# Quand les annuelles bloquent la succession postculturale... : expérimentation sur Andropogon gayanus en savane soudanienne (Bondoukuy, Burkina Faso)

Anne D. M. Fournier, Saïbou Nignan

▶ **To cite this version:**

Anne D. M. Fournier, Saïbou Nignan. Quand les annuelles bloquent la succession postculturale... : expérimentation sur Andropogon gayanus en savane soudanienne (Bondoukuy, Burkina Faso). Ecologie, 1997, 28 (1), pp.13-21. hal-03171035

**HAL Id: hal-03171035**
**https://hal.science/hal-03171035**

Submitted on 19 Mar 2024

**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.

*Écologie*, t. 28 (1) 1997 : 13-21

# QUAND LES ANNUELLES BLOQUENT LA SUCCESSION POSTCULTURALE... EXPÉRIMENTATION SUR *ANDROPOGON GAYANUS* EN SAVANE SOUDANIENNE (BONDOUKUY, BURKINA FASO)*

Anne FOURNIER[1] & Saïbou NIGNAN[2]

[1]*Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération), Laboratoire d'écologie végétale, 01 BP 171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso.*
[2]*Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération), laboratoire d'écologie végétale, 01 BP 171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso*

**SUMMARY**
(original scientific paper)

*WHEN ANNUAL HERBS INTERRUPT OLD FIELD SUCCESSION... EXPERIMENTATION ON* ANDROPOGON GAYANUS *IN SUDANESE SAVANNA*

Andropogon gayanus *is a perennial grass species usually dominant after ten years in the old field vegetation of Sudanese environments. In regions where human influence is high, however it is sometimes absent from fields which have been abandoned for many years ; the succession seems to stop at the stage of annuals. A sowing experiment was conducted in two old field sites where the species was not spontaneously established in order to better understand the reasons of its absence. The experiment tested the effects of grazing (fenced plots) and of competition (weeded plots). It showed that the species could develop on both sites and that the conditions of its fundamental niche were therefore available. The main factor determining the absence of the species was clearly the better competitive ability of annuals ; grazing and chemical composition of the soil however were also involved.*

**KEY WORDS :** Perennial herbs - Old field- *Andropogon gayanus* - Bondoukuy - Sudanese savanna - Secondary succession.

**RÉSUMÉ**
(travail original)

Andropogon gayanus *est une graminée pérenne qui domine habituellement la végétation herbacée des jachères en zone soudanienne au bout d'une dizaine d'années. Dans les régions à forte emprise humaine, elle est cependant parfois absente dans certaines jachères de cet âge ; la succession semble se bloquer au stade des annuelles. Une expérience de semis dans deux jachères âgées où l'espèce ne s'était pas installée spontanément a été mise en place pour préciser les causes de cette absence. L'expérience croise les effets du pâturage (protection par un grillage) et de l'élimination des compétiteurs potentiels (désherbage). L'expérimentation montre que l'espèce est capable de s'implanter dans les deux sites et que les conditions de sa niche fondamentale y sont donc réunies. Le déterminant principal de son absence est visiblement la meilleure aptitude compétitive des annuelles ; le pâturage et la richesse chimique du sol jouent cependant un rôle secondaire.*

**MOTS CLÉS :** Pérennes - Jachères - *Andropogon gayanus* - Bondoukuy - Savane soudanienne - Succession secondaire.

## INTRODUCTION

Les successions secondaires ont souvent été décrites, surtout en région tempérée (GRIME, 1979 ; HORN, 1974 ; KEEVER, 1950...) ; les différents types biologiques apparaissent toujours dans le même ordre : herbes annuelles, herbes pérennes, buissons et arbres. Le remplacement des espèces les unes par les autres, notamment des herbes annuelles par les pérennes, est généralement expliqué par des phénomènes de compétition et de dominance liés à la transformation du milieu par les plantes elles-mêmes (voir CONNELL & SLATYER, 1977 ; GRIME, 1987). On évoque souvent la tolérance plus élevée à l'ombrage ou à une faible quantité de nutriments chez les espèces pérennes (par exemple HUSTON, 1994). Il est probable qu'une transformation des caractéristiques texturales et chimiques du sol par les espèces au cours des successions postculturales se fait également.

* Manuscrit reçu le 5 janvier 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 10 juillet 1996.

ZPM 92>
ISSN 1259-5814

Fonds Documentaire ORSTOM
010010371

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B* 10371 Ex : 1

Dans les savanes soudaniennes d'Afrique de l'Ouest, les successions postculturales se conforment bien à ce schéma (ZOUNGRANA, 1991 ; 1993 ; OUADBA, 1993 ; DIATTA & MATTY, 1993 ; YOSSI & DEMBÉLÉ, 1993 ; GUELLY, 1993). Après les plantes adventices des cultures (surtout des annuelles à cycle court) viennent d'autres espèces (en majorité des graminées, elles aussi annuelles et à cycle court), puis des pérennes (également en majorité des graminées) et enfin des ligneux. Le couvert ligneux reste cependant plus réduit que dans la plupart des milieux tempérés à cause du passage régulier des feux, qui est une caractéristique fonctionnelle de ces écosystèmes. Ce schéma convient bien pour décrire globalement l'évolution de la végétation dans la région de Bondoukuy à l'ouest du Burkina Faso (DEVINEAU & FOURNIER, 1992).

*Andropogon gayanus* KUNTH est une graminée pérenne commune de la succession postculturale en zone soudanienne. Elle semble pouvoir s'implanter dès la troisième année d'abandon cultural (CÉSAR, 1992, en Côte-d'Ivoire ; HIEN & YONI, 1995, comm. pers. pour le Burkina Faso). On considère qu'elle domine la flore des jachères au bout d'une dizaine d'années (CÉSAR, 1992 ; ZOUNGRANA, 1991 ; ZOUNGRANA *et al.*, 1994 ; YONI, 1995). D'autres espèces typiques du pyroclimax[1] notamment *Andropogon chinensis* (NEES) Merr. et *Schizachyrium sanguineum* (RETZ.) Alston- la remplacent au bout d'une vingtaine d'années (OUÉDRAOGO, 1993).

Nous avons fréquemment observé à Bondoukuy l'absence de *Andropogon gayanus* dans des jachères pourtant âgées. Quelques pieds isolés, épargnés lors du défrichement du champ, peuvent se maintenir, mais l'espèce n'a pas recolonisé le milieu après de nombreuses années. La succession semble ainsi se bloquer au stade des graminées annuelles (DEVINEAU & FOURNIER, 1992). Une telle situation est typique des milieux fortement anthropisés de la région soudanienne, alors que la succession semble se dérouler "normalement" dans les milieux moins perturbés. Les déterminants d'un tel blocage ne sont pas connus.

On peut s'interroger sur la raison de cette absence de régénération de l'espèce. Plusieurs hypothèses non exclusives peuvent être émises. La première est que, pour des raisons à déterminer, les sites considérés n'offrent pas les conditions correspondant à la "niche fondamentale" de l'espèce. Rappelons que la niche fondamentale peut être définie comme le domaine de tolérance de l'espèce vis-à-vis des principaux facteurs abiotiques du milieu (HUTCHINSON, 1957) ; il s'agit donc d'une notion liée à l'optimum physiologique (en l'absence de compétiteurs). Dans ce cas, c'est surtout aux conditions édaphiques que l'on peut penser (pauvreté chimique, structure défavorable). Une autre explication est que l'espèce rencontre des conditions compatibles avec sa niche fondamentale, mais qu'elle est éliminée par des interférences biotiques. Des consommateurs peuvent détruire les plantules. Ce peuvent également être d'autres espèces, mieux adaptées aux conditions du milieu, qui accaparent les ressources. Une dernière possibilité est que, pour diverses raisons, les diaspores soient absentes du milieu. Les quelques données disponibles pour les savanes montrent qu'il n'existe pas de réserve de semences de graminées pérennes dans le sol (SILVA & ATAROFF, 1985 ; FOURNIER, 1991). Toutes les touffes qui s'implantent dans les jeunes jachères proviennent donc nécessairement de graines nouvellement arrivées dans le milieu. L'absence d'implantation de l'espèce dans certaines jachères âgées pourrait donc simplement être due au fait que les diaspores ne parviennent pas dans ces sites ou que leur flux est insuffisant pour permettre des implantations réussies (et donc la recolonisation).

La présente expérimentation a pour but de déterminer si l'implantation de *Andropogon gayanus* est ou non possible -et sous quelles conditions- dans des sites où un blocage semble s'être produit. L'espèce est semée dans deux sites de jachère âgées où elle ne s'est pas implantée naturellement. Le protocole inclut deux traitements : la protection contre les consommateurs et l'élimination de la compétition avec les autres espèces. Si l'implantation réussit, on peut conclure que les conditions de la niche fondamentale sont réunies dans le site. Si l'implantation ne réussit pas, la conclusion est moins certaine, des vérifications seront nécessaires pour conclure. Si l'implantation ne réussit qu'en l'absence de compétiteurs, on peut admettre que la compétition peut expliquer l'absence de l'espèce. Dans le cas où ces deux premières explications seraient à écarter, c'est la dernière hypothèse (relative au flux des diaspores) qui doit être retenue. Une telle expérimentation très simple donne les premiers éléments de réponse sur la validité des diverses hypothèses, elle permet d'orienter des travaux complémentaires ultérieurs plus détaillés.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### MATÉRIEL VÉGÉTAL

Les semences de *Andropogon gayanus* KUNTH ont été récoltées l'année précédente (1993) à Bondoukuy sur l'un des sites expérimentaux de l'équipe d'écologie de l'Orstom. Elles ont été conservées dans des sacs de toile dans un local bien aéré. Pour permettre d'établir un protocole de terrain adéquat (effectif de semences à mettre en place) des essais de germination ont été faits au labora-

[1] Pyroclimax : état d'une communauté végétale qui a atteint un stade d'équilibre durable avec les facteurs climatiques et édaphiques du milieu et dont l'existence est subordonnée à l'action répétée du feu.

toire. Ils montrent que, sans traitement, les semences ont des capacités germinatives de l'ordre de 10 %. Le comportement germinatif des semences en place sur le terrain, qui n'est pas connu, n'est pas étudié ici.

## SITES EXPÉRIMENTAUX

L'expérimentation a été réalisée dans la région de Bondoukuy à l'ouest du Burkina Faso. Le sous-sol de la région est gréseux ; la végétation naturelle correspond à la limite entre la "forêt claire indifférenciée soudanienne" au nord et la "forêt claire soudanienne à Isoberlinia doka" de WHITE (1986). Dans cette région très anthropisée, ce sont cependant des espaces cultivés sous parc arboré à *Butyrospermum paradoxum* et des jachères de différents âges qui dominent. La structure de la végétation est en mosaïque, avec une forte variabilité entre les éléments ; les nombreux faciès correspondent aux divers stades de reconstitution dans la succession postculturale sur différents sols. La dégradation pastorale et les prélèvements par les populations, d'intensité très variable dans l'espace et dans le temps, induisent une forte variabilité dans le déroulement des successions postculturales ; celles-ci sont ainsi difficiles à décrire en termes simples et généraux (DEVINEAU & FOURNIER, 1992, YONI, 1995, HIEN 1996).

L'expérimentation a porté sur deux jachères représentatives de la région. La première, sur un sol argileux hydromorphe, est typique de l'une des deux grandes unités de paysage de Bondoukuy, le "bas-glacis" (voir FOURNIER, 1994). La parcelle avait été cultivée pendant une dizaine d'années en petit mil, maïs, coton et sorgho, puis abandonnée à cause du parasite *Striga hermontheca*. Au moment de l'expérimentation, cet abandon datait de onze ans, la jachère présentait un couvert très dense d'herbes annuelles, principalement les graminées *Andropogon pseudapricus* STAPF et *Loudetia togoensis* (PILG.) HUBB[2]. La première espèce, très commune en zone soudanienne du Burkina Faso, s'y rencontre habituellement en plages denses dans les petites dépressions, ou disséminée sur les sols pauvres (LEBRUN *et al.*, 1991). La deuxième passe pour liée aux sols gravillonnaires en profondeur dans la zone sahélo-soudanienne du Burkina Faso (LEBRUN *et al.*, 1991). La seconde jachère, sur un sol sableux, est typique de l'autre unité de paysage de la région de Bondoukuy, le "plateau" (voir FOURNIER, 1994). Cette parcelle, dont ce n'était pas la première mise en culture, avait été utilisée au cours du dernier cycle cultural (de durée non connue) pour produire du petit mil, du coton et des pois de terre. Son abandon était dû à une baisse de rendement. Au moment de l'expérimentation l'abandon datait de sept ans, la végétation était bien moins dense que celle de la première jachère, avec une flore plus diversifiée d'annuelles dominée par *Loudetia hordeiformis* suivie de *Spermacoce stachydea* DC. (Rubiaceae)[3]. Au Burkina Faso la première espèce est caractéristique des sables et des zones perturbées, la seconde des sables et des zones très pâturées (LEBRUN *et al.*, 1991). Les deux sites sont distants entre eux de vingt kilomètres environ.

## DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL ET PÉRIODE DES OBSERVATIONS

Le dispositif expérimental se compose de quatre parcelles de neuf mètres carrés dans chaque site. Deux traitements sont croisés : la protection contre les troupeaux et l'élimination de la compétition par désherbage. L'expérimentation a débuté le 27 juin 1994, c'est-à-dire pendant la période de la germination et de l'installation des herbacées. Les observations dans les parcelles ont été quotidiennes pendant le premier mois, moins fréquentes ensuite, elles ont couvert une période de cinq mois au total.

## PROTECTION CONTRE LE PÂTURAGE ET ÉLIMINATION DE LA COMPÉTITION

Dans chaque site deux parcelles ont été entourées d'un grillage à maille de cinq centimètres, d'une hauteur d'un mètre cinquante. Les deux autres parcelles ont été laissées sans protection. Ce dispositif permet d'écarter le bétail domestique.

Dans chaque site deux parcelles ont été désherbées une unique fois avant le semis. Les herbes ont été arrachées à la main ; le sol n'a pas été perturbé, sinon par un léger grattage très superficiel. Dans les deux autres parcelles, où le couvert originel d'herbes annuelles a été laissé en place, une ou deux espèces étaient nettement dominantes (*Loudetia togoensis* et *Andropogon pseudapricus* dans la jachère de onze ans, *Spermacoce stachydea* dans celle de sept ans). Le couvert herbacé avant désherbage valait environ 35 % dans la jachère de sept ans et environ 75 % dans la jachère de onze ans. Dans les deux cas ce couvert était constitué uniquement de plantes de moins de 25 centimètres de haut. Une trentaine d'annuelles, caractéristiques des jeunes jachères ou présentes à proximité du site expérimental, se sont ensuite implantées spontanément dans les parcelles désherbées pendant la période d'observation. On peut cependant considérer que leur influence sur l'implantation de la pérenne a été négligeable car leur recouvrement est resté faible durant toute l'expérimentation ; par ailleurs aucune dominance ne s'est dessinée entre ces annuelles.

## SEMIS

Les enveloppes des semences de *Andropogon gayanus* ont été conservées pour se rapprocher le plus possible

[2] voir site n° 2 (FOURNIER, 1994).
[3] voir site n° 3 (FOURNIER, 1994).

des conditions naturelles. Une sélection à vue des "bonnes graines" (dont les glumes sont généralement noires) a cependant été faite. Le semis a été effectué le même jour dans chacune des quatre parcelles. Des lots de dix graines ont été semés dans cent points distants entre eux de trente centimètres. Les graines ont été déposées sur le sol, puis légèrement recouvertes de terre pour qu'elles ne soient pas emportées par le vent ou les écoulements d'eau (ces derniers sont relativement plus importants dans le site sur sol argileux).

## RÉSULTATS

### GERMINATION

Les conditions d'humidité du milieu ont été exceptionnellement bonnes pour la région pendant la période d'expérimentation : il y a eu une pluie tous les deux jours environ. L'alimentation hydrique des sols a ainsi été excellente pendant toute la saison des pluies (FIG. 1). Les premières plantules sont apparues dès le troisième jour, la durée de levée s'est étendue sur une semaine.

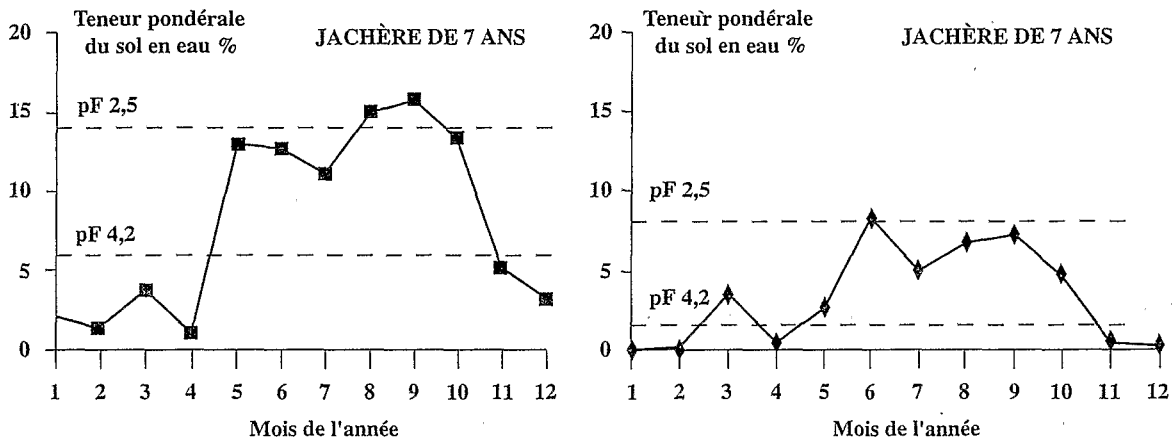



FIG 1.– Variation saisonnière de l'eau du sol dans deux sites de jachère en 1994 (Bondoukuy, Burkina Faso).

*Seasonal variations of soil water in two fallow sites in 1994 (Bondoukuy, Burkina Faso).*

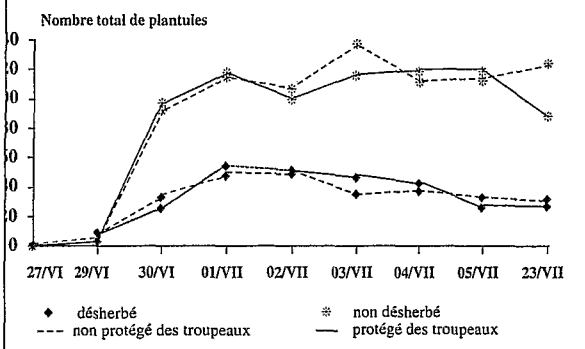



FIG 2.– Évolution des effectifs de plantules de *A. gayanus* issues de 1000 graines pendant le premier mois après semis dans une jachère de sept ans sur sol sableux (Bondoukuy, Burkina Faso).

*Evolution of the number of seedlings of* A. gayanus *born of 1000 seeds during the first month after the sowing in a seven years old fallow on a sandy soil (Bondoukuy, Burkina Faso).*

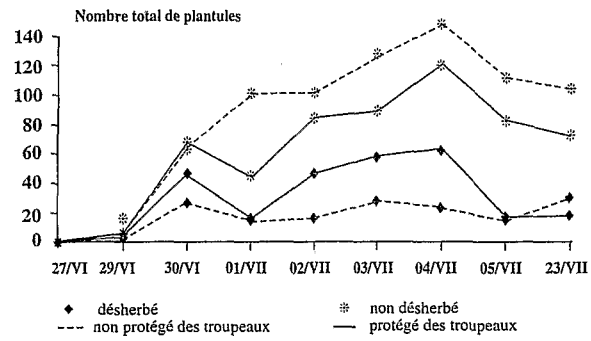



FIG 3.– Évolution des effectifs de plantules issues de 1000 graines pendant le premier mois après semis dans une jachère de onze ans sur sol argileux (Bondoukuy, Burkina Faso).

*Evolution of the number of seeding of* A. gayanus *born of 1000 seeds during the first month after the sowing in an eleven years old fallow on a clayey soil (Bondoukuy, Burkina Faso).*

C'est le taux net de germination qui est évalué ici ; il représente une valeur approchée par défaut du taux réel : toutes les plantules sont en effet gardées en place après germination. Entre deux relevés successifs et en un point donné de semis, certaines d'entre elles peuvent ainsi être mortes et avoir été remplacées par de nouvelles. Le taux net de germination diffère nettement entre les parcelles désherbées et non désherbées : il est trois à sept fois plus élevé sur ces dernières (FIG. 2 et 3). Dans la jachère de sept ans, le taux net de germination diffère peu entre la zone protégée et la zone accessible aux troupeaux (FIG. 2). Dans la jachère de 11 ans, il est légèrement plus élevé dans la partie protégée pour les zones désherbées, mais légèrement plus faible dans la partie protégée pour les zones non désherbées (FIG. 3).

## INSTALLATION DES PLANTULES

Les plantules installées un mois après semis sont peu nombreuses ; elles correspondent seulement à quelques pour cents des semences déposées dans le milieu (TAB. I). Le taux d'installation est légèrement plus élevé dans les parcelles non désherbées que dans les parcelles désherbées et dans la jachère de sept ans sur sable que dans celle de onze ans sur sol argileux.

Le faible taux de réussite de l'installation des plantules est du en partie au faible pouvoir germinatif des semences. Les facteurs climatiques et les consommateurs jouent également un rôle.

Lors de pluies fortes, des plantules sont arrachées ou recouvertes par de la boue. Ce fut le cas en particulier les 1er juillet (18,2 mm) et 3 juillet (93,7 mm) dans la jachère de sept ans, dont le sol est sableux. C'est surtout la pluie du 8 juillet (75 mm) qui a été destructrice dans la jachère de onze ans sur sol argileux. Cette perturbation a eu un effet durable car le 23 juillet on observait encore des plantules recouvertes de sable dans la jachère de sept ans.

TABLEAU I.– Effectif des plantules de *A. gayanus* installées un mois après semis de de 1000 graines dans deux jachères (Bondoukuy, Burkina Faso).

*Number of established seedlings of* A. gayanus, *one month after the sowing of 1000 seeds in two fallow sites (Bondoukuy, Burkina Faso).*

| | | |
|---|---|---|
| JACHERE DE 7 ANS SUR SOL SABLEUX | | |
| **Protégé des troupeaux** | Désherbé 27 | Non désherbé 88 |
| **Non protégé des troupeaux** | Désherbé 31 | Non désherbé 124 |
| JACHERE DE 11 ANS SUR SOL ARGILEUX | | |
| **Protégé des troupeaux** | Désherbé 18 | Non désherbé 72 |
| **Non protégé des troupeaux** | Désherbé 30 | Non désherbé 105 |
| *Semis le 27 juin 1994, dénombrement le 23 juillet 1994* | | |

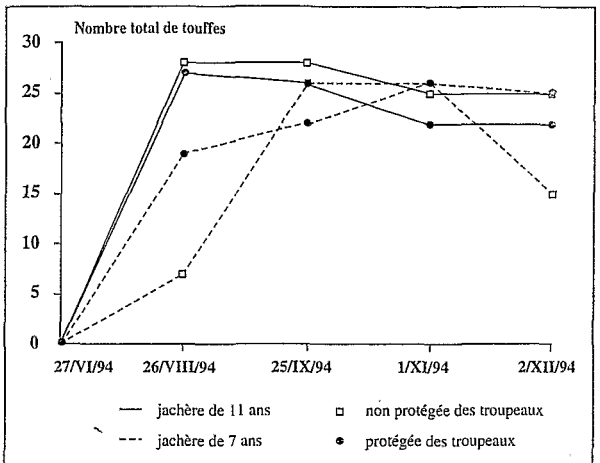



FIG 4.– Evolution de l'effectif des touffes de *Andropogon gayanus* entre deux et cinq mois après le semis de 1000 graines dans deux parcelles désherbées de jachère (Bondoukuy, Burkina Faso).

*Evolution of the number of* A. gayanus *tufts between two and five months after the sowing of 1000 seeds in two weeded fallows (Bondoukuy, Burkina Faso).*

Le dispositif de protection (grillage) n'est efficace que contre les consommateurs de grande taille. Des consommateurs de petite taille, qui n'ont pas tous été identifiés, ont détruit une partie des plantules. Des larves de criquet ont été observées en train de s'alimenter dans les parcelles désherbées les 9 et 22 juillet dans la jachère de onze ans, les 5 et 23 juillet sur la jachère de sept ans. Des rongeurs, présents dans ces zones d'après plusieurs observations, ont également pu détruire une partie des plantules.

## IMPLANTATION DE L'ESPECE

La réussite de l'implantation de l'espèce est évaluée début décembre, environ cinq mois après le semis. Elle est

TABLEAU II.– Production d'épillets chez des touffes de *Andropogon gayanus*, issues de germinations de l'année dans deux sites de jachère (décembre 1994, Bondoukuy, Burkina Faso). *Spikelets produced by* Andropogon gayanus, *from seedlings of the same year in two fallow sites (December 1994, Bondoukuy, Burkina Faso).*

| | Jachère de 11 ans sur sol argileux | | Jachère de 7 ans sur sol sableux | |
|---|---|---|---|---|
| **Protection contre les troupeaux** | **oui** | **non** | **oui** | **non** |
| Nombre moyen de tiges florifères par touffe | 8,3 | 6,8 | 0,7 | 0 |
| Nombre moyen de racèmes par tige | 63,6 | 59,6 | 31,8 | 0 |
| Nombre moyen d'épillets par racème | 13,6 | 9,8 | 6,8 | 0 |
| *Nombre de touffes* | *22* | *25* | *25* | *15* |
| **Nombre total d'épillets produits** | **157942** | **99275** | **3775** | **0** |

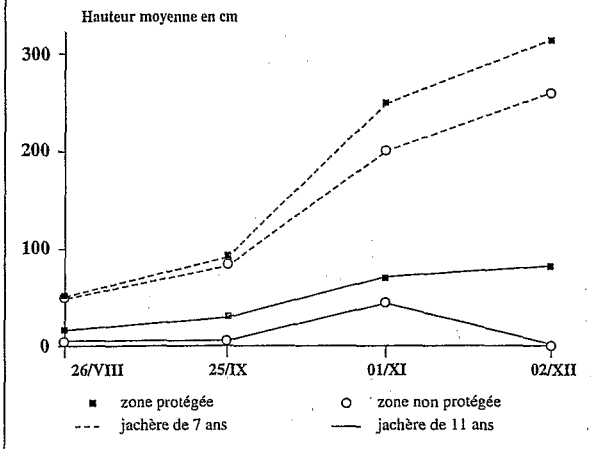



FIG 5.– Evolution de la taille des touffes de *Andropogon gayanus* entre deux et cinq mois après le semis de 1000 graines dans deux parcelles désherbées de jachère (Bondoukuy, Burkina Faso).

*Evolution of the height of* A. gayanus *tufts between two and five months after the sowing of 1000 seeds in two weeded fallows (Bondoukuy, Burkina Faso).*

calculée comme le nombre de points de semis où au moins une plante a survécu et tallé pour donner une touffe; elle est exprimée en pourcentage.

L'implantation est nulle dans les parcelles non désherbées et assez faible (moins d'un point sur quatre) dans les parcelles désherbées (FIG. 4). Parmi ces dernières, c'est la parcelle non protégée de la jachère de sept ans qui présente la valeur la plus faible; les trois autres parcelles peuvent être considérées comme semblables entre elles. Une implantation dans moins d'un point de semis sur quatre correspond à une très bonne réussite puisque le recouvrement de l'espèce atteint environ 80 %.

### CROISSANCE DES TOUFFES

La croissance en hauteur des touffes de la population de plantes issue des semis a été suivie du deuxième au cinquième mois après le semis (FIG. 5). La croissance a été très bonne dans la jachère de onze ans sur sol argileux. La taille atteinte a été un peu moindre dans la partie exposée aux troupeaux. La croissance a été bien moins bonne dans la jachère de sept ans sur sol sableux (taille maximale trois fois moindre), en particulier dans la zone exposée aux troupeaux.

### PRODUCTION DE DIASPORES

La production de semences des touffes a été évaluée par comptage des tiges florifères par touffe, des racèmes par tige, des épillets par racème (TAB. II). Ces comptages donnent une idée de l'état général des plantes; ils n'informent pas en revanche sur leur potentiel reproductif réel puisque les graines contenues dans les épillets peuvent être viables ou non.

La production d'épillets a été très bonne dans la jachère de onze ans sur sol argileux. Très abondante dans la partie protégée, elle a été presque deux fois moindre dans la partie accessible aux troupeaux.

La production d'épillets a été bien moins importante dans la jachère de sept ans sur sol sableux. Dans la partie protégée elle a été 50 fois moins élevée que pour la jachère de onze ans. Dans la partie exposée aux troupeaux elle a été nulle.

## DISCUSSION

### CONDITIONS ÉDAPHIQUES IMPROPRES

L'expérimentation montre que l'implantation et même la reproduction de *A. gayanus* sont possibles sur des parcelles désherbées dans les sites étudiés. Ce ne sont donc pas les caractéristiques physiques ou chimiques du sol en tant que telles qui empêchent le développement de l'espèce; elles sont au contraire compatibles avec la niche fondamentale de l'espèce.

Leur influence est cependant forte, comme le montre la nette différence entre les deux sites. Le développement est en effet bien meilleur sur la jachère la plus âgée, qui possède aussi un sol argileux plus riche; le lien entre la texture et la richesse chimique des sols est bien connu (CÉSAR, 1992).

Des expérimentations complémentaires seront nécessaires pour préciser l'influence de ces deux facteurs.

### ÉLIMINATION DES PLANTULES PAR DES CONSOMMATEURS

Les consommateurs de petite taille (insectes, rongeurs) ont eu un impact important dans la partie la plus artificielle du dispositif expérimental (parcelles désherbées); ils ne parviennent cependant pas à éliminer toutes les plantules. Leur impact paraît en revanche très faible lorsqu'il existe un couvert naturel protecteur d'herbes annuelles (parcelles non désherbées). Il semble donc que leur rôle ne peut donc être considéré comme déterminant dans l'absence de *A. gayanus* dans certaines jachères naturelles âgées.

La consommation par les bovins limite fortement la croissance des plantes déjà en place. Dans notre expérimentation sur de petites parcelles, avec un apport important de semences, elle n'a pourtant pas suffit à empêcher l'implantation de nouvelles touffes. Dans les parcelles désherbées de la jachère de 11 ans l'impact de la consommation est cependant très visible puisque le taux net de germination est plus faible en dehors du grillage. L'interprétation qui peut être proposée est que les jeunes pousses

de *A. gayanus* sont reconnues par les bovins et qu'elles sont davantage consommées car mieux visibles (FIG. 3). Une influence favorable du pâturage par affaiblissement des annuelles compétitrices est cependant également suggérée par les résultats dans la partie non désherbée du même site. Le taux net de germination y est en effet légèrement plus élevé dans la partie pâturée (FIG. 3). L'absence de différence entre les sites pâturés et protégés de la jachère de 7 ans met sans doute surtout en évidence l'hétérogénéité de la pression de pâturage dans l'espace et dans le temps. D'après les enquêtes et observations, l'impact des animaux, apparemment faible en début de saison des pluies, est très marqué dans cette même parcelle à partir du mois d'août (FIG. 4).

Dans des conditions moins artificielles le pâturage peut cependant avoir un effet plus négatif sur l'implantation des touffes de *A. gayanus*. C'est ce que montrent des observations dans des parcelles de plus grande taille (0,25 ha) avec un dispositif de mise en défens contre les troupeaux et un apport naturel de semences. Dans la partie soumise au pâturage de ces grandes parcelles, la population de *A. gayanus* ne progresse pratiquement pas, même sur plusieurs années ; dans les parcelles protégées, une dynamique de colonisation apparaît en revanche, bien qu'assez faible (FOURNIER, en préparation). Cela montre que la consommation par les troupeaux ne doit pas être écartée comme facteur expliquant l'absence de l'espèce dans certaines jachères âgées. On sait d'ailleurs que la pression de pâturage, très variable d'un point à un autre, peut être localement très intense (KIÉMA, 1992, FOURNIER, 1994).

Au total, parmi les consommateurs, seuls les bovins semblent donc parfois capables d'empêcher l'installation des jeunes plantes de *A. gayanus* dans la région de Bondoukuy.

### ÉLIMINATION DES PLANTULES PAR AVANTAGE COMPÉTITIF DES ANNUELLES

Dans la partie non désherbée de notre dispositif expérimental, le couvert d'annuelles a d'abord offert aux jeunes plantules une protection favorable à leur développement. L'ombrage n'a visiblement pas gêné leur croissance. La tendance s'est ensuite inversée assez rapidement quand les jeunes plantes ont commencé à s'alimenter sur le sol et non plus sur les réserves de la graine. Au bout d'un mois les plantules étaient plus nombreuses dans les parcelles désherbées que dans les autres. Au bout de quatre mois les jeunes plantes avaient totalement disparu des parcelles non désherbées. L'échec de l'implantation de l'espèce sur les parcelles non désherbées semble donc dû à des phénomènes d'interférence avec les espèces annuelles dominantes (*Andropogon pseudapricus, Loudetia togoensis, Spermacoce stachydea*). Une ressource commune limitante doit être accaparée par les annuelles.

Il est a priori peu vraisemblable qu'il s'agisse de l'eau, en cette période très bien arrosée. Des mesures d'humidité pondérale sur les deux jachères en 1994 (FIG. 1) ont mis en évidence une bonne alimentation hydrique du sol dans les deux sites. Des expérimentations complémentaires seraient cependant nécessaires pour éliminer définitivement cette hypothèse. On sait en effet que l'aptitude des annuelles à utiliser l'eau est généralement meilleure que celle des pérennes, cela a même été montré avec précision chez quelques graminées de climat méditerranéen (JACKSON & ROY, 1986). La lumière ne paraît a priori pas non plus limitante, car nos résultats montrent que *A. gayanus* supporte bien l'ombrage, au moins en début de croissance. L'hypothèse la plus plausible est donc une limitation par les nutriments, comme le suggère par ailleurs la différence de croissance de *Andropogon gayanus* entre les deux sites.

### FLUX DE DIASPORES TROP FAIBLE

Les résultats de notre expérimentation ne permettent pas de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. Plusieurs observations faites par ailleurs dans la région semblent cependant en sa faveur.

Dans les sites en voie de colonisation naturelle, les populations de *A. gayanus* progressent de proche en proche, souvent depuis le pourtour des parcelles vers leur centre. Les semis se localisent dans un rayon de quelques mètres autour des plantes mères, comme si la dispersion des graines ne se faisait que sur de très petites distances. Il est par ailleurs assez clair que la présence de plantes mères aux environs immédiats des parcelles en jachère favorise leur recolonisation plus rapide par *A. gayanus* (YONI, 1995 ; HIEN, 1996). Dans certaines zones très cultivées de la région de Bondoukuy (notamment la zone dite du "bas-glacis") l'espèce est totalement absente sur d'assez vastes superficies, ce qui pourrait expliquer une absence de recolonisation dans certaines vieilles jachères. Il est clair que même lorsque l'espèce est présente dans le milieu, certains facteurs peuvent empêcher sa reproduction. Nos résultats montrent ainsi que la consommation par les bovins peut être localement suffisamment forte pour limiter sévèrement ou même empêcher la production de semences.

L'hypothèse d'un flux de diaspores insuffisant mériterait donc de faire l'objet d'investigations complémentaires.

## CONCLUSION

La présente expérimentation montre clairement que les vieilles jachères où la succession est bloquée au stade à herbes annuelles offrent pourtant des conditions de milieu compatibles avec la niche fondamentale de l'herbe pérenne *Andropogon gayanus*. Elle montre également que les annuelles ont un net avantage compétitif dans ces sites,

ce qui peut expliquer que la pérenne ne parvient pas à s'implanter. Les résultats indiquent en outre clairement que les contraintes édaphiques (pauvreté chimique, caractéristiques texturales) et le pâturage par les troupeaux limitent dans ces sites la croissance de *A. gayanus* et sa reproduction. Ces facteurs ne semblent toutefois jouer ici qu'un rôle secondaire dans l'absence de l'espèce. L'expérimentation ne permet cependant pas d'écarter entièrement l'hypothèse d'un flux insuffisant de diaspores pour expliquer les phénomènes de blocage observés.

Pour expliquer le blocage de la succession au stade des annuelles dans ces jachères relativement âgées, l'hypothèse la plus vraisemblable semble donc être l'avantage compétitif des espèces annuelles. Ces plantes paraissent capables d'accaparer les ressources (probablement en eau ou en nutriments) au détriment de la pérenne, qui ne parvient pas à s'installer. Il faudrait maintenant pouvoir préciser les mécanismes exacts par lesquels s'exerce la dominance des annuelles dans les milieux étudiés. Cette question difficile (GRIME, 1987, CONNELL, 1990, VAN DER MAAREL, 1996) va de pair avec celle des mécanismes de dominance des pérennes dans les milieux où prend place une succession considérée comme normale (herbes annuelles puis pérennes).

Notons pour terminer que l'absence de l'espèce dans des jachères plus jeunes (moins de 5 ans), où la flore est différente, n'est pas nécessairement due aux mêmes causes. Il n'est pas certain que l'espèce y trouve également des conditions édaphiques compatibles avec sa niche fondamentale.

## REMERCIEMENTS

Ce travail a été soutenu par les programmes SALT "Les savanes à long terme" du PIGB et "Étude, amélioration et gestion de la jachère en Afrique tropicale" de la CEE (FED DG 8).

## BIBLIOGRAPHIE

CÉSAR, J., 1992.– *Étude de la production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire et de son utilisation par l'homme. Biomasse, valeur pastorale et production fourragère*, IEMVT, Maisons-Alfort, 671 p.

CONNELL, J.H., 1990.– Apparent versus "Real" Competition in Plants. *In* : GRACE, J.B. & TILMAN, G.D. "*Perspectives on Plant Competition*" Academic Press, Inc. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, 9-26

CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist,* 111 : 1119-1145

DEVINEAU, J.L. & FOURNIER, A., 1992.– La flore et la végétation. *In* DEVINEAU, J.L., FOURNIER, A. & KALOGA, B. *Les sols et la végétation de la région de Bondoukuy (sud-ouest burkinabè), présentation générale et cartographie préliminaire par télédétection satellitaire (SPOT).* Multigraphié, Ortom Bobo-Dioulasso, Burkina Faso, 28 p.

DIATTA, M. & MATTY, F, 1993.– Dynamique de la végétation ligneuse sur d'anciennes terres de culture sur cuirasse au Sénégal. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest,* Orstom, Colloques et séminaires : 307-318

FOURNIER, A., 1991.– *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient climatique.* ORSTOM, coll. Etudes et thèses, 312 p.

FOURNIER, A., 1994.– Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savane soudanienne pâturée. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso), *Ecologie,* 25(3) : 173-188.

GRIME, J.P., 1979.– *Plant Strategies and Vegetation Processes*, Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 222p.

GRIME, J.P., 1987.– Dominant and subordonate components of plant communities : implications for succession, stability and diversity. *In* : GRAY, A.J., CRAWLEY, M.J. & EDWARDS, P.J. (eds) "*Colonization, Succession ans Stability*", Blackwell, Oxford, 413-428.

GUELLY, K.A.,1993.– Les jachères de savane sur le plateau Akposso au sud-ouest du Togo. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest,* Orstom, Colloques et séminaires, 367-374

HIEN, M., 1996.– *La reconstitution postculturale de la végétation en savane soudanienne dans la région de Bondoukuy (Burkina Faso). Les jachères de moins de six ans : flore, persistance des adventices, lien avec le milieu et son utilisation.* Mémoire de DEA en sciences biologiques appliquées, université de Ouagadougou, Faculté des Sciences et Techniques, FAST/Orstom, 94 p.

HORN, H.S., 1974.– The ecology of secondary succession. *Annual. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 25-37

HUSTON, M. A. 1994.– *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes.* Cambridge University Press, 681 p.

HUTCHINSON, G. E. 1957.– Concluding remarks. In Population studies : Animal Ecology and Demography. Cold Spring Harbor. Long Island Biological Association, New York. *Symposium on Quantitative Biology*, 22 : 415-427.

JACKSON, L.E. & ROY, J., 1986.– Growth patterns of mediterranean annual and perennial grasses under simulated rainfall regimes of southern France and California. *Acta Œcologia, Œcol. Plant.,* 7(21) : 191-212.

KEEVER, C. 1950.– Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs,* 49 : 98-108

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 zones tropicales, Orstom/Université de Paris XII Val de Marne, 99 p.

LEBRUN, J.P., TOUTAIN, B., GASTON, A. & BOUDET, G., 1991.– *Catalogue des plantes vasculaires du Burkina Faso.* IEMVT, Maisons-Alfort, études et synthèses n° 40 : 341 p.

OUADBA, J.M. 1993.– Note sur les caractéristiques de la végétation ligneuse et herbacée d'une jachère protégée en zone soudanienne dégradée. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest.* Orstom, Colloques et séminaires, 331-340.

OUEDRAOGO, M., 1993.– *Ecologie comparée de deux espèces de graminées pérennes,* Andropogon ascinodis *C. B. Cl et* Schizachyrium sanguineum *(Retz) Alston, dans la région de Bondoukuy (Burkina Faso).* Mémoire de diplôme d'ingénieur du développement rural, option élevage. Université de

Ouagadougou, Institut du développement rural : 72 p. + annexes

SILVA, J. & ATAROFF, M., 1985.– Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologica, Oecol. plant.*, 6 (20), 1, 41-51.

VAN DER MAAREL, E., 1996.– Pattern and processes in the plant community : Fifty years after A.S. WATT. *Journal of Vegetation Science,* 7 : 19-28

WHITE, F. 1986.– *La végétation de l'Afrique. Recherches sur les Ressources Naturelles XX.* ORSTOM-UNESCO, Carte + mémoire, 344 p

YONI, M., 1995.– *Étude du stade à* Andropogon gayanus *dans la reconstitution de la végétation des jachères soudaniennes à Bondoukuy (ouest du Burkina Faso).* Mémoire de diplôme d'ingénieur du développement rural, option eaux et forêts, Université de Ouagadougou, Institut du développement rural, 91 p + annexes

YOSSI, H. & DEMBÉLÉ, F., 1993.– Dynamique de la végétation postculturale en zone soudanienne au Mali. Evolution de la composition floristique et de la strate ligneuse. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest.* Orstom, Colloques et séminaires : 341-350

ZOUNGRANA, I., 1991.– *Recherches sur les aires pâturées du Burkina Faso.* Thèse de doctorat d'état, Sciences naturelles, université de Bordeaux III, 277 p + annexes

ZOUNGRANA, I., 1993.– Les jachères nord-soudaniennes du Burkina Faso. I Diversité stabilité et évolution des communautés végétales, II Analyse de la reconstitution de la végétation herbacée. *In* FLORET, CH. & SERPANTIÉ, G. (ed.). *La jachère en Afrique de l'Ouest.* Orstom, Colloques et séminaires : 351-366

ZOUNGRANA, I., KABORÉ-ZOUNGRANA, C. & SAWADOGO, E., 1994.– Variations saisonnières de la production de matière sèche et de la composition chimique de *Andropogon gayanus* au Burkina Faso. *Fourrages* : 61-74

## ENGLISH ABRIDGED VERSION

During secondary succession annual herbs usually come first, followed by perennials, shrubs and finally trees. *Andropogon gayanus* is a perennial grass usually dominant in the old fields of Sudanese savannas after ten years. In Sudanese regions where human influence is high, however, it is sometimes not found at this stage. We thus observed in Bondoukuy that the succession seemed to stop at the stage of annuals.

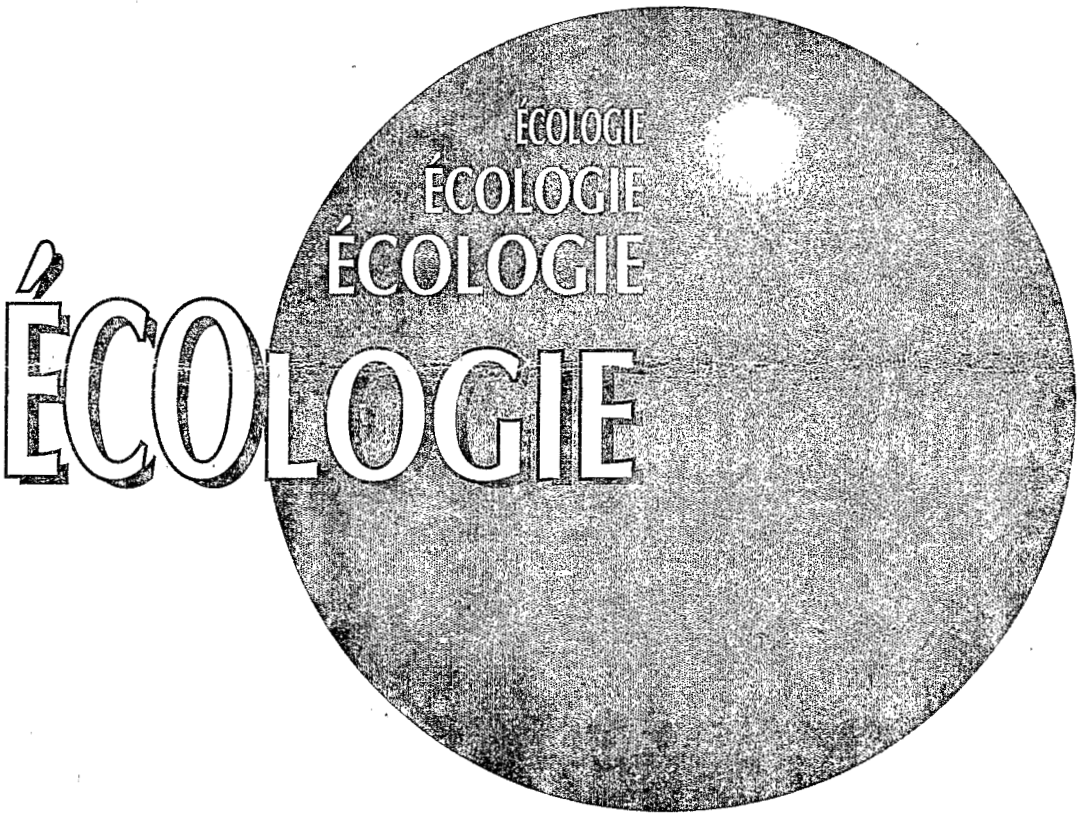
Several hypotheses can be proposed in explain. The chemical and/or textural conditions of the soil can be inconsistent with the fundamental niche of the species. Herbivores can impede the development of seedlings. Competitive interactions between plants can eliminate seedlings. Lastly, the flux of diaspores can be non-existant or too weak.

A sowing experiment was conducted in two old fields (seven and eleven years old) where the species was not naturally established. The crossed effects of grazing (fenced plots) and competition (weeded plots) were tested. The germination, establishment, growth in height and production of spikelets of *Andropogon gayanus* were studied during about six months.

The conditions of "the fundamental niche" seemed to be realized in both experimental sites; germination, establishment, growth and production of diaspores occurred in the weeded plots of both sites (FIG. 2 to 4). The role of herbivores (mainly bovines) was important but was not sufficient to prevent the establishment and growth of *A. gayanus* in the four unfenced plots. The main factor determining the absence of the species was clearly the better competitive ability of annuals. As the seedlings did apparently not suffer from water shortage (FIG. 1) the competitive interaction is probably linked to soil nutrient availability. However, additional work is still needed to precise which is the main factor involved.

Bles

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 1
Mars 1997




SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 1259-5314

PM92
Sci. Gut