais qui est concurrencée à Bondoukuy par d'autres familles caractéristiques des savanes perturbées par l'homme, en particulier les Combrétacées (Devineau et al., op. cit.).

Le rôle des grands herbivores et du bétail dans la dissémination de certaines légumineuses et en particulier de diverses espèces d'Acacia est bien connu et de nombreux travaux y font référence (Coppock et al., 1986; McNaugton & Georgiadis,1986; Hauser, 1994). Miller (1996) indique ainsi que la dispersion des acacias à gousses indéhiscentes dépend des grands herbivores auxquels la dissémination des graines est adaptée, alors que ceux-ci dispersent peu les semences des acacias à gousses déhiscentes. Walker & Noy-Meir (1982) montrent qu'il existe un système herbivore-acacia qui tend à se perpétuer, si la charge animale reste moyenne, grâce à l'attirance des grands herbivores pour les faciès à

acacias et O'Dowd & Gill (1986) montrent qu'il existe un syndrome lié à la dispersion des graines d'acacia par la grande faunc qui se retrouve en Afrique et dans le nouveau monde, mais peu en Australie.

L'importance du transport des graines dans la constitution et la régénération du parc à *Acacia albida* a par ailleurs été montrée par divers auteurs et la faculté de reproduction de l'espèce est souvent attribuée à l'activité pastorale et semble même résulter uniquement des ruminants (Giffard, 1974, Montagne, 1984; Pelissier, 1980; Hervouct,1992; Tybirk, 1991; Miller, 1993; Hauser, 1994, Ouedraogo, 1994).

Plusieurs hypothèses peuvent être faites sur les conséquences de la dispersion des semences par les animaux. Howe (1986) en retient trois : l'éloignement des jeunes des parents (escape hypothesis), l'occupation des habitats ouverts (colonization or disturbance hypothesis) et l'occupation de micro-habitats particuliers nécessaires à l'établissement des plantules (directed dispersion hypothesis).

A Bondoukuy le rôle du bétail comme agent disséminateur de semences est essentiellement celui de vecteur d'espèces colonisatrices d'espaces ouverts. Cela rejoint l'opinion de Koechlin (1963) qui estime que dans les pâturages d'Afrique occidentale et centrale « les modifications de la flore par apport de semences de plantes étrangères au groupement d'origine ne peuvent guère se manifester que dans deux cas : si la végétation d'origine a été assez fortement pâturée pour ménager des « places vides » dans le groupement ou si l'effet du piétinement et l'apport des déjections est assez important ».

Le bétail est en cela susceptible d'avoir un rôle dans les successions végétales liées aux cycles culture-jachère. Compte tenu des espèces disséminées et des quantités de fèces déposées, son impact peut être important dès la mise en culture. Il est favorisé par les pratiques culturales du parcage et de l'enrichissement des sols en fumier, surtout lorsque des déjections riches en semences sont utilisées. La teneur en graines des déjections varie cependant au cours de l'année, les fèces émises en avril ou mai transportent ainsi beaucoup moins d'adventices que celles émises de décembre à février. L'effet des épandages de fumier sur la dispersion des adventices, variera donc selon la période de production et de collecte des déjections.

L'hypothèse du rôle du bétail dans l'éloignement du couvert des parents est vraisemblable pour certaines espèces ligneuses, en particulier pour les acacias dont les jeunes supportent mal l'ombre (Miller, 1996). Mais malgré ce rôle dans la dispersion de certaines espèces ligneuses de savane, la faible diversité des collections d'espèces transportées dans les fèces du bétail d'une part, la faible diversité des herbivores qu'entraîne la prédominance du cheptel bovin et la quasi disparition de la faune sauvage d'autre part, font que le bétail doit être considéré comme un facteur limitant la diversité des flux de graines liés aux grands herbivores et entraînant la banalisation de la flore, notamment herbacée.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué grâce à l'appui financier du projet 7 ACP RPR 269 de l'Union Européenne « Amélioration et gestion de la jachère en Afrique de l'Ouest ».

RÉFÉRENCES

AUBRÉVILLE, A. (1950). — Flore forestière soudano-guinéenne. Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales (réédition CTFT), 523 p.

- BOUDET, G. (1991). Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères (4° édition). « Manuels et Précis d'élevage » n° 4, Ministère de la coopération. CIRAD-EMVT, Maisons-Alfort, 266 p.
- BOUTRAIS, J. (1992). L'élevage en Afrique tropicale: une activité dégradante? Afrique contemporaine; l'environnement en Afrique, 161: 109-125.
- BRUZON, V. (1990). Les savanes du nord de la Côte d'Ivoire (mésologie et dynamique : l'herbe, le feu et le pâturage. Thèse, Université de Paris VII : 301 p.
- CAMBEFORT, Y. (1984). Étude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. Travaux des chercheurs de la station de Lamto (Côte d'Ivoire), 3:320 p.
- CÉSAR, J. (1991). Typologic, diagnostic et évaluation de la production fourragère des formations pastorales en Afrique tropicale. Fourrages, 128: 423-442.
- CÉSAR, J. (1992). La production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire et son utilisation par l'Homme. IEMVT : 671 p., Maisons-Alfort.
- CÉSAR, J. & COULIBALY, Z. (1991). Le rôle des jachères et des cultures fourragères dans le maintien de la sertilité des terres. Pp. 271-287, in: Savanes d'Afrique, terres sertiles? Actes des rencontres internationales, Montpellier, 1990. Ministère de la coopération et du développement, Paris.
- CHEVALIER, A. (1947). Nouvelles remarques sur les Acacias africains du groupe A. seyal. Rev Bot. App., 27: 505-510.
- COE, M. & COE, C. (1987). Large herbivores, acacia trees and bruchid beetles. South African Journal of Science, 83: 624-635.
- COPPOCK, D.L., ELLIS, J.E. & SWIFT, D.M. (1986). Livestock feeding ecology and resource utilization in a nomadic pastoral system. *Journal of Applied Ecology*, 23: 573-583.
- CUMMING, D.H.M. (1982). The influence of large herbivore on savanna structure in Africa. Pp. 217-245, in: B.J. Huntley & B.H. Walker (eds.), Ecology of tropical savannas, *Ecological studies*, 42: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- DALLIÈRE, C. (1995). Peuplements ligneux des champs du plateau de Bondoukuy dans l'ouest burkinabé: structure, dynamique et utilisation des espèces. Mémoire de DESS « Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux en Zones Tropicales », Université Paris XII Val de Marne, UFR de Sciences, 78 p. + carte.
- DEVINEAU, J.L. (1997). Evolution saisonnière et taux d'accroissement des surfaces terrières des ligneux dans quelques peuplements savanicoles soudaniens de l'ouest burkinabé. *Ecologie*, 28 : 217-232.
- DEVINEAU, J.L., FOURNIER, A. & KALOGA, B. (1997). Les sols et la végétation de la région de Bondoukuy (Ouest burkinabé). Présentation générale et cartographie préliminaire par télédétection satellitaire (SPOT). Editions de l'ORSTOM, Paris : 117 p.
- DIALLO, M.S. (1997). Recherches sur l'évolution de la végétation sous l'effet du pâturage dans l'ouest du Burkina Faso (Zone soudanienne). Cas de Bondoukuy, Kassaho et Kourouma. Thèse, Université de Ouagadougou, Faculté des sciences et techniques: 147 p. + annexes.
- DJIMADOUM, M. (1993). Adventices des cultures dans la région de Bondoukuy : étude de la flore, de l'écologie et de la nuisibilité. Mémoire de diplôme d'ingénieur du développement rural, Université de Ouagadougou, IDR/ORSTOM, 91 p. + annexes.
- El. HOURI, A. (1986). Some aspects of dry land afforestation in the Sudan with special reference to Acacia tortilis (Forsk.). Hayne, A. senegal Willd and Prosopis chilensis (Molina). Stuntz. Forest Ecology and Management, 16: 209-221.
- ERNST, W.H.O., TOLSMA, D.J. & DECELLE J.E. (1989). Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *Oikos*, 54: 294-300.
- ERNST, W.H.O., DECELLE, J.E., TOLSMA D.J. & VERWEIJ, R.A. (1990). Life cycle of the bruchid beetle, *Bruchidius uberatus* and its predation of *Acacia nilotica* seeds in a tree savanna in Botswana. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 57: 177-190.
- FOURNIER, A. (1994). Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savanes soudaniennes pâturées. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso). *Ecologie*, 25: 173-188.
- FOURNIER, A. (1996). Dans quelle mesure la production nette de matière végétale herbacée dans les jachères en savane soudanienne est-elle utilisable pour le pâturage? Pp. 101-111, in Actes de l'atelier « La jachère lieu de production » Bobo-Dioulasso 2-4 octobre 1996. Projet CEE « Amélioration et gestion de la jachère en Afrique de l'Ouest » Projet 7 ACP RPR 269. Publication CORAF.
- GIFFARD, P.L. (1974). L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche. CTFT Dakar, 395 p. + Annexes.
- GUINKO, S. (1984). Végétation de la Haute-Volta. Thèse, Université de Bordeaux III : 2 tomes : 394 p.

- HAUSER, T.P. (1994). Germination, predation and dispersal of *Acacia albida* seeds. *Oikos*, 70: 421-426.
- HEADY, H.F. (1966). Influence of grazing on the composition of *Themeda triandra* grassland, East Africa. *J. Ecol.*, 54: 705-727.
- HERVOUET, J.P. (1992). Faidherbia albida: a witness of agrarian transformation in Faidherbia albida in the West-African semi-arid tropics. Proceedings of a workshop, 22-26 Apr. 1991; Niamey Niger. Vandenbeldt (ed.); ICRISAT/ICRAF: 165-169.
- HOFFMANN, O. (1985). Pratiques pastorales et dynamique du couvert végétal en pays lobi (Nord Est de la Côte d'Ivoire). Editions de l'ORSTOM : 355 p.
- Howe, H.F. (1986). Seed dispersal by fruit eating birds and mammals. Pp. 123-189, in: D.R. Murray (ed.), Seed Dispersal, Academic Press, Sydney.
- JANZEN, D.H. (1988). Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137, in: E.O. Wilson, & F.M. Peter (cds.), *Biodiversity*, Washington, DC: National Academy Press.
- KIÉMA, S. (1992). Utilisation pastorale des jachères dans la région de Bondoukuy (zone soudanienne, Burkina Faso). Mémoire de DESS. Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zone tropicale. Orstom/Université Paris XII Val de Marne, 99 p.
- KOECHLIN, J. (1963). Pâturages naturels et cultures fourragères en Afrique occidentale et centrale. IEMVT, Maisons-Alfort, 125 p.
- LAMPREY, H.F., HALEVY, G. & MAKACHA, S. (1974). Interactions between Acacia, bruchid seed beetles and large herbivores. *E. Afr. Wild J.*, 12: 81-85.
- LANDAIS, E., LHOSTE, P. & GUÉRIN, H. (1991). Systèmes d'élevage et transferts de fertilité. Pp. 219-270, in : Savanes d'Afrique, terres fertiles ? Actes des rencontres internationales. Montpellier, 1990. Ministère de la coopération et du développement, Paris.
- LE BOURGEOIS, T. & SEIGNOBOS, C. (1995). Végétations anthropophiles des villages de pasteurs et d'agriculteurs (région du Diamaré, nord Cameroun). *Journ. d'Agric. Trad. et de Bota. Appl., nouvelle série,* 37 : 93-113.
- L'HÔTE, Y. & MAHÉ, G. (1996). West and Central Africa map of mean annual rainfall (1951-1989). Editions de l'ORSTOM, Paris.
- LIEBERMAN, D., HALL, J.B., SWAINE, M.D. & LIEBERMAN, M. (1979). Seeds dispersal by baboons in the Shai hills, Ghana. *Ecology*, 60: 65-75.
- MAC MAHON, J.A. (1981). Successional process: comparisons among biomes with special reference to probable role of influences on animals. Pp. 277-304, in: D.C. West, H.H. Shugart & D.B. Botkin (eds.), Forest succession: concepts and application. Springer, New York.
- MALO, J.E. & SUÁREZ, F. (1995). Establishment of pasture species on cattle dung: the role of endozoochorous seeds. *Journal of Vegetation Science*, 6: 169-174.
- Mc NAUGHTON, S.J. (1979). Grazing as an optimisation process grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113: 691-703.
- Mc Naughton, S.J. (1985). Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*, 55: 259-294.
- MC NAUGTON, S.J. & GEORGIADIS, N.J. (1986). Ecology of African grazing and browsing mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 39-65.
- MILLER, M.F. (1993). Is it advantageous for *Acacia* seeds to be eaten by ungulates? *Oikos*, 66: 364-368.
- MILLER, M.F. (1994). Large African herbivores, bruchid beetles and their interactions with *Acacia* seeds. *Oecologia*, 97: 265-270.
- MILLER, M.F. (1996). Dispersal of *Acacia* seeds by ungulates and ostriches in an African savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 345-356.
- MONTAGNE, P. (1984). « Faidherbia albida » : son développement au Niger. Bois de feu, 90 p., Aix-en-Provence, France.
- O'DOWD, D.J. & GILL, A.M. (1986). Seed dispersal syndromes in Australian Acacia. Pp. 87-121, in: D.R. Murray (ed.). Seed Dispersal. Academic Press, Sydney.
- OUEDRAOGO, S. (1994). Dynamique et fonctionnement des parcs agroforestiers traditionnels du plateau central burkinabé: influence des facteurs biophysiques et anthropiques sur la composante arborée. Thèse, Université P & M Curie, Paris 6: 222 p.
- PÉLISSIER, P. (1980). L'arbre en Afrique tropicale. La fonction et le signe. Cah. ORSTOM ser. Sc. Hum, 17: 127-130.
- POWELL, J.M. & WATERS-BAYER, A. (1985). Interactions between livestock husbandry and cropping in a West African savanna. Pp. 252-255, in: J.C. Tothill & J.C. Mott (eds.). Ecology and management of the world's savannas. International savanna symposium (Brisbane, 1984). Commonwealth Agricultural Burcaux. Australian Academy of Science.

- RIDLEY, H.N. (1930). The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve & Co, Ashford, 744 p.
- RIVIÈRE, R. (1978). Manuel d'alimentation des ruminants domestiques en milieu tropical. « Manuels et Précis d'élevage » n° 9, ministère de la coopération. CIRAD-EMVT, Maisons-Alfort, 527 p.
- SAWADOGO, L. (1995). Etude des potentialités pastorales de la forêt classée de Tiogo (Burkina Faso). Thèse, Université de Ouagadougou, Faculté des Sciences et Techniques : 120 p. + annexes.
- SCHUPP, E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. Vegetatio, 107/108: 15-29.
- SINSIN, B. (1993). Phytosociologie, écologie, valeur pastorale, production et capacité de charge des pâturages naturels du périmètre Nikki-Kalalé au Nord-Bénin. Thèse, Université Libre de Bruxelles, 390 p.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G. (1984). *Méthodes statistiques*. Traduit par H. Boelle & E. Camhaji. Association de Coordination Technique Agricole, Paris, 649 p.
- TYBIRK, K. (1991). Régénération des légumineuses ligneuses du Sahel. Bota. Inst. Aarhus University, 86 p.
- VAN DER PIJL, L. (1957). Principles of dispersal in higher plants. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 154 p. (3rd rev. 1982, 214 p.).
- WALKER, B.H., LUDWIG, D., HOLLING, C.S. & PETERMAN R.M. (1981). Stability of semi-arid savanna grazing systems. *Journal of Ecology*, 69: 473-478.
- WALKER, B.H., NOY-MEIR, I. (1982). Aspects of the stability and resilience of savanna coosystems. Pp. 556-590, in: B.J. Huntley & B.H. Walker (eds.). *Ecology of tropical savannas*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York.
- WHITE F. (1983). The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa, UNESCO: 356 p.