Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 64 (2009)

Heft: 2

Artikel: Evaluation de la pluie de graines d'arbres isolés dans les cultures vivrières en région de forêt tropicale humide du Mayombe (Congo Méridional)

Autor: Pangou, Valentin Serge / Zassi-Boulou, Ange Ghislain / Bouki, Théophile

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879207

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Evaluation de la pluie de graines d'arbres isolés dans les cultures vivrières en région de forêt tropicale humide du Mayombe (Congo Méridional)

Valentin Serge Pangou, Ange Ghislain Zassi-Boulou, Théophile Bouki & Gema Lechon

Abstract

PANGOU, V. S., A. G. ZASSI-BOULOU, T. BOUKI & G. LECHON (2009). Evaluation of seed rain from remnant trees in fields for food crops in the tropical wet forest of Mayombe (Central Congo). *Candollea* 64: 219-235. In French, English and French abstracts.

Remnant trees in fields of food crops may facilitate forest tree regeneration through seed distribution for plantlet establishment. When Yombé cultivators clear forest for planting food crops in fields, they spare some trees for their multipurpose use. This study examines the effects of this practice on forest regeneration in comparing seed rains collected from 30 trees in 90 traps set beneath and away their crown areas. The results show that this agricultural pratice increases the anemochorous and zoochoric seed distribution and their diversity, which contribute to the forestry regeneration in the fallows.

Key-words

Mayombe – Congo – Remnant trees – Fallow land – Seed rain – Reforestation – Tropical wet forest

Résumé

PANGOU, V. S., A. G. ZASSI-BOULOU, T. BOUKI & G. LECHON (2009). Evaluation de la pluie de graines d'arbres isolés dans les cultures vivrières en région de forêt tropicale humide du Mayombe (Congo Méridional). *Candollea* 64: 219-235. En français, résumés anglais et français.

Les arbres isolés présents dans les cultures vivrières peuvent faciliter la régénération d'espèces forestières par la dispersion de graines contribuant à l'établissement de nouvelles plantules. Lors des défrichements des forêts pour la mise en place des cultures vivrières, les cultivateurs Yombé (Congo) épargnent quelques arbres pour leurs usages multiples. Cette étude évalue les conséquences de cette pratique sur la régénération forestière en comparant pour 30 arbres sélectionnés la pluie de graines recueillies dans 90 collecteurs placés sous et en dehors de la surface de leur couronne. Les résultats montrent que cette pratique agricole augmente la dispersion anémochore et zoochore des graines et favorise leur diversité, ce qui contribue à la régénération forestière dans les jachères.

Adresses des auteurs: VSP, AGZB: Groupe d'Etude et de Recherche sur la Diversité Biologique, BP 876, Brazzaville-Congo. Email (VSP): **serge_pangou@yahoo.fr**

TB: Laboratoire dynamiques sociales et recomposition des espaces (LADYSS), UMR 7533, Université Paris X, Nanterre, France.

GL: Laboratoire des stades juvéniles des ligneux, LA 218, rue Max Pautrat 8, 89170 Saint-Fargeau, France.

Soumis le 17 septembre 2007. Accepté le 29 juillet 2009.

Edité par P. Bungener

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 2009

Introduction

L'abattage sélectif dans les champs vivriers de culture itinérante sur brûlis consiste à épargner des arbres, choisis, voire même sélectionnés et protégés, pour leur éventuelle utilité (alimentaire, médicinale, valeur sociale, culturelle ou agronomique). Ces arbres protégés dans les champs offrent un matériel adéquat pour évaluer l'impact d'une des nombreuses habitudes agricoles traditionnelles sur la régénération de la forêt tropicale dans le sud du Congo. BOUKI (2002) indique qu'il existe un savoir traditionnel et rapporte une citation des Yombés (populations riveraines du Mayombe) selon laquelle «ces arbres favorisent l'établissement du recru forestier post-agricole et accélèrent la maturation de la terre».

Les Yombés ne sont pas les seuls, en Afrique Centrale, à avoir pressenti que les arbres ou les autres «structures verticales» (perchoirs, arbres morts, buissons...) dans les champs, les jachères ou les pâtures, pouvaient jouer le rôle de «noyaux de régénération» d'espèces forestières (MCDONNELL & STILES, 1983). CARRIÈRE & al. (2002) affirme que les Ntunus au sud du Cameroun intégraient cette pratique dans leurs habitudes agricoles. Les arbres les plus souvent protégés dans les champs sont des arbres utiles sur le plan alimentaire, médicinal ou rituel, pour la construction et le bois de chauffe: ces arbres revêtent une importance agronomique, symbolique, sociale et culturelle marquée et peuvent aussi fournir un ombrage aux personnes travaillant dans les champs (DOUNIAS, 1993). Il est possible de rencontrer de tels arbres aussi bien dans les champs de cultures vivrières que dans les villages et les agroforêts cacaoyères et caféières, principalement protégées pour leur utilité. Certaines espèces reçoivent parfois les mêmes soins que les espèces plantées. Les études en écophysiologie ou en pédologie autour du micro-site arbre isolé montrent sans ambiguïté le changement, par rapport aux sites «ouverts», de nombreux facteurs abiotiques liés à la présence de ces arbres et favorables à l'établissement des plantes (GUEVARA & al., 1992; CARRIÈRE, 1999).

Dans les régions de savanes africaines semi-arides, les arbres isolés sont considérés comme un des principaux facteurs du maintien de la fertilité des sols. Les études en agroforesterie tropicale confirment que la présence d'arbres dans les cultures augmente la production en améliorant la fertilité du sol et en prévenant les phénomènes d'érosion et de désertification. Les conditions physico-chimiques favorables présentes sous ces arbres s'associent aux phénomènes biotiques pour catalyser la régénération forestière (SIROIS & al., 1998). En effet, la couronne d'arbre dans un espace ouvert représente un site de prédilection pour les animaux frugivores disperseurs de graines (CHARLES-DOMINIQUE, 1986). Le nombre et la diversité des graines déposées sous ces arbres augmentent par rapport aux espaces ouverts et les plantules trouvent là des conditions favorables à leur établissement. Ce phénomène de facilitation peut selon CARRIÈRE (1999) se poursuivre pour former des noyaux ou îlots de régénération. Ces derniers en coalescence les uns avec les autres selon le modèle prédictif de la «nucléation» contribuent à recréer une continuité dans la canopée (YARRANTON & MORRISON, 1974). Ce processus de la facilitation de la succession forestière sous les arbres isolés peut se décomposer en trois phénomènes majeurs, le dernier étant une conséquence des deux premiers: amélioration des conditions physico-chimiques du sol, augmentation de la pluie des graines et accélération de la succession forestière.

L'objectif de ce travail est d'évaluer l'impact des arbres isolés maintenus dans les champs sur la régénération forestière et d'améliorer la connaissance sur la gestion de l'environnement, dans un système «culture-jachère» de forêt tropicale humide.

Matériel et méthodes

Site d'étude

L'étude a été menée à Kakamoëka au Nord de Pointe-Noire dans le Mayombe (12°26'18"-12°27'04"E 04°12'26"-04°13'18"S) à une altitude moyenne de 400 m. Le climat est tropical humide avec une saison sèche qui dure 4 mois, une pluviométrie moyenne annuelle de 1600 mm et une température moyenne annuelle de 26° C (CLAIRAC & al., 1989). Les sols sont ferrallitiques, très lessivés et très fragiles (HOSSIE, 1980). La végétation prédominante (phytochorie guineo-congolaise) est une forêt dense humide sempervirente, avec de nombreuses espèces typiques des vieilles forêts secondaires telles que *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. *(Bombacaceae), Terminalia superba* Engl. & Diels *(Combretaceae), Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. *(Myristicaceae), Triplochiton scleroxylon* K. Schum. *(Sterculiaceae), Lophira alata* Gaertn. f. *(Ochnaceae), Canarium schweinfurthii* Engl. *(Burseraceae)* et beaucoup d'espèces de *Macaranga* Thouars *(Euphorbiaceae)* (CUSSET, 1989; NZALA & al., 2005). Les jeunes forêts secondaires sont dominées par un petit nombre d'espèces pionnières telles que *Musanga cecropioides* Tedlie *(Moraceae), Trema guineensis* (Schum. & Thonn.) Ficalho *(Ulmaceae), Alchornea floribunda* Müll. Arg. *(Euphorbiaceae)* et de nombreuses espèces herbacées appartenant aux *Zingiberaceae, Marantaceae* et *Commelinaceae*, lesquelles composent le sous-bois dense de forêts secondaires.

Sélection des champs et des arbres

L'étude a été menée durant 25 mois (avril 2005-mai 2007). L'expérimentation s'est déroulée dans trois jachères d'âges différents choisies dans un même village. La classification des jachères par catégorie d'âge a été rendue possible grâce aux enquêtes ethnologiques menées auprès des villageois. Trois catégories d'âge différent des jachères ont été retenues: âge jeune (3-5 ans), âge moyen (8-10 ans) et âge vieux (15-20 ans). Dans chaque type de jachère, 4 champs ont été sélectionnés,

soit un total de 12 champs. Tous les champs choisis étaient dans leur première année de mise en culture dans le cycle courant des plantations au début de l'étude et étaient à l'origine cultivés d'arachides. Cette uniformité a facilité la construction et le placement des pièges à graines.

Au total 30 arbres (N = 30) appartenant à 12 espèces ont été sélectionnés sur l'ensemble des 12 champs, dans une concession d'environ 3 km^2 d'un village et dans des conditions similaires de climat et de sol. Le nombre d'arbres isolés par champ était de 3 à 7 arbres répartis inégalement dans les champs. Les arbres ciblés ont été tous choisis dans des champs de même type.

Les 12 espèces d'arbres isolés ont été choisies sur la base de deux critères: leur grande fréquence dans les champs et les jachères et leur type de fruits produits. En effet, ces caractéristiques peuvent avoir un effet sur l'attrait des arbres pour les animaux frugivores et affecter le dépôt des graines sous ces arbres (McDonnell & Stiles, 1983; Guevara & al., 1986; Pangou, 1989; Carrière, 1999). Parmi les 12 espèces choisies, 6 l'ont été en raison de leurs fruits charnus: *Duboscia macrocarpa* Bocq. (*Tiliaceae,* N = 3), *Eribroma oblongum* (Mast.) Bod. (*Sterculiaceae,* N = 3), *Uapaca heudelotii* Müll. Arg. (*Euphorbiaceae,* N = 1), *Ficus vogeliana* (Miq.) Miq. (*Moraceae,* N = 3), *Musanga cecropioides* (N = 3) et *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb. (N = 3), soit un total de 16 individus. Seuls les arbres produisant les fruits (informations obtenues des populations locales) furent sélectionnés. Les six autres espèces restantes ont été sélectionnées en raison de leurs fruits secs: *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (N = 3), *Triplochiton scleroxylon* K. Schum. (N = 3), *Desbordesia glaucescens* (Engl.) Tiegh. (*Irvingiaceae,* N = 2), *Lovoa trichilioides* Harms (*Meliaceae,* N = 1), *Terminalia superba* Engl. & Diels (N = 3) et *Erythrophleum ivorense* A. Chev. (*Caesalpinioideae,* N = 2), soit un total de 14 individus.

Récolte et classification des graines

Dans le but de comparer la pluie de graines sous et en dehors des couronnes des arbres isolés, pour chacun des 30 individus sélectionnés, une série de trois collecteurs a été placée à partir du tronc à des distances variables. Le collecteur 1 a été placé près du tronc, sous la couronne (POS 1), le collecteur 2 également sous la couronne mais à au moins 2 m du tronc (POS 2), le collecteur 3 a été placé hors de la couronne à au moins 10 m de celle-ci, à ciel ouvert dans le champ (POS 3). Le collecteur est constitué d'un sac en nylon transparent cousu autour d'un cadre en bambou circulaire de 50 cm de diamètre et 1 m de profondeur (fig. 1). Les contenus de chaque collecteur ont été collectés mensuellement, séchés, empaquetés dans des sacs de papier et analysés au laboratoire du Groupe d'Etude et de Recherche sur la Diversité Biologique (GERDIB) à Brazzaville.

Un lot de graines a été ramassé chaque mois. Dans chaque lot, les graines d'arbres des espèces sélectionnées dans l'étude ont été séparées des graines d'espèces allogènes. En accord avec notre expérience et en nous basant sur les caractéristiques morphologiques et anatomiques des graines, deux catégories de dispersion des graines (DISP) ont été distinguées:

1. les graines légères dispersées par le vent par des poils, des ailes ou par éclatement par déhiscence des cosses (anémochores et autochores);
2. les graines lourdes, grosses et charnues ou présentant des épines, des crochets et des aiguilles et pouvant être transportées de manière interne ou externe par des animaux (ecto- et endozoochores).

Les graines de *Musanga cecropioides (Moraceae),* une espèce d'arborescente pionnière très commune dans le site, ont été de loin les plus abondantes, ce qui pouvait grandement affecter l'analyse. Des analyses parallèles ont été donc effectuées en excluant les graines de cette espèce.

Traitement statistique

Pour évaluer l'importance de la saison sur la pluie des graines, les variations saisonnières furent notées tout le long de l'étude et une codification des saisons fut adoptée en fonction de l'importance des précipitations (tableau 1). Les données furent analysées en utilisant les tests d'Analyse de Variance Multiple et de Tukey au travers du logiciel SAS© (SAS Institute Inc.) pour comparer les moyennes et tester les effets sur la pluie des graines des prédicteurs suivants:

- l'effet de la position du collecteur à graines, de 1 à 3 (POS);
- l'effet du mode de dispersion des fruits de l'arbre cible (DISP);
- l'effet de la saison, soit deux saisons bien marquées incluant des périodes de transition entre la saison des pluies et la saison sèche (SAISON);
- l'effet année pour approcher la variabilité interannuelle (ANNEE). Toutes les interactions possibles entre les quatre variables des prédicteurs (position, dispersion, saison et année) furent également testées.

Les valeurs des variables quantitatives selon Sokal & Rohlf (1969) ont été normalisées par la transformation suivante:

$$Y' = (Y+1/2)/2.$$

Les effets POS, DISP, SAISON et ANNÉE ont tous été traités dans un modèle de type III comme des effets fixes et la somme des carrés a été utilisée. Pour chaque analyse, le modèle complet a d'abord été testé. Le modèle général testé pour expliquer chaque variable a été Var = POS*DISP*SAISON*ANNÉE. Seules les variables prédictrices avec des effets significatifs ont été retenues dans le modèle général.

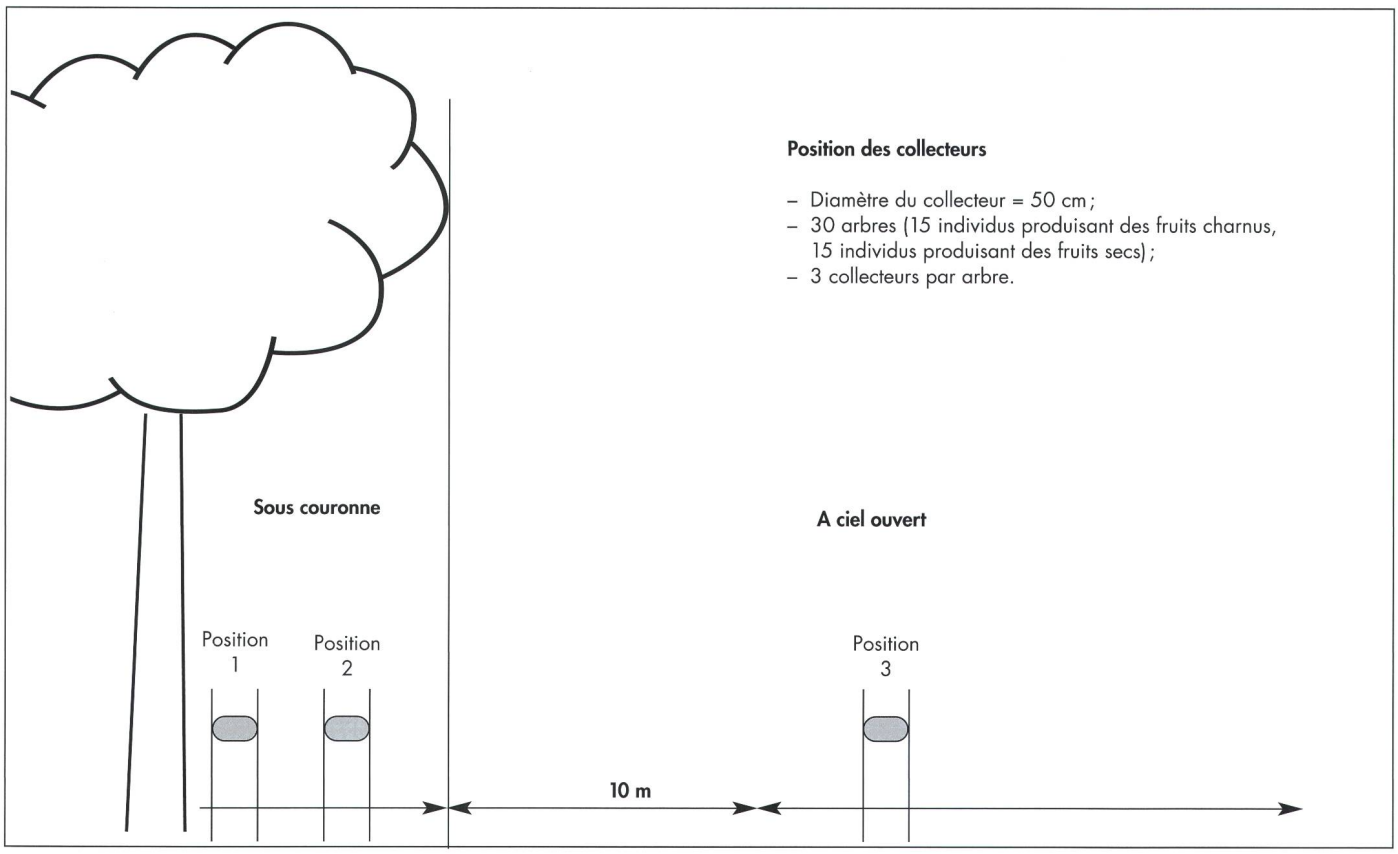

Fig. 1. – Disposition des collecteurs de graines sous les arbres dans les champs.

Résultats

Caractéristiques de la pluie de graines observée

Un total de 39'765 graines a été décompté dans les 25 lots de l'étude. 73,6% d'entre elles n'appartenaient pas à l'espèce la plus proche du collecteur et ont donc été apportées par le vent ou par les animaux disperseurs, ce qui fait qu'au plus 26,4% des graines ont été issues des arbres sous lesquels les collecteurs avaient été placés. Au total, sur les 100 espèces décomptées dans les collecteurs, 68 espèces seulement n'ont été déterminées qu'au niveau de la famille et 32 sont restées indéterminées. Pour ce qui est du mode de dispersion, 33 espèces ont été dispersées par anémochorie (vent, ou simplement tombé au sol après éclatement des cosses) et 67 par endozoochorie (tractus digestif des animaux) (tableau 2). Sur toute la période de collecte, une moyenne de 17,4 graines par collecteur a été évaluée, soit une densité de 88 graines par m^2 et par mois.

Ces résultats globaux masquent une grande hétérogénéité entre les trois positions des collecteurs. En effet, ces chiffres sont beaucoup plus élevés pour les collecteurs 1 et 2 sous la couronne des arbres que pour les collecteurs en position 3 à ciel ouvert (tableau 3).

La pluie de graines allogènes représente la totalité des graines tombées dans les collecteurs, déduction faite des graines appartenant à l'espèce d'arbre sous lequel elles étaient récoltées. Le modèle final montre que seuls les effets ANNÉE, SAISON et POS du collecteur» sont significatifs, sans qu'il y ait d'interactions entre ces paramètres ($F_{10, 1667} = 35{,}83$; $P < 0{,}001$).

Le nombre moyen de graines allogènes par collecteur et par mois est significativement différent pour chacune des trois positions de collecteur (tableau 4). Une tendance non significative a été observée sur l'augmentation du nombre moyen de graines allogènes sous les arbres ne produisant pas de fruits charnus par rapport aux arbres à dispersion endo- ou ectozoochore.

Pour ce qui est de l'effet ANNÉE, la pluie de graines a augmenté dans les collecteurs 1 et 2 (sous la couronne des arbres) pour la deuxième année (fig. 2). Cette augmentation n'existe pas pour les collecteurs en position 3 (à ciel ouvert).

Les variations saisonnières du nombre moyen de graines allogènes ne sont pas concordantes pour les deux années consécutives, bien qu'il y ait des similitudes. Le nombre

Tableau 1. – Correspondance entre le numéro d'échantillon, la date de récolte et la période échantillonnée de la pluie de graines.

N° du lot	Date de récolte	Période	Code saison
1	15.05.2005	15.04-15.05.2005	Grande saison de pluie
2	15.06.2005	15.05-15.06.2005	Transition vers grande saison sèche
3	15.07.2005	15.06-15.07.2005	Grande saison sèche
4	15.08.2005	15.07-15.08.2005	Grande saison sèche
5	15.09.2006	15.08-15.09.2006	Transition vers grande saison de pluie
6	15.10.2006	15.09-15.10.2006	Grande saison de pluie
7	15.12.2006	15.11-15.12.2006	Grande saison de pluie
8	15.01.2006	15.12-15.01.2006	Transition vers petite saison sèche
9	15.02.2006	15.01-15.02.2006	Petite saison sèche
10	15.03.2006	15.02-15.03.2006	Transition vers grande saison de pluie
11	15.04.2006	15.03-15.04.2006	Grande saison de pluie
12	15.05.2006	15.04-15.05.2006	Grande saison de pluie
13	15.06.2006	15.05-15.0.62006	Transition vers grande saison sèche
14	15.07.2006	15.06-15.07.2006	Grande saison sèche
15	15.08.2006	15.07-15.08.2006	Grande saison sèche
16	15.09.2006	15.08-15.09.2006	Transition vers grande saison de pluie
17	15.10.2006	15.09-15.10.2006	Transition vers grande saison de pluie
18	15.11.2006	15.10-15.11.2006	Grande saison de pluie
19	15.12.2006	15.11-15.12.2006	Grande saison de pluie
20	15.01.2007	15.12-15.01.2007	Transition vers petite saison sèche
21	15.02.2007	15.01-15.02.2007	Petite saison sèche
22	15.03.2007	15.02-15.03.2007	Petite saison sèche
23	15.04.2007	15.03-15.04.2007	Grande saison de pluie
24	15.05.2007	15.04-15.05.2007	Grande saison de pluie
25	15.06.2007	15.05-15.06.2007	Transition vers grande saison sèche

moyen des graines allogènes tombé dans les collecteurs était toujours plus élevé pendant les saisons pluvieuses (des mois d'octobre à décembre et de mars à mai) qu'au cours des périodes sèches (mois de janvier à février et de juin à septembre) (fig. 3).

Diversité des espèces de la pluie de graines allogènes

La pluie de graines allogènes représente la totalité de graines tombées dans les collecteurs, déduction faite des graines appartenant à l'espèce d'arbre sous lequel elles étaient récoltées.

Le modèle final concernant le nombre moyen d'espèces par collecteur et par mois montre que seuls les effets saison et position du collecteur sont significatifs sans qu'il n'y ait d'interactions entre ces paramètres ($F_{9, 1666} = 41{,}2$; $P < 0{,}001$).

Le nombre moyen d'espèces trouvé par collecteur au cours de la dernière seconde année tendait à être plus élevé que celui de l'année sans être significatif statistiquement. Le nombre moyen d'espèces par collecteur et par mois n'est pas significativement différent entre les collecteurs 1 et 2, mais tous deux sont significativement différents du collecteur 3 (tableau 5).

Les variations saisonnières sont parallèles à celles observées pour le nombre moyen de graines allogènes et sont concordantes dans leurs grandes lignes pour les deux années de récolte.

Pluie de graines anémochores

Le modèle final pour la pluie de graines non-endozoochores (moyenne du nombre de graines par collecteur et par mois) est significatif pour les paramètres ANNÉE, SAISON, POS et DISP des arbres isolés. Il n'existe pas d'interactions entre ces paramètres ($F_{11, 1666} = 8{,}2$; $P < 0{,}001$).

L'effet mode de dispersion est marginal et non significatif et entièrement lié au fait que de nombreuses cypselles intactes de *Chromolaena odorata* ont été retrouvées (probablement apportées par le vent) dans des collecteurs placés sous un individu de *Ficus sp.* (espèce d'arbre à dispersion zoochore) pendant la grande saison sèche.

Le nombre moyen de graines anémochores dans les collecteurs en position 1 est significativement plus élevé que dans les collecteurs 2 et 3 ($P < 0{,}05$) (tableau 6).

Tableau 2. – Liste des espèces (celles déterminées au moins au niveau de la famille) dont les graines furent trouvées dans les collecteurs (pour le «mode de dispersion»).

[**Abréviations:** Endo = endozoochore; Anémo = anémochore; ecto = ectozoochore; Ptéro = ptérochore déhiscent]

Espèces	Familles	Mode de dispersion
1. *Achyranthes aspera* L.	*Amaranthaceae*	Endo
2. *Antrocaryon klaineanum* Pierre	*Anacadiaceae*	Endo
3. *Enantia chlorantha* Oliv.	*Annonaceae*	Endo
4. *Polyalthia suaveolens* Engl. & Diels	*Annonaceae*	Endo
5. *Isolona letestui* Pellegr.	*Annonaceae*	Endo
6. *Monodora angolensis* Welw.	*Annonaceae*	Endo
7. *Xylopia hypolampra* Mildbr.	*Annonaceae*	Endo
8. *X. quintasii* Engl. & Diels	*Annonaceae*	Endo
9. *Xylopia sp.* 1	*Annonaceae*	Endo
10. *Xylopia sp.* 2	*Annonaceae*	Endo
11. *Xylopia sp.* 3	*Annonaceae*	Endo
12. *Xylopia staudtii* Engl. & Diels	*Annonaceae*	Endo
13. *Holarrhena floribunda* T. Durand & Schinz	*Apocynaceae*	Anémo
14. *Rauvolfia mannii* Stapf	*Apocynaceae*	Endo
15. *R. vomitoria* Afzel.	*Apocynaceae*	Endo
16. *Chromolaena odorata* (L.) R. M. King & H. Rob.	*Asteraceae*	Anémo
17. *Conyza sumatrensis* (Retz.) Walker	*Asteraceae*	Ecto
18. *Vernonia amygdalina* Delile	*Asteraceae*	Ecto
19. *V. conferta* Benth.	*Asteraceae*	Anémo
20. *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.	*Bombacaceae*	Endo
21. *Carica papaya* L.	*Caricaceae*	Endo
22. *Erythrophleum ivorense* A. Chev.	*Caeasalpiniaceae*	Ptéro
23. *Combretum sp.*	*Combretaceae*	Anémo
24. *C. racemosum* P. Beauv.	*Combretaceae*	Anémo
25. *Pteleopsis hylodendron* Mildbr.	*Combretaceae*	Anémo
26. *Terminalia superba* Engl. & Diels	*Combretaceae*	Anémo
27. *Manotes pruinosa* Gilg	*Connaraceae*	Endo
28. *Calycolobus sp.*	*Convolvulaceae*	Anémo
29. *Luffa cylindrica* M. Roem.	*Cucurbitaceae*	Endo
30. *Dioscorea sp.* 1	*Dioscoreaceae*	Anémo
31. *Dioscorea sp.* 2	*Dioscoreaceae*	Anémo
32. *Discoglypremna caloneura* (Pax) Prain	*Euphorbiaceae*	Endo
33. *Manihot esculenta* Crantz	*Euphorbiaceae*	Ptéro
34. *Phyllanthus discoideus* (Baill.) Müll. Arg.	*Euphorbiaceae*	Endo
35. *Uapaca heudelotii* Baill.	*Euphorbiaceae*	Endo
36. *Crotalaria sp.* 1	*Fabaceae*	Ptéro
37. *Crotalaria sp.* 2	*Fabaceae*	Ptéro
38. *Millettia laurentii* De Wild.	*Fabaceae*	Endo
39. *M. versicolor* Baker	*Fabaceae*	Endo
40. *Pterocarpus soyauxii* Taub.	*Fabaceae*	Anémo
41. *Tephrosia vogelii* Hook. f.	*Fabaceae*	Anémo
42. *Hippocratea myriantha* Oliv.	*Hippocrateaceae*	Anémo
43. *Irvingia grandifolia* (Engl.) Engl.	*Irvingiaceae*	Endo
44. *Petersianthus macrocarpus* Liben	*Lecythidaceae*	Anémo
45. *Triclisia patens* Oliv.	*Menispermaceae*	Endo
46. *Albizia ferruginea* (Guill. & Perr.) Benth.	*Mimosaceae*	Anémo

Tableau 2. – *Suite*

Espèces	Familles	Mode de dispersion
47. *Piptadeniastrum africanum* (Hook. f.) Brenan	*Mimosaceae*	Anémo
48. *Acacia pennata* (L.) De Wild.	*Mimosaceae*	Endo
49. *Ficus barteri* Sprague	*Moraceae*	Endo
50. *F. elasticoides* De Wild.	*Moraceae*	Endo
51. *F. natalensis* Hochst.	*Moraceae*	Endo
52. *F. thonningii* Blume	*Moraceae*	Endo
53. *Milicia excelsa* (Welw.) C. C. Berg	*Moraceae*	Endo
54. *Musanga cecropioides* Tedlie	*Moraceae*	Endo
55. *Pycnanthus angolensis* (Welw.) Warb.	*Myristicaceae*	Endo
56. *Olax gambecola* Baill.	*Olacaceae*	Endo
57. *Ongokea gore* (Hua) Pierre	*Olacaceae*	Endo
58. *Atractogyne sp.*	*Rubiaceae*	Endo
59. *Pausinystalia macroceras* (K. Schum.) Beille	*Rubiaceae*	Anémo
60. *Rothmannia hispida* (K. Schum.) Fagerl.	*Rubiaceae*	Endo
61. *Autranella congolensis* (De Wild.) A. Chev.	*Sapotaceae*	Endo
62. *Capsicum frutescens* L.	*Solanaceae*	Endo
63. *Solanum sp.* 1	*Solanaceae*	Endo
64. *Solanum sp.* 2	*Solanaceae*	Endo
65. *Grewia coriacea* Mast.	*Tiliaceae*	Endo
66. *Holoptelea grandis* (Hutch.) Mildbr.	*Ulmaceae*	Anémo
67. *Celtis zenkeri* Engl.	*Ulmaceae*	Endo
68. *Trema guineensis* (Schumach. & Thonn.) Ficalho	*Ulmaceae*	Endo

Tableau 3. – Densité de la pluie de graines allogènes en fonction de la position du collecteur. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

	Collecteur 1	Collecteur 2	Collecteur 3
Densité moyenne de graines allogènes [m²/mois]	152,9 ± 0,1[a]	105,6 ± 0,6[b]	5,9 ± 0,9[c]

Tableau 4. – Nombre moyen de graines allogènes en fonction de la position du collecteur. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

	Collecteur 1	Collecteur 2	Collecteur 3
Nombre moyen de graines allogènes [collecteur/mois]	30,2 ± 0,5[a]	20,9 ±1,2[b]	12 ± 0,9[c]

Tableau 5. – Nombre moyen d'espèces en fonction de la position des collecteurs. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

	Collecteur 1	Collecteur 2	Collecteur 3
Nombre moyen d'espèces [collecteur/mois]	1,38 ± 0,8[a]	1,25 ± 1,8[a]	0,42 ± 0,4[b]

Tableau 6. – Nombre moyen de graines anémochores allogènes en fonction de la position des collecteurs. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

	Collecteur 1	Collecteur 2	Collecteur 3
Nombre moyen de graines anémochores allogènes [collecteur/mois]	1,9 ± 0,5[a]	0,6 ± 1,6[b]	0,5 ± 0,9[b]

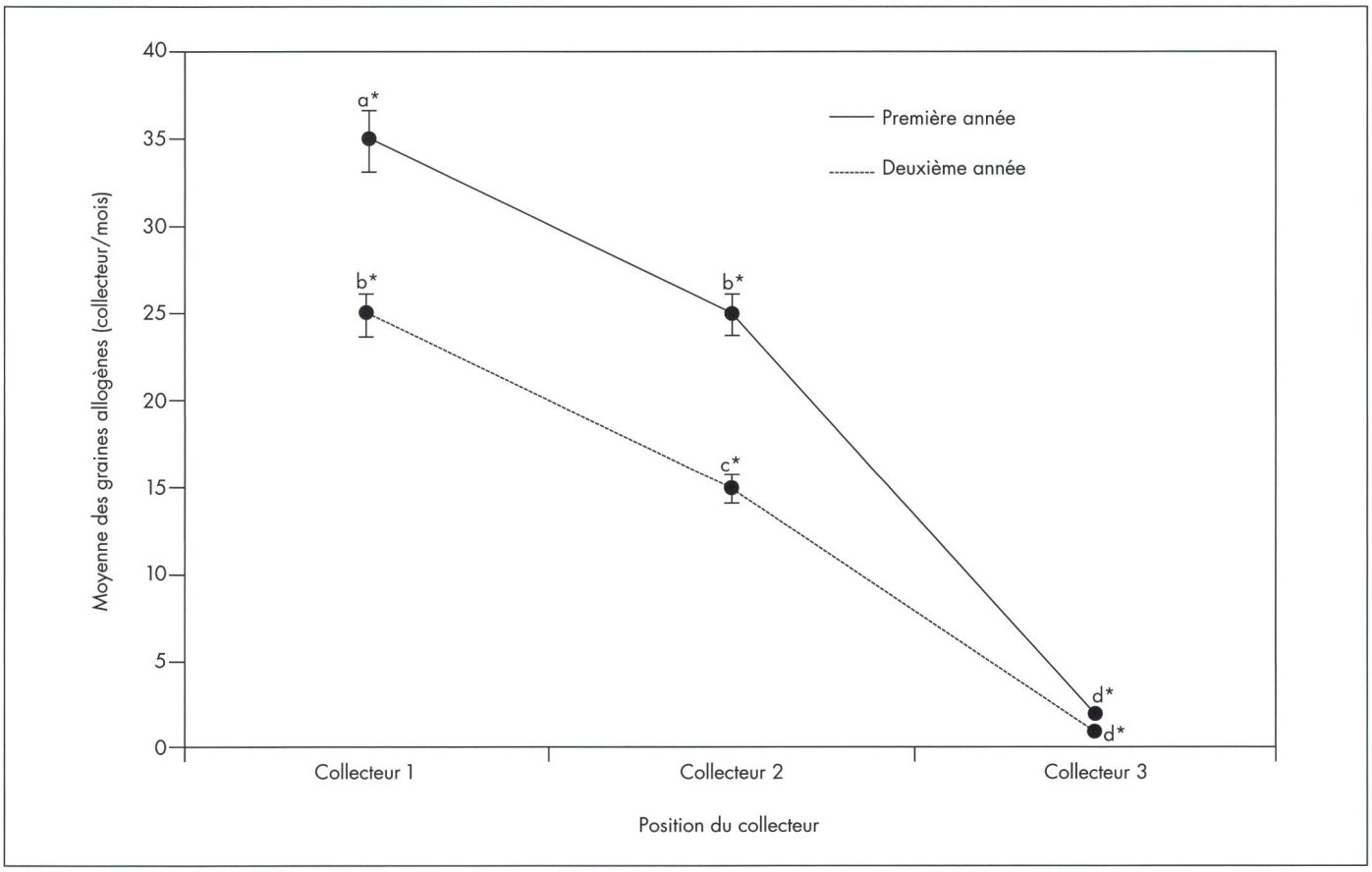

Fig. 2. – Nombre moyen de graines allogènes par collecteur pour chacune des deux années de récolte. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (* = $P < 0,05$).

Cet effet est uniquement lié à une augmentation de la pluie de graines qui ne sont pas endozoochores dans le collecteur en position 1 pendant la deuxième année de collecte (fig. 4).

Pluie de graines zoochores allogènes

Afin de mieux comprendre la répartition de la pluie de graines zoochores et surtout afin de simplifier les résultats, nous avons procédé à deux analyses séparées faites sur (1) la pluie totale de graines allogènes zoochores et (2) la pluie de graines allogènes zoochores, déduction faites des graines de *Musanga cecropioides:*

1. Pluie totale de graines allogènes zoochores:

Le modèle final pour la pluie de graines allogènes zoochores totale est relativement complexe. Les effets «année», «saison», «mode de dispersion» et «position» sont significatifs ainsi que les interactions «année*saison», «saison* position» et «mode de dispersion*position» ($F_{34, 1645} = 14,9$; $P < 0,001$). La moyenne du nombre total de graines zoochores est significativement plus importante ($P < 0,05$) sous les arbres à dispersion anémochore (ne produisant pas de fruits attractifs pour les animaux) (fig. 5).

Ceci est probablement très fortement lié à la pluie de graines de *M. cecropioides* qui, analysée séparément, montre un effet très marqué pour le mode de dispersion de l'arbre isolé (en faveur des arbres anémochores) (tableau 7). Cependant, il existe un effet très marqué pour la position du collecteur. La pluie de graines zoochores totale est significativement plus élevée dans le collecteur 1 que dans le collecteur 2, qui présente à son tour une pluie de graines plus élevée que dans le collecteur 3 (fig. 6).

2. Pluie de graines allogènes zoochores, déduction faite des graines de *M. cecropioides:*

Le modèle final est ainsi simplifié; il est significatif pour les facteurs position du collecteur et mode de dispersion de l'arbre isolé et aucune interaction entre ces deux paramètres n'a été trouvée ($F_{3, 1676} = 32,3$; $P < 0,001$). Il existe tout de même une tendance non significative à une augmentation

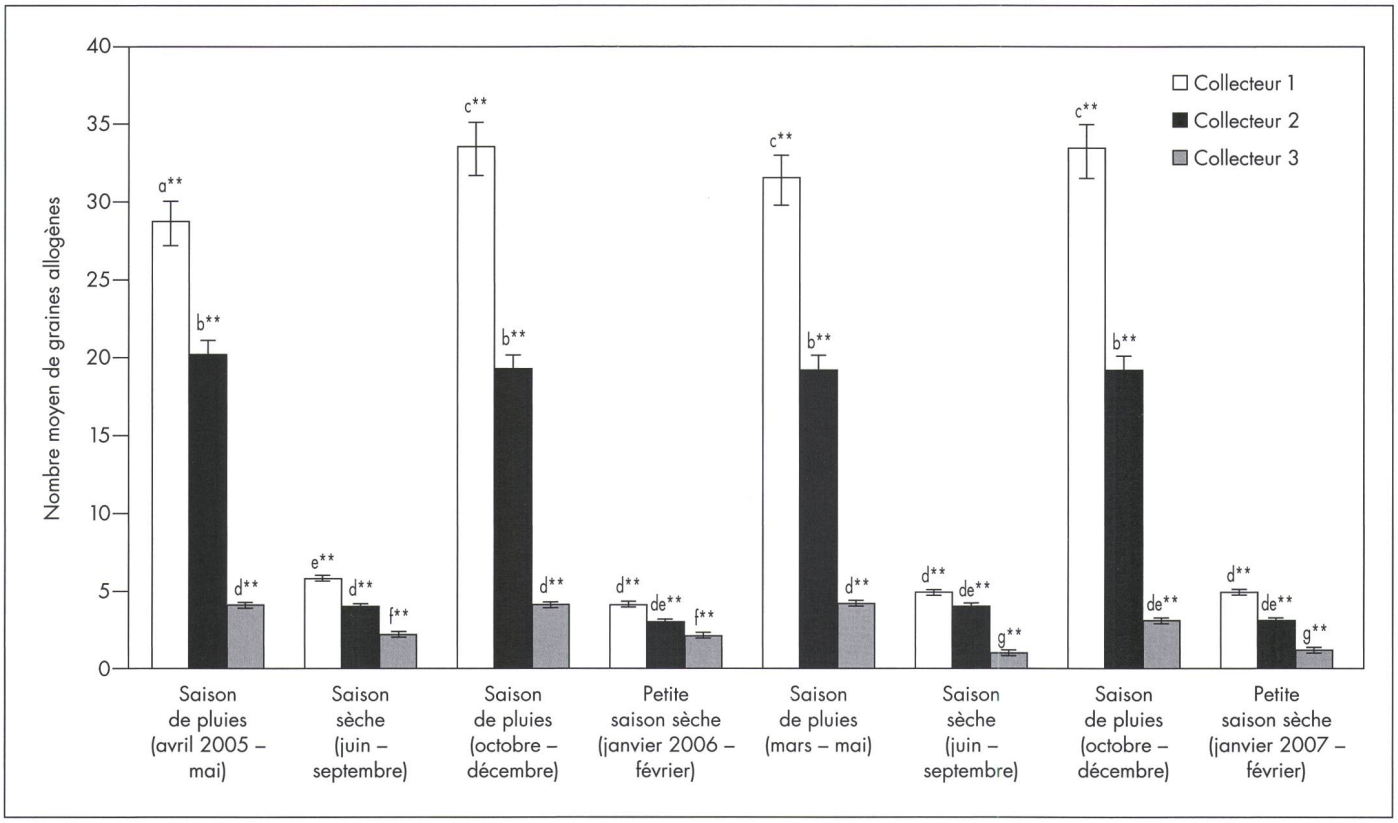

Fig. 3. – Nombre moyen de graines allogènes par collecteur et par saison pour les années de récolte. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (** = $P < 0{,}01$).

de cette pluie de graines pour la deuxième année de l'étude. Cela est particulièrement marqué pour le collecteur 1. Le nombre moyen de graines zoochores est significativement plus élevé dans le collecteur 1 que dans le collecteur 2 et finalement que dans le collecteur 3 (tableau 8). D'autre part, cette pluie de graines est significativement plus élevée ($P < 0{,}05$) en moyenne sous les arbres à dispersion endozoochore et ce contrairement à la pluie de graines zoochores incluant les graines de *M. cecropioides* (tableau 9).

Cela est très marqué pour les collecteurs 1 et 2, c'est à dire pour ceux qui étaient placés sous les arbres isolés (fig. 7). L'origine de cette différence est à rechercher dans la pluie de graines appartenant à l'espèce *M. cecropioides*. D'une part, le nombre de graines de *M. cecropioides* déposées sous les arbres à dispersion anémochore est plus important que sous les arbres à dispersion zoochore. D'autre part, cette différence peut s'expliquer par un biais lié à la définition que nous avons faite des «graines allogènes».

En effet, comme signalé précédemment, une proportion non négligeable de graines allogènes a été dénombrée comme autogènes puisque trouvée sous un arbre de la même espèce, alors que ces graines pouvaient provenir d'un autre individu. Cela peut avoir comme conséquence la diminution de la pluie de graines allogènes sous les arbres zoochores, mais pas sous les arbres anémochores. Comme une grande proportion de la pluie de graines compte pour l'espèce *M. cecropioides* et que trois des arbres sélectionnés dans le protocole appartiennent à cette espèce (3 arbres sur 16 arbres zoochores), nous avons testé la différence de la pluie de graines allogènes sous les arbres anémochores et zoochores, en excluant les 3 individus de *M. cecropioides* ainsi que leurs pluies de graines respectives.

Impact de la présence de l'homme sur la pluie de graines zoochores

La présence de l'homme dans les champs vivriers est plus ou moins intense selon les périodes de l'année. C'est pendant le semis, le désherbage et la récolte de l'arachide qu'elle est la plus fréquente (présence quasi quotidienne les 6 premiers mois de la vie d'un champ d'arachide; Pangou, *pers. obs.*). Six mois plus tard, le champ est converti en champ vivrier polycultural

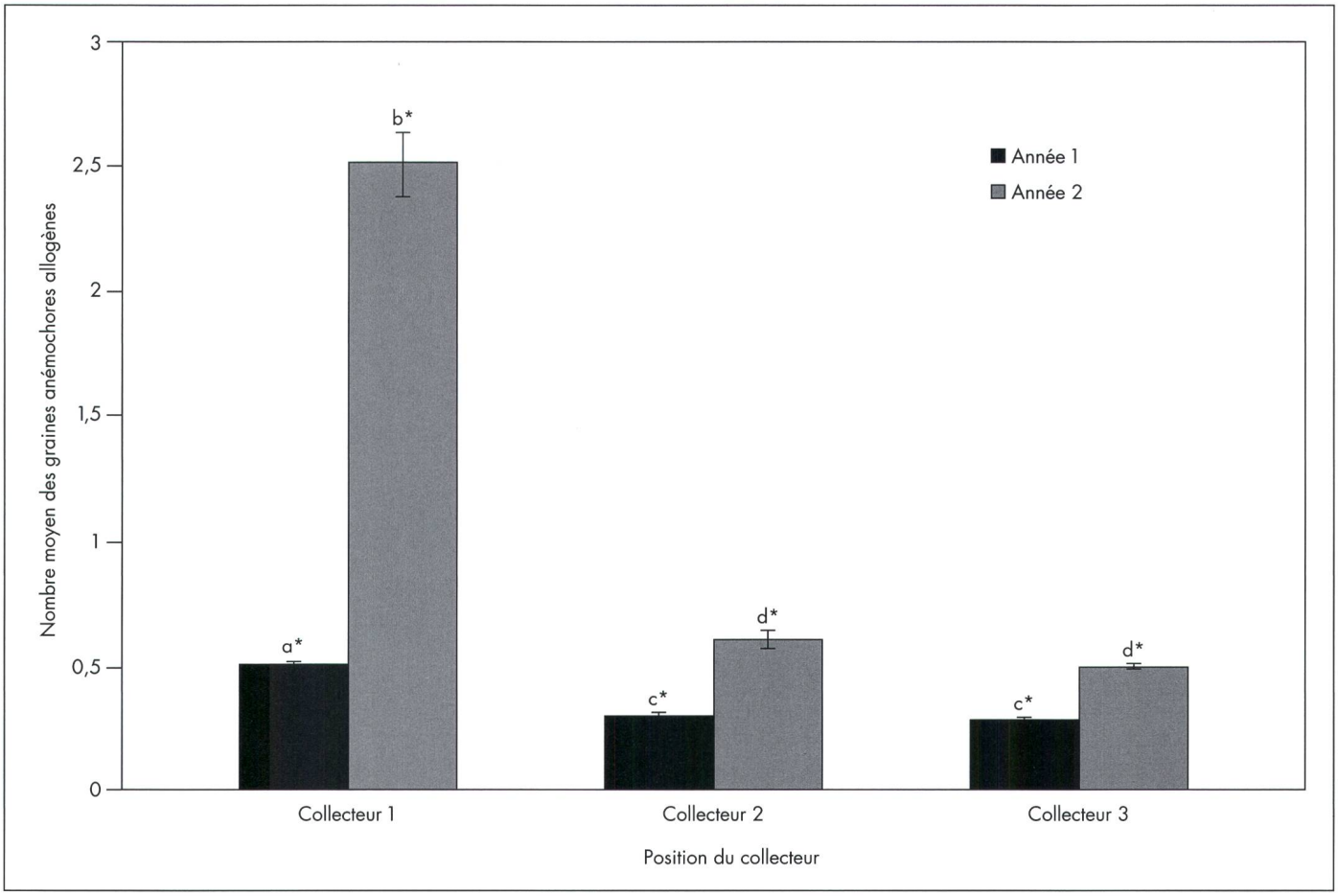

Fig. 4. – Nombre moyen de graines anémochores allogènes par collecteur pour chacune des deux années de récolte. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (* = $P < 0,05$).

Tableau 7. – Nombre moyen de graines zoochores totales et de graines de *Musanga cecropioides* Tedlie en fonction du mode de dispersion des arbres isolés. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

	Arbres à dispersion anémochore	Arbres à dispersion zoochore
Nombre moyen de graines zoochores totales [collecteur/mois]	17,2 ± 0,8[a]	15,5 ± 1,6[b]
Nombre moyen de graines de *M. cecropioides* [collecteur/mois]	14,8 ± 0,3[c]	10,1 ± 0,8[d]

Tableau 8. – Nombre moyen de graines allogènes zoochores déduit du nombre de graines de *Musanga cecropioides* Tedlie en fonction de la position du collecteur ($P < 0,05$).

	Collecteur 1	Collecteur 2	Collecteur 3
Nombre moyen de graines allogènes zoochores (sans *M. cecropioides*) [collecteur/mois]	7,7 ± 0,2[a]	4,1 ± 0,9[b]	0,2 ± 1,2[c]

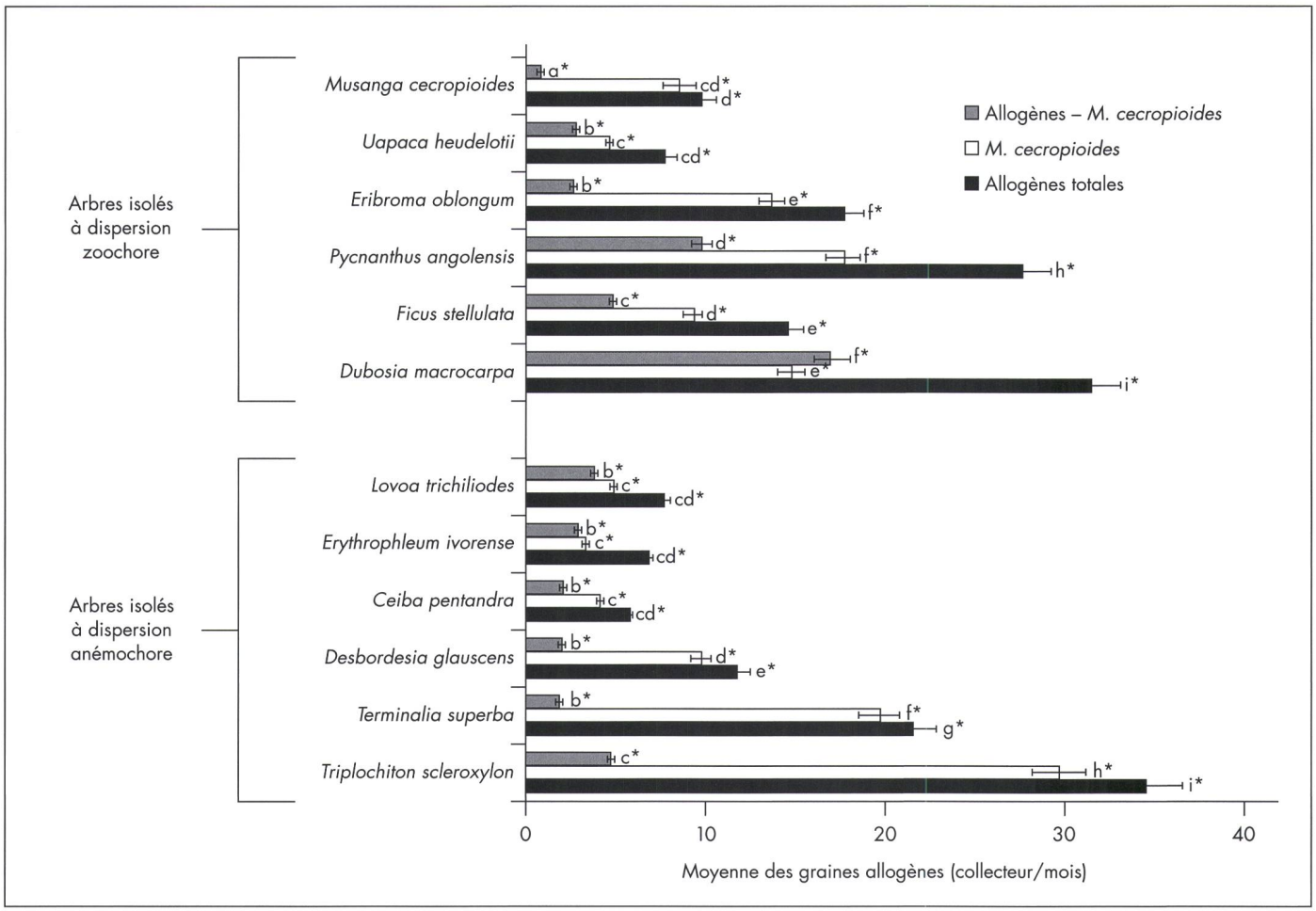

Fig. 5. – Nombre moyen total de graines allogènes par espèce d'arbre isolé. Il est présenté : le nombre total de graines allogènes ; le nombre de graines de *Musanga cecropiodes* Tedlie et le nombre de graines des autres espèces. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (* = $P < 0,05$).

Tableau 9. – Nombre moyen de graines zoochores totales déduit du nombre de graines de *Musanga cecropioides* Tedlie en fonction du mode de dispersion des arbres isolés. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies par la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,05$).

	Arbres à dispersion anémochore	**Arbres à dispersion zoochore**
Nombre moyen de graines zoochores totales (sans *M. cecropioides*) [collecteur/mois]	2,34 ± 0,6[a]	5,48 ± 0,5[b]

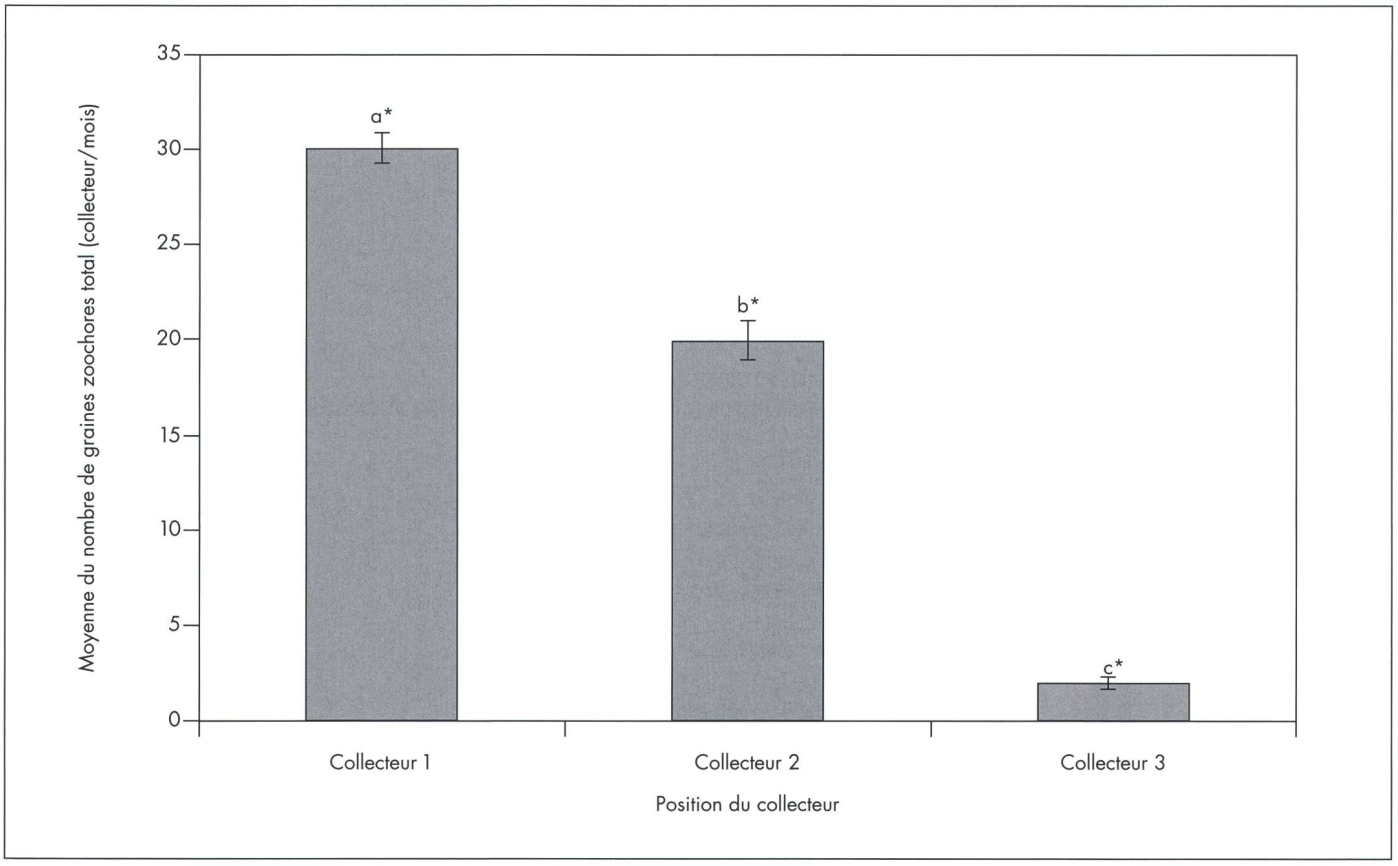

Fig. 6. – Nombre moyen total de graines zoochores par collecteur. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre pour chaque collecteur ne sont pas significativement différentes (* = $P < 0,05$).

et la présence quotidienne de l'homme diminue. Le modèle global du nombre moyen de graines zoochores par collecteur et par mois en fonction de la présence humaine est significatif. Les tests de comparaison de moyennes montrent que pour la première année il n'y a pas de différences significatives entre la période d'activité agricole intense et celle où elle devient plus faible. En revanche cette différence est significative ($P < 0,05$) pour la deuxième année (fig. 8).

Discussion

Confirmant les hypothèses de départ, la pluie de graines est nettement augmentée sous la couronne des arbres isolés dans les champs. Ceci indique qu'effectivement les animaux disperseurs de graines et plus particulièrement les oiseaux frugivores utilisent fréquemment ces sites perchoirs dans les champs et les pâtures et y déposent leurs fèces (VIEIRA & al., 1994). Cela montre et c'est ce qui importe pour la qualité de la régénération, que sans ces arbres, la pluie de graines allogènes serait extrêmement réduite et comparable à celle observée à ciel ouvert (CHARLES-DOMINIQUE, 1986; WHITEMORE, 1990).

Si notre étude nous a permis d'identifier quelques facteurs déterminants de la pluie de graines (position sous la couronne de l'arbre, type d'arbre, saisonnalité et présence de l'homme), elle montre en revanche la complexité avec laquelle ces facteurs interagissent, puisqu'aucune conclusion tranchée sur ces différents paramètres n'a pu être établie.

Variations spatiales de la pluie de graines

Suivant la position du collecteur, on observe de grandes variations dans la quantité de la pluie de graines. La pluie de graines allogènes zoochores est plus élevée dans les collecteurs placés près du tronc que dans ceux situés en périphérie. Ceci montre peut-être l'existence de sites privilégiés pour les oiseaux au sein d'un arbre. Au centre de la couronne d'un arbre, la protection contre la prédation pourrait être meilleure en raison de la densité du feuillage protégeant l'animal.

En effet, plus la durée d'une visite est longue, plus la probabilité pour que des graines soient rejetées par défécation ou régurgitation est élevée (WHITNEY & al., 1998). Cependant, notre définition de la pluie de graines allogènes n'inclut

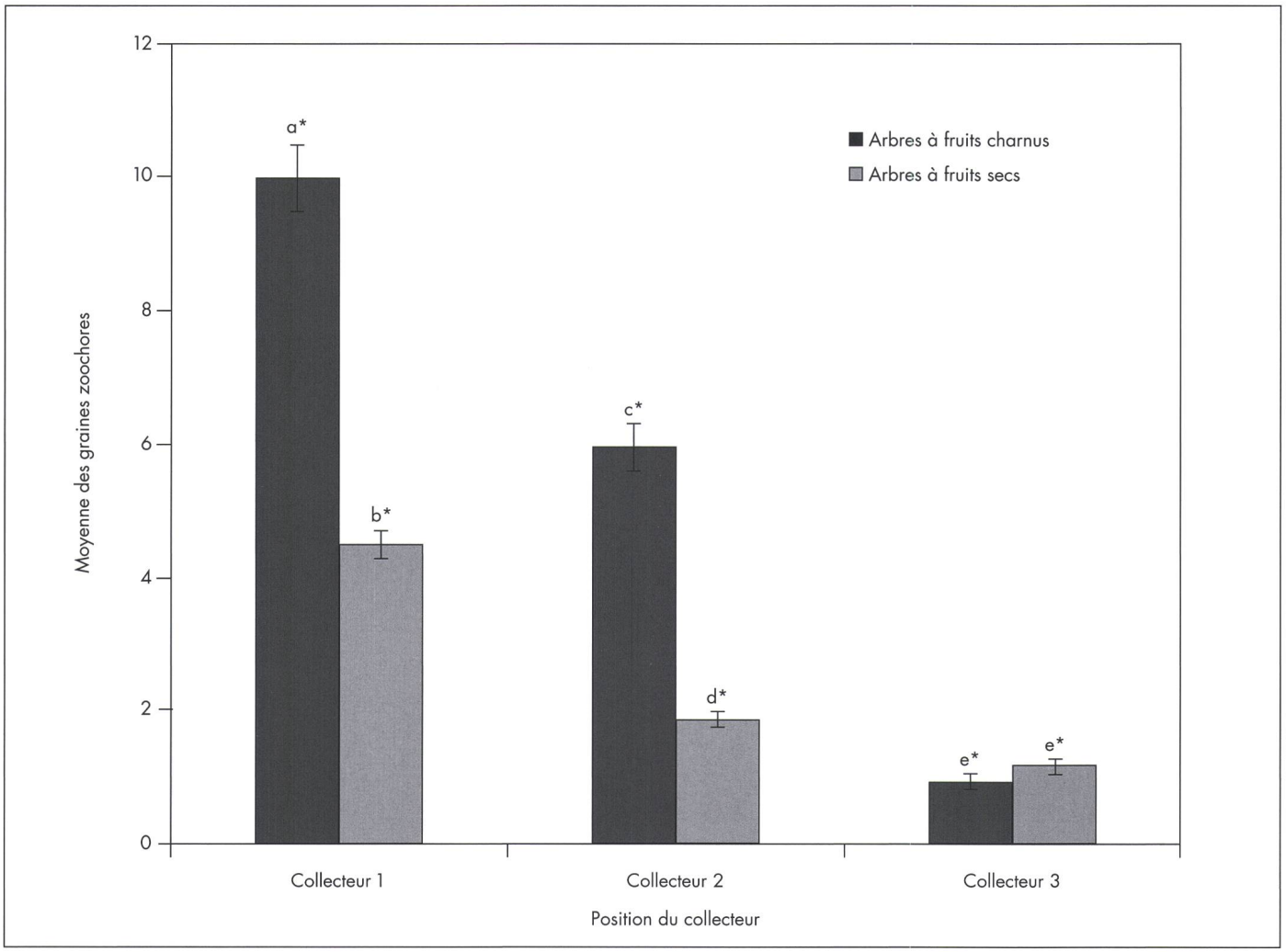

Fig. 7. – Nombre moyen de graines zoochores déduit du nombre des graines de *Musanga cecropioides* Tedlie par collecteur et par mois, en fonction du mode de dispersion de l'arbre isolé. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (* = $P < 0,05$).

pas ce type de graines puisqu'il est impossible de les différencier des graines autogènes. En termes de qualité de la régénération, cette sous-estimation n'est pas cruciale, car cette pluie de graines correspondrait à une auto-dispersion sous un conspécifique, beaucoup moins efficace du point de vue de la survie des plantules et donc de la régénération forestière (WHITNEY & al., 1998). GUEVARA & al. (1992) montrent que les caractéristiques du recru (diversité et nombre d'espèces zoochores) au niveau de la bordure de la canopée de l'arbre isolé sont similaires à celles observés à ciel ouvert. Cela peut confirmer le fait que, d'une part, les conditions physico-chimiques varient sous la couronne et d'autre part, que la pluie de graines est moins importante en périphérie (FLEMING & HEITHAUS, 1981).

Variations temporelles de la pluie de graines

De nombreux travaux sur le cycle reproducteur des espèces d'arbres en milieu tropical ont montré le rôle joué par la saison et le comportement alimentaire des animaux frugivores sur la pluie de graines (FLEMING & HEITHAUS, 1981; SABATIER & PUIG, 1986; FLEMING & WILLIAMS, 1990). En effet, nos résultats se rapprochent de ceux de FLEMING & WILLIAMS (1990) pour affirmer que la pluie totale de graines zoochores est liée à la disponibilité en fruits dans les forêts avoisinantes, elle-même dépendante des variations saisonnières et à la présence des disperseurs.

La pluie de graines anémochores est plus élevée et diversifiée pendant la saison sèche que pendant la saison des pluies (SABATIER & PUIG, 1986). Pendant les périodes sèches, le vent

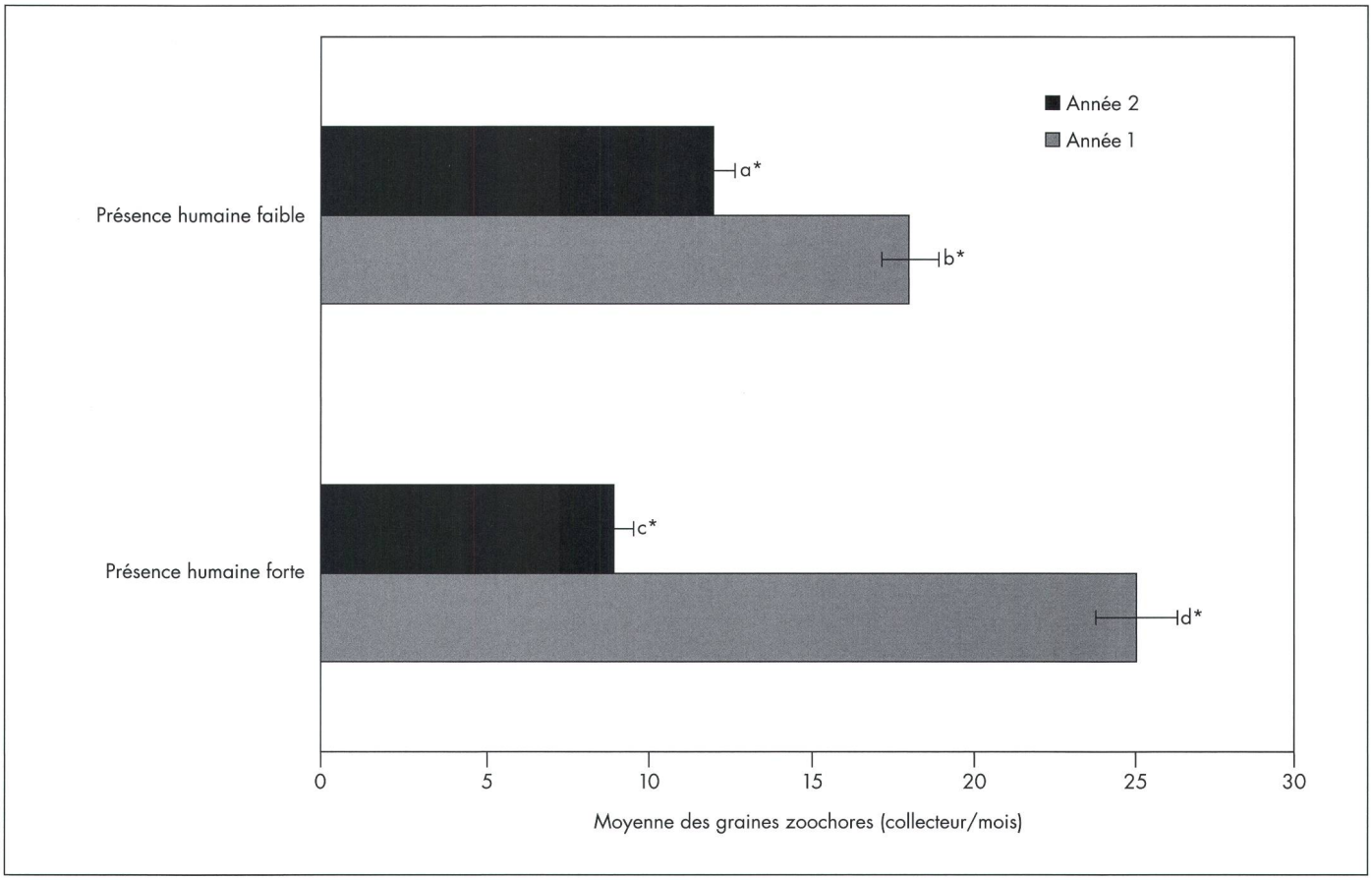

Fig. 8. – Nombre moyen de graines zoochores pour chacune des deux années d'étude, en fonction de l'impact de la présence humaine dans les champs. Les valeurs (moyenne ± erreur standard) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (* = $P < 0,05$).

transporte les graines loin des arbres mères pour coloniser d'autres sites, réduisant ainsi la compétition interspécifique au pied des arbres parents. De nombreuses graines d'espèces d'arbres pionniers à longue durée de vie (*Terminalia superba* et *Ceiba pentandra*) ont été également observées pendant les périodes de transition entre saison des pluies et saison sèche (fin de la période sèche), moment où les vents violents sont fréquents ce qui améliore l'efficacité de dispersion de ces graines (SWAINE & HALL, 1983). Les orages de fin de saison sèche sont un bon moyen de dispersion pour les graines anémochores des arbres pionniers, à travers de larges espaces balayés par les vents au moment où les opportunités de création de trouées sont les plus élevées (SWAINE & HALL, 1983). Cette augmentation de la pluie de graines anémochores a été observée à la fin de la période sèche, au Brésil, dans les forêts tropicales d'altitude (GUEVARA & al., 1992) et dans la réserve gabonaise de la Lopé, où le diagramme ombro-thermique est très semblable à celui de Kakamoëka (WHITE & ABERNETHY, 1996).

Un des principaux résultats de cette étude montre que les trois-quarts de la pluie de graines zoochores appartiennent à une seule espèce, *Musanga cecropioides*. Conformément à son statut de pionnière, *M. cecropioides* induit un très grand nombre de graines tout au long de l'année (SWAINE & HALL, 1983). Cette espèce pionnière est répandue sous les tropiques humides en Afrique dans tous les types d'aires perturbées (chablis, recrus post-agricoles, bordures de routes). Son mode de dispersion zoochore non spécialisé (oiseaux, écureuils, chauves-souris, rongeurs, singes et hommes; WHITE & ABERNETHY, 1996)) ainsi que sa phénologie de fructification relativement constante, lui confèrent un mode de dispersion extrêmement efficace. En revanche, ses exigences en luminosité ainsi qu'un taux de mortalité élevé dû aux phénomènes de compétition expliquent sa diminution en densité dans les recrus secondaires plus âgés (SWAINE & HALL, 1983). De même, les conditions d'ombrage sous les arbres isolés empêchent l'établissement de cette espèce malgré sa dispersion massive, laissant place à d'autres pionnières à longue durée de vie (CARRIÈRE, 1999; CARRIÈRE & al., 2002).

Impact de la présence humaine

L'impact de la présence humaine intervient de manière précoce et à deux reprises dans le processus de régénération:

elle diminue le nombre de visites par les animaux disperseurs sur les arbres isolés dans les champs (l'homme pourrait effrayer certains oiseaux) et donc intervient sur le nombre de graines dispersées, comme le montrent les résultats;

le moment du dernier sarclage effectué par les femmes lors de la récolte de l'arachide, conditionne le moment pendant lequel la banque de graines du sol pourra s'exprimer.

Cette période est cruciale dans l'établissement des plantes, car les graines déposées à partir de ce moment sous les arbres isolés ainsi que certaines graines viables de la banque du sol peuvent germer sous les futures plantes cultivées qui suivront le champ d'arachides (DOUNIAS, 1993). L'augmentation de la pluie de graines à ce moment peut fournir des conditions appropriées pour l'établissement des espèces des stades avancés de la succession dont les graines ont, en général, un faible pouvoir de dormance.

Influence du mode de dispersion de l'arbre isolé

Nous avons testé l'influence du mode de dispersion des arbres isolés sur la pluie de graines notamment la production ou non de fruits attractifs pour les animaux disséminateurs (fruits charnus ou arillés). Il semblerait que cette dichotomie ne suffise pas à expliquer la fréquence des visites par les animaux frugivores et le nombre de graines déposées sous les arbres isolés (TERBORGH & WESKE, 1969).

Le déterminisme des visites apparaît être beaucoup plus complexe et la présence d'un attrait alimentaire ne serait pas le seul facteur. Lorsque l'on considère la pluie totale de graines zoochores allogènes (incluant les graines de *M. cecropioides*), celle-ci est plus élevée sous les arbres anémochores alors que cette même pluie de graines dépourvue des graines de *M. cecropioides* est plus élevée sous les arbres zoochores.

De ce fait, on peut dire que la pluie de graines apportées par les animaux, augmente aussi bien sous les arbres à dispersion anémochore que sous les arbres à dispersion zoochore ce qui rejoint les conclusions de WHITE & ABERNETHY (1996), confirmées par la discussion de FLEMING & WILLIAMS (1990).

Comportement des animaux disperseurs des graines et importance des sites perchoirs

Bien que les processus de dispersion des graines dans les espaces ouverts ou défrichés pour l'agriculture soient fondamentaux dans la dynamique de régénération forestière des milieux perturbés (MCCLANAHAN & WOLFE, 1987; JANZEN, 1988; NEPSTAD & al., 1991), de nombreuses études ont montré que les animaux disperseurs de graines et plus particulièrement les oiseaux et les chauves-souris, sont extrêmement réticents à traverser les espaces ouverts dépourvus de relais forestiers (bosquets, arbres...) (MCDONNELL & STILES, 1983; MCCLANAHAN & WOLFE, 1987; NEPSTAD & al., 1991; GUEVARA & LABORDE, 1993; CARDOSO DA SILVA & al., 1996). En revanche, les anciens champs ou les pâtures pourvus de bosquets d'arbres et de buissons, sont plus attractifs pour les oiseaux que les espaces homogènes (MCDONNELL & STILES, 1983; GUEVARA & al., 1986; CARDOSO DA SILVA & al., 1996). De ce fait, la quantité et la diversité de la pluie de graines déposées par défécation et l'établissement des plantules, sont accrues sous les arbres isolés ou les perchoirs artificiels (MCDONNELL & STILES, 1983; CARDOSO DA SILVA & al., 1996; CARRIERE & al., 2002).

Les oiseaux familiers de certains arbres vérifient probablement la présence de fruits par des visites fréquentes, même lorsqu'il n'y a pas de fruits (CARRIÈRE, 1999). De nombreux oiseaux frugivores observés dans les champs étudiés sont également insectivores.

Ils peuvent visiter des espèces tels que *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba* et *Lovoa trichilioides*. Ces arbres sont très souvent attaqués par des chenilles défoliatrices de la famille des *Saturniidae* tels que *Anaphe venata*, *Westermania cuprea* and *Catopyla dysorphnaea,* respectivement (CTFT, 1976) et en même temps dispersent les graines des espèces de forêts matures. En effet les pluies de graines les plus élevées tombées sous les arbres à fruits non charnus étaient observées sous *Triplochiton scleroxylon* et *Terminalia superba* (fig. 5).

La présence de fruits peut attirer une gamme plus réduite d'animaux frugivores spécialisés, dispersant ainsi un plus grand nombre de graines d'espèces de forêt mature (augmentation de la pluie de graines allogène moins les graines de *Musanga cecropioides*) plutôt qu'une grande diversité d'animaux qui incluent *M. cecropioides* dans leur régime alimentaire. Par exemple *Duboscia macrocarpa* sous lequel la pluie de graines (hormis celles de *Musanga cecropioides*) augmente au moment de la fructification.

De plus, nos observations montrent que les «Calaos» (principaux consommateurs) restent sur place pour consommer les fruits durs et fibreux de cette espèce (restes de fruits retrouvés sous les arbres), ce qui leur laisse le temps de déposer des graines par défécation. En revanche, aucune graine de cette espèce n'a été retrouvée. On peut donc supposer qu'ils sont des disperseurs efficaces de par leur comportement ce qui est confirmé par WHITNEY & al. (1998) en ce qui concerne l'impact du transit intestinal.

De même les travaux de FLEMING & WILLIAMS (1990) montrent que la plupart des oiseaux frugivores utilisent indifféremment des habitats primaires et secondaires, facilitant ainsi le passage de graines de forêts primaires vers les espaces ouverts et donc la reconquête des jachères par des espèces forestières.

Influence du mode de dispersion de l'arbre isolé

Bien que les mécanismes d'attraction des animaux soient encore peu compris, quelques études montrent le caractère attractif des arbres portant des fruits charnus ou arillés pour les animaux disperseurs de graines (FLEMING & HEITHAUS, 1981; JORDANO, 1983; BRONSTEIN & HOFFMANN, 1987; NEPSTAD & al., 1996; WHITE & ABERNETHY, 1996). Mais d'autres études montrent aussi le caractère attractif de structures verticales dépourvues de fruits dans les champs et les pâtures (FLEMING & WILLIAMS, 1990; GUEVARA & LABORDE, 1993; SLOCUM, 1997).

Nous avons testé l'influence du mode de dispersion des arbres isolés sur la pluie de graines notamment la production ou non de fruits attractifs pour les animaux disséminateurs (fruits charnus ou arillés). Il semblerait que ce caractère très dichotomique ne suffise pas à expliquer la fréquence des visites par les animaux frugivores et le nombre de graines déposées sous les arbres isolés. Le déterminisme des visites apparaît être beaucoup plus complexe et la présence d'un attrait alimentaire ne serait pas le seul facteur.

Lorsque l'on considère la pluie totale de graines zoochores allogènes (incluant les graines de *M. cecropioides*), celle-ci est plus élevée sous les arbres anémochores alors que cette même pluie de graines dépourvue des graines de *M. cecropioides* est plus élevée sous les arbres zoochores. De ce fait, on peut dire que la pluie de graines apportées par les animaux, augmente aussi bien sous les arbres à dispersion anémochore que sous les arbres à dispersion zoochore (fig. 5).

Ces variations peuvent avoir plusieurs explications étroitement liées au comportement des animaux disperseurs de graines. D'autre part, certaines caractéristiques végétatives doivent influencer la venue des disperseurs de graines: la hauteur de l'arbre (à relier à la présence des hommes dans les champs), la densité du feuillage (protection des oiseaux contre la prédation), la forme de la couronne et l'architecture de l'arbre (disponibilité en sites perchoirs et nichoirs).

Conclusion

L'étude a permis de mettre en évidence l'intérêt des arbres rémanents des champs viviers et de la pratique agricole traditionnelle sur la régénération forestière dans un objectif de gestion durable de l'environnement. Les résultats montrent que dans les champs vivriers et les jeunes jachères, ces arbres rémanents contribuent à améliorer la dispersion de graines en attirant les animaux frugivores et, de ce fait, à accélérer la régénération forestière dans les jachères.

Cette pratique agricole ancestrale (pratiquée depuis toujours) est systématique et profondément ancrée dans l'esprit des Yombés. Cette pratique participe activement à la restauration de la fertilité du milieu, par accumulation de biomasse végétale dans les jachères, point clé du système agricole.

Enfin, elle cristallise des savoirs traditionnels extrêmement pointus sur les plantes (phénologie de fructification, production de substances utiles), les animaux (comportement alimentaire, de reproduction…) et la forêt en tant que système (fertilité du milieu, sylvigenèse, interactions entre organismes…).

Cependant pour être plus affirmatif, il serait intéressant, d'entreprendre une telle approche ailleurs en Afrique, où se pratiquent encore de modes de subsistance traditionnels durables et adaptés à la forêt dense humide. Cette étude montre qu'il existe une relation claire: les zones où les populations indigènes persistent sont celles où la forêt demeure et réciproquement.

Remerciements

Nous remercions les Prof. J. P. Billaud, B. Fayette-Mikano et P. Boukari pour leur contribution technique pertinente et leurs critiques, les experts pour leurs commentaires et remarques sur le manuscrit. Cette étude a été financée par la «Sophie Danforth Foundation» (Providence, USA).

Références

BOUKI, T. (2002). *La production durable dans le système traditionnel de culture itinérante sur brûlis des populations Yombé du Mayombe dans le sud Congo*. Mémoire de DEA. Université de Liège.

BRONSTEIN, J. L. & K. HOFFMANN (1987). Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical fig, Ficus pertusa. *Oikos* 49: 261-268.

CARDOSO DA SILVA, J. M. C., C. UHL & G. MURRAY (1996). Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned amazonian pastures. *Conservation Biol.* 10: 491-503.

CARRIÈRE, S. (1999). *Influence de l'agriculture itinérante sur brûlis des Ntumu et des pratiques agricoles associées sur la dynamique forestière du sud Cameroun.* Thèse de Doctorat. Université de Montpellier II.

CARRIÈRE, S. M., M. ANDRÉ, P. LETOURMY, I. OLIVIER & D. B. MCKEY (2002). Seed rain under isolated trees in a slash and burn agricultural system in southern Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 18: 353-374.

CHARLES-DOMINIQUE, P. (1986). Inter-relation between frugivorous and pioneer plants: Cecropia birds and bats in French Guyana. *In:* ESTRADA, A. & T. H. FLEMING (ed.), *Frugivorous and seed dispersal:* 119-135. W. Junk Publisher.

CLAIRAC, B., B. CROS & J. SÉNÉCHAL (1989). Climat du Mayombe. *In:* SÉNÉCHAL, J., M. KABALA & F. FOURNIER (ed.), *Revue des connaissances sur le Mayombe:* 111-136. UNESCO.

CUSSET, G. (1989). La flore et la végétation du Mayombe congolais. *In:* SÉNÉCHAL, J., M. KABALA & F. FOURNIER (ed.), *Revue des connaissances sur le Mayombe:* 211-256. UNESCO.

CTFT (1976). *Mémento du Forestier*. Ministère de la Coopération et du Développement, Paris.

DOUNIAS, E. (1993). *Dynamique et gestions différentielles du système de production à dominante agricole des Mvae du sud-Cameroun forestier.* Thèse de doctorat. Université Montpellier II.

FLEMING, T. H. & E. R. HEITHAUS (1981). Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13: 45-53.

FLEMING, T. H. & C. F. WILLIAMS (1990). Phenology, seed dispersal, and recruitment in Cecropia peltata (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 6: 163-178.

GUEVARA, S. & J. LABORDE (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pasture: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107-108: 319-338.

GUEVARA, S., J. MEAVE, P. MORENO-CASSOLA & J. LABORDE (1992). Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *J. Veg. Sci.* 3: 655-664.

GUEVARA, S., S. PURATA & E. VAN DER MAAREL (1986). The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 74-84.

HOSSIE, G. (1980). *Contribution à l'étude structurale de la chaîne ouest-congolaise dans le Mayombe congolais.* Thèse de Doctorat. Université de Montpellier II.

JANZEN, D. H. (1988). Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 105-116.

JORDANO, P. (1983). Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38-41.

MCCLANAHAN, T. R. & R. W. WOLFE (1987). Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio* 71: 107-112.

MCDONNELL, M. J. & E. W. STILES (1983). The structural complexity of the old field vegetation the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.

NEPSTAD, D., C. UHL & E. A. S. SERRAO (1991). Recuperation of a degraded Amazonian landscape: forest recovery and agricultural restoration. *Ambio* 20: 248-255.

NZALA, D., J.-M. MOUTSAMBOTÉ & F. KOUBOUANA (2005). Diversité spécifique et caractérisation des jachères forestières d'anciennes plantations de manioc au Mayombe. *Ann. Univ. M. Ngouabi* 6: 129-139.

PANGOU, V. S. (1989). *Régénération naturelle dans la forêt dense humide du Mayombe. Exemples de cinq espèces ligneuses*. Thèse de doctorat. Université de Nancy I.

SABATIER, D. & H. PUIG (1986). Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., A, Zool.* 132: 173-184.

SIROIS, M.-C., H. A. MARGOLIS & C. CAMIRÉ (1998). Influence of remnant trees on nutrients and fallow biomass in slash and burn agroecosystems in Guinea. *Agroforest. Systems* 40: 227-246.

SLOCUM, M. G. (1997). *Reforestation in a Neotropical pasture: differences in the ability of four tree taxa to function as recruitment foci*. Ph. D. dissertation. University of Miami.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF (1969). *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* 2nd Edition. W. H. Freeman & Co..

SWAINE, M. D. & J. B. HALL (1983). Early succession on cleared forest land in Ghana. *J. Ecol.* 71: 601-627.

TERBORGH, J. & J. S. WESKE (1969). Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 50: 765-782.

WHITE, L. & K. ABERNETHY (1996). *Guide de la végétation de la Réserve de la Lopé au Gabon.* ECOFAC, Gabon.

WHITEMORE, T. C. (1990). *An introduction to tropical rain forests.* Oxford University Press.

WHITNEY, K. D., M. K. FOGIEL, A. M. LAMPERT, K. M. HOLBROOK, D. J. STAUFFER, B. D. ARDESTY, V. T. PARKER & T. B. SMITH (1998). Seed dispersal by Ceratogymna hornbills in the Dja Reserve, Cameroon. *J. Trop. Ecol.* 14: 351-371.

YARRANTON, G. A. & R. G. MORRISON (1974). Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *J. Ecol.* 62: 417-428.