

Végétation des jachères et succession post-culturelle en Afrique tropicale

Anne Fournier*, Christian Floret**, Guy-Modeste Gnahoua***

En Afrique tropicale, un système d'utilisation des terres très courant consiste en une phase de culture, suivie d'un abandon du champ dès qu'une baisse de rendement du travail se fait sentir. Cette phase de repos permet, en vingt à quarante ans, un retour à la savane originelle avec une bonne reconstitution des potentialités du sol et de la biodiversité ; en général, elle est mise à profit pour d'autres utilisations du milieu : pâturage de troupeaux domestiques, prélèvement de bois à usages divers (Floret & Pontanier, 1993). Ce système, qui peut paraître archaïque, était en fait extrêmement bien adapté aux conditions de faible densité de population qui prévalaient dans ces régions jusqu'à une date récente (Serpantié, 1993). Actuellement, l'augmentation de la population, la tendance à la sédentarisation, la sécheresse, ont conduit à une forte augmentation des surfaces cultivées et à une diminution moyenne des temps de jachère, ce qui désorganise le système et bouleverse les paysages.

Sous l'effet d'une mise en culture généralisée, les paysages de savane et de forêt de l'Afrique tropicale sont en évolution permanente. Ils se présentent comme des mosaïques de champs cultivés, de jachères à divers stades de reconstitution et de zones incultivables ou protégées. La grande variété de physionomies et de compositions floristiques observée dans les jachères reflète les étapes du processus de succession postculturelle et leurs diverses modalités en fonction des milieux et des régions. On sait que ces variabilités temporelle et spatiale sont sous le contrôle de divers facteurs, dont certains sont liés aux activités des hommes. Il est certain que le climat, les sols, les façons culturales, etc., ont un effet sur les successions, mais il est encore difficile de dire selon quelle hiérarchie s'organise leur influence. De même est-il difficile d'interpréter les variations de la richesse floristique, de la diversité et de la production dans ces milieux.

Le premier objectif de ce chapitre est d'examiner ces questions en s'appuyant sur les données fournies par la littérature d'une part, sur les travaux qui viennent d'être réalisés dans le cadre du programme Jachère, d'autre part. Les sites sur lesquels s'appuie cette étude sont référencés dans le tableau I. Il s'agit de construire un schéma général de la succession post-culturelle suffisamment complet et robuste pour englober les nombreuses variations observées. Ce sont surtout l'importance relative des facteurs écologiques et celle de la

* Ermes, Institut de recherche pour le développement (I.R.D., ex-Orstom), 5, rue du Carbone, 45072 Orléans (France).

** Institut de recherche pour le développement (I.R.D., ex-Orstom), B.P. 1386, Dakar (Sénégal).

*** C.N.R.A., B.P. 110, Oumé (Côte-d'Ivoire).

diversité floristique qui seront approfondies ici, les questions de biomasse et de production étant traitées par ailleurs (Achard *et al.*, 2000). Le défrichement et la reconstitution qui s'ensuit induisent localement sur chaque parcelle une évolution cyclique ; mais, à l'échelle des paysages, il se produit en outre une évolution des milieux dans leur ensemble qui transforme les écosystèmes de forêts et de savane en d'autres types, mieux adaptés aux nouvelles contraintes imposées par le raccourcissement du temps de jachère et par l'anthropisation poussée des milieux.

Le deuxième objectif de ce chapitre est d'essayer de proposer une interprétation de ces transformations dans le cadre de la théorie écosystémique et de la succession végétale.

Tableau I. Les sites d'étude et leur cadre éco-climatique.

Zone éco-climatique	Pluviosité annuelle (mm)	Pays	Latitude (N)	Site	*
Centre régional d'endémisme guinéo-congolais	1 900	Cameroun	2° 47'	Kribi	1a
	1 900	Côte-d'Ivoire	6° 30'	Taï	3
	1 500	Togo	10° 30' 11° 28'	Plateau Akposso	2
Zone de transition régionale guinéo-congolais soudanien	1 200	Côte-d'Ivoire	6° 15'	Oumé	11a 3
	1 200	Côte-d'Ivoire	6°	Lamto	11a
	1 225	Côte-d'Ivoire	8° 05' 10° 40'	Touba	11a
	1 200	Sénégal	Vers 12° 30'	Basse-Casamance	11a
	1 100	Sénégal	Vers 12° 50'	Kolda Haute-Casamance	11a
Centre régional d'endémisme soudanien	1 200	Cameroun	Vers 8° 40'	Ngong (Garoua)	27
	1 000-1 100	Bénin	9° 4' 51"	Nikki Kalale	27
	800-1 000	Mali	12° 16'	Gouani	27
	772	Burkina Faso	12° 50'	Sobaka	30
	1 000-1 100	Cameroun	9° à 10°	Garoua	29a
	800-900	Burkina Faso	11° 51'	Bondukuy	29a
	800-1 000	Burkina Faso	12° 16'	Thiougou	29a
	780	Burkina Faso	12° 25'	Gampéla	29a
	800-900	Sénégal	vers 13° 40'	Tambacounda Sénégal Oriental	29a
	800	Cameroun	vers 10° 30'	Maroua (Midawa)	29a
	800	Cameroun	vers 11° 20'	Moula-Gazad	29a
Zone de transition régionale du Sahel	600	Cameroun	13° 40'	Kolofata	29a
	700-800	Mali	13° 45'	Missira	29a
	600	Mali	vers 13° 30'	Dalonguebougou	29a
	600	Cameroun	10° 40'	Maroua	29a
	300-400	Niger	13° à 14°	Banizoumbou	29a

* Unité de la carte phytogéographique de White (1986).

Cadre éco-climatique de la zone d'étude

Le gradient phytogéographique et climatique ouest-africain

Le long du gradient climatique ouest-africain, les communautés végétales peu anthropisées se caractérisent par une plus ou moins individualisée pour chaque région. Dans la zone qui correspond à nos sites d'étude (tableau I), White (1986) reconnaît quatre unités phytogéographiques, disposées plus ou moins parallèlement à l'équateur :

- le centre régional d'endémisme guinéo-congolais ;
- la zone de transition régionale guinéo-congolais soudanien ;
- le centre régional d'endémisme soudanien ;
- la zone de transition régionale du Sahel.

Le centre régional d'endémisme guinéo-congolais

Dans le centre régional d'endémisme guinéo-congolais, la pluviosité annuelle à régime bimodal atteint mille six cent à deux mille millimètres ; il n'y a jamais moins de cinquante millimètres et généralement plus de cent millimètres de précipitations par mois. Environ huit mille espèces végétales sont présentes dont quatre-vingts pour cent sont endémiques ; une dizaine de familles et un quart des genres sont également endémiques. La plus grande partie de la région était autrefois couverte de forêts tropicales humides et de forêts marécageuses sur sols hydromorphes, mais il reste aujourd'hui peu de forêts non remaniée. De grandes superficies sont couvertes par des formations herbacées secondaires et différents stades de recrû forestier. La végétation des sites étudiés (Togo) appartient uniquement aux types les plus secs semi-décidus, localisés en bordure de la forêt au contact de la zone suivante.

La zone de transition régionale guinéo-congolais soudanien

La zone de transition régionale guinéo-congolais soudanien reçoit annuellement environ mille quatre cents à mille six cents millimètres de pluie avec une répartition saisonnière unimodale ou plus ou moins bimodale (seulement 800 à 1 000 mm dans le sud du Togo et du Bénin, mais alors avec un régime fortement bimodal). La flore comporte moins de deux mille espèces, pratiquement toutes à extension guinéo-congolaise ou soudanienne, avec très peu d'endémiques. Pour White (1986), une grande partie de la végétation, forestière à l'origine, mais détruite par le feu et les cultures, a été remplacée par des formations herbeuses secondaires. Ces savanes se rencontrent en mosaïque avec de petits îlots de forêt primitive, généralement très dégradés, et de petits îlots de fourrés et de forêt secondaires. D'autres auteurs (Christ, 1892 ; Schnell, 1950) pensent plutôt que ces savanes ont une origine paléoclimatique ; elles seraient des reliques d'épisodes plus secs du Quaternaire ; sous le climat actuel, elles tendent à céder la place à la forêt. Les sites de Côte-d'Ivoire et du Bénin sont représentatifs de ce type de végétation.

Le centre régional d'endémisme soudanien.

Une grande partie des sites de notre zone d'étude (au Mali, au Sénégal, au Burkina Faso et au Cameroun) se rattache au centre d'endémisme soudanien. White (1986) décrit cette zone comme une bande qui s'étire à travers toute l'Afrique depuis la côte du Sénégal jusqu'au pied des hauts plateaux de l'Éthiopie. Le climat y est à régime unimodal vers le nord, légèrement bimodal vers le sud, avec cinq cents à mille quatre cents millimètres de précipitations par an et une température moyenne annuelle de vingt-quatre à vingt-huit degrés Celsius ; la saison sèche y est rigoureuse à cause de l'harmattan. Du point de vue floristique, la zone ne renferme sans doute pas plus de deux mille sept cent cinquante espèces, dont un tiers sont endémiques. Il n'existe pas de famille et peu de genres endémiques. Parmi les types

de végétation naturelle et semi-naturelle qui subsistent, les plus nombreux et les plus caractéristiques sont divers types de forêts claires ; certains auteurs (Aubréville, 1950 ; Chevallier, 1951 ; Aubréville, 1957) ont émis l'hypothèse que la végétation climacique était une forêt dense sèche. Dans cette vaste région, il existe des variations de climat et de flore ; les sites considérés ici appartiennent surtout à la partie septentrionale de la région soudanienne : celle de la forêt claire indifférenciée. La végétation primitive y était sans doute une forêt claire floristiquement riche, dans laquelle *Isoberlinia doka* était absent ou très localisé. Mais presque toute la zone est intensément cultivée ou l'a été dans le passé ; le paysage se compose actuellement de savanes arbustives et arborées ou de parcs, où les arbres économiquement importants sont préservés. Sur les sols non cultivés, la forêt claire a subi une profonde dégradation.

La zone de transition régionale du Sahel

Le climat de la zone de transition régionale du Sahel se caractérise par cent cinquante à cinq cents millimètres de précipitations par an très irrégulièrement réparties en trois ou quatre mois de saison des pluies. La flore comprend environ mille deux cents espèces ; moins de quarante (3 p. cent) sont des endémiques strictes ; cent cinquante (12,5 p. cent) autres sont plus ou moins confinées au Sahel ou à d'autres parties d'Afrique ou d'Asie avec un climat similaire ou plus sec. Sur les sols sablonneux du sud du Sahel, la végétation se compose d'un tapis graminéen plus ou moins continu de moins de soixante centimètres de haut, à espèces en grande majorité annuelles et d'une strate ligneuse à densité très variable mais souvent faible, à base d'acacias et de quelques autres genres. Sur les affleurements rocheux, cette végétation fait place à un type buissonnant. Toute cette région est soumise à une forte pression de la part des populations. Le site de Banizoumbou au Niger peut se rattacher à cette unité où il se situe à la limite méridionale.

Le gradient de fonctionnement des communautés végétales peu anthropisées

La différenciation floristique des communautés s'accompagne d'une variation dans la structure de la végétation et dans son fonctionnement énergétique. Celle-ci a été décrite pour la région qui correspond au centre régional d'endémisme soudanien en Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso par Fournier (1991), pour la strate herbacée des savanes, et par Devineau (1984, 1997), pour les formations ligneuses de forêt et de savane. En savane, la proportion d'herbacées pérennes par rapport aux herbacées annuelles, la hauteur de la végétation, la production primaire nette, la durée de la période saisonnière de croissance, augmentent avec la quantité des pluies et avec la régularité de leur distribution. Sur le même gradient d'humidité climatique croissante, la production nette des peuplements ligneux forestiers augmente, essentiellement à cause d'une densité plus élevée. Par ailleurs, l'allocation aux structures racinaires, à la reproduction et à la formation d'organes de protection diminue avec l'humidité.

Donfack (1998) fait des observations similaires au Cameroun : les zones les plus sèches se caractérisent par l'abondance des herbacées annuelles, la rareté des herbacées pérennes et l'abondance des épineux dans la strate ligneuse.

Quelques exemples de successions végétales post-culturelles

Zone de transition régionale du Sahel

Le site de Banizoumbou près de Niamey (Niger) présente une végétation proche de la formation à *Combretum glutinosum* et *Guiera senegalensis* sur sols gréseux décrite par White (1986) pour le Jebel Marra dans la zone de transition régionale du Sahel.

Dans tous les milieux post-culturels de la région, l'arbuste *Guiera senegalensis* domine strictement la strate ligneuse, d'ailleurs extrêmement pauvre. C'est seulement dans les stations les plus humides qu'il est remplacé par *Piliostigma reticulatum*, *Combretum glutinosum*, *Annona senegalensis* ou *Hyphaene thebaica* (Delabre, 1998). Durant les cinq premières années d'abandon cultural, les ligneux qui étaient présents sous forme de rejets de souche lors de la mise en jachère augmentent en taille, mais il n'y a que peu de recrutement. Au-delà de cinq ans, taille et phytovolume diminuent, témoignant du vieillissement de la population. La flore herbacée, pauvre elle aussi, est dominée par un groupe d'espèces ubiquistes (*Zornia glochidiata*, *Eragrostis tremula*, *Mitracarpus scaber*) pendant toute la phase post-culturelle. Une dynamique successioneuse existe cependant : vers quatre à cinq ans plusieurs familles sont bien représentées, puis ce sont les graminées qui dominent avec apparition d'espèces de grande taille (*Aristida* spp., *Ctenium elegans*, *Andropogon gayanus*) ; plus tard enfin s'affirme la légumineuse *Zornia glochidiata*. Les graminées pérennes, représentées presque exclusivement par *Andropogon gayanus*, restent très peu abondantes, même aux stades âgés. En fait, la plupart des vieilles jachères correspondent à un état dégradé par l'homme, où la dynamique de succession ne s'exprime qu'imparfaitement. Des observations analogues ont été faites sous un climat semblable à Dalombedougou au Mali (Cissé *et al.*, 1993) et dans le delta intérieur du Niger (Hiernaux, 1983).

Centre régional d'endémisme soudanien

Sous six cents millimètres de précipitations moyennes annuelles

Dans la région de Maroua, au Nord du Cameroun, les herbacées adventices (*Digitaria ciliaris*, *Acalypha ciliata*, *Urochloa trichopus*, *Brachiaria lata*, etc.) dominantes pendant une année, sont remplacées jusqu'à la quatrième année environ par d'autres herbacées (*Setaria pumila*, *Zornia glochidiata*) ; le seul ligneux dominant à ce stade est *Piliostigma thonningii*, protégé dans les cultures (Donfack, 1993). D'autres ligneux, provenant de rejets de souche, se mettent en place à cette époque, mais leur densité reste très faible ; ce n'est que plus tard qu'apparaissent des espèces issues de graines. De cinq à vingt ans environ, ce sont les ligneux *Guiera senegalensis*, *Anogeissus leiocarpus* ou *Acacia seyal* qui deviennent dominants. Ils sont accompagnés des herbacées *Loudetia togoensis*, *Sporobolus festivus*, *Heteropogon contortus*, *Andropogon fastigiatus*... Dans les jachères de plus de vingt ans, ce sont *Sclerocarya birrea* ou *Acacia ataxacantha* qui dominent dans la strate arborée ; *Hygrophila auriculata* s'ajoute aux herbacées du stade précédent qui se maintiennent.

Sous huit à neuf cents millimètres de précipitations moyennes annuelles

À Bondoukuy, au Burkina Faso, la reconstitution de la savane se fait en vingt à trente ans environ ; quatre stades principaux peuvent être reconnus. Les adventices dominent la première année (graminées annuelles surtout, telles *Eragrostis tremula*, *Digitaria horizontalis*...). Au cours d'un deuxième stade, d'autres graminées annuelles s'imposent (*Eragrostis turgida*, *Brachiaria ramosa*...) tandis qu'apparaissent des graminées pérennes de transition (*Andropogon gayanus*) ; ces dernières dominent vers dix ans (troisième stade) avant de céder la place aux graminées pérennes de savane (quatrième stade) telles *Andropogon ascinodis*,

Diheteropogon amplexans, *Schizachyrium sanguineum* (Fournier, 1996; Hien, 1996; Devineau & Fournier, 1997; Fournier & Nignan, 1997). Ce n'est qu'en fin de succession que la diversité des ligneux est totalement reconstituée, mais de nombreuses espèces se rencontrent déjà dès cinq ans de jachère (Fournier *et al.*, 2000).

Centre régional d'endémisme guinéo-congolais

Sur défriche de forêt secondaire, sous mille deux cents à mille trois cents millimètres de précipitations par an

En zone de forêt semi-décidue de Côte-d'Ivoire, à Oumé, Gnahoua (1998) observe quatre stades de succession sur défriches de forêt secondaire. Les jachères de un ou deux ans ne comportent que des herbacées : *Sporobolus pyramidalis*, *Panicum* sp., etc. C'est alors que s'installe *Chromolaena odorata*, qui peut devenir envahissante et constituer pendant plusieurs années un véritable obstacle à la régénération forestière. De trois à sept ans dominant *Chromolaena odorata*, *Albizia zygia*, *A. adianthifolia*, *Baphia* spp., *Sterculia tragacantha*, *Solanum verbascifolium*. De huit à quinze ans, on observe un stade pré-ligneux à *Baphia* et *Albizia*. Le stade forestier à *A. adianthifolia* et *A. zygia* ne survient qu'après plus de quinze ans. Des végétations très semblables sont décrites par Devineau (1984) avec *Chromolaena odorata* et *Trema guineensis* vers trois ans, puis un fourré à *Baphia pubescens*, *Sterculia tragacantha* etc., vers dix à quinze ans. Il semble cependant que le stade à *Trema* tende à disparaître, en liaison avec la progression dans la région de *Chromolaena odorata*, qui prend peu à peu sa place (Gautier, 1992).

Sur défriche de savane, sous environ mille cinq cents millimètres de précipitations par an

Sur les plateaux Akposso du Togo, Guelly (1993, 1994) a observé l'évolution de la végétation de jachères de savanes vers une forme de forêt ombrophile guinéo-congolaise secondaire. Jusqu'à trois ans, la flore de la jachère est constituée essentiellement d'astérocées (*Microglossa pyrifolia*, *M. afzelii*, *Conyza bonariensis* et souvent *Chromolaena odorata*), mais les jeunes plants d'arbustes forestiers issus de graines en repos dans les cultures sont déjà présents (Guelly *et al.*, 1993). De quatre à huit ans, le stade à *Harungana madagascariensis* (avec *Trema guineensis* et *Vernonia colorata*) marque le passage de la savane à la forêt (Guelly *et al.*, 2000). De dix à quinze ans l'espèce dominante est une Euphorbiacée, *Margaritaria discoidea*, elle est accompagnée d'espèces des stades précédents. Après vingt ans, on observe une formation forestière à *Macaranga barteri* et *Xylopia aethiopica*. Certaines espèces des stades précédents s'y développent en sous-bois, de même que des lianes. Après vingt-cinq ans, stade ultime de développement de la jachère sur les plateaux Akposso, on retrouve la végétation des forêts avoisinantes, dominée par de grands arbres tels que *Pycnanthus angolensis*, *Canarium schweinfurthii*, *Milicia excelsa* et *Erythrophleum suaveolens*. Le sous-bois est alors souvent planté de caféiers. Dans les cas de pression limitée dans le temps, un retour à la savane au lieu d'une évolution vers la forêt est possible (Guelly, 1993).

Rappelons que la dynamique forêt-savane a fait l'objet de plusieurs travaux en Côte-d'Ivoire (Spichiger & Pamard, 1973; Hiernaux, 1975; Blanc-Pamard, 1979; Spichiger & Lassailly, 1981; Devineau *et al.*, 1984; Gautier, 1989, 1992) et au Bénin (Mondjannagni, 1969; Paradis, 1975; Paradis & Houngnon, 1977; Paradis *et al.* 1978; Profizi, 1982) dont Devineau (1984) a présenté une synthèse. Dans le « V baoulé » de Côte-d'Ivoire, la progression de la forêt sur la savane est souvent favorisée par l'implantation de cultures sur les lisières; cependant, quand la culture est mécanisée, une progression de la savane peut parfois être observée; le rôle décisif des brousses à *Chromolaena odorata* dans ces processus a été

étudié par Gautier (1992). Au Bénin, l'extension de la forêt aux dépens des zones cultivées est moins générale, les cas de savanisation anthropique semblent plus fréquents. Dans une région un peu moins arrosée de Côte-d'Ivoire (1 200 mm par an), Mitja (1992) observe également que la succession conduit souvent à des milieux plus denses en ligneux que la savane qui avait été défrichée.

Défriche de forêt sous mille quatre cents à mille neuf cents millimètres de précipitations par an

Rassemblant les données disponibles sur la forêt dense de Taï en Côte-d'Ivoire (Alexandre *et al.*, 1978 ; Kahn, 1978-a, 1978-b, 1983 ; Jaffré & de Namur, 1983), De Rouw (1991) donne une description synthétique de la reconstitution de la jachère. La végétation touffue qui fait suite à la période de culture acquiert rapidement une apparence forestière ; les arbres de jachère poussent en peuplement équienne. Sept à neuf ans après l'abandon cultural, les populations de *Macaranga hurifolia*, espèce pionnière dominante jusque-là, se détériorent car les individus atteignent alors leur taille maximale. Une seconde période de déclin, qui touche plusieurs espèces (principalement *Musanga cecropioides*, *Anthocleista nobilis*, *Harungana madagascariensis*), se rencontre vers dix-huit à vingt ans. Le trait marquant de la succession à ses débuts est ainsi davantage une disparition d'espèces qu'un enrichissement (Alexandre, 1989). Sous le climat un peu moins humide (1 400 mm) des plaines et basses pentes du Mont Nimba (500 à 800 m environ), Schnell (1998) observe un schéma proche, qui conduit à des forêts secondaires à *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia* spp., *Pycnanthus angolensis*, etc. et parfois *Lophira alata*. (Schnell, 1998).

Conclusion sur les exemples de succession

Le déroulement des successions est ainsi très variable ; les espèces diffèrent en fonction de la situation géographique du site, de son sol, de son état de dégradation ; la durée même du processus de reconstitution n'est pas identique dans tous les cas. Ce sont cette variabilité et ses causes qui vont être explorées dans la suite du texte. Dans chaque région, les successions sont visiblement très marquées par le cadre éco-climatique présenté plus haut, par d'autres facteurs du milieu naturel (notamment édaphiques), mais aussi par des contraintes imposées par l'homme.

La succession, stades et variations géographiques

Les espèces indicatrices des stades de la jachère et leurs variations géographiques

Une classification en trois stades : jeune jachère, jachère intermédiaire et jachère âgée (éventuellement accompagnée de durées indicatives) est adoptée pour présenter les résultats pays par pays. Un paragraphe est également consacré à l'influence de la phase de culture sur la composition floristique de la végétation du champ au moment de son abandon.

La variation des adventices des champs en fonction de la durée de culture

Au Nord du Cameroun, la flore adventice des champs cultivés est très liée au nombre d'années de culture qui ont précédé (Le Bourgeois, 1993). L'artificialisation, liée au travail du sol plus intense et à l'apport d'intrants, augmente évidemment avec la durée de la culture. Les adventices de champs jeunes sont principalement issues du milieu naturel environnant. La présence des pérennes (*Curculigo pilosa*, *Siphonocladus aethiopicus*, *Sporobolus festivus*, *Stylochiton* sp.) est caractéristique des parcelles de moins de deux ans, cultivées à la

main sans fumure et sans herbicide. Ensuite, la plupart des espèces pérennes disparaissent car elles ne supportent pas le travail du sol, qui est cependant favorable à la multiplication végétative de certaines d'entre elles. Les adventices de champ jeune laissent ensuite la place à une flore plus spécialisée, très liée aux itinéraires techniques employés, surtout s'il s'agit de culture attelée et qu'il y a épandage d'engrais minéral. Les annuelles sont toujours extrêmement nombreuses (*Digitaria horizontalis*, *Tridax procumbens*, *Commelina benghalensis*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Ipomoea eriocarpa*, *Pennisetum pedicellatum*). L'une des espèces les plus caractéristiques de ce stade est *Commelina benghalensis*. Quand les parcelles ont connu la culture attelée, voire motorisée, pendant plus de dix ans, ainsi que des épandages d'herbicides et d'engrais à forte dose, c'est encore un autre groupe d'espèces qui apparaît.

Au Burkina Faso, sous huit à neuf cents millimètres de pluie, Djimadoum (1993) observe de même un lien entre la flore d'adventices des cultures et la durée de culture. Les adventices de la première année de culture sont *Scoparia dulcis*, *Corchorus tridens*, *Curculigo pilosa*, *Stylochiton warneckei* et parfois *Pennisetum pedicellatum*. Si la parcelle est proche d'une vieille jachère, *Andropogon pseudapricus* et *Spermacoce stachydea* peuvent apparaître dès la deuxième année. La troisième année viennent *Digitaria horizontalis* et *Dactyloctenium aegyptium*. Les champs cultivés depuis moins de cinq ans se caractérisent par une graminée (*Rottboellia exaltata*), quelques légumineuses (*Crotalaria goreensis*, *Alysicarpus rugosus*, *Indigofera paniculata*) et diverses autres phorbes (*Ampelocissus pentaphylla*, *Ipomoea eriocarpa*, *Acanthospermum hispidum*, *Celosia trigyna*, *Triumfetta rhomboidea*, *Leucas martinicensis*, *Ceratotheca sesamoides*, *Cochlospermum tinctorium*, *Kohautia senegalensis* et *Vicoa leptoclada*). Les champs âgés de plus de cinq ans sont caractérisés par un nombre plus élevé de graminées (*Digitaria gayana*, *Eragrostis ciliaris*, *E. tremula*, *E. aspera*, *Schizachyrium exile*, *Microchloa indica*, *Imperata cylindrica*, *Andropogon pseudapricus*, *Brachiaria lata*, *Chloris pilosa*, *Setaria pallide-fusca*, *Pennisetum pedicellatum*, *Hackelochloa granulalis*), une cyprèsacée (*Fimbristylis exilis*), deux légumineuses (*Alysicarpus zeheri*, *A. ovalifolius*) et d'autres phorbes (*Euphorbia hirta*, *Hyptis spicigera*, *Vernonia pauciflora*, *Buchnera hispida*, *Polycarpaea corymbosa*, *Mitracarpus villosus*, *Corchorus olitorius*, *Biohytium petersianum*, etc.).

D'autres travaux, qui seront détaillés plus loin, mettent l'accent sur la diminution du nombre d'individus et d'espèces de ligneux quand la durée de culture augmente.

Végétaux indicateurs des stades postculturels au Cameroun

Sur l'ensemble des stations étudiées sur un gradient de pluviosité de six cents à mille deux cents millimètres environ, trois groupes d'espèces se dégagent (Donfack *et al.*, 1995 ; Donfack, 1998-a). Les espèces du premier groupe, liées aux cultures, sont surtout des phorbes qui seront rapidement remplacées par les espèces de jachère (*Commelina benghalensis*, *Leucas martinicensis*, *Acalypha ciliata*) ou qui persisteront plusieurs années avant de disparaître (*Corchorus tridens*, *Ipomoea eriocarpa*) ; dans ce groupe, la seule graminée est *Eragrostis aspera*. Un deuxième groupe caractérise les jachères de un à huit ans environ ; certaines espèces apparaissent dès l'abandon cultural, ce sont surtout des graminées (*Melinis repens*, *Eriochloa fatmensis*, *Aristida hordeacea*, *A. adscensionis*), mais aussi quelques phorbes (*Cassia obtusifolia*, *Waltheria indica*). D'autres graminées annuelles (*Pennisetum pedicellatum*, *P. polystachyon*, *Andropogon pseudapricus*) ou pérennes (*Andropogon gayanus*) et des ligneux issus de rejets (*Annona senegalensis*, *Combretum glutinosum*), apparaissent un peu plus tard.

Végétaux indicateurs des stades postculturels au Burkina Faso

Hien (1996) donne une liste d'espèces caractéristiques des différents stades de jachère dans l'Ouest du Burkina Faso. De fait, le facteur cultural qui influence le plus la composition floristique des jachères de moins de six ans est la durée de leur dernière mise en culture (Hien, 1996 ; Fournier *et al.*, 2000). Cependant, plus la reconstitution avance, moins cette influence est perceptible.

Les adventices liées aux très jeunes jachères disparaissent rapidement (*Corchorus tridens*, *C. olitorius*, *Hyptis spicigera*, *Fimbristylis exilis*) ou persistent un certain temps (*Mitracarpus scaber*, *Commelina benghalensis*, *Eragrostis tremula*, *Striga hermontheca*, *E. ciliaris*, *Digitaria horizontalis*, *Leucas martinicensis*, *Chasmopodium caudatum*). D'autres espèces vont atteindre leur fréquence maximale vers trois ans puis disparaître peu à peu (*Cyperus esculentus*, *Eragrostis turgida*, *Brachiaria ramosa*, *Indigofera sessilifolia*, *Schoenefeldia gracilis*, *Indigofera hirsuta*, *I. lepriouri*, *Ampelocissus grantii*, *Sida ovata*) ou rester peu abondantes (*Brachiaria distichophylla*, *Tephrosia pedicellata*, *Evolvulus alsinoides*, *Chloris pilosa*, *Sida alba*). Dans les jachères de moins de six ans, on rencontre déjà plus de cinquante espèces ligneuses dont les plus fréquentes sont *Vitellaria paradoxa*, *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora*, *Piliostigma thonningii* et *Parkia biglobosa*, mais leur abondance est très faible, excepté pour la première (Fournier *et al.*, 2000). Une partie des espèces caractéristiques des vieilles jachères et de la savane apparaissent ou se développent au cours des cinq à huit premières années d'abandon cultural (*Andropogon fastigiatus*, *A. gayanus*, *Schizachyrium platyphyllum*, *Waltheria indica*, *A. pseudapricus*, *Digitaria debilis*, *Brachiaria stigmatisata*, *Paspalum scrobiculatum*, *Ctenium elegans*). Les autres se développent plus tard : il s'agit des herbacées *Andropogon ascinodis*, *Cymbopogon schoenanthus*, *Ctenium newtonii*, *Diheteropogon amplexans*, *Schizachyrium sanguineum*, *Loudetia simplex*, etc.) et plus de vingt espèces ligneuses dont *Pericopsis laxiflora*, *Lannea microcarpa*, *Anogeissus leiocarpus*, *Grewia mollis*, *Burkea africana*, *Khaya senegalensis*, etc. (Ouédraogo, 1993).

Végétaux indicateurs des stades postculturels au Sénégal

Au Sénégal, Koita (1998) a étudié trois zones climatiques. Au Sénégal oriental, sous huit à neuf cents millimètres de précipitations annuelles, il distingue deux groupes d'espèces indicatrices. Le premier rassemble des espèces caractéristiques des jachères très récentes qui vont disparaître progressivement à partir : de la troisième année (*Corchorus tridens*, *Mitracarpus villosus*, *Acanthospermum hispidum*, *Citrullus lanatus*, *Chloris pilosa*, *Striga hermontheca*) ; de la cinquième année (*Digitaria horizontalis*, *Eragrostis tremula*, *Hibiscus diversifolius*, *H. asper*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Digitaria velutina*, *Alysicarpus rugosus*, *Indigofera dendroides*, *Kohautia grandiflora*) ; de la dixième année (*Waltheria indica*, *Terminalia avicennioides*, *Alysicarpus rugosus*). Le deuxième groupe est constitué par des espèces de vieilles jachères d'environ dix à vingt ans et de savanes (*Cochlospermum planchonii*, *Strychnos spinosa*, *Diheteropogon amplexans*, *Cordyla pinnata*, *Maytenus senegalensis*, *Stylochiton hypogaeus*) ou plus âgées encore (*Triumfetta pentandra*, *Rottboellia exaltata*, *Bombax costatum*).

En Haute-Casamance, sous environ mille cent millimètres de précipitations annuelles, les adventices qui disparaissent dès la troisième année d'abandon cultural sont : *Kohautia grandifolia*, *Corchorus tridens*, *Striga hermontheca*, *Jacquemontia tamnifolia*, *Sesbania pachycarpa*, *Merremia pinnata*, *Acanthospermum hispidum*, *Eragrostis tremula*, *Tephrosia linearis*, *Mitracarpus villosus*. Celles qui persistent jusqu'à la dixième année sont : *Dactyloctenium aegyptium*, *Digitaria horizontalis*, *Elionurus elegans*, *Euphorbia hirta*, *Terminalia avicennioides*. Les jachères de plus de dix ans sont caractérisées par : *Pennisetum pedicellatum*, *P. subangustum*, *Panicum gracilicaule*, *Hackelochloa granularis*, *Setaria*

pallide-fusca, *Dioscorea praehensilis*, *Triumfetta pentandra*, *Pterocarpus erinaceus*, *Cassia sieberiana*, *Combretum nigricans* et *C. glutinosum*. Dans les vieilles jachères et savanes, on rencontre : *Lippia chevalieri*, *Vitex madiensis*, *Baissea multiflora*, *Stereospermum kunthianum*, *Prosopis africana*, *Lannea acida*, *Pandiaka heudelotii*, *Brachiaria deflexa*, *Stylochiton hypogaeus*, *S. warneckeii*, *Crotalaria comosa*.

En Basse-Casamance, sous environ mille deux cents millimètres de précipitations par an, un premier groupe est composé d'adventices des dernières cultures et d'espèces qui apparaissent puis sont éliminées entre trois et cinq ans d'abandon environ (*Digitaria velutina*, *Chrozophora senegalensis*, *Ipomoea eriocarpa*, *Indigofera macrocalyx*, *Sida stipulosa*, *Eragrostis tremula*, *Cassia obtusifolia*, *Hibiscus asper*, *Tephrosia pedicellata*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Hyptis spicigera*, *Cassia sieberiana*, *Newbouldia laevis*). Un deuxième groupe, composé d'adventices, d'autres herbes et de jeunes ligneux, est lié à la période trois à cinq ans (*Ipomoea pileata*, *Allophyllus africanus*, *Tephrosia platycarpa*, *Andropogon gayanus*, *Terminalia macroptera*, *Guiera senegalensis*, *Icacina senegalensis*). Dans le troisième groupe, qui correspond en gros à la période dix à vingt ans, les ligneux prennent davantage d'importance (*Pandiaka heudelotii*, *Hyptis suaevolens*, *Cassia mimosoides*, *Urena lobata*, *Monechma ciliatum*, *Spermacoce stachydea*, *Setaria pallide-fusca*, *Blepharis maderaspatensis*, *Parkia biglobosa*, *Lannea acida*, *Holarrhena floribunda*, *Acacia macrostachya*, etc.). Les espèces liées aux jachères très anciennes et forêts sont : *Panicum kerstingii*, *Andropogon pseudapricus*, *Justicia kotschyii*, *Cissus rufescens*, *Merremia tridentata*, *Uvaria chamae*, *Bridelia micrantha*, *Hannoa undulata*, *Prosopis africana*, *Detarium guineense*.

Végétaux indicateurs des stades postculturels au Mali

Au Mali, sous une pluviosité de sept à huit cent millimètres par an, Yossi (1996) distingue également trois groupes d'espèces. Les adventices de champs cultivés sont surtout des herbacées, les quelques ligneux de ce groupe sont des espèces rejetant de souche qui se sont maintenues pendant la culture ; les espèces herbacées vont soit disparaître très rapidement après l'abandon (*Mitracarpus villosus*, *Leucas martinicensis*, *Eragrostis tremula*, *Cucumis melo*) soit se maintenir dans la jachère jeune (*Cochlospermum tinctorium*, *Sporobolus festivus*, *Physalis angulata*, *Stereospermum kunthianum*). Les espèces de très jeunes jachères, espèces transitoires qui vont rapidement disparaître, sont surtout des herbacées (*Schizachyrium exile*, *Cenchrus biflorus*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Spermacoce chaetocephala*), mais aussi l'espèce ligneuse *Guiera senegalensis*. Le groupe qui succède dans le temps comporte des ligneux (*Dichrostachys cinerea*, *Albizia chevalieri*) et l'herbacée annuelle *Ctenium elegans*. Il marquerait une amélioration de la fertilité chimique du sol. Le dernier groupe comporte des espèces déjà discrètement présentes aux stades de culture et de jeune jachère, mais qui atteignent leur maximum après vingt ans de repos. Il s'agit de quelques espèces herbacées (*Diheteropogon hagerupii*, *Andropogon pseudapricus*, *Setaria pallide-fusca*) et d'une quinzaine d'espèces ligneuses. La graminée pérenne *Andropogon gayanus* n'apparaît également qu'après vingt ans.

Les espèces indicatrices de l'âge de la jachère sont en partie différentes selon les sols. Parmi les adventices des cultures et espèces de très jeunes jachères, *Physalis angulata* et *Sporobolus festivus* sont propres aux sols limoneux, *Corchorus tridens*, *Striga hermonthea*, *Cucumis melo*, *Stereospermum kunthianum* et *Vitellaria paradoxa* aux sols limono-sableux. Pour les espèces de début de jachère (un à quatre ans environ), *Alysicarpus ovalifolius*, *Crotalaria macrocalyx*, *Dichrostachys cinerea*, *Guiera senegalensis* et *Securinega virosa* sont propres aux sols limoneux et *Cenchrus biflorus* et *Leptadenia hastata* sont propres aux sols limono-sableux. Pour les espèces de jachère d'âge moyen, *Pterocarpus erinaceus*, *Feretia apodanthera* et *Combretum nigricans* sont présentes sur sols limono-sableux ; *Diheteropogon hagerupii* et *Setaria pallide-fusca*, sur sols limoneux. Pour les stades âgés, *Termini-*

nalía avicennioides, *Strychnos spinosa*, *Combretum fragrans*, *Andropogon gayanus*, *Setaria pallide-fusca* sont propres aux sols limono-sableux ; *Anogeissus leiocarpus*, *Lannea* spp., *Pterocarpus erinaceus*, *Entada africana*, *Acacia macrostachya*, *Hibiscus asper*, *Ximénia americana*, aux sols limoneux. Notons que *Combretum ghasalense*, déjà abondant au stade de la culture, restera dominant au-delà de vingt ans (Yossi *et al.*, 1998).

Végétaux indicateurs des stades postculturels en Côte-d'Ivoire

Dans la région de Booro-Borotou près de Touba, Mitja (1992) observe que *Trema guineensis*, *Daniellia oliveri*, *Piliostigma thonningii*, *Terminalia macroptera* sont typiques des jeunes jachères jusqu'à environ dix ans, alors que *Crossopteryx febrifuga*, *Hymenocardia acida*, *Afrormosia laxiflora*, *Lophira lanceolata* sont plus abondants dans les jachères anciennes. Le caractère indicateur des ligneux s'exprime davantage par un stade de développement particulier ou par la densité de leur population que par leur simple présence. Ainsi *Uapaca togoensis* à l'état adulte dans les jachères indique-t-il que le site n'a pas été cultivé depuis une vingtaine d'années. En revanche, une forte densité de *Piliostigma thonningii* indique une jachère de moins de trente ans. *Trema guineensis* n'existe pas en savane naturelle ; sa présence en grand nombre dans un champ peut être interprétée comme le témoin d'un cycle cultural antérieur (Mitja, 1992). Il s'agit d'une espèce forestière, dont les graines persistent très longtemps dans le sol et dont le cycle s'effectue en milieu ouvert à l'occasion des chablis (Alexandre, 1978, 1989). Ces caractéristiques lui permettent de s'implanter dans les jachères de savane et de s'y maintenir grâce à une certaine résistance au feu (capacité à rejeter de souche).

La nature des liens entre présence ou dominance des espèces et durée d'abandon cultural

Les travaux réalisés dans les diverses zones climatiques et dans plusieurs pays montrent que les divers stades de la succession possèdent toujours des espèces propres. Le plus souvent, une espèce est considérée comme indicatrice du temps de jachère lorsque sa présence caractérise une étape donnée de la succession. Cette espèce influence ou non la physionomie de la jachère, car elle n'est pas nécessairement dominante (Bodian *et al.*, 1998). Dans certains cas cependant, c'est la *dominance* de l'espèce (déterminant ainsi un faciès physionomique) qui caractérise une étape de la reconstitution postculturelle, la même espèce peut se rencontrer à d'autres stades, mais sans dominance (Mitja, 1992 ; Fournier *et al.*, 2000).

L'étape atteinte est certes très liée à la durée d'abandon, mais plusieurs travaux ont aussi montré la grande influence des facteurs d'utilisation des jachères sur leur rapidité de reconstitution (Dembélé, 1996 ; Donfack, 1998-a). Certains états – et certaines espèces qui leurs sont liées – marquent une durée minimale d'abandon cultural, mais la durée réelle peut être bien plus longue, car des blocages peuvent survenir (Kahn, 1982 ; Telahigue *et al.*, 1987 ; Fournier *et al.*, 2000). Par ailleurs, comme nous allons le voir en détails plus loin, d'autres facteurs, comme le facteur édaphique, peuvent intervenir tout autant que la durée d'abandon pour déterminer la nature des espèces et la rapidité de la reconstitution du milieu.

N'oublions pas que même si le lien entre la composition de la végétation d'un site et la durée d'abandon postcultural paraît net, il n'est qu'indirect ; le véritable déterminant est l'état des facteurs du milieu après cette période de repos. La classique notion de niche écologique permet de formuler ceci de façon plus précise. La présence d'une espèce à un endroit donné montre que les conditions de sa niche écologique y sont réalisées (Hutchinson, 1957). Cela signifie tout d'abord que les facteurs abiotiques du milieu sont dans un état compatible avec la gamme de tolérance physiologique de l'espèce considérée (notion de niche fondamentale), mais aussi que le réseau d'interactions avec les autres espèces (y

compris l'Homme) est tel qu'elle peut se maintenir (pour les jachères, voir notamment Fournier & Nignan, 1997). La question des espèces indicatrices est ainsi celle de la transformation du milieu physique et biologique au cours de la succession et des mécanismes qui la provoquent ou la permettent; ces questions seront abordées plus loin avec les modèles théoriques.

L'influence du gradient éco-climatique dans les jachères

Tout comme pour les zones peu anthropisées, le cadre floristique, fonctionnel et structurel imposé par le climat marque fortement la végétation des milieux cultureux ou postcultureux et sa dynamique.

Le gradient floristique nord-sud

Dans les savanes du Nord du Cameroun, Le Bourgeois (1993) note des variations sensibles de la flore des adventices des champs cultivés selon la zone phytogéographique. Certaines espèces, comme *Digitaria horizontalis*, *Pennisetum pedicellatum* ou *Mitracarpus villosus*, se rencontrent dans l'ensemble de sa zone d'étude. D'autres se cantonnent au secteur le plus septentrional (sahélien et nord-soudanien) comme *Dactyloctenium aegyptium*, *Spermacoce stachydea*, *Cyperus rotundus*, etc. D'autres encore ont des préférences médio-soudaniennes comme *Tridax procumbens*, *Rottboellia cochinchinensis*, etc. Toujours au Nord du Cameroun, Donfack (1998-b) constate que la flore des jachères diffère en fonction de la zone climatique. Il distingue trois groupes de plantes, qui correspondent en gros aux pluviosités annuelles mille deux cents, huit cents et six cents millimètres, bien que l'influence des sols module aussi la répartition des espèces. Sur vertisols, par exemple, *Acacia polyacantha*, *Hibiscus panduriformis* et *Fimbristylis cioniana* sont caractéristiques de la zone qui reçoit six cent cinquante à sept cent cinquante millimètres de pluie par an, tandis que *Alysicarpus ovalifolius*, *Faidherbia albida*, *Pandiaka involucrata*, *Acalypha setigalis*, *Spermacoce radiata*, etc. le sont de la zone qui reçoit moins de six cent cinquante millimètres. Certaines autres espèces, comme *Zornia glochidiata*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Spermacoce stachydea*, *Spermacoce ruelliae*, ont cependant une large amplitude écologique vis-à-vis de ce facteur.

Dans les jachères de moins de cinq ans du Sénégal, Koita (1998) observe une flore herbacée assez ubiquiste (*Digitaria horizontalis*, *Mitracarpus villosus*, *Acanthospermum hispidum*, *Alysicarpus rugosus*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Striga hermonthea*, etc.), mais une flore ligneuse propre aux différentes zones climatiques : *Combretum glutinosum* au Sénégal oriental, *Combretum geitonophyllum* et *Terminalia macroptera* en Haute-Casamance et *Guiera senegalensis* en Basse-Casamance.

Au Mali, Roux (1996) observe également que certaines espèces ligneuses différencient les deux sites où elle travaille : *Borassus aethiopum*, *Ziziphus mauritiana*, *Z. mucronata*, *Acacia seyal*, etc., pour Missira (environ 750 mm annuels de pluie) et *Combretum lecardii*, *Terminalia macroptera*, *Burkea africana*, sur Gouani (800 à 1 000 mm annuels de pluie).

La variation floristique le long d'un gradient climatique en forêt humide de Taï en Côte-d'Ivoire est connue depuis longtemps (Schnell, 1952; Mangenot, 1955; Aubréville, 1957; Guillaumet, 1967; De Rouw, 1991).

Le gradient fonctionnel nord-sud

Bien que la rareté des données de production ne permette pas une généralisation très sûre (on ne dispose généralement que de données de phytomasse qui ne représentent qu'une approximation plus ou moins précise de la production, comme l'ont montré notamment les travaux de Fournier, 1991), il semble bien exister une certaine homogénéité par région

climatique. Ainsi, la production herbacée nette des jachères relativement peu dégradées de la région de Bondoukuy, au Burkina Faso, est presque la même que celle des milieux de savane peu anthropisés (Fournier, 1994); en revanche, la composition floristique des deux types de milieux est bien différente. Dans le delta intérieur du Niger au Mali, Hiernaux (1983) observe également que la production des stades postculturels sahéliens est du même ordre que celle du tapis herbacé originel. Dans la mesure où d'autres facteurs limitants – comme un épuisement du sol – n'interfèrent pas, c'est la potentialité éco-climatique de croissance liée à la région qui est exprimée et l'on observe dans les jachères un gradient de production croissante depuis le Sahel jusqu'aux régions périforestières (voir Achard *et al.*, 2000; Alexandre & Kairé, 2000).

Des différences dans les vitesses de reconstitution sont en outre très visibles le long du gradient. De manière générale, la reconstitution postculturelle prend d'autant plus de temps que le climat est plus sec. Le long du gradient climatique nord-sud en Côte-d'Ivoire, on peut admettre que, toutes conditions égales par ailleurs, la vitesse d'évolution est proportionnelle à la longueur de la saison des pluies (César 1993). Une savane boisée sur sol sablo-argileux met entre vingt et vingt-cinq ans pour se reconstituer à Bouaké (8 à 9 mois de saison des pluies), il lui faudra vingt-cinq à trente ans à Korhogo (6 mois de saison des pluies).

Certaines caractéristiques structurales générales de la végétation sont également liées au gradient climatique. Donfack (1998-a) remarque ainsi que dans les jachères du Cameroun, les zones les plus sèches se caractérisent par l'abondance des herbacées annuelles, la rareté des herbes pérennes, l'abondance des épineux dans la strate ligneuse. Cette observation vaut pour tous les pays de la zone considérée. Les aspects structurels, fonctionnels et même floristiques ne sont pas indépendants bien évidemment. Le caractère annuel des herbacés, marqué souvent par une morphologie adaptée, correspond à un mode de fonctionnement particulier et le caractère épineux des ligneux est souvent lié à leur appartenance à certaines familles botaniques et à certains types d'adaptation physiologiques.

Succession des types biologiques et morphologiques dominants

Bien que chaque zone climatique montre certaines particularités, la succession de dominance des espèces présente partout des aspects et mécanismes communs, qui se traduisent par des étapes à physionomies plus ou moins distinctes, reconnues aussi bien en savane (Donfack, 1993; Fournier, 1996; etc.) qu'en forêt plus ou moins humide (Alexandre *et al.*, 1978; Devineau, 1984; Gnahoua, 1998; etc.). La succession des espèces s'accompagne de celle des différents types biologiques (herbes annuelles dont beaucoup de phorbes, herbes pérennes, ligneux bas, ligneux hauts). Elle a été maintes fois décrite dans ses grandes lignes, tant en région tempérée (Keever, 1950; Horn 1974; Grime 1979; etc.) qu'en Afrique tropicale forestière (De Namur, 1978; Guillaumet, 1978; Hall & Okali, 1979; Aweto, 1981; Adedeji, 1984; Alexandre, 1989; Mitja & Hladik, 1989; Mitja, 1992) ou sèche (Zoungrana, 1991; Diatta & Matty, 1993; Guelly, 1993; Ouadba, 1993; Yossi & Dembele, 1993; Zoungrana, 1993; Devineau & Fournier, 1997; etc.). Cette succession des morphologies est généralement liée à une évolution des stratégies dominantes pour l'utilisation du milieu et la régénération.

Une première étape correspond au développement des populations d'herbacées adventices en place dans les cultures. Ces espèces, favorisées par les conditions de milieu laissées par la mise en culture, en particulier par le caractère meuble du sol, sont capables de produire beaucoup de graines et donc d'envahir le milieu momentanément. Dans les régions les plus humides, des graines d'espèces forestières pionnières héliophiles (à très longue durée de conservation et à germination étalée dans le temps) sont également déjà présentes à ce stade (Alexandre, 1989; De Rouw, 1991) et commencent à germer, si bien que l'installation des groupes herbacés sous-arbustifs et arbustifs est concomitante (Alexandre, 1982). Dans les

savanes du Nord du Cameroun, Donfack (1998-a) observe que la phase de culture est principalement occupée par les espèces herbacées annuelles à feuilles larges (phorbes ou latifoliées); les jachères jeunes (un à quatre ou cinq ans), par les graminées annuelles à feuilles plus étroites. Somé (1996) observe que le type biomorphologique uniculmaire (Descouings, 1976; Boudouresque, 1995), qui correspond à un enracinement en un seul point, une faible occupation au sol, un axe unique ou des axes peu nombreux, est très bien représenté dans les débuts de jachère jusqu'à cinq ans environ (*Spermacoce stachydea*, *Tephrosia bracteolata*, *Digitaria lecardii*, *Cassia mimosoides*). Au cours de cette première étape, les croûtes superficielles pédologiques et microbiotiques, constituées à partir de populations de cyanobactéries, d'algues vertes, de lichens et de bactéries, peuvent également jouer un rôle très important de modificateurs du sol, au moins au Sahel (Malam Issa, 1999).

Au cours d'une deuxième étape, on assiste au développement de populations ligneuses. Il s'agit d'espèces intentionnellement conservées par les cultivateurs lors du défrichage, mais aussi d'espèces qui, bien que coupées lors du défrichage, ont subsisté dans les champs car elles sont particulièrement tolérantes aux perturbations liées à la culture (espèces rejetant de souche). Dans les zones plus humides, ce sont aussi les espèces ligneuses héliophiles qui ont germé lors du stade précédent. Dans les savanes, des graminées annuelles plus adaptées aux savanes ont remplacé les espèces messicoles et les premières graminées pérennes s'implantent. Cette étape correspond au remplacement progressif (entre six et vingt ans environ) du type biomorphologique uniculmaire par le type thérophyte cespiteux, qui présente une ramification basale importante, des entre-nœuds courts et une occupation dense au sol (*Andropogon pseudapricus*, *Brachiaria distichophylla*, *Setaria pallide-fusca*, *Hackelochloa granularis*, *Pennisetum pedicellatum*, *Cyperus* spp., etc.).

Au cours d'une troisième étape, s'implantent des espèces ligneuses ou herbacées issues de graines venues de l'extérieur; qui rencontrent alors des conditions conformes à leur niche écologique. En effet, le milieu s'est modifié à partir de l'abandon du champ, c'est-à-dire à partir de la cessation des perturbations liées à la culture (sarclage, épandage d'engrais, ameublissement du sol). Ces nouvelles espèces proviennent de biocénoses environnantes. Les adventices présentes dans les stades antérieurs subissent une exclusion compétitive et voient les réserves de leurs graines dans le sol s'épuiser.

Au cours d'une quatrième étape, on assiste au développement et à l'arrivée à maturité de ces espèces nouvellement implantées, cela dans les nouvelles conditions de milieu qui correspondent au développement de l'ombrage, probablement aussi à des modifications du sol (voir Somé & De Blic, 1997). À nouveau, les phénomènes de compétition inter- et intra-spécifique vont jouer, entraînant de nouvelles exclusions, l'évolution se poursuivant jusqu'à un état apparemment stable. Les vieilles jachères sont dominées par les herbacées pérennes et les ligneux pyrotolérants. C'est la période (au-delà de dix ou vingt ans) où le type hémicryptophyte cespiteux prend l'avantage avec la dominance des espèces pérennes (*Andropogon gayanus*, *A. ascinodis*, *Fimbristylis* spp., etc.); dans ce type biomorphologique, le tallage renforce encore la structure dense à la base, déjà observée dans le type uniculmaire. La densification progressive du milieu en espèces ligneuses est notée par beaucoup d'auteurs. En savane, la densité des ligneux atteint son maximum vers dix à vingt ans d'abandon. On explique la baisse qui apparaît après vingt ans par l'effet dépressif des ligneux devenus grands sur les plus jeunes ainsi que par la diminution de capacité à rejeter chez les individus âgés (Ouedraogo, 1985; Devineau, 1986; Yossi *et al.*, 1998).

La durée des étapes varie en fonction du climat et de l'intensité de la pression exercée sur le milieu par les activités des populations. En effet, un autre point commun à tous les sites est que les jachères sont soumises à diverses utilisations pendant leur reconstitution postculturale (pâturage, ramassage et coupe de bois, récolte de diverses espèces herbacées, chasse).

Schéma synthétique de la succession en Afrique tropicale

Le schéma synthétique théorique de la figure 1 représente la succession des types végétaux dominants dans l'espace – depuis le Sahel jusqu'à la forêt humide – et dans le temps – depuis l'abandon du champ jusqu'à la reconstitution totale. Le facteur le plus contraignant est différent pour chaque zone éco-climatique : sécheresse climatique pour le Sahel ; feu pour les savanes ; limitation de l'éclairement pour les forêts. En fonction des contraintes principales, la succession ne présente, dans chaque région, qu'une partie des formes végétales possibles. En forêt humide, les stades herbacés sont plus ou moins tronqués et les herbacées pérennes totalement absentes ; la succession met surtout en jeu plusieurs vagues de ligneux. En savane, les stades herbacés sont bien développés, mais les ligneux, qui n'atteindront jamais des recouvrements très forts, sont seulement des pyrotolérants. Au Sahel, où prédominent des herbacées annuelles, la succession est à peine visible car, même en dehors de toute reconstitution postculturale, les dominantes changent déjà d'une année à l'autre en fonction des conditions climatiques propres du moment (Grouzis, 1988) ; la succession est tronquée, les ligneux sont peu abondants ainsi que les herbes pérennes.

La succession aboutit ainsi dans chaque région à la mise en place comme dominantes des types biologiques et fonctionnels les mieux adaptés au milieu : arbres sciaphiles dans les climats humides ; herbes pérennes dans les savanes brûlées ; herbes annuelles dans les régions les plus sèches. La situation phytogéographique et climatique d'un site constitue un cadre fortement contraignant pour la végétation postculturale et sa dynamique.

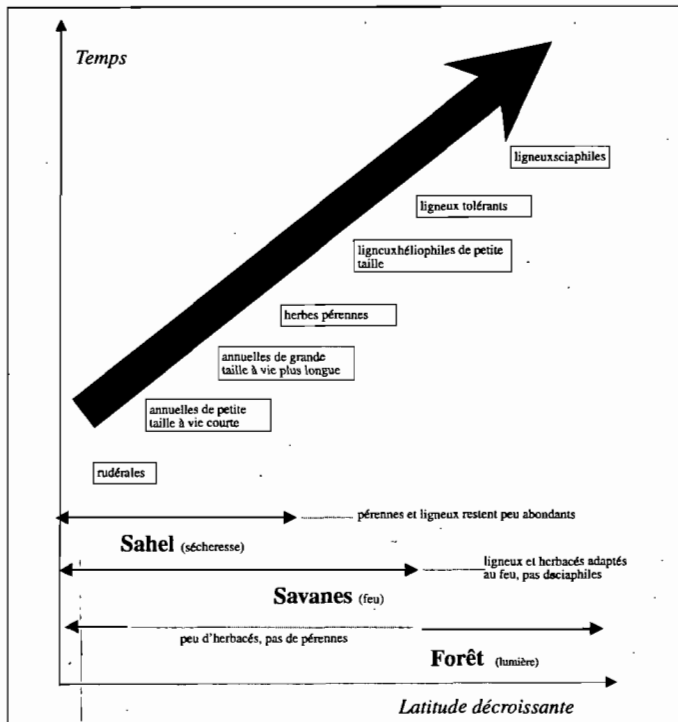


Figure 1. Succession des formes végétales dans le temps au cours de la succession postculturale sur le gradient éco-climatique ouest-africain. Entre parenthèses : facteur le plus contraignant de la zone éco-climatique.

Principaux déterminants de la variabilité des successions

Les successions postculturales sont sous l'influence conjuguée de divers facteurs ; comme on l'a vu, le gradient climatique est le plus fortement déterminant. En dehors de la durée d'abandon cultural, la composition et la structure de la végétation, à un moment donné dans une jachère donnée, dépend de toute une série d'autres facteurs. Il s'agit des caractéristiques édaphiques du site, des pratiques culturales passées (types de défrichement, d'entretien des parcelles, etc., au cours du dernier cycle cultural mais aussi des précédents), de l'utilisation des jachères depuis l'abandon. Chacun de ces facteurs va être examiné en détail, mais le caractère hautement variable de l'impact de ces divers facteurs dans l'espace et les effets paysagers très importants qui en résultent nous amèneront à considérer séparément les aspects plus particulièrement spatiaux de la variabilité des successions.

Le substrat édaphique

La quasi-totalité des études sur la végétation postculturale montrent qu'après le climat, c'est le substrat édaphique qui influence le plus fortement la variabilité des successions. Il agit sur la composition floristique (nature des taxons et richesse des communautés) et sur la structure de la végétation. Ce lien de la composition floristique avec le sol peut être considéré à deux niveaux : celui des communautés végétales et celui des espèces. Par ailleurs, plusieurs études montrent des variations de la durée ou de la nature de la succession en fonction du sol, ce que l'on peut considérer comme un effet fonctionnel lié au substrat édaphique.

Lien des communautés végétales avec le substrat édaphique

Influence du substrat édaphique sur la composition floristique des communautés

Au Cameroun, quelle que soit la zone climatique considérée (entre 600 et 1 200 mm de pluies par an environ), on peut distinguer deux grands types de formations végétales : celle dominées par les combrétacées sur sols sableux et celles dominées par les épineux (surtout des légumineuses) sur sols argileux (Donfack, 1998-a). Cette écologie différente des combrétacées et des légumineuses (et, chez ces dernières, des mimosacées et des césalpiniacées notamment) illustre le rôle des facteurs phylogénétiques dans le comportement adaptatif des espèces comme le montre Devineau (1999-b).

Les formations à combrétacées des sols ferrugineux tropicaux à texture sableuse sont dominées par *Terminalia macroptera*, *T. laxiflora*, *Vitellaria paradoxa* et *Andropogon gayanus* dans les sites les plus méridionaux (vers 1 200 mm de précipitations annuelles). Dans les sites intermédiaires (vers 800 mm) ce sont *Combretum* spp., *Anogeissus leiocarpus*, *Loudezia togoensis* et *Sporobolus festivus*. Enfin dans les sites les plus septentrionaux (vers 600 mm), les principales espèces sont *Guiera senegalensis*, *Zornia glochidiata* et *Cenchrus biflorus*. *A. leiocarpus*, qui existe dans les trois régions, présente un gradient de densité de peuplements décroissant du sud au nord.

Sur sol argileux (vertisols), les formations sont des savanes sèches à épineux. Leurs principales espèces sont *Acacia polyacantha*, *Rottboellia cochinchinensis* et *Andropogon gayanus* sous 1 200 mm, *Acacia* spp., *Capparis* spp., *Andropogon pinguipes* et *Merremia emarginata* sous huit cents millimètres de pluie, *Acacia* spp., *Combretum aculeatum*, *Andropogon fastigiatus* et *Schoenefeldia gracilis* sous six cents millimètres de pluie.

Conformément au gradient fonctionnel déjà présenté, la strate herbacée associée est à base de graminées pérennes au sud, mais d'annuelles au nord, dans les deux types de formation.

Au Nord du Bénin, la texture, la composition chimique et la nature du sol se révèlent des facteurs très explicatifs de la répartition des phytocénoses (jachères et milieux non cultivés), notamment des hiérarchies phytosociologiques supérieures, alliances et formations végéta-

les (Sinsin, 1996). Le pouvoir discriminant des facteurs pédologiques est moindre pour les associations, dont la discrimination nécessite l'ajout d'autres facteurs, notamment ceux relatifs à l'action anthropique.

Plusieurs études de type phytosociologique ont été réalisées dans la région de Bondoukuy, au Burkina Faso, sous huit cents millimètres annuels de pluie. L'organisation d'ensemble de la végétation est liée aux deux grands types de sols, gravillonnaires ou non (Devineau & Fournier, 1997). Si l'on considère séparément les divers stades de la reconstitution post-culturelle, l'importance du substrat édaphique apparaît encore. Parmi les divers facteurs pris en considération, c'est presque toujours l'un de ceux qui sont liés au sol qui se révèle le plus fortement déterminant, bien avant l'âge de la jachère ou les facteurs cultureux. Ainsi, dans les groupements floristiques des champs cultivés étudiés par Djimadoum (1993) et dans ceux des vieilles jachères étudiés par Ouédraogo (1993), c'est la texture du sol ; dans les groupements des jachères de moins de six ans, étudiés par Hien (1996), c'est sa profondeur ; dans les groupements des jachères de dix à vingt ans dominées par *Andropogon gayanus*, étudiés par Yoni (1997), c'est l'appartenance à un grand type de sols (Fournier *et al.*, 2000).

Dans la région de Touba en Côte-d'Ivoire, sous environ 1 200 mm de pluie par an, deux critères sont déterminants dans l'organisation générale de la végétation : l'excès d'eau et la capacité du sol à fournir ou non de l'eau toute l'année (Planchon & Mitja, 1990) ; cette caractéristique est liée à la fois à l'épaisseur du sol et à sa nature ; il est clair en particulier que le taux d'argile est très actif (Mitja, 1992).

Dans les milieux de jachère d'âge moyen à *Andropogon gayanus* de Bondoukuy, au Burkina Faso, on observe que la richesse floristique est d'autant plus élevée que les sols sont plus argileux et que la densité des touffes de pérennes, la densité et le recouvrement de la strate ligneuse, augmentent également le long de ce gradient textural (Fournier *et al.*, 2000). À l'opposé, dans les jeunes jachères de moins de six ans, ce sont les sols les plus sableux qui portent la végétation herbacée la plus riche.

À Mouda-Gazad, au Nord du Cameroun (800 mm de pluie par an), la succession post-culturelle de la végétation ligneuse a été comparée pour un sol ferrugineux, un vertisol modal et un vertisol dégradé (Donfack 1998). Tous stades de jachère confondus, le sol ferrugineux apparaît comme plus riche (44 espèces) que les autres (24 et 26 espèces). La proportion d'épineux est plus élevée sur vertisol (45 p. cent) que sur sol ferrugineux modal (25 p. cent) ; le vertisol dégradé étant intermédiaire (39 p. cent). Il existe aussi une différence dans l'évolution de la richesse floristique : sur vertisol, la richesse cesse de s'accroître à partir de douze ans tandis qu'elle continue au-delà de vingt-cinq ans sur sol ferrugineux (Donfack *et al.*, 1995).

Influence du substrat édaphique sur la dynamique de la végétation

Au Mali, la succession n'est pas la même selon le substrat édaphique (Yossi, 1996). Comme au Cameroun, certaines espèces caractérisent chacun des deux types de sol étudiés, mais la vitesse de la reconstitution diffère également. Le développement des populations de *Diheteropogon hagerupii* est plus précoce sur les substrats limoneux (dès cinq à dix ans d'abandon) que sur les substrats limono-sableux (après 20 ans). Le retour à une végétation ligneuse fournie est bien plus rapide sur sol limono-sableux (dès 5 à 10 ans) que sur sol limoneux (après 20 ans).

En Côte-d'Ivoire, dans la région de Boundiali Korhogo, sous environ mille deux cents à mille cinq cents millimètres de pluie annuelle, César (1992) note que la durée de la reconstitution est liée à la fertilité chimique du sol. Sur un sol sablo-argileux, la reconstitution de la savane prend une trentaine d'années ; sur les sables gravillonnaires lessivés, la reconstitution est plus lente encore ; sur les sols agilo-sableux, la reconstitution est achevée dès la vingtième année. Les travaux de Hiernaux (1975) en savane humide de Côte-d'Ivoire avaient déjà montré que la succession conduisant à la forêt après culture des savanes était bien plus

rapide sur schistes que sur granites. Mitja (1992) montre que des facteurs édaphiques, tels que le taux d'argile lié à la position topographique, influencent fortement la dynamique de la végétation dans les jachères. À partir d'une savane arborée, la succession conduit à une formation de même physionomie en bas de versant, mais à une formation plus dense à mi-versant et en haut de versant (Mitja & Puig, 1991). La variation des caractéristiques édaphiques le long du versant s'accompagne en effet de différences dans la dynamique des micro-organisations pédologiques de surface et dans l'activité de la faune et des végétaux ; on connaît l'importance des interactions entre ces éléments dans la dynamique de la végétation (Mitja & Valentin, 1990 ; Mitja, 1992). À cause de ces interactions, les facteurs qui induisent une variabilité des jachères n'interviennent pas non plus nécessairement de façon uniforme dans le temps, pendant la reconstitution du milieu. Près de Touba, en Côte-d'Ivoire, la densité des ligneux est plus forte sur les sols ferrugineux que sur les sols ferrallitiques en début de jachère, mais c'est l'inverse chez les jachères de plus de trente ans (Mitja, 1992).

Caractère indicateur des espèces vis-à-vis des caractéristiques édaphiques

De manière générale, il est connu que les espèces végétales se répartissent individuellement en fonction des caractéristiques édaphiques des sites. Cette importance du substrat pédologique comme déterminant de la végétation apparaît d'une manière ou d'une autre dans la plupart des travaux consacrés à la jachère en Afrique tropicale. Certaines espèces peuvent se comporter individuellement comme des indicateurs plus ou moins précis des caractéristiques édaphiques. Chacune des étapes de la reconstitution postculturelle possède généralement des espèces indicatrices des sols. Parmi les espèces non liées à des étapes données de la reconstitution, certaines sont également sensibles au sol.

Parmi les adventices rencontrées dans les champs dans la région de Bondoukuy, dans l'Ouest du Burkina Faso, *Corchorus tridens*, *Leucas martinicensis*, *Mitracarpus scaber*, *Spermacoce stachydea*, *Fimbristylis hispidula*⁽¹⁾, *Eragrostis tremula*, *Striga hermonthecca*, *Chasmopodium caudatum*, préfèrent les sables ; *Corchorus olitorius*, *Fimbristylis exilis*, *Eragrostis ciliaris*, *Hyptis suaevolens*, *Bulbostylis hispidula*, *Commelina benghalensis*, *Eragrostis turgida*, *Eragrostis ciliaris*, les sols plus lourds et plus humides, généralement limono-argileux (Hien, 1996). Dans les jeunes jachères de moins de six ans également, la présence des espèces est liée à la nature du sol : *Cyperus esculentus*, *Eragrostis turgida*, *Indigofera lepriuri*, *Sida ovata*, *Tephrosia pedicellata*, *Chloris pilosa*, aiment les bas-fonds et sols humides ou les terrasses alluviales ; *Brachiaria ramosa*, *Schoenefeldia gracilis*, les sols limoneux ; *Indigofera hirsuta*, *Sida alba*, *Evolvulus alsinoides*, les sols sableux ; *Ampelocissus grantii*, les sols gravillonnaires (Hien, 1996). Pour les jachères de dix à vingt ans environ, Fournier *et al.* (2000) donnent une liste de plus de cinquante espèces ligneuses ou herbacées, indicatrices par leur présence de l'un des trois grands types de sols de la zone d'étude, notamment : *Anogeissus leiocarpus* et *Gladiolus klattianus* pour les sols ferrugineux tropicaux hydromorphes ; *Psorospermum febrifugum* et *Sporobolus festivus*, pour les sols ferrugineux tropicaux ; *Bridelia ferruginea* et *Microchloa indica*, pour les sols ferrugineux tropicaux non hydromorphes. Dans les vieilles jachères, la texture est indiquée par la présence de certaines espèces : sableuse pour *Waltheria indica* et *Ctenium elegans* ; sableuse ou limono-sableuse pour *Schizachyrium sanguineum* – dominante de ce stade ; argileuse pour *Paspalum scrobiculatum* ; argilo-sableuse à argileuse pour *Andropogon ascinodis* – dominante de ce stade – (Ouedraogo, 1993). Chez les espèces indifférentes à l'âge de la jachère, *Borreria stachydea*, *Tephrosia bracteolata*, *Alysicarpus ovalifolius*, *Hibiscus as-*

(1) D'après Lebrun (= *F. exilis*, actuellement *Bulbostylis hispidula* ou plutôt *Abildgardia hispidula* ; Lebrun & Stork, 1995).

per, préfèrent les substrats sableux; *Hackelochloa granularis*, *Indigofera dendroides*, *Kaempferia aethiopica*, les substrats humides.

Yossi (1996) reconnaît deux groupes écologiques dans l'ensemble des jachères qu'il a étudiées au Mali : celui des espèces liées aux textures sableuses (*Andropogon gayanus*, *Zornia glochidiata*, *Guiera senegalensis*, *Piliostigma reticulatum*, *Stereospermum kunthianum*, *Vitellaria paradoxa*, *Sclerocarya birrea*, *Cordyla pinnata*); celui des espèces liées aux textures limoneuses (*Anogeissus leiocarpus*, *Acacia seyal*, *Albizia chevalieri*, *Entada africana*, *Pterocarpus erinaceus*, *Ziziphus mauritiana*).

En Côte-d'Ivoire, dans la région de Touba, Mitja (1992) cite trois espèces typiques des hauts de versant à forte teneur en argile : *Terminalia glaucescens*, *Pterocarpus erinaceus* et *Albizia zygia*.

Ce sont les liens des espèces végétales avec la texture et les caractéristiques hydriques des sols qui sont le mieux documentés dans les jachères, mais quelques données montrent également des corrélations avec les caractéristiques chimiques, par exemple la capacité d'échange de l'horizon supérieur (Devineau, 2000).

Caractère indicateur pour les caractéristiques édaphiques et échelle spatiale

Le caractère indicateur des espèces végétales vis-à-vis des caractéristiques édaphiques se manifeste à des échelles spatiales variées. Les exemples précédents sont relatifs à l'échelle du grand type de sol – qui est aussi celui de l'unité de paysage – et à l'échelle de la position topographique (à laquelle sont liées des variations de texture et d'humidité) – qui est celle du versant. Mais ce caractère indicateur est également perceptible à une échelle plus fine, celui des variations entre microsites. Ainsi, dans une vieille jachère du Burkina Faso, une association a été montrée à échelle de quelques mètres entre les classes d'infiltrabilité du sol, d'une part, l'abondance des espèces herbacées, d'autre part (Fournier & Planchon, 1998).

Le substrat édaphique et son fonctionnement sont bien, à toutes les échelles, des déterminants très puissants de la végétation et de sa dynamique.

Les pratiques culturales

Types de défrichements et leurs effets

Les défrichements peuvent être pratiqués avec ou sans dessouchage des ligneux. Le recours à l'une ou à l'autre de ces pratiques dépend de l'équipement de l'exploitant (culture manuelle, traction animale ou motorisée), du sol du site et du type de plante cultivée. Si le défrichement est mécanisé, toutes les racines des ligneux sont extraites et la partie superficielle du sol, qui contient les réserves de semences, est érodée; l'activité faunique est alors très perturbée. La reconstitution de la végétation, longue et difficile, est entièrement assurée par des espèces venues de l'extérieur. Si le défrichement est manuel, le potentiel de reconstitution du milieu est moins affecté; de nombreuses espèces se maintiennent pendant la culture sous forme de souches ou de graines, si bien que la reconstitution est nettement plus rapide.

Dans la région de Missira, au Mali, le défrichement sans dessouchage consiste à couper les troncs à moins de cinquante centimètres de hauteur, à rassembler le bois autour de vieux arbres puis à brûler (Yossi, 1996). Le dessouchage est généralement destiné à faciliter la culture attelée, les souches sont déterrées, soit au cours de la première année de culture, soit graduellement en plusieurs années. Selon les pays et les régions, ce dessouchage peut être plus ou moins complet et des arbres utiles sont souvent conservés sur les parcelles (Donfack, 1998-a). Des pratiques analogues se rencontrent dans le reste de l'Afrique tropicale. Elles vont conduire à la mise en place de types différents de jachères, ligneuses dans le premier cas, herbacées dans le second (Donfack, 1998-a; Yossi, 1996).

Des variations floristiques de la végétation ligneuse dans les jachères en fonction du type de défrichement des parcelles dont elles sont issues ont été mises en évidence (Yossi, 1996). À Missira, c'est toujours *Guiera senegalensis* qui domine dans les très jeunes jachères sur sol limoneux-sableux issues de champs non dessouchés, avec comme seconde espèce *Combretum glutinosum* (Yossi et al., 1998). Dans les parcelles issues de champs dessouchés, *C. glutinosum* domine dès le début. Cet effet est croisé avec celui de la texture des sols. Ainsi, sur sol plus limoneux, la dominance est assurée par *C. glutinosum* et *C. fragrans*.

La reconstitution de la végétation est d'autant plus plus lente après dessouchage que la phase de culture aura été longue. Dans le terroir de Missira, le dessouchage pratiqué sur certaines parcelles est très défavorable aux ligneux, dont la densité et le taux de régénération dans les jachères sont alors significativement plus faibles (Yossi et al., 1998). L'effet négatif du dessouchage est particulièrement net sur les sols à texture fine à moyenne des zones soudaniennes, qui sont plus fragiles à la dégradation physique liée à une longue culture et au piétinement des troupeaux (Yossi, 1996).

Sous le climat encore plus humide de Booro-Borotou, en Côte-d'Ivoire, l'évolution de la végétation est également très fortement influencée par le type de défrichement (Mitja & Puig, 1991 ; Mitja, 1992).

Nature des espèces cultivées, durée et fréquence de la phase de culture

La nature des espèces cultivées et le type de rotation influencent la composition floristique des jeunes jachères, mais comme facteur secondaire. Cet effet s'estompe d'ailleurs au cours de la reconstitution. Ainsi dans la région de Bondoukuy, au Burkina Faso, le principal déterminisme de la variabilité floristique observée dans les jachères de moins de six ans est édaphique, mais la nature des espèces cultivées (types de rotation) ainsi que l'entretien plus ou moins soigneux du champ interviennent ensuite (Fournier et al., 2000). En revanche, dans les jachères plus âgées, dominées par *Andropogon gayanus*, aucun lien n'a pu être mis en évidence entre les types de rotation culturale et la dernière espèce cultivée, d'une part, les groupements et faciès floristiques, d'autre part (Fournier et al., 1999). En Côte-d'Ivoire, dans la région plus humide de Booro Borotou, la dernière espèce cultivée ne semble pas un facteur très déterminant de la composition floristique des jachères (Mitja, 1992).

La longueur de la phase de culture influence fortement la végétation des différents stades postcultureux. Comme on l'a vu, la flore d'adventices des champs évolue avec le temps, ce qui a des répercussions sur la composition en espèces des très jeunes jachères directement issues des champs. Dans les jachères de moins de six ans de la région de Bondoukuy, au Burkina Faso, la durée de culture du dernier cycle est ainsi un facteur très explicatif de la variabilité de la végétation, alors dominée par des annuelles (Fournier et al., 2000). Dans des jachères plus âgées, où la pérenne *Andropogon gayanus* est dominante, la durée de la dernière culture apparaît encore comme explicative de la composition et de la structure de la végétation, mais moins fortement (Yoni, 1997). Les résultats donnés par Mitja (1992) pour les savanes plus humides de Côte-d'Ivoire sont concordants ; la durée de culture influence fortement la composition floristique des jachères de moins de trente ans, mais pas celles des jachères plus âgées.

La durée de mise en culture a des répercussions particulièrement fortes sur la dynamique de la strate ligneuse. De manière générale, si la phase de culture est brève, les ligneux maintenus sous forme de souche dans le champ vont participer activement à la reprise de la végétation après l'abandon cultural. Les espèces les plus aptes à coloniser les jachères grâce à cette faculté de résister dans la culture sont celles qui rejettent de souche, par exemple au Nord du Cameroun : *Piliostigma* spp., *Annona senegalensis*, *Calotropis procera*, *Combretum aculeatum*, *Acacia* spp., *Ziziphus mauritiana*. Une phase de culture longue peut cependant fragiliser ces souches, même chez les espèces les plus résistantes, et ralentir la

recolonisation ligneuse des jachères (Donfack, 1998-a). Dans le contexte actuel de raccourcissement quasi général du temps de jachère, la fréquence des cycles culture-jachère augmente. Les répercussions sur la végétation sont importantes : la vitesse de retour des ligneux et la diversification de leurs espèces sont très affectés. Au Nord du Cameroun, Donfack (1998-b) conclut que si les phases de repos sont très courtes et répétées, les quelques arbustes qui rejettent beaucoup de souche (comme *Dichrostachys cinerea*, *Combretum aculeatum*, *Piliostigma reticulatum*) seront favorisés et envahiront les jachères tandis que les autres espèces vont se raréfier. De même, en Côte-d'Ivoire, la composition en ligneux des jachères est très liée à leur passé cultural ; dans ce contexte, Mitja (1992) montre que certaines espèces, comme *Terminalia macroptera*, ne se rencontrent que dans les jachères issues de cultures relativement courtes.

Type de champ, fumure et sarclage

Dans certains travaux, la distinction a été introduite entre « champs de case » et « champs de brousse ». Elle apparaît comme très explicative de la variabilité de la végétation dans les jachères de moins de six ans de la région de Bondoukuy, au Burkina Faso (Hien, 1996) ainsi que dans les milieux postculturels du Mali (Yossi, 1996). Les champs de case, très proches des villages, sont cultivés plus longuement (généralement plus de dix ans) que les champs de brousse ; les jachères qui en sont issues sont soumises à des pressions anthropiques bien plus fortes (nombreuses déjections qui modifient le milieu, piétinement, pâturage intense, etc.). Une flore bien différenciée s'associe à chaque type de milieu, par exemple les ligneux *Dichrostachys cinerea*, *Ziziphus mauritiana* et *Combretum fragrans* sont caractéristiques des champs de case dans le terroir de Missira, au Mali.

Cet effet est cependant très distinct de celui d'un simple apport organique, ou d'un entretien plus ou moins soigneux du champ ; ainsi l'application ou l'absence de fumure intentionnelle pendant la dernière culture, tout comme le nombre de sarclages pendant cette dernière année ou les années précédentes, apparaissent comme peu explicatifs de la variabilité de la végétation dans les jeunes jachères de l'Ouest burkinabè (Hien, 1996 ; Fournier *et al.*, 2000). La catégorie « champ de case » correspond en fait à tout un contexte d'éléments divers de perturbation qui se cumulent et qui sont liés à une position particulière de voisinage des habitations.

C'est seulement pour les adventices dans les champs que l'effet de l'entretien et de la fumure sur la végétation est vraiment perceptible. Au Nord du Cameroun, la flore adventice des champs cultivés est ainsi très liée à l'âge du champ, comme on l'a déjà vu, et à l'itinéraire technique suivi (Le Bourgeois, 1993). Plusieurs groupes d'espèces peuvent être reconnus selon que le travail du champ est manuel, attelé ou motorisé et que ce travail se fait avec ou sans fumure minérale et herbicide. L'artificialisation du milieu par travail du sol plus intense et apport d'intrants augmente évidemment avec l'âge du champ.

Les influences anthropiques sur la végétation des jachères

Les perturbations imposées par l'homme après l'abandon cultural sont diverses (feu intentionnel, pâturage, ramassage ou coupe de bois, prélèvement de plantes à usage alimentaire ou médicinal...). Elles peuvent être plus ou moins régulières dans le temps, mais sont généralement très hétérogènes dans l'espace.

Le feu

À Bondoukuy, au Burkina Faso, les groupements floristiques des jachères de moins de six ans apparaissent liés à la fréquence du passage du feu déterminée par enquêtes (Hien, 1996). Les formations régulièrement brûlées, dont les espèces caractéristiques sont *Indigofera*

trichopoda et *Bulbostylis filamentosa*, sont généralement dominées par *Spermacoce stachydea*, tandis que celles rarement brûlées (groupements à *Nelsonia canescens* et à *Ludwigia hyssopifolia*) sont dominées par *Setaria pallide-fusca* et *Pennisetum pedicellatum*. Il est vrai qu'il y a là une influence croisée de la nature du sol et de la fréquence du passage du feu : les zones les plus humides aux sols les plus lourds sont aussi, dans cette localité, les moins fréquemment brûlées. Dans cette région, le feu intervient après les facteurs pédologiques et culturels, mais avant le pâturage, comme facteur explicatif de la composition floristique des jachères (Hien, 1996). Au Sénégal, Koita (1998) met également en évidence des groupes d'espèces liées à la fréquence du feu. Il distingue les espèces liées à l'absence de feu, qui sont celles des jeunes jachères (*Urena lobata*, *Sesbania pachycarpa*, *Indigofera secundiflora*, etc.), les espèces liées à un passage du feu moins d'une fois par an (*Stylochiton hypogaeus*, *S. warneckei*, *Commelina benghalensis*, *Tephrosia elegans*, *Terminalia macroptera*, *Piliostigma thonningii*) et les espèces liées à un passage annuel (*Indigofera stenophylla*, *Stylosanthes mucronata*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Ipomoea coptica*, *Setaria pallide-fusca*, *Eliurus elegans*, *Daniellia oliveri*, *Combretum glutinosum*, etc.). Ces liaisons résultent évidemment ici également d'effets croisés (et non pas des caractéristiques biologiques de résistance des espèces), car certaines espèces sont très fréquentes dans des milieux où les feux sont réguliers et violents. C'est notamment le cas de *Piliostigma thonningii*, qui est l'une des quatre espèces ligneuses dominantes dans les savanes de Lamto, en Côte-d'Ivoire, où prennent place des feux réguliers et violents ; sa bonne résistance au feu a été étudiée par Gignoux (1994).

Dans une expérimentation réalisée au Mali, dans le terroir de Missira (Dembéle, 1996), différents traitements (absence de feu, feu précoce, feu tardif) ont été appliqués sur deux types de sols (limoneux fins et limono-sableux) à partir de l'abandon du champ. Après un an de jachère, ce sont des espèces adventices des cultures qui dominent (*Digitaria horizontalis*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Spermacoce stachydea*), elles cèdent ensuite la place à *Pennisetum pedicellatum* dans les sites soustraits au feu et à *Andropogon pseudapricus* dans les autres sites. À partir de la deuxième année, on assiste à une installation quasi grégaire de *Pennisetum pedicellatum* dans les sites soustraits au feu et de *Andropogon pseudapricus* dans ceux soumis au feu tardif. Ces effets, très nets sur sol limoneux, le sont moins sur sol limono-sableux (Dembéle *et al.*, 1998). Pour mieux cerner les mécanismes en jeu, les performances germinatives de semences soumises à des températures élevées ont été étudiées (Dembéle, 1996). Les pyrophytes présentent des taux de germination plus élevés que les autres espèces, mais leur vitesse de germination est généralement moindre et leur délai de germination plus long. Ces caractéristiques expliquent bien les dominances d'espèces observées dans les jeunes jachères expérimentales. Au Cameroun, une autre expérimentation a été réalisée sur deux types de sols (sol ferrugineux tropical, vertisol) avec deux traitements de feu (absence de feu, feu tardif) et une protection contre le pâturage (Donfack *et al.*, 2000). En début de succession, *Pennisetum pedicellatum* est favorisée par l'absence de feu, mais après six ans, cette espèce est remplacée par *Andropogon pinguipes* et *Vigna radiata*. Dans les sites soumis au feu tardif, c'est une formation dominée par *Andropogon pseudapricus* qui s'est mise en place. Sur sols ferrugineux tropicaux, les ligneux se développent mieux en l'absence de feu, mais cet effet n'est pas perceptible sur vertisol.

Les écosystèmes de savane se sont constitués et ont évolué en interaction avec le feu, qui est devenu la condition de leur maintien. Les expérimentations menées en savane naturelle du Burkina Faso par Sawadogo (1996) montrent d'ailleurs un effet positif du feu précoce sur la mise en place des plantules des herbacées caractéristiques de ces milieux. Au cours de la succession postculturale, c'est le passage du feu dans les jachères qui permet la reconstitution de la flore savanicole en sélectionnant les espèces pyrotolérantes ; son absence sur de longues durées pourrait conduire à la mise en place de milieux très différents des savanes d'origine. Le feu agit sur la composition floristique et la structure des populations en modi-

fiant la valeur sélective des espèces en faveur des pyrotolérantes et au détriment des pyrosensibles, ce qui conduit à l'élimination de certaines espèces et au développement d'autres. De manière générale, le feu limite cependant le développement des ligneux, même pyrotolérants, car à l'échelle individuelle, les plantes subissent des dommages parfois importants. Par ailleurs, c'est en diminuant la valeur sélective relative des ligneux par rapport aux herbacées que le feu favorise le maintien d'espaces relativement ouverts qui correspondent à une structure de savane. Ces effets, qui ont été étudiés en savane (Vuattoux, 1970, 1976; Menaut, 1977; Devineau *et al.*, 1984; San José & Farinas, 1991, Swaine *et al.*, 1992, Gignoux, 1994), s'exercent aussi dans les jachères.

Le pâturage

Tout comme le feu, le pâturage a toujours existé dans les savanes, si bien qu'on doit le considérer comme une composante normale des écosystèmes de ces régions. Cependant, il a récemment augmenté en fréquence et en intensité avec l'accroissement des effectifs des troupeaux domestiques, ce qui change son mode d'action (Achard *et al.*, 2000). Bien qu'important, l'impact des troupeaux domestiques sur la végétation est très difficile à quantifier en conditions réelles; en général, on ne peut en obtenir que des évaluations relativement grossières. Les expérimentations ne fournissent que des informations de portée limitée car elles ne concernent que de petites surfaces et ne permettent pas une simulation satisfaisante des phénomènes, le contrôle des animaux restant la difficulté principale. En milieu réel, le principal problème tient au caractère très hétérogène dans l'espace et dans le temps de la pression exercée. En effet, ses déterminants ne sont qu'en partie biologiques, le droit et les usages locaux interviennent tout autant (accessibilité des sites, types de conduite des troupeaux, etc.). En savane soudanienne, diverses formations végétales sont successivement utilisées comme pâturages au cours de l'année (Kiéma, 1992; Diallo, 1997; Onana, 1995). À Bondoukuy, au Burkina Faso, par exemple, la pression est particulièrement forte de juin à août dans les jachères les plus jeunes; de septembre à novembre, dans les plus âgées; mais localement les contraintes sociales peuvent largement modifier ce schéma. Les effets observables du pâturage sont ainsi presque toujours des effets croisés ou indirects.

Dans les jachères de moins de six ans de Bondoukuy, au Burkina Faso, un lien a été mis en évidence entre la pression de pâturage évaluée en classes d'intensité et la composition floristique de la végétation (Hien, 1996). Certains groupements floristiques, dominés par des espèces peu appréciées, comme *Sida ovata*, *Triumfetta rhomboidea*, *Tephrosia pedicellata* et *Zornia glochidiata*, caractérisent les sites très pâturés, proches des cases. Le facteur pâturage ne vient cependant qu'après divers autres, notamment le sol et la durée de la culture, pour expliquer les variations observées. Au Cameroun, la liaison statistique positive de certaines espèces avec diverses intensités de pâturage a été montrée dans une expérimentation, où des jachères ont été suivies pendant six ans après l'abandon culturel (Donfack, 1998). Dans le traitement de pâturage le plus intense, seules des liaisons négatives avec les espèces sont cependant décelables. Au Sénégal, la liaison statistique de certaines espèces avec différents niveaux de pression de pâturage a également été observée, en milieu réel cette fois (Koita, 1998). Les espèces liées au pâturage le plus intense sont aussi celles des premiers stades de l'abandon culturel, ce que l'auteur interprète comme un effet croisé: la période de pénurie et donc de forte pression étant aussi celle où les jeunes jachères sont utilisées. En revanche, une autre expérimentation menée au Mali (Dembélé *et al.*, 1998) n'a pas permis de montrer un effet du pâturage au cours des trois premières années de la succession post-culturelle.

La végétation des zones fortement fréquentées par les troupeaux a été étudiée au Burkina Faso (Diallo, 1995, 1997) et au Cameroun (Onana, 1995). Les déterminants principaux de ces groupements relèvent plutôt des sols ainsi que du type et de l'intensité de la fréquentation

par les animaux, que le site ait été cultivé ou non auparavant. L'hypothèse d'un effet croisé de la mise en culture et du pâturage dans la mise en place de certains faciès de surpâturage peut néanmoins être proposée, car certaines des espèces dominantes font partie du cortège floristique postcultural. Il semble que la fréquentation des troupeaux favorise leur développement, soit parce qu'elles sont refusées (*Cymbopogon schoenanthus*) soit, à l'opposé, parce qu'elles sont très consommées (au moins à certaines périodes de l'année) et largement disséminées par les bovins (*Spermacoce stachydea*, *Piliostigma thonningii*, *Gardenia erubescens*, *Sida acuta*, *Guiera senegalensis*). Devineau (1999-a) estime qu'à Bondoukuy, au Burkina Faso, le bétail joue un rôle important dans le déroulement des successions postculturales, en contribuant à la banalisation de la flore, notamment herbacée. En effet, les herbacées les plus disséminées par les troupeaux dans cette région sont pour l'essentiel des adventices des cultures ou des rudérales (*Spermacoce stachydea* en tête) et des ligneux de savane présents dans les jachères (*Gardenia erubescens* en tête). En cas de forte pression animale, en revanche, certaines espèces très consommées sont éliminées et ne peuvent donc prendre place normalement dans la succession (*Andropogon gayanus*, divers ligneux fourragers).

Dans le terroir de Gazad, au Cameroun, la densité de ligneux décroît avec l'augmentation du niveau de pression pastorale (Donfack, 1998). Floret *et al.* (1995) concluent qu'en zone soudanienne d'Afrique de l'Ouest, le surpâturage ne conduit pas à l'augmentation du couvert ligneux aux dépens de la strate herbacée. Ce n'est pourtant pas l'idée la plus généralement admise (Toutain, 1979; César, 1992). En savane de Côte-d'Ivoire, César (1992) montre au contraire comment les milieux pâturés voient leur peuplement ligneux se densifier. L'histogramme de distribution des hauteurs, typiquement bimodal en savanes brûlées, laisse place à un histogramme unimodal qui traduit l'envahissement brutal du milieu par une seule espèce ligneuse. Toutain (1979) souligne le risque d'embaumement lié à l'exploitation pastorale dans les végétations du type de celles du ranch de Samorogouan vers onze degrés de latitude au Burkina Faso.

L'émondage des ligneux fourragers est largement pratiqué pour compléter l'alimentation du bétail en saison sèche (voir Achard *et al.*, 2000). Cela entraîne la régression ou la disparition des bonnes espèces fourragères (Diallo, 1997; Koita, 1998) : *Khaya senegalensis*, *Pterocarpus erinaceus*, *Azelia africana*, *Prosopis africana*, *Swartzia madagascariensis*.

Les prélèvements de bois et la cueillette

En Afrique tropicale, la pression de prélèvement sur la végétation est élevée (Alexandre & Kairé, 2000). Le bois est la source d'énergie exclusive en zone rurale et la plus utilisée dans bien des villes. Presque toutes les espèces de savane peuvent servir de bois de chauffe, bien que certaines soient préférées (César, 1992). On prélève également pour le bois d'œuvre ou de service; là encore, de nombreuses espèces de savane conviennent. L'exploitation du bois s'est accélérée ces dernières années, particulièrement dans les zones d'accès facile. En dehors des fruits du karité et du néré, systématiquement récoltés, de nombreuses autres parties de plantes (feuilles, racines, écorces etc.) ont un usage alimentaire, médicinal ou artisanal (Helmfried, 1998). La collecte de bois est cependant le prélèvement qui a l'impact le plus important.

À Mouda-Gazad, au Nord du Cameroun (800 mm de pluie par an), on ne trouve presque plus de bois mort dans les friches faciles d'accès. Quel que soit le stade de la jachère, la majorité des ligneux a entre un et trois ans. Les ligneux de plus de neuf ans appartiennent tous à des espèces de peu d'intérêt pour les populations ou sont des espèces dont le bois, très dur, est difficile à couper avec les outils traditionnels (*Balanites aegyptiaca*, *Anogeissus leiocarpus*). Dans les zones de forte exploitation de bois de feu, les espèces les plus recherchées

(*Acacia* sp., *Dalbergia melanoxylon*, *Ziziphus* sp., etc.) disparaissent progressivement et d'abord celles qui rejettent peu de souche (*Khaya senegalensis*, *Pterocarpus* spp., *Celtis integrifolia*, etc.). Les jachères sont alors caractérisées par le maintien des autres espèces (*Scleocarya birrea*, *Sterculia setigera*, *Boswellia dalzielii*), y compris celles conservées pour la production non ligneuse (*Balanites aegyptiaca*, *Tamarindus indica*, etc.). On aboutit ainsi à une banalisation des savanes arbustives, qui traduit une forte orientation de la succession par l'Homme (Donfack, 1998).

Au cours des premières années de jachère, la coupe de bois est inexistante, car les ligneux sont encore trop petits, ce qui explique la rapidité de la reconstitution dans les premiers stades postcultureux (Donfack *et al.*, 1995). L'exploitation a normalement lieu à partir de cinq ou six ans en zone soudanienne (Yossi, 1996; Donfack, 1998-a; Koita, 1998), mais elle peut être plus précoce (dès trois ans) dans les sites déjà dégradés où le bois est rare (Kaire, 1997, 1999).

Dans certains cas, la pression de prélèvement diminue sur certaines espèces : c'est le cas dans la région de Bondoukuy où certaines espèces ligneuses – autrefois soumises à des prélèvements intensifs pour le bois de forge, activité aujourd'hui délaissée, et la menuiserie, en déclin – sont au contraire en progression : *Prosopis africana*, *Burkea africana*, *Pericopsis laxiflora*, *Lannea acida* (Yangakola, 1997).

L'anthropisation comme facteur global

De manière générale, l'anthropisation agit par cumul des effets de plusieurs facteurs, dont les effets sont souvent similaires.

Cependant, en fonction des conditions locales ou régionales, un facteur ou un autre apparaît comme le plus actif. Ainsi, au Sénégal oriental, région à faible densité de population, le degré de perturbation n'apparaît pas lié à l'âge de la jachère ni à la proximité d'un village; c'est plutôt l'accessibilité par les pistes qui constitue le point clé, car d'importants prélèvements de bois ont lieu pour approvisionner les villes. En Haute-Casamance, où l'élevage traditionnel est en plein essor avec une forte augmentation des populations villageoises et du cheptel, la perturbation la plus forte coïncide avec les sites proches des plus gros villages, d'une part, avec les sites où le passage des feux est régulier et où la pression de pâturage est forte, d'autre part. En Basse-Casamance, la perturbation la plus intense affecte les jachères d'âge moyen (6 à 10 ans) proches du village (Koita, 1998). Au Cameroun, dans les trois sites étudiés, l'analyse montre la prépondérance de la distance au village (Donfack, 1998).

Des indices synthétiques d'anthropisation, qui sont une combinaison pondérée des diverses variables en fonction de leur influence; ont été établis pour le Cameroun (Donfack, 1998) et pour le Sénégal (Koita, 1998). Étudiés dans une analyse de co-inertie, ils se révèlent plutôt satisfaisants pour expliquer la structure floristique et physique de la végétation. Ces résultats confortent l'idée qu'il est légitime de regrouper les effets des diverses activités humaines sur la végétation sous le terme d'anthropisation.

L'expression spatiale des facteurs influençant la végétation

Structuration spatiale du milieu bio-physique, lien avec la végétation et sa dynamique

Quelle que soit l'échelle considérée (zones climatiques et phytogéographiques, gradients édaphiques, topographie, microtopographie, etc.), le milieu naturel est fortement organisé dans l'espace. La variabilité des milieux végétaux s'inscrit également dans l'espace selon deux types de contraintes : celles liées à la nature du substrat et celles liées aux échanges possibles avec les autres unités. Ainsi, deux stations (unités habituelles d'échantillonnage de la végétation) proches dans l'espace ont souvent une forte ressemblance floristique; celle-ci

peut s'expliquer par la similitude des conditions de milieu, mais aussi par l'existence d'échanges de diaspores. La nature et l'intensité des échanges de matière et d'énergie entre unités écologiques est en effet déterminée par leur position spatiale relative, ce qui peut avoir d'importantes répercussions sur leur dynamique. Cela est particulièrement important à prendre en compte dans des milieux en mosaïque comme les zones cultivées d'Afrique tropicale, où, du fait de la perturbation, de forts contrastes peuvent exister entre des sites spatialement très proches. Par exemple, c'est ainsi que la rapidité de la reconstitution des parcelles après l'abandon cultural est nettement influencée par la composition des milieux immédiatement adjacents, et leur capacité à fournir des flux de diaspores plus ou moins riches et abondants (Mitja, 1992 ; Fournier & Nignan, 1997 ; Yoni, 1997). Au sein de la station, à l'échelle du microsite, la reconstitution des jachères semble également en grande partie régie par de tels effets d'échanges à très courte distance (Roux, 1996), phénomènes connus pour d'autres régions également (van der Valk, 1992). Que ce soit dans les jachères ou dans d'autres types de végétation, le succès des germinations est aussi très lié à la disponibilité de « sites sûrs » où les plantules se développent en grand nombre (Grubb, 1977 ; Harper, 1977). C'est donc la structure fine du milieu qui est impliquée dans ces processus, mais peu d'études abordent cette échelle.

Expression spatiale de l'influence des activités humaines sur la végétation

Dans le cadre d'un mode de vie donné, les activités des hommes s'organisent toujours en grande partie en fonction de la structure du milieu bio-physique ; certaines activités ont lieu préférentiellement sur certains types de milieux. Les contraintes engendrées simplement par les distances à parcourir peuvent aussi induire des effets très forts. Comme on l'a déjà vu au sujet de l'anthropisation comme facteur global, c'est dans les jachères proches du village que les prélèvements de bois de feu par les femmes et la coupe sélective du bois de service sont généralement les plus intenses ; ils entraînent la rareté des individus de gros brins dans une auréole périvillageoise (Koita, 1998). Quand le bois est destiné aux villes et transporté par véhicule, c'est la proximité d'une voie d'accès qui détermine la localisation des zones de dégradation de la strate ligneuse, qui peuvent donc être éloignées du village. De même, les zones où la pression pastorale excessive est susceptible d'entraîner diverses dégradations ne sont pas forcément proches du village (Roux, 1996 ; Donfack, 1998-a) ; elles peuvent être liées également à des contraintes de distance, mais qui dépendent d'autres objets (lieux de parage, abreuvement, accessibilité du pâturage en terme de droit local).

De manière générale, l'intensité de la pression anthropique est cependant le plus souvent très liée à la distance au village, qui représente alors une sorte d'indice synthétique du cumul des diverses influences humaines (culture, prélèvement de bois, cueillette, pâturage, etc.). Cela apparaît directement dans les études sur les indices d'anthropisation réalisées par Donfack (1998-a), au Cameroun ; de Koita (1998), au Sénégal ; mais cela apparaît également de façon indirecte à travers la distinction entre champ de brousse et champ de case dans d'autres études. Ainsi la nature de champ de brousse ou de case est-elle l'un des facteurs les plus déterminants pour la composition floristique des jachères qui en sont issues au Burkina Faso (Hien, 1996 ; Fournier *et al.* 2000) et au Mali (Yossi *et al.*, 1998). Dans le terroir de Missira, au Mali, l'âge de la jachère et la distance au village apparaissent très fortement liés (Roux, 1996). Une analyse statistique a mis en évidence les espèces sensibles à ces deux facteurs. Un groupe d'espèces caractérise les jeunes jachères proches du village (*Borassus aethiopicum*, *Annona senegalensis*, *Combretum ghasalense*, *Diospyros mespiliformis*) ; un autre, les jeunes jachères éloignées (*Combretum aculeatum*, *Stereospermum kunthianum*, *Maytenus senegalensis*) ; un autre encore, les jachères âgées proches du village (*Lannea acida*, *L. microcarpa*, *Ximenia americana*, *Securinega virosa*, *Combretum nigricans*, *Strychnos spinosa*) ; un dernier, les jachères âgées et éloignées (*Entada africana*, *Terminalia avicennioides*, *T. macroptera*, *Acacia ataxacantha*, *Sterculia setigera*).

Conclusion sur les facteurs spatiaux

Il est très important de prendre en compte les structures et les échelles spatiales pour comprendre la dynamique de la végétation (Glenn-Lewin & van der Maarel, 1992). Les processus en jeu s'exercent le long d'un continuum spatial depuis l'échelle très fine de la régénération de la plante individuelle, en passant par celui où se produit le remplacement des communautés les unes par les autres, jusqu'à celui du paysage dans son ensemble.

Hierarchisation des facteurs de variabilité de la végétation postculturelle

Bien que les différents facteurs interagissent fortement comme l'ont montré tous les travaux, il est possible de hiérarchiser leurs effets. Les facteurs climatiques sont les plus forts ; ils déterminent les variations de flore et de structure les plus profondes qui différencient les régions. Ensuite viennent les facteurs édaphiques, qui organisent la végétation en fonction de grandes unités dans le paysage. Ce n'est qu'à l'intérieur de ce cadre que l'on peut interpréter les variations d'origine anthropique. L'âge de la jachère, c'est-à-dire le temps écoulé depuis l'abandon culturel, est sans doute ensuite le facteur le plus déterminant après climat et sol. Dans plusieurs études, la distance au village vient ensuite, mais nous avons vu qu'elle correspond en quelque sorte à un indice synthétique d'anthropisation. Pour les autres facteurs, il est difficile de donner un ordre d'importance, mais la durée de la mise en culture lors du cycle précédent est souvent un facteur plus important que les autres (type de défrichage, type de rotation, entretien plus ou moins soigneux, fumure, etc.). Comme on l'a vu plus haut, l'effet du pâturage n'est pas aisé à mettre en évidence, car il s'agit d'un facteur difficilement quantifiable en situation non expérimentale. Ces difficultés méthodologiques et les résultats peu clairs auxquels elles mènent généralement conduisent certainement à sous-estimer l'influence de ce facteur, dont il conviendrait d'aborder l'étude sous d'autres formes.

On doit donner une place particulière au feu dans la mesure où il est un constituant normal des écosystèmes de savane ; son effet est d'orienter les successions postculturelles vers une végétation de savane, en sélectionnant les espèces pyrotolérantes.

La diversité végétale dans les jachères et son évolution au cours de la succession

Diversité spécifique

Du fait des activités humaines, la biosphère dans son ensemble connaît actuellement une perte massive de biodiversité, dont on essaie d'évaluer les conséquences en termes éthiques, esthétiques ou économiques. Dans la communauté scientifique, on s'interroge également sur les conséquences écologiques potentielles de cette perte : des écosystèmes appauvris fonctionnent-ils de la même façon que des écosystèmes plus riches ? Ont-ils la même productivité et la même stabilité ? Dans cette perspective, il est important d'évaluer le niveau de biodiversité que renferment les écosystèmes de jachère et d'en comprendre la signification.

La biodiversité peut être considérée à l'échelle de la station (plus petite unité écologique de base) ou à celle de la région entière ; la comparaison de ces deux valeurs permet d'évaluer la variabilité entre milieux.

La façon la plus simple d'évaluer la biodiversité est de considérer la richesse en espèces, mais on n'a alors aucune idée de l'importance relative de chacune. Pour tenir compte de la structure spécifique des peuplements, l'indice le plus utilisé est la diversité de Shannon-

Weaver, mais il présente le gros inconvénient d'être influencé par la richesse du peuplement, ce qui rend difficiles les comparaisons entre milieux. On le complète donc souvent par l'indice d'équitabilité (ou de régularité), indépendant de cette richesse.

Variation de la richesse et de la diversité spécifiques des milieux en fonction des zones climatiques

Nous avons déjà vu plus haut que, dans les milieux peu anthropisés, la richesse en espèces d'une région dépend de son appartenance phytogéographique : les milieux les plus humides sont aussi les plus riches. Cependant, si l'on s'intéresse à la flore des savanes au sens strict et non plus à celle de l'ensemble des formations présentes, c'est un autre schéma de variation que l'on observe. En Côte-d'Ivoire et au Burkina Faso, la flore (surtout ligneuse) est bien plus riche au niveau du dixième parallèle que vers le sixième ou le douzième (Fournier, 1991 ; Devineau & Fournier, 1997). Il existe ainsi une zone de richesse floristique optimale qui correspond aux savanes dites soudaniennes. Des études réalisées dans d'autres pays mettent également en évidence ce même lien entre position phytogéographique et richesse floristique (notamment Roux, 1996, au Mali).

La richesse stationnelle moyenne présente également un maximum dans les milieux qualifiés de soudaniens, comme le montrent des données de Côte-d'Ivoire, du Burkina Faso et du Cameroun (Fournier, 1991 ; Devineau & Fournier, 1997 ; Donfack, 1998-a). Au Cameroun, par exemple, cette richesse est en moyenne de vingt-neuf espèces vers treize degrés, sous six cents millimètres annuels de pluie ; de trente-six espèces vers onze degrés, sous huit cents millimètres ; de trente-trois espèces vers neuf degrés, sous mille deux cents millimètres.

Évolution de la richesse et de la diversité spécifiques au cours de la succession postculturale

Les difficultés d'interprétation des données sur la diversité

Le propos est ici de considérer les variations qui se produisent à l'échelle la plus locale, celle de la station homogène de l'écologie ; la diversité prise en compte est généralement qualifiée de « diversité alpha » (Whittaker, 1972). Les données sur l'évolution de la richesse et de la diversité au cours de la reconstitution postculturale en Afrique tropicale ne sont pas extrêmement nombreuses et leur présentation n'est pas homogène. Trois variables descriptives principales sont utilisées (richesse floristique, indice de diversité de Shannon-Wiever et équitabilité), mais il est rare qu'une même étude les fournisse toutes les trois. Par ailleurs, les valeurs sont données tantôt globalement, tantôt par type biologique (herbes ou ligneux). Le mode d'acquisition le plus fréquent de ces données est le mode synchrone ; cette façon de faire repose sur l'hypothèse que les sites d'observation sont identiques, hormis la durée de l'abandon cultural. Les connaissances relatives à la variabilité du substrat et des influences anthropiques dans l'espace et dans le temps contraignent cependant à considérer cette hypothèse comme fragile : les différences entre sites sont de toute évidence fortement influencées par cette variabilité.

Évolution de la diversité de l'ensemble des végétaux (ligneux et herbacés)

Les données relatives à l'ensemble des végétaux ligneux et herbacés diffèrent entre sites. Au Cameroun, la richesse passe de vingt-cinq à une quarantaine d'espèces en vingt-cinq ans de jachère, alors que la diversité de Shannon-Weaver varie peu et que l'équitabilité diminue légèrement jusqu'à huit ans, puis réaugmente légèrement ensuite (Donfack, 1998-a). Au Mali, richesse et diversité augmentent, mais les données ne portent que sur une dizaine

d'années et l'équitabilité n'est pas donnée (Roux, 1996). Au Sénégal, dans les trois régions étudiées (Sénégal oriental, Haute-Casamance, Basse-Casamance, avec 900 à 1 200 mm de pluie par an), la richesse varie peu sur une vingtaine d'années (Koita, 1998; Koita & Bodian, 2000). La diversité, mesurée par l'indice de Shannon-Weaver, augmente jusqu'à trois ou cinq ans et décroît ensuite, d'abord lentement jusque vers vingt ans puis plus rapidement au-delà. L'équitabilité, qui n'est donnée que pour la Haute-Casamance, augmente légèrement jusqu'à quatre ans et diminue ensuite (Koita, 1998). Au Burkina Faso, dans le site climatiquement bien plus sec de Gampéla, la diversité, mesurée par divers indices, ainsi que l'équitabilité augmentent jusqu'à dix ans, puis diminuent progressivement jusqu'à trente ans (Zoungrana, 1993). Au total, ces résultats montrent surtout l'importance des remaniements floristiques et des changements de dominance entre les espèces pendant la reconquête du milieu par les plantes savanicoles. Il semble qu'une première phase comporte toujours une augmentation de la richesse et souvent de la diversité, tandis que l'équitabilité est plus variable. Ces données montrent que la richesse et la diversité floristique globales ne constituent pas de très bons indicateurs de l'état de reconstitution des milieux postculturels.

Évolution de la diversité par type biologique (ligneux et herbacés)

Au Cameroun, la richesse et la diversité des ligneux augmentent jusqu'à vingt-cinq ans, tandis que la richesse et la diversité des herbacées augmentent jusqu'à trois ou quatre ans, puis diminuent pendant toute la période d'observation (25 ans). Le même type d'évolution des deux strates est observé au Mali sur dix ans (Roux, 1996) et à peu de choses près sur plus de vingt ans dans trois régions climatiques du Sénégal (Koita, 1998; Koita & Bodian, 2000). Dans deux sites, une diminution de la richesse des ligneux survient cependant généralement entre cinq et dix ans et la diminution chez les herbacées ne survient qu'après six ans. Au Burkina Faso, c'est encore la même évolution de la richesse en herbacées qui est observée sur quarante ans environ; mais une nouvelle augmentation de richesse et de diversité est observée vers vingt-cinq ans (Somé, 1996); l'équitabilité augmente jusqu'à six ans puis diminue ensuite avec une nouvelle diminution vers vingt-cinq ans. Dans les savanes du plateau central, Bastide (1996) observe une diminution de la richesse en espèces ligneuses avec l'âge de la jachère (de moins de 8 à plus de 30 ans).

Ainsi, végétaux ligneux et herbacés présentent-ils des comportements différents, mais relativement homogènes entre sites : la richesse des premiers augmente tout au long de la succession tandis que celle des seconds diminue très vite après une première phase d'augmentation. Cela s'explique parce que dans la strate herbacée, divers taxons apparaissent, dominent puis disparaissent, remplacés par d'autres. Par exemple, la séquence de remplacement de *Andropogon pseudapricus* par *Andropogon gayanus* puis par *Andropogon ascindis* sur sols issus de granite a été bien décrite au Burkina Faso (Somé, 1996). La chute de richesse et de diversité en fin de succession peut être attribuée au maintien, dans les stades les plus avancés, d'une flore herbacée stable de savane. Les chevauchements entre stades, caractéristiques d'un milieu en phase très dynamique, qui augmentaient transitoirement la richesse et la diversité, ont disparu. À l'opposé, la plupart des espèces ligneuses, une fois implantées dans la jachère, restent en place. Les phénomènes de dominance sont d'ailleurs généralement moins marqués entre elles, sauf dans les forêts claires où dominent quelques espèces de grands arbres (Koita & Bodian, 2000) et dans quelques cas particuliers (embuisonnement) qui sont traités ailleurs dans ce chapitre (voir aussi Achard *et al.*, 2000). La richesse et l'indice de diversité continuent donc d'augmenter avec l'arrivée de nouveaux taxons tout au long de la reconstitution. L'évolution observée chez les ligneux laisse penser que la compétition interspécifique ne joue qu'un rôle modeste dans la structuration de leurs peuplements. En revanche, chez les herbacés, une forte compétition semble en œuvre dès les toutes premières années de la reconstitution.

Dans les formations forestières fermées semi-décidues de Côte-d'Ivoire, Devineau (1984) et Devineau *et al.* (1984) mettent cependant en évidence une diminution de la richesse floristique des peuplements ligneux avec le temps. Ils en donnent une interprétation mécaniste à l'aide de modèles qui prennent en compte l'évolution de la densité des arbres.

Effet des pressions anthropiques sur la richesse et la diversité spécifiques

Dans les savanes du Cameroun, Donfack (1998-a) estime qu'il est difficile de trouver une relation entre la pression anthropique et la richesse spécifique lorsque tous les types biologiques sont considérés ensemble ; cependant, considérée séparément, la richesse des ligneux diminue quand la pression augmente. Au Mali, les travaux de Yossi (1996) peuvent en fournir une explication ; la nette baisse de la richesse floristique ligneuse qu'il observe vers cinq à dix ans au cours de la reconstitution est interprétée comme la marque du début des prélèvements de bois dans les jachères, lorsque les ligneux atteignent une taille suffisante pour être intéressants pour les populations. Un tel fléchissement apparaît également dans une jachère du Sénégal oriental (Koita & Bodian, 2000). Toujours au Sénégal, dans la région de Niore du Rip (600 mm de pluie par an), Diatta & Faye (1996) constatent une augmentation de la richesse floristique ligneuse et herbacée dans des placeaux soustraits à la pression anthropique depuis quatre ans.

Les données relatives à la diversité ne fournissent pas de résultats très clairs. Les travaux de Donfack (1998-a) montrent que la pression anthropique a pour effet d'augmenter la diversité (indice de Shannon) de la strate herbacée, mais de diminuer celle de la strate ligneuse. Dans l'expérience réalisée par Rippert (1996), dans des champs juste abandonnés près de Kolda, en zone humide du Sénégal (environ 1 000 mm annuels de pluie), au bout d'un an les parcelles protégées présentent une diversité floristique herbacée plus grande que les témoins pâturés. En revanche, les études de diversité spécifique de Koita (1998), au Sénégal ne révèlent pas de différences très significatives entre niveaux de pression anthropique. Il est vrai que l'indice utilisé, la diversité de Shannon, est sensible à la richesse du peuplement, ce qui peut obscurcir les tendances ; l'examen des équitabilités permettrait peut-être de mieux mettre en évidence un éventuel gradient.

Variation de la richesse et de la diversité spécifiques en fonction des sols et du régime des feux

La richesse spécifique apparaît dans plusieurs travaux comme plus élevée sur sols ferrugineux que sur vertisols (Seghier, 1990 ; Donfack 1998-a ; Fournier *et al.* 2000), surtout en ce qui concerne les espèces herbacées (Fournier *et al.*, 2000). Le travail de Yossi (1996) ne montre en revanche pas de différence de richesse entre les sols pour l'ensemble des végétaux ligneux et herbacés. Dans ce travail, les ligneux, considérés séparément, sont cependant plus abondants sur les sols limoneux que sur les sols limono-sableux (41 espèces contre 29), mais ce sont en majorité des arbrisseaux tandis que les sols plus sableux portent des arbres. Yossi (1996) remarque en outre que, malgré un schéma d'évolution commun de la diversité (augmentation jusqu'à 10 ans, puis diminution), le nombre moyen d'espèces atteint son maximum à des périodes différentes selon les sols (vers 3 ou 4 ans sur plaines limono-sableuses, mais vers 5 à 10 ans sur matériaux limoneux fins).

Une expérimentation sur les feux et le pâturage a été menée pendant quatre ans par Dembele *et al.*, (2000) à Missira, au Mali. Le feu apparaît comme un facteur fortement déterminant de la diversité, contrairement au pâturage. Entre les sites soumis à trois régimes de feu, les différences de diversité (évaluée à l'aide des indices de Shannon & Weaver) ne sont significatives qu'au bout de trois ans, quel que soit le type de sol. La diminution de diversité au cours des premières années de jachère s'observe dans tous les traitements ; elle

est cependant plus accusée dans les parcelles soumises à un feu tardif ou protégées des feux que dans celles soumises à un feu précoce. Cette baisse de diversité traduit la forte dominance d'une espèce : favorisée par le feu dans le premier cas (*Andropogon pseudapricus*), très sensible au feu dans le deuxième cas (*Pennisetum pedicellatum*). La diversité est significativement différente la deuxième année sur sols limoneux entre les traitements avec feu et le traitement sans feu. Sur les sols limono-sableux, la diversité diffère significativement entre le traitement feu tardif et les deux autres la troisième année.

Discussion

Évolution de la richesse et de la diversité spécifiques au cours de la succession

Des considérations théoriques indiquent que la diversité, en tant que mesure de l'organisation d'un système, peut être un bon indicateur de l'état de maturation d'un système écologique comme de sa stabilité (voir notamment les discussions dans Cancela da Fonseca, 1980; Frontier & Pichod-Viale, 1989). Certains types de distributions d'abondance des espèces (modèle de Mandelbrot notamment) traduiraient une optimisation de la structure multispécifique du système, support d'un réseau d'interactions. En Afrique tropicale, c'est dans les travaux de Devineau (1984) et de Devineau *et al.* (1984) que l'analyse des modèles de distribution d'abondance a été la plus poussée; ils concernent la succession dans la strate ligneuse des forêts semi-décidues de Côte-d'Ivoire en jachères mais surtout dans des sites protégés des feux. Ces travaux montrent que les modèles auxquels les données s'ajustent le mieux changent effectivement au cours de la succession. En accord avec la théorie de Tilman (1982), dite de la « perturbation intermédiaire », ces travaux confirment par ailleurs que les plus fortes diversités sont obtenues pour des taux de ressources modérément limitants (la variation est ici étudiée le long d'un gradient d'humidité édaphique dans les forêts d'une localité, mais aussi sur le gradient climatique forêt dense humide, forêt dense semi-décidue, forêt dense sèche). Cette théorie explique bien les évolutions observées dans les jachères : la succession postculturale correspond à une saturation progressive du milieu et donc à une disponibilité de plus en plus faible des ressources; au cours du temps, la diversité augmente d'abord puis diminue. La durée pour atteindre le maximum diffère entre milieux d'une même localité et entre régions. Cela s'explique bien dans le cadre de la « perturbation intermédiaire », car le taux de ressources modérément limitant peut survenir plus ou moins rapidement en fonction des caractéristiques propres du milieu considéré.

Le schéma de base de la succession et ses développements actuels

Si l'existence de la succession, qui est une donnée d'observation, n'a jamais été mise en doute, les hypothèses sur les mécanismes qu'elle met en jeu ont fait l'objet de nombreuses discussions (Lepart & Escarré, 1983; Pickett *et al.*, 1987-a et -b; Mc Cook, 1994). Comme une bonne partie de l'histoire de l'écologie végétale, l'approche théorique de la succession est marquée par l'affrontement de deux courants; l'un correspond à une vision holiste de la communauté végétale, ensemble fortement intégré (Clements, 1916, 1928, 1936); l'autre à une vision plus réductionniste et analytique où le comportement de chaque individu ou espèce est considéré individuellement (Gleason, 1927). L'approche holistique, parfois présentée comme dépassée, reste en fait très présente dans la réflexion actuelle (par exemple Drury & Nisbet, 1973; Millet *et al.* 1998); notre profonde ignorance des phénomènes qui agissent à l'échelle de la communauté est notamment soulignée par van Hulst (1992). L'approche hiérarchique de l'écosystème qu'ont proposée les travaux de Allen & Starr (1982) puis de O'Neill *et al.* (1987) permettra peut-être un jour de réunir dans une approche

synthétique les deux visions, en montrant qu'elles se focalisent sur des mécanismes en œuvre à des niveaux d'organisation différents.

Le schéma en six points proposé par Clements (1916) pour décrire les processus qui régissent la succession (tableau II) s'est révélé suffisamment robuste pour rester une base de réflexion pertinente de nos jours. Seul le sixième point est réellement remis en question actuellement, car des conceptions plus dynamiques sont souvent maintenant préférées à celle du climax stable. Pour Clements, la perturbation est simplement l'événement qui initie la succession ; aujourd'hui une bonne partie des perturbations (notamment feu, pâturage) sont plutôt considérées comme des événements récurrents ou « contraintes » qui font partie du fonctionnement normal des écosystèmes (Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Leurs effets sur la dynamique de la végétation sont discutés en fonction de leur étendue, de leur fréquence et de leur intensité (voir la synthèse de Glenn-Lewin & Van der Maarel, 1992). La reformulation par Alexandre (1989) de l'ancien concept de *potentiel floristique* a permis une description plus claire de l'arrivée des organismes dans un site après abandon cultural (tabl. III). Après la perturbation apportée par la culture, la végétation se reconstitue à partir de son potentiel floristique, que l'on peut définir comme l'ensemble des espèces capables de s'installer sur un site à un moment donné. Trois catégories peuvent y être distinguées en fonction de la localisation et de l'état des plantes : le potentiel séminal édaphique est constitué par les graines dormantes dans le sol ; le potentiel végétatif correspond aux espèces qui existent déjà sur place à l'état végétatif ; le potentiel extérieur ou advectif est constitué des espèces situées à portée de dispersion. L'individu installé ayant plus de chance de succès que celui qui n'est encore que graine ; celui qui est sur le site, plus que celui qui doit d'abord y arriver ; on doit donc attendre que l'expression des trois potentiels se fasse dans l'ordre : végétatif, séminal, advectif. La question de l'écésis et de la compétition sont souvent considérées aujourd'hui de manière réductionniste ; on essaie d'en saisir les mécanismes à l'échelle du microsite, en mettant l'accent sur le rôle de l'hétérogénéité fine du milieu, car cette dernière influence très fortement le succès des espèces (Veblen, 1992). En s'installant puis en se développant, les espèces modifient les caractéristiques physico-chimiques du milieu, mais aussi le réseau de relations qu'elles entretiennent entre elles ⁽²⁾, si bien que cette dynamique de l'écosystème est elle-même créatrice d'hétérogénéité. L'analyse des traits de vie des espèces (type biologique, mode de reproduction et de dispersion, écophysioogie, résistance aux contraintes et aux prédateurs, etc.) pour la compréhension de leur succès est également une voie de recherche privilégiée actuellement (Pickett *et al.*, 1987-a). La structure du paysage intervient comme une forte contrainte dans l'étape de la migration et détermine largement le potentiel floristique. Elle est également très liée aux caractéristiques des perturbations récurrentes ou non. Ce thème d'étude suscite un intérêt croissant depuis quelques années. L'idée d'une stabilité dans le temps des communautés ou des conditions abiotiques de

Tableau II. Principaux mécanismes régissant la succession d'après Clements (1916).

-
- 1) *dénudation*, création d'une surface totalement ou partiellement nue par une perturbation qui initie la succession,
 - 2) *migration*, arrivée des organismes dans le site ainsi ouvert,
 - 3) *écésis*, installation réussie des organismes dans le site,
 - 4) *compétition*, interaction des organismes dans le site,
 - 5) *réaction*, modification du site par les organismes, d'où changement des aptitudes relatives des espèces à s'installer et à survivre,
 - 6) *stabilisation*, développement d'un climat stable.
-

(2) On retrouve ici la notion classique de niche écologique abordé plus haut.

milieu est aujourd'hui abandonnée au profit de celle d'une variation permanente des communautés et des milieux. Cette dernière s'appuie sur des théories de non-équilibre de la végétation, que ce soit à des échelles de temps et d'espace très réduites (variations à grain fin de l'environnement) ou à ceux des changements globaux.

Principaux modèles de succession et leur validité pour les jachères

Les approches théoriques actuelles sont bien synthétisées par Barbour *et al.* (1999) qui, à l'issue d'une revue des différents modèles proposés depuis Clements, proposent d'expliquer la succession végétale par quatre forces majeures :

- la modification du milieu édaphique par les plantes ;
- les événements fortuits et la longévité des plantes ;
- l'interaction entre espèces ;
- la sélection naturelle à l'échelle de la communauté.

Nous allons évaluer l'influence des trois premières dans les jachères d'Afrique tropicale. La quatrième, la sélection naturelle à l'échelle de la communauté, qui concerne un niveau hiérarchiquement plus élevé dans l'organisation des écosystèmes, sera traitée dans le paragraphe suivant.

La modification du milieu édaphique par les plantes

Le fait que les plantes modifient le milieu au cours de la succession est un fait d'observation. L'idée que c'est cette modification du milieu qui le rend accessible aux groupes successifs de plantes et qui provoque la succession est issue des vues de Clements (1916). Elle correspond au «relais floristique» (Egler, 1954 ; Mc Cormick, 1968) et au «modèle de facilitation» (Connell & Slatyer, 1977).

Dans les jachères africaines, plusieurs travaux viennent appuyer cette hypothèse. La succession en savane soudanienne sur sol ferrugineux est bien connue : adventices, graminées annuelles, graminées pérennes avec d'abord *Andropogon gayanus* puis *Andropogon ascinodis* ; l'installation de chaque nouvelle espèce pérenne se fait par nucléation à partir des zones occupées par l'espèce précédente. Somé & de Blic (1997) ont observé qu'au cours de cette succession les plages occupées par les dernières espèces arrivées présentaient un sol physiquement de mieux en mieux structuré. Le lien étroit mis en évidence par Fournier & Planchon (1998) entre des espèces individuelles ou des groupes d'espèces et certains états hydro-pédologiques du sol dans des échantillons de quelques mètres carrés va également dans ce sens. Ce type de force est d'autant plus apparent que la succession est longue et complète, c'est-à-dire que les savanes sont peu anthropisées.

Les événements fortuits et la longévité des plantes

C'est sous le terme de «composition floristique initiale», que Egler (1954) a émis l'idée que le cours de la succession dépend surtout de l'établissement fortuit de certaines espèces plutôt que d'autres, puis de la durée de vie de chaque espèce. Cette idée est à peu près équivalente à celle du «modèle de tolérance» (Connell & Slatyer, 1977).

Tous les travaux en forêt soulignent l'importance de la composition floristique initiale (potentiels séminal et végétatif) et l'apparition très précoce de beaucoup d'espèces ligneuses. Au début de la succession, ce sont davantage les abondances relatives des espèces que la composition floristique qui varient, ce qui fait dire à Alexandre (1989) que, pendant cette période au moins, la succession des ligneux est davantage physionomique que floristique. En savane humide, Mitja & Puig (1993) notent également que les espèces ligneuses qui domineront dans le stade pseudo-climacique sont déjà présentes dans les champs abandonnés récemment. Certaines espèces ligneuses des savanes plus sèches (notamment *Termina-*

lia avicennioides, *Strychnos spinosa*), qui ne sont pas éliminées par les façons culturales, paraissent également avoir une bonne régénération quel que soit l'âge des jachères (Bastide, 1996; Kairé, 1999; Devineau, 2000). Ce n'est pas le cas pour les herbacées pérennes typiques des savanes pour qui ces potentiels végétatif et séminal sont inexistant. Chez elles, les changements observés au cours des successions correspondent à un véritable remaniement floristique, l'ordre d'implantation et de dominance étant assez prévisible. L'envahissement par les herbes adventices des cultures et les espèces rejetant de souche en début de succession plaide cependant en faveur du modèle de la composition floristique initiale.

L'interaction entre espèces

L'idée est que des interactions (positives ou négatives) entre espèces peuvent provoquer certaines successions. Elle inclut le « modèle d'inhibition » de Connell & Slatyer (1977), qui suppose que les espèces pionnières inhibent la succession par allélopathie ou par d'autres mécanismes et ne sont remplacées par d'autres que lorsqu'elles meurent ou sont endommagées.

C'est manifestement ce type de force qui est en jeu dans les blocages au stade à annuelles étudiés par Fournier & Nignan (1997) dans certaines jachères de savane du Burkina Faso et dans l'envahissement des savanes plus humides de Côte-d'Ivoire par des brousses à *Chromolaena odorata* (Gautier, 1992). La description du remplacement de *Andropogon gayanus* par l'autre herbacée pérenne *A. asciodis* avec vieillissement et morcellement des touffes de la première espèce, que donnent César & Coulibaly (1993) pour les jachères de Côte-d'Ivoire, correspond également à ce mécanisme. La plupart des interactions sont cependant indirectes, car l'effet positif ou négatif d'une espèce vis-à-vis d'une autre passe généralement par divers changements du milieu (ombrage, modification du sol, etc.). La limite est parfois floue entre ce qui est lié aux modifications du milieu par les plantes et ce qui est dû à l'interaction entre espèces (forces 1 et 3). Par exemple, c'est le cas des touffes d'herbacées pérennes de savane dont le centre évidé abrite une germination de ligneux, qui profite ainsi d'un sol plus riche et d'une certaine protection contre le feu (Fournier, non publié).

Il faut bien admettre, avec les divers auteurs qui ont travaillé sur les jachères, que les trois forces doivent être en œuvre successivement ou simultanément et qu'aucun des modèles qui s'y rattachent ne peut rendre compte à lui seul de la totalité d'une succession. Selon les espèces ou groupes d'espèces (éventuellement considérés deux à deux dans le cas des forces 1 et 3), l'une ou l'autre de ces forces sera en œuvre à un moment donné de la succession. Glenn-Lewin & van der Maarel (1992) font cependant remarquer que l'interprétation d'une évolution de la végétation selon l'un de ces modèles dépendra beaucoup de l'échelle spatiale à laquelle on se placera. Des phénomènes de facilitation, visibles à une échelle très locale, ne seront pas perceptibles si l'on considère dans leur ensemble des superficies plus vastes.

L'émergence de nouveaux systèmes dans un contexte de forte anthropisation

Dans les régions naguère couvertes de savanes, on observe aujourd'hui, sous une pression anthropique intensifiée, la mise en place de nouveaux écosystèmes; tout se passe comme si une pression de sélection était à l'œuvre pour les adapter à ces nouvelles conditions. C'est sans doute à ce type de phénomène que pensent Barbour *et al.* (1999) lorsqu'ils ajoutent la sélection naturelle à l'échelle de la communauté aux trois forces susceptibles d'expliquer les successions; ce faisant, ils adoptent une échelle d'appréhension qui correspond à une approche systémique. L'idée est que les communautés des stades finaux de la succession pourraient, tout comme les populations, avoir été soumises à la sélection naturelle, avec pour résultat une optimisation des contraintes en temps et en allocation d'énergie (Cody, 1974); cette optimisation se traduirait généralement par certains types de structuration des peuplements. Le concept de stratégie cénétique développé par Blandin *et al.* (1976) et par Blandin

(1979) comporte également l'idée d'une adaptation de l'ensemble du système. Ainsi, dans les végétations soumises à des perturbations récurrentes, le cours de la succession permettant de revenir aux stades finaux pourrait être déterminé par des forces qui agissent à une échelle plus vaste que celle des populations. Il est certes difficile d'imaginer une sélection darwinienne qui s'exerce directement à l'échelle des écosystèmes, comme elle le fait à celui des populations. Cependant, comme le font remarquer O'Neill *et al.* (1986), les espèces peuvent être sélectionnées autant pour leur compatibilité avec les autres espèces que pour leur tolérance aux conditions abiotiques. On peut ainsi admettre qu'une force de sélection qui agit à l'échelle des communautés résulte de la sélection darwinienne des espèces et qu'elle constitue une propriété émergente de l'écosystème. C'est certainement ce type de force de sélection qui est en jeu quand un écosystème bascule d'un état à un autre pour s'adapter à de nouvelles conditions de milieu qui exigent une transformation plus profonde qu'un simple ajustement.

La notion d'incorporation d'une perturbation récurrente, due à Allen & Starr (1982), postule qu'une perturbation récurrente peut devenir un élément du système, c'est-à-dire que le système exerce sur elle un certain contrôle, rendant possible une régulation et une stabilisation. Dans l'optique d'une adaptation des communautés considérées dans leur ensemble, cette notion permet d'éclairer la différence entre les écosystèmes de savanes sous régime de jachères longues et les nouveaux écosystèmes sous régime de jachères courtes. On peut considérer les écosystèmes de savane comme ayant incorporé, dans un contexte de potentiel floristique assez riche, les deux types de perturbations majeures que sont le feu et le pâturage. Les écosystèmes cultivés qui se mettent en place actuellement dans un contexte de banalisation floristique s'organisent quant à eux sous un nouveau système de contraintes. Les perturbations majeures qu'ils doivent incorporer pour perdurer sont le défrichement répété, la longue culture et l'anthropisation générale qui les accompagne. Le feu, dont le passage devient difficile, ne joue plus un rôle prépondérant; le pâturage peut continuer à jouer un rôle important, mais il s'agit à présent surtout de troupeaux de petits ruminants qui se concentrent sur les quelques jachères qui subsistent, car les grands troupeaux de bovins ne peuvent se maintenir en l'absence de parcours suffisamment vastes.

En forêt, dans les écosystèmes peu anthropisés où les défrichements peu fréquents peuvent s'assimiler à de grands chablis, la lumière redevient vite le facteur le plus limitant. Ils s'opposent aux écosystèmes très cultivés, où ce sont les coupes répétées et l'ouverture du milieu qui deviennent les déterminants majeurs. La modification du système de contraintes le long des gradients climatique et d'anthropisation s'exprime dans le changement d'importance relative des différents types de potentiels floristiques dans la reconstitution postculturelle (tableau III). En forêt comme en savane, seul un petit nombre d'espèces adaptées aux nouvelles contraintes se maintiennent et leur état sert d'indicateur aux cultivateurs pour la mise en route d'un nouveau cycle cultural. Dans la mise en place d'une flore adaptée à ces milieux, d'autres facteurs humains peuvent intervenir, comme la protection active – généralement en vue d'usages particuliers – de certaines espèces ou de certains espaces par les populations (Le Mire Pêcheux *et al.*, 2000). Une structuration des paysages par affectation d'unités à des usages spécialisés (culture, pâturage, conservation) contribuera sans doute à faire émerger de nouveaux écosystèmes.

Tableau III. Variation de la nature et de l'importance relative⁽⁺⁾ des trois potentiels floristiques selon Alexandre (1989) pour la reconstitution postculturale en fonction de la zone climatique et du degré d'anthropisation.

Zone éco-climatique (principale contrainte)	Potentiel végétatif	Potentiel séminal édaphique	Potentiel advectif
Sahel forte anthropisation* (eau)	+ espèces ligneuses utiles maintenues dans les champs résistantes à la coupe répétée	+++ herbes annuelles adventices non éliminées par la jachère	+ flore sahélienne (surtout herbacées annuelles) adaptée à la résistance à la sécheresse
Région des savanes faible anthropisation** (feu)	+++ espèces ligneuses de savane, non éliminées par la courte culture	faible les adventices des cultures ont été éliminées par la jachère ; chez les espèces de savane il n'y a pas de banque de graines dans le sol	+++ flore de savane : herbes pérennes, ligneux pyrotolérant
Régions des savanes Forte anthropisation* (défrichements répétés, anthropisation générale du milieu)	+++ espèces utiles maintenues dans les champs, espèces résistant à la coupe répétée	+++ adventices qui ne sont pas toutes éliminées par la jachère	+ flore banalisée de savane, proche de celle du potentiel végétatif ; les herbes pérennes se raréfient
Forêt Faible anthropisation** (lumière)	+ flore forestière non éliminée par la courte culture	+++ espèces ligneuses de la flore des chablis, pionniers	+ espèces ligneuses sciaphiles et surtout tolérantes ; beaucoup de ligneux
Forêt Forte anthropisation* (défrichements répétés, anthropisation générale du milieu)	+++ plantes protégées ; plantes résistant à la coupe	+++ flore spécifique des jachères ; herbacées adventices	+ espèces de brousses dégradées, beaucoup d'herbacées

* Culture longue et jachère courte.

** Culture courte et jachère longue.

Prospective : évolution des paysages et des écosystèmes africains

Menée à son terme, la succession postculturale est supposée ramener la végétation à un état proche de celui qui prévalait avant la mise en culture ; cet état dépend étroitement des conditions climatiques et édaphiques locales. C'est effectivement ce que l'on observe quand les perturbations sont d'amplitude limitée ; la succession apparaît alors directionnelle et prévisible. En forêt humide, l'évolution postculturale diffère alors peu des phases normales de la sylvigénèse, où le chablis joue un rôle central en ouvrant momentanément le milieu ; cette perturbation qui fait partie intégrante du fonctionnement de ces milieux en permet le maintien. Cependant, cette situation est de plus en plus rare, les milieux que l'on défriche en forêt sont de plus en plus modifiés par rapport aux forêts d'origine, si bien que chaque nouveau cycle cultural conduit à un nouvel état plus ou moins imprévisible (voir par exemple

les travaux de Gautier, 1992, sur le rôle de *Chromolaena odorata* en Côte-d'Ivoire). La forêt primaire recule et les paysages se modifient. Pour Gautier (1992) :

Il y a donc lieu de penser que l'on s'achemine lentement vers une sorte de paysage agricole où, sous des arbres particulièrement utiles pour des usages traditionnels, s'établit un système de culture à cycle court (< 5 ans) dont la jachère est dominée par Chromolaena odorata, de manière de plus en plus exclusive.

Alexandre (1989) décrit un paysage de « brousses dégradées » : les plantes à souches résistantes prennent une part croissante dans la végétation, le potentiel extérieur prenant à l'opposé une importance relative moindre ; l'auteur ajoute qu'à ce stade d'anthropisation la naturalisation d'espèces allochtones devient facile et rapide. Il envisage encore le stade suivant où l'agriculture devient permanente, avec une simplification extrême de l'agrosystème ; la complexité réapparaît cependant à une autre échelle avec la construction d'un paysage spécialisé avec ses diverses zones cultivées (champs, vergers), ses haies et ses réserves forestières. De même, dans les régions de savane et sur leurs marges, les milieux postculturels sont rarement laissés totalement à eux-mêmes jusqu'à la complète reconstitution. Ils sont plus généralement soumis à divers types de perturbations récurrentes, principalement d'origine anthropique, qui compliquent et tronquent les successions (Westoby 1980 ; Walker, 1981 ; Walker *et al.*, 1981 ; Walker, 1985). La forte variabilité dans l'espace et dans le temps de la végétation de savane est due à divers types de facteurs (Frost *et al.*, 1986 ; Donfack *et al.*, 1995) : hétérogénéité du substrat édaphique et des facteurs d'utilisation anthropique, coexistence dans ces formations de végétaux ligneux et herbacés en compétition dont la proportion est fortement influencée par les facteurs anthropiques, principalement le feu et le pâturage. Dans de tels systèmes, que Ludwig *et al.* (1997) qualifient d'« excitables », des déplacements fréquents et souvent importants des équilibres sont extrêmement probables ; mais Floret & Donfack (C.E.E., 1998) pensent que, quand un certain degré d'anthropisation est atteint, la pression humaine très forte et très prolongée laisse peu de place aux événements rares ou stochastiques qui pourraient modifier les trajectoires des successions. Des pressions comme le labour périodique, le pâturage et la coupe des ligneux deviennent des contraintes régulières pour le système et un équilibre métastable s'établit. Actuellement, dans les formations post-culturelles en savane soudanienne, cet état d'équilibre méta-stable est atteint après un minimum d'environ six années d'évolution. Avec la réduction des temps de jachère ou l'exploitation excessive des biomasses disponibles, ces équilibres eux-mêmes se rompent tôt ou tard et un nouvel état sera atteint.

Conclusion

Un schéma synthétique général des successions postculturelles en Afrique de l'Ouest a été proposé dans le présent travail. Il présente le remplacement des types biologiques les uns par les autres au cours de la reconstitution du milieu. Les variations observées par rapport à ce schéma dans les divers sites et régions sont interprétées en fonction du gradient éco-climatique, du substrat édaphique ou du mode d'utilisation des terres, un élément clé du schéma est l'identification du facteur écologique le plus contraignant. Les différents autres facteurs qui influencent leur variabilité sont identifiés et hiérarchisés. C'est le gradient éco-climatique ouest-africain qui constitue la contrainte la plus forte, tant sur le plan floristique que sur le plan fonctionnel ; la composition floristique des stades successifs, la durée du processus de reconstitution et la structure physionomique des communautés lui sont très fortement liées. La végétation des jachères s'organise ensuite dans le paysage en grandes unités liées au substrat édaphique ; les variations entre elles sont d'ordre floristique et fonctionnel. Ce n'est qu'à l'intérieur du cadre ainsi tracé que l'on peut enfin interpréter les variations d'origine

anthropique. Les divers facteurs anthropiques, qui ont souvent des effets similaires et agissent par cumul, sont difficiles à hiérarchiser; ce résultat permet de renforcer la légitimité d'une approche de l'anthropisation comme un facteur global. C'est ainsi que l'état d'un site apparaît souvent comme très bien expliqué par sa distance au village, car cette dernière représente une sorte d'indice synthétique de l'ensemble des pressions anthropiques, généralement plus fortes près du village. Les variations de la végétation sont ensuite très liées à l'âge de la jachère (c'est-à-dire à l'éloignement dans le temps de la perturbation initiale), mais d'autres facteurs peuvent provoquer des blocages à certains stades. Au total, c'est l'importance de la perturbation (en durée ou en intensité) qui semble décisive pour déterminer l'état de la végétation. Les conditions les plus défavorables sont des périodes de culture de longue durée, répétées, incluant une destruction poussée du couvert et suivie d'une utilisation forte de la jachère. Le cas du feu est particulier. Les données conduisent de plus en plus de scientifiques à penser qu'il a modelé les paysages bien avant l'apparition des hommes dont l'action a surtout été d'imprimer un régime des feux plus régulier. L'effet du feu dans les milieux de jachère est surtout de permettre le maintien ou la mise en place d'une flore et d'une structure de savane par la sélection de plantes pyrotolérantes et par le déplacement de l'équilibre en faveur des herbacées. Son absence entraîne une évolution vers d'autres types de milieux. L'importance de l'influence du pâturage est manifeste, mais les résultats sont souvent peu clairs ou contradictoires, faute de méthodes capables de rendre compte avec suffisamment de précision de l'impact des troupeaux, qui est très hétérogène dans l'espace et dans le temps. Il s'agit, comme le feu, d'un facteur qui a modelé les savanes depuis des temps reculés. Feu et pâturage sont ainsi des contraintes normales du système en savane; la perturbation principale reste le défrichement pour la mise en culture.

Richesse et diversité floristique considérées globalement ne sont pas des indicateurs très précis de l'état de reconstitution des milieux. Leur évolution devient plus facile à interpréter quand strate ligneuse et strate herbacée sont considérées séparément: en savane tout au moins, la richesse des ligneux augmente tout au long de la succession, tandis que celle des herbacés diminue très rapidement après la phase d'augmentation initiale. Cela s'explique bien dans le cadre de la théorie dite de la «perturbation intermédiaire» (Tilman, 1982) qui dit que les plus fortes diversités correspondent à des taux de ressource modérément limitants, car ces taux peuvent survenir plus ou moins rapidement en fonction des organismes considérés et des caractéristiques des milieux considérés.

Toutes les données et analyses concordent pour montrer qu'aucun des trois modèles (facilitation, composition floristique initiale, inhibition) proposés par Connell & Slatyer (1977) ne suffit pour rendre compte de la totalité d'une succession considérée à l'échelle stationnelle, mais que l'on doit plutôt considérer que les forces décrites par ces modèles sont en œuvre successivement ou simultanément. À l'échelle de l'écosystème dans son ensemble, on doit admettre que d'autres forces sont en action pour sélectionner certains types de successions adaptées aux contraintes principales. La notion d'incorporation d'une perturbation récurrente permet de rendre compte des évolutions observées. La savane qui disparaît peu à peu est un ensemble d'écosystèmes floristiquement riches, régis par la contrainte du feu et du pâturage. Les écosystèmes sous régime de jachère courte qui se mettent en place dans le contexte actuel sont en revanche régis par d'autres contraintes qui correspondent aux perturbations récurrentes d'un défrichement répété et du cortège de pressions anthropiques qui l'accompagnent. Ces modifications entraînent une banalisation des flores, sans perte de productivité dans un premier temps, et une redistribution de l'importance des trois types de potentiels floristiques (végétatif, séminal, advectif) dans la reconstitution de milieu.

Remerciements

Les auteurs remercient Édouard Le Floc'h pour ses commentaires sur la version initiale du document.

Références

- Achard Fr., Hiernaux P. & Banoin M. (2000). « Les jachères fourragère naturelle et améliorée en Afrique de l'Ouest », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol. II., pp. 201-240.
- Adedeji F.O. (1984). « Nutrient cycles and successional changes following shifting cultivation practice in moist semi-deciduous forests in Nigeria », *Forest Ecology and Management*, vol. IX, n° 2 : pp. 87-99.
- Alexandre D.-Y. (1978). « Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en basse Côte-d'Ivoire », *Cah. Orstom, sér. Biol.*, vol. XIII, n° 3 : pp. 261-266.
- Alexandre D.-Y. (1982). « Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire », *Candollea*, vol. XXXVII, n° 2 : pp. 579-588.
- Alexandre D.-Y. (1989). *Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire*, Paris, Orstom, 102 p. (coll. *Études et thèses*).
- Alexandre D.-Y. & Kairé M. (2001). « Les productions des jachères soudaniennes (bois et produits divers) », in Floret & Pontanier (éd., 2001) : vol. II., pp. 169-200.
- Alexandre D.-Y., Guillaumet F., Kahn F. & de Namur Ch. (1978). « Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire). Conclusion : caractéristiques des premiers stades de la reconstitution. », *Cah. Orstom, sér. Biol.*, vol. XIII, n° 3 : pp. 267-270.
- Allen T.F.H. & Starr Th. B. (1982). *Hierarchy : perspectives for ecological complexity*, Chicago, The University of Chicago Press, 310 p.
- Aronson J., Floret Chr., Le Floc'h É., Ovale C. & Pontanier R. (1993-a). « Restoration and Rehabilitation of Degraded Ecosystems in Arid and Semi-Arid Lands », I, « A view from the South », *Restoration Ecology*, n° 1 : pp. 8-17.
- Aubréville A. (1950). *Flore forestière soudano-guinéenne*, Paris, Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, 523 p.
- Aubréville A. (1957). « À la recherche de la forêt en Côte-d'Ivoire », *Bois et Forêts tropicales*, n° 56 : pp. 17-32.
- Aweto A.O. (1981). « Secondary succession and soil fertility restoration in South-Western Nigeria », I, « Succession », *Journal of Ecology*, vol. LXIX, n° 2 : pp. 601-607.
- Barbault R., Blandin P., Meyer J.A. (éd.) (1979). *Problèmes d'écologie théorique : les stratégies adaptatives*, Paris, Maloine, 299 p.
- Barbour M.G., Burk J.H. & Pitts W.D., Gilliam F.S., Schwartz M. W. (1999). *Terrestrial Plant Ecology*, 3^e éd., San Francisco, The Benjamin-Cummings Publishing Cie.
- Bastide B. (1996). *Seuils de reconstitution des populations de ligneux à usages multiples et leur rôle dans l'amélioration des sols dégradés*, Rapport de mission d'appui, Ouagadougou, Institut de recherche en biologie et écologie tropicale (Irbet), 67 p.
- Blanc-Pamard C. (1979). *Un jeu écologique différentiel : les communautés rurales du contact forêt-savane au fond du « V baoulé » (Côte-d'Ivoire)*, Paris, Orstom, 313 p. (coll. *Travaux et documents*, n° 107).
- Blandin P. (1979). « Évolution des écosystèmes et stratégies cénotiques », in Barbault *et al.* (éd., 1979) : pp. 221-235.
- Blandin P., Barbault R. & Lecordier Ch. (1976). « Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique », *Bull. Écol.*, n° 7 : pp. 391-410.
- Bodian A., Koita B., Donfack P. & Yossi H. (1998). « Typologie des jachères et diversité végétale », in C.C.E. (éd., 1998) : pp. 37-46.
- Boudouresque E. (1995). *La végétation aquatique du Liptako*, th., univers. Paris-XI, Orsay, 326 p.
- Cancela da Fonseca J.P. (1980). « Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques », *Acta Oecol., Oecol. gener.*, n° 1 : pp. 293-305.

- C.C.E. (Commission des Communautés européennes) (1998). *Raccourcissement du temps de jachère, biodiversité et développement durable en Afrique centrale (Cameroun) et en Afrique de l'Ouest (Mali, Sénégal)*, rapport final, Floret (Chr., éd.), Paris, Commission des Communautés européennes, Contrat TS3-CT93-0220 (DG 12 HSMU)-I.R.D., 245 p.
- César J. (1992). *La production biologique des savanes de Côte-d'Ivoire et son utilisation par l'homme : Biomasse, valeur pastorale et production fourragère*, Maisons-Alfort (France), Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux (I.E.M.V.T.)-Cirad, 671 p.
- César J. & Coulibaly Z. (1993). « Conséquence de l'accroissement démographique sur la qualité de la jachère dans le nord de la Côte-d'Ivoire », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 415-434.
- Chevalier A. (1951). « Sur l'existence d'une forêt vierge sèche sur de grandes étendues aux confins des bassins de l'Oubangui, du haut Chari et du Nil (Bahr-el-Ghasal) », *Rev. Bot. appl.*, n° 31 : pp. 135-136.
- Christ H. (1892). « La flore dite « ancienne africaine » », *Arch. Sc. phys. et nat.*, 3^e période, n° 28 : pp. 1-48.
- Cissé M.I., Hiernaux P. & Diarra L. (1993). « Intégration agro-pastorale au Sahel : dynamique et potentiel fourrager des jachères », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 405-413.
- Clements F.E. (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*, Carnegie Inst. of Washington, Washington, Publ. 242, 512 p.
- Clements F.E. (1928). *Plant succession and indicators. A definite edition of Plant Succession and Plant indicators*, New York, Wilson, 453 p.
- Clements F.E. (1936). « Plant succession. Nature and structure of the climax », *J. Ecol.*, n° 24 : pp. 252-284.
- Cody M.L. (1974). « Optimization in ecology », *Science*, n° 183 : pp. 1156-1164.
- Colinvaux P. (1982). *Invitation à la science de l'écologie*, Paris, Seuil, 252 p.
- Connell J.M. & Slatyer R.O. (1977). « Mechanisms of succession in natural communities and their role community stability and organization », *Am. Nat.*, n° 111 : pp. 1119-1144.
- Debusche M., Escarré J., Lepart J., Houssard C. & Lavorel S. (1996). « Change in Mediterranean plant succession : Old-field revisited », *Journal of Vegetation Science*, vol. VII, n° 4 : pp. 519-526.
- Delabre É. (1992). *Caractérisation et évolution d'écosystèmes anthropisés sahéliens : les milieux post-culturels du sud-ouest nigérien*, th., écologie, univers. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, 289 p.
- Dembele F. (1992). *Contribution à l'étude de la dynamique de la végétation en zone guinéenne nord du Mali. Cas de la succession post-culturelle au sud-ouest de Kita*, D.E.A., écosystèmes continentaux arides, méditerranéens et montagnards, faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme, univers. de Marseille, 30 p.
- Dembele F. (1996). *Influence du feu et du pâturage sur la végétation et la biodiversité dans les jachères en zone soudanienne nord. Cas des jeunes jachères du terroir de Missira (cercle de Kolokani), Mali*, th. doct., univers. Aix-Marseille-III, 179 p.
- Dembele F., Le Floc'h É. & Yossi H. (1998). « Influence du feu et du pâturage sur la succession herbacée des jeunes jachères en zone soudanienne nord du Mali », in C.C.E. (éd, 1998) : pp. 47-54.
- Descoings B. (1976). *Approche des formations herbeuses tropicales par la structure de la végétation*, th. doct. État, Univers. des sciences et techniques du Languedoc (U.S.T.L.), Montpellier, 221 p.
- Devineau J.-L. (1984). *Structure et dynamique de quelques forêts tropophiles de l'Ouest africain (Côte-d'Ivoire)*, th. doct. État, Sciences naturelles, univers. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, 294 p.
- Devineau J.-L. (1986). *Impact écologique de la recolonisation des zones libérées de l'onchocercose dans les vallées burkinabé (Nazinon, Nakanbé, Mouhoun, Bougouriba)*, rapport final, convention Orstom-O.M.S., Projet de lutte contre l'onchocercose, 151 p. + cartes.
- Devineau J.-L. (1997). « Évolution saisonnière et taux d'accroissement des surfaces terrières des ligneux dans quelques peuplements savanicoles soudaniens de l'ouest burkinabé », *Écologie*, vol. XXVIII, n° 3 : pp. 217-232.
- Devineau J.-L. (1999-a). « 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) », *Rev. Écol. (Terre Vie)*, vol. LIV : pp. 1-25
- Devineau J.-L. (1999-b). « Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow-farming system (South West Burkina Faso) », *Journal of Tropical Ecology*, n° 15 : pp. 497-513.

- Devineau J.-L. (2000). « Structures des populations et écologie des principales espèces ligneuses alimentaires et fourragères dans un système culture-jachère (sud-ouest du Burkina Faso) », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol. I, pp. 000-000.
- Devineau J.-L., Lecordier C. & Vuattoux R. (1984). « Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire) », *Candollea*, n° 39 : pp. 103-134.
- Devineau J.-L., Fournier A. & Kaloga B. (1997). *Les sols et la végétation de la région de Bondoukou (Ouest burkinabé). Présentation générale et cartographie préliminaire par télédétection satellitaire (Spot)*, Paris, Orstom, 126 p., 1 carte h. t.
- Devineau J.-L. & Fournier A. (1997). « Flore et végétation », in Devineau et al. (éd., 1997) : pp. 27-47.
- Diallo M.S. (1995). *Biologie et écologie de la graminée Cymbopogon schoenanthus (L.) Spreng en zone soudanienne du Burkina Faso. Cas de Bondoukou (province du Mouhoun)*, mém. D.E.A., Sciences biologiques appliquées, option biologie et écologie végétales, faculté des sciences et techniques, univers. de Ouagadougou, Fast-Orstom, 112 p.
- Diallo M.S. (1997). *Recherches sur l'évolution de la végétation sous l'effet de la pâture dans l'Ouest du Burkina Faso (zone soudanienne). Cas de Bondoukou, Kassaho et Kourouma*, th. 3^e cycle, sciences biologiques appliquées, biologie et écologie végétales, univers. de Ouagadougou, 163 p.
- Diatta M. & Matty F. (1993). « Dynamique de la végétation ligneuse sur d'anciennes terres de culture sur cuirasse au Sénégal », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 307-318.
- Diatta M. & Faye E. (1996). « Effets de quelques années de protection sur la jachère en zone sahélo-soudanaise du Sénégal : structure et production primaire », in Floret (éd., 1996) : pp. 33-41.
- Djimadom M. (1993). *Adventices des cultures dans la région de Bondoukou : étude de la flore, de l'écologie et de la nuisibilité*, mém. ingén., option agronomie, Paris-Ouagadougou, Orstom-I.D.R. (Institut du développement rural), 96 p.
- Donfack P. (1993). *Étude de la dynamique de la végétation après abandon de la culture*, th. 3^e cycle, univers. de Yaoundé, 192 p.
- Donfack P. (1998-a). *Végétation des jachères du Nord Cameroun. Typologie, diversité, dynamique, production*, th. doct. État, sciences de la nature, univers. de Yaoundé-I, faculté des sciences, 225 p.
- Donfack P. (1998-b). « Dynamique de la végétation ligneuse post-culturelle en zone sahélo-soudanaise du Cameroun », in C.C.E. (éd., 1998) : pp. 55-62.
- Donfack P., Floret Ch. & Pontanier R. (1995). « Secondary succession in abandoned fields of dry tropical Northern Cameroon », *Journal of Vegetation Science*, n° 6 : pp. 499-508.
- Donfack P., Amougou A. & Moukouri Kuoh H. (2000). « Fonctionnement écologique des jachères courtes : un cas de l'influence du feu sur les indicateurs de reconstitution au Nord-Cameroun », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol I, pp. 369-377.
- Drury W.H. & Nisbet I.C.T. (1973). « Succession », *Journal of the Arnold Arboretum*, n° 54 : pp. 331-368.
- Egler F.E. (1954). « Vegetation science concepts. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development », *Vegetatio*, n° 4 : pp. 412-417.
- Floret Ch. (éd.) (1996). *La jachère, lieu de production*, actes de l'atelier, Bobo-Dioulasso, 24 oct. 1996, Coraf, 144 p.
- Équipe Hyperbav (1990). *Structure et fonctionnement hydropédologique d'un petit bassin versant de savane humide*, Paris, Orstom, 307 p. (coll. *Études et thèses*).
- Floret Ch., Pontanier R. & Serpantié G. (1993). *La jachère en Afrique tropicale*. Dossier Mab 16, Paris, Unesco, 86 p.
- Floret Ch. & Pontanier R. (éd.) (1997). *Jachère et maintien de la fertilité*, actes de l'atelier international, Bamako, 1-4 oct. 1997, Dakar, Coraf-Orstom-Union européenne, 146 p.
- Floret Ch. & Pontanier R. (éd.) (2000). *La jachère en Afrique tropicale*, 2 vol., vol. I, *Actes du séminaire international*, Dakar (Sénégal), 13-16 avr. 1999, vol. II, *De la jachère naturelle à la jachère améliorée : Le point des connaissances*, Paris, John Libbey, 804 p. & 356 p.
- Floret Ch. & Serpantié G. (1993). *La jachère en Afrique de l'Ouest*, atelier international, Montpellier 1991, Paris, Orstom, 494 p.
- Fournier A. (1991). *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient climatique*, Paris, Orstom, 312 p. (coll. *Études et thèses*).

- Fournier A. (1994). « Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savanes soudanaises pâturées. Les jachères de la région de Bondoukui (Burkina Faso) », *Écologie*, vol. XXV, n° 3 : p. 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? », in Floret (éd., 1996) : pp. 101-111.
- Fournier A. & Nignan S. (1997). « Quand les annuelles bloquent la succession postculturelle... Expérimentations sur *Andropogon gayanus* », *Écologie*, t. XXVIII, n° 1 : pp. 13-21.
- Fournier A. & Planchon O. (1998). « Link of vegetation with soil at a few meter-scale : herbaceous floristic composition and infiltrability in a Sudanian fallow-land », *Acta Oecologica*, vol. XIX, n° 3 : pp. 215-226.
- Fournier A., Yoni M. & Zombre P. (2000). *Les jachères à Andropogon gayanus en savane soudanienne : flore, structure, déterminants et fonction dans l'écosystème. Cas de Bondoukuy dans l'ouest du Burkina Faso. Études sur la flore et la végétation de Burkina Faso et des pays avoisinants*, Francfort-Ouagadougou, Verlag Natur & Wissenschaft, Solingen : pp. 3-32.
- Fournier A., Hien M. & Millogo-Rasolodimby J. (2000). « Les jachères de moins de cinq ans en savane soudanienne : richesse floristique, structure de la végétation. Cas de Bondoukuy (Ouest du Burkina Faso) », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol. I, pp. 390-399.
- Frost P.G.H., Medina E., Menaut J.-C., Solbrig O.T., Swift M. & Walker B.H. (1986). « Responses of savana to stress and disturbance : a proposal for a collaborative program of research », *Biology international Special Publication* (I.U.B.S.), n° 10 : pp. 1-82.
- Frontier S. & Pichod-Viale D. (1991). *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*, Paris-Milan-Barcelone-Bonn, Masson, 320 p.
- Gautier L. (1989). « Contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire centrale : évolution de la surface forestière de la réserve de Lamto (sud du V Baoulé) », *Bull. Soc. Bot. Fr. (Actual. Bot.)*, n° 3-4 : pp. 85-92.
- Gautier L. (1990). « Contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire centrale : évolution du recouvrement ligneux des savanes de la réserve de Lamto (sud du V Baoulé) », *Candollea*, n° 45 : pp. 628-629.
- Gautier L. (1992). *Contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire centrale : rôle de Chromolaena odorata (L.) R. King & H. Robinson dans la dynamique de la végétation*, th. univers. de Genève, 268 p.
- Gignoux J. (1994). *Modélisation de la coexistence herbes/arbres en savane*, th., Paris-Paris-Grignon, Ina-École normale supérieure, 273 p.
- Gillon Y., Chaboud Chr., Boutrais J.-B. & Mullon Chr. (éd.) (2000). *Du bon usage des ressources renouvelables*. Colloque de clôture de l'action incitative *Dynamique et usage des ressources renouvelables*, Orléans, oct. 1997 Paris, IRD Editions.
- Gleason H.A. (1926). « The individualistic concept of the plant association », *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, n° 53 : pp. 1-20.
- Glenn-Lewin D.C., Peet R.K. & Veblen T.T. (1992). *Plant succession. Theory and prediction*, London : Glasgow-New York-Tokyo-Melbourne-Madras, Chapman & Hall, 352 p.
- Glenn-Lewin D.C. & Van der Maarel E. (1992). « Patterns and processes of vegetation dynamics », in Glenn-Lewin et al. (1992) : pp. 11-59.
- Gnahoua G.M. (1998). *Analyse phyto-écologique de la flore adventices des cultures post-jachères améliorées en région de forêt semi-décidue de Côte-d'Ivoire*, D.E.A., univers. Aix-Marseille-III, 34 p.
- Grime J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation processes*, New York-Brisbane-Toronto, Wiley & Sons-Chichester, 222 p.
- Grouzis M. (1988). *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso)*, Paris, I.R.D., 336 p. (coll. *Études et thèses*).
- Grubb (1977). « The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche », *Biol. Rev.*, n° 52 : pp. 107-145.
- Guelly K.A. (1993). « Les jachères de savane sur le plateau Akposso au sud-ouest du Togo », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 367-375.
- Guelly K.A. (1994). *Les savanes des plateaux de la zone forestière subhumide du Togo*, th. botanique tropicale, univers. Paris-VI, 164 p.
- Guelly K.A., Roussel B. & Guyot M. (1993). « Installation d'un couvert forestier dans les jachères de savane au sud-ouest Togo », *Bois et Forêts des Tropiques*, n° 235 : pp. 37-43.

- Guelly K.A., Puig H., Woegan Y. & Kokou K. (2000). « Les formations à *Harungana madagascariensis* Lam. ex Poir. (Guttiferae) dans les jachères du plateau Akposso au Togo », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol. I, pp. 400-407.
- Guillaumet J.-L. (1967). *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte-d'Ivoire)*, Paris, Orstom, 249 p. (coll. *Mémoire Orstom*, n° 20).
- Guillaumet J.-L. (1978). « Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire), I, Présentation », *Cahiers Orstom, série Biologie*, vol. XIII, n° 3 : pp. 189-190.
- Hall J.B. & Okali D.U.U. (1979). « A structural and floristic analysis of woody fallow vegetation near Ibadan, Nigeria », *Journal of Ecology*, n° 67 : pp. 321-346.
- Harper J.L. (1977). *Population biology in plants*, London-New York-San Francisco, Academic Press, 892 p.
- Hien M. (1996). *La reconstitution postculturelle 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*, D.E.A. sciences biologiques appliquées, option biologie et écologie végétales, faculté des sciences et techniques, univers. de Ouagadougou, Laboratoire de botanique et biologie végétale-Orstom, 95 p.
- Hiernaux P. (1975). *Étude phytocéologique du pays baoulé méridional (Côte-d'Ivoire centrale)*, th. ingén., C.N.R.S., Montpellier, 276 p.
- Hiernaux P. (1983). *Recherche d'une solution aux problèmes de l'élevage dans le delta intérieur du Niger au Mali*, vol. I, *Les pâturages de la zone d'étude*, Addis Abeba-Sevare, Cipea-Odem, 133 p.
- Horn H.S. (1974). « The ecology of secondary succession », *Annual. Rev. Ecol. Syst.*, n° 5 : pp. 25-37.
- Hutchinson G.E. (1957). « Concluding remarks », *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, n° 22 : pp. 415-427.
- Jaffré T. & de Namur Ch. (1983). « Évolution de la biomasse végétale épigée au cours de la succession secondaire dans le Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire », *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, n° 4 : pp. 259-272.
- Kaïré M. (1999). *La production lignieuse des jachères et son utilisation par l'homme au Sénégal*, th. doct., univers. Aix-Marseille-I, 141 p.
- Kahn Fr. (1978-a). « Évolution structurale du peuplement de *Macaranga hurifolia*. In : Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire) », *Cah. Orstom, Sér. Biol.*, XIII : pp. 223-238.
- Kahn Fr. (1978-b). « Occupation spatiale du sol par les peuplements de *Macaranga hurifolia* : Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire) », *Cah. Orstom, Sér. Biol.*, XIII : pp. 238-254.
- Kahn Fr. (1982). *La reconstitution de la forêt tropicale humide, sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire*, Paris, Orstom, 91 p. (coll. *Mémoire Orstom*, n° 97).
- Keever C. (1950). « Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina », *Ecological Monographs*, n° 49 : pp. 98-108.
- Kiema S. (1992). *Utilisation pastorale des jachères dans la région de Bondoukuy (zone soudanienne, Burkina Faso)*, mém. D.E.S.S. Gestion des systèmes agro-sylvo-pastoraux en zones tropicales, Orstom-univers. Paris-XII Val-de-Marne, 99 p.
- Koita B. (1998). *Végétation postculturelle en zone soudanienne du Sénégal*, th. doct., univers. de Corse, faculté des sciences, 169 p.
- Koita B. & Bodian A. (2000). « Évolution de la diversité végétale avec le temps de jachère dans la zone soudanienne du Sénégal », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol. I, pp. 408-414.
- Lamotte M. (éd.) (1998). *Le Mont Nimba. Réserve de la Biosphère et site du patrimoine mondial (Guinée et Côte-d'Ivoire). Initiation à la géomorphologie et à la biogéographie*, Paris, Unesco, 153 p.
- Le Bourgeois Th. (1993). *Les mauvaises herbes dans la rotation cotonnière au nord-Cameroun (Afrique). Amplitude d'habitat et degré d'infestation. Phénologie*, th., univers. de Montpellier, évolution et écologie, spécialité physiologie biologie des organismes et des populations, 249 p.
- Lé Mire Pêcheux L., Fournier A. & Dugast S. (2000). « *Andropogon gayanus* et artificialisation (savane soudanienne) », in Gillon, Chaboud, Boutrais & Mullon.
- Lepart J. & Escarré J. (1983). « La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique », *Bull. Soc. Écologie*, vol. XIV, n° 3 : pp. 133-178.

- Ludwig D., Walker B. & Holling C.S. (1997). Sustainability, stability, and resilience. *Conservation Ecology* [online] 1(1) : 7. <http://www.cnscol.org/vol1/iss1/art7.>, 24 p.
- McCook L.J. (1994). « Understanding ecological community succession : causal models and theories, a review », *Vegetatio*, n° 110 : pp. 115-147.
- Malam Issa O. (1999). *Étude du rôle des croûtes microbiotiques dans les sols de deux écosystèmes sahéliens (jachères et brousse tigrée) au Niger : micromorphologie, propriétés physiques et bio-géochimiques*, th. doct. univers. Orléans, Sciences de l'Univers, 276 p.
- Mangenot G. (1955). « Études sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire », *Études éburnéennes*, Ifan, n° 4 : pp. 5-61.
- Menaut J.-C. (1977). *Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast*, Actas del IV symposium internacional de ecologia tropical, Panama, 2 : pp. 541-558.
- Millet J., Bouchard A. & Edelin C. (1998). « Plant succession and tree architecture : An attempt at Reconciling Two Scales of Analysis of Vegetation Dynamics », *Acta Biotheoretica*, n° 46 : pp. 1-22.
- Mitja D. (1992). *Influence de la culture itinérante sur la végétation d'une savane humide de Côte-d'Ivoire (Booro-Borotou, Touba)*, Paris, Orstom, 270 p. (coll. *Études et thèses*).
- Mitja D. & Valentin Ch. (1990). « La couverture végétale : interactions avec la couverture pédologique et les réorganisations superficielles », Synthèse du programme Hyperbav, *Structure et fonctionnement hydro-pédologique d'un petit bassin versant de savane humide*, Paris, Orstom : pp. 69-90 (coll. *Études et thèses*).
- Mitja D. & Puig H. (1993). « Essartage, culture itinérante et reconstitution de la végétation dans les jachères en savane humide de Côte-d'Ivoire (Booro-Borotou, Touba) », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 377-391.
- Mitja D. & Hladik A. (1989). « Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine humide (Makokou, Gabon) », *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, vol. X, n° 1 : pp. 75-94.
- Mondjannagni A. (1969). *Contribution à l'étude des rapports entre l'Homme et les formations végétales tropicales. L'exemple de l'Ouest Africain, du Golfe de Guinée au fleuve Niger*, th., univers. Paris-VII, 2 vol., 548 p.
- Namur Ch. de (1978). « Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (Sud-Ouest de la Côte-d'Ivoire). Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire », *Cah. Orstom, sér. Biol.*, vol. XIII, n° 3 : pp. 211-221.
- Onana J. (1995). *Les savanes soudano-sahéliennes du Cameroun : analyse phytoécologique et utilisation pastorale*, th. univers. Rennes-I, sciences biologiques, écologie, 155 p.
- O'Neill R.V., DeAngelis D.L., Waide J.B. & Allen T.F.H. (1986). *A hierarchical concept of ecosystems. Monographs in population biology*, 23, Princeton (New Jersey), Princeton University Press, 254 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 & Serpantié (éd., 1993) : pp. 331-340.
- Ouédraogo J. (1985). *Contribution à l'étude du dynamisme des formations naturelles naturelles au Burkina : reconstitution des jachères dans la région de Kaïbo-Niaogho*, mém. ingén. techniques du développement rural, I.D.R.-Orstom, université de Ouagadougou, 61 p.
- Ouédraogo M. (1993). *Écologie comparée de deux espèces graminéennes pérennes Andropogon ascinodis C.B. Cl. et Schizachyrium sanguineum (Retz.) Alston dans la région de Bondoukuy*, mém. ingén., option élevage, Ouagadougou, Institut du développement rural (I.D.R.)-Orstom, 125 p.
- Paradis G. (1975). « Physionomie, composition floristique et dynamisme des formations végétales d'une partie de la basse vallée de l'Ouémé (Dahomey) », *Ann. Univ. Abidjan, C.*, 11 : pp. 65-101.
- Paradis G. & Hounngnon P. (1977). « La végétation de l'aire classée de la Lama dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey) », *Bull. Muséum national d'histoire naturelle, série botanique*, vol. XXXIV, n° 503 : pp. 169-197.
- Paradis G., de Souza S. & Hounngnon P. (1978). « Les stations à Lophira lanceolata dans la mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin (ex Sud-Dahomey) », *Bull. Muséum national d'histoire naturelle, série botanique*, vol. XXXV, n° 521 : pp. 39-58.
- Pickett S.T.A., Collins S.L. & Armesto J.J. (1987-a). « Models, mechanisms and pathways of succession », *Bot. Rev.*, n° 53 : pp. 335-371.

- Pickett S.T.A., Collins S.L. & Armesto J.J. (1987-b). « A hierarchical consideration of cause and mechanisms of succession », *Vegetatio*, n° 69 : pp. 109-114.
- Planchon O. & Mitja D. (1990). « Étude du paysage du bassin. Identification des composantes du milieu », in Équipe Hyperbav (1990) : pp. 91-104.
- Profizi J.P. (1982). « Essai de quantification du dynamisme d'une mosaïque forêt-savane du Sud-Bénin par photo-interprétation », *Ann. Univ. Abidjan*, E, 15 : pp. 95-101.
- Rouw A. de (1991). *Rice, weeds and shifting cultivation in a tropical rain forest*, th., univers. agronomique de Wageningen (Pays-Bas), 292 p.
- Rouw A. de (1993). « Influence du raccourcissement de la jachère sur l'enherbement et la conduite des systèmes de culture en zone forestière », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 257-266.
- Roux M.B. (1996). *Diversité des espèces ligneuses et anthropisation des jachères. Cas de deux terroirs villageois du Mali*, D.E.A., Biologie de l'évolution et écologie, univers. Montpellier-II, 36 p.
- San José J.J. & Farinas M.R. (1991). « Temporal changes in the structure of a Trachypogon savanna protected for 25 years », *Acta Oecologica*, n° 12 : pp. 237-247.
- Sawadogo L. (1996). *Évaluation des potentialités pastorales d'une forêt nord-soudanienne du Burkina Faso. Cas de la forêt de Tiogo*, th. 3^e cycle, sciences biologiques appliquées, biologie et écologie végétales, univers. de Ouagadougou, 143 p. + carte.
- Schnell R. (1950). *La forêt dense. Introduction à l'étude botanique de la région forestière d'Afrique occidentale*, Paris, Lechevallier, 323 p.
- Schnell R. (1952). « Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne », *Mémoire Institut d'Afrique noire*, n° 18 : pp. 41-236.
- Schnell R. (1998). « Le Mont Nimba, carrefour ouest-africain des flores », in Lamotte (éd., 1998) : pp. 55-76.
- Serpantié G. (1993). « Rôles et significations de la jachère dans les systèmes de production agricole en Afrique de l'Ouest. Problématique de son remplacement », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 55-84.
- Sinsin B. (1996). *Phytosociologie, écologie, valeur pastorale, production et capacité de charge des pâturages naturels du périmètre Nikki-Kalalé au Nord-Bénin*, th. doct. en sciences agronomiques, université libre de Bruxelles, section interfacultaire d'agronomie, 392 p.
- Sinsin B. (2000). « Caractéristiques floristiques et productivité des stades précoce et tardif des jachères soudanaises sur plateau du Nord-Bénin », in Floret & Pontanier (éd., 2000) : vol. I, pp. 503-514.
- Sinsin B. & Saidou A. (1998). « Impact des feux contrôlés sur la productivité des pâturages naturels des savanes soudano-guinéennes du ranch de l'Okpara au Bénin », *Annales des Sciences Agronomiques du Bénin*, n° 1 : pp. 11-30.
- Somé A. (1996). *Les systèmes écologiques post-culturels de la zone soudanienne (Burkina Faso). Structure spatio-temporelle des communautés végétales et évolution des caractères pédologiques*, th. doct., univers. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, écologie générale, production végétale, 250 p.
- Somé A. & De Blic P. (1967). « Différenciation structurale et distribution de la matière organique, de ses fractions et de leur niveau de minéralisation, dans les jachères : le rôle des espèces clefs de la jachère au Burkina Faso (*Andropogon* spp.) », in Floret & Pontanier (éd., 1967) : pp. 47-60.
- Spichiger R. & Pamard C. (1973). « Recherches sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire : étude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisières d'un îlot forestier dans le sud du pays baoulé », *Candollea*, n° 28 : pp. 21-37.
- Spichiger R. & Lassailly V. (1981). « Recherche sur le contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire : note sur l'évolution de la végétation dans la région de Béoumi (Côte-d'Ivoire centrale) », *Candollea*, n° 36 : pp. 145-153.
- Swaine M.D., Hawthorne W.D., Orgle T.K. (1992). « The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana », *Biotropica*, n° 24 : pp. 166-172.
- Telahigue T., Floret Chr. & Le Floc'h É. (1987). « Succession post-culturale en zone aride de Tunisie », *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 8, vol. XXII, n° 1 : pp. 45-58.
- Tilman D. (1982). *Résource competition and community structure*, Princeton (N.J.), Princeton University Press, 296 p.

- Toutain B. (1979). *Premier ranch collectif de Samorogouan, Haute-Volta, Étude agrostologique*, Maisons-Alfort, Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, *Étude agropastorale*, n° 53, 121 p.+ cartes
- Van der Maarel E. (1993). « Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability », *Journal of Vegetation Science*, n° 4 : pp. 733-736.
- Van der Valk A.G. (1992). « Establishment, colonization and persistence », in Glenn-Lewin *et al.* (éd., 1992) : pp. 60-102.
- van Hulst R. (1992). « From population dynamics to community dynamics : modelling succession as a species replacement process », in Glenn-Lewin *et al.* (éd., 1992) : pp. 188-214.
- Veblen T.T. (1992). « Regeneration dynamics », in Glenn-Lewin *et al.* (éd., 1992) : pp. 152-187.
- Vuattoux R. (1970). « Observations sur l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) », *Annales de l'université d'Abidjan*, série E, n° 3 : pp. 285-315.
- Vuattoux R. (1976). « Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire) », Deuxième note, *Annales de l'université d'Abidjan*, série C, n° 7 : pp. 35-63.
- Walker B.H., Ludwig D., Homming C.S. & Peterman R.M. (1981). « Stability of semi-arid savanna grazing systems », *Journal of Ecology*, n° 69, pp. 473-498.
- Walker B.H. (1981). « Is succession a viable concept in African savanna ecosystem ? », in West *et al.* (éd., 1981) : pp. 431-503.
- Walker B.H. (1985). *Determinants of tropical savannas*, I.U.B.S. Monographs series n° 3, Oxford-Miami (Florida, É.-U.A.), I.R.L. Press-I.C.S.U. Press, 157 p.
- Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S. & Peterman R.M. (1981). « Stability of semi-arid savanna grazing systems », *J. Ecol.*, n° 69 : pp. 473-498.
- West C., Shugart H. & Botkin D.B. (1981). *Forest succession concepts and application*, New York, Springer Verlag, 517 p. + 112 figs.
- Westoby (M.), 1980. « Elements of a theory of vegetation dynamics in arid rangelands », *Israel Journal of Botany*, n° 28 : pp. 109-194.
- Whittaker R.H. (1972). « Evolution and measurement of species diversity », *Taxon*, n° 21 : pp. 213-251.
- White F. (1986). *La végétation de l'Afrique*, Paris, Orstom-Unesco, 384 p.
- Yangakola J.M. (1997). *Essai d'évaluation de l'évolution de la biodiversité végétale en liaison avec l'utilisation humaine des sols et des ressources végétales dans la région de Bondoukuy, ouest du Burkina Faso*, D.E.A. sciences biologiques appliquées, option biologie et écologie végétales, faculté des sciences et techniques, université de Ouagadougou, Laboratoire de botanique et biologie végétale-I.R.D., 105 p., 1 carte.
- Yoni M. (1997). *Les jachères à Andropogon gayanus en savane soudanienne. Influence du sol et des pratiques culturales (cas de Bondoukuy, Burkina Faso)*, D.E.A. sciences biologiques appliquées, option biologie et écologie végétales, faculté des sciences et techniques, université de Ouagadougou, Laboratoire de botanique et biologie végétale-I.R.D., 125 p.
- Yossi H. (1996). *Dynamique de la végétation post-culturelle en zone soudanienne au Mali*, th. doct., population environnement, Isfra, université de Bamako, 154 p.
- Yossi H. & Dembele F. (1993). « Dynamique de la végétation postculturelle en zone soudanienne au Mali. Évolution de la composition floristique et de la strate ligneuse », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 341-350.
- Yossi H., Dembele F. & Karembe M. (1998). « Dynamique de la végétation ligneuse post-culturelle en zone soudanienne du Mali », in C.C.E. (1998) : pp. 63-70.
- Zoungrana I. (1991). *Recherches sur les aires pâturées du Burkina Faso*, th. doct. État, sciences naturelles, univers. Bordeaux-III, 277 p.
- Zoungrana I. (1993). « Les jachères nord-soudanaises du Burkina Faso. I Diversité, stabilité et évolution des communautés végétales. II Analyse de la reconstitution de la végétation herbacée », in Floret & Serpantié (éd., 1993) : pp. 351-366.