

UNIVERSITE DE OUAGADOUGOU

-----  
UNITE DE FORMATION ET DE RECHERCHE  
EN SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE  
(UFR/SVT)  
-----

LABORATOIRE DE BIOLOGIE ET ECOLOGIE VEGETALES

Pr Somé N. A  
Sincères  
considérations

N° d'ordre :

Saran



# THÈSE

présentée à l'UFR/Sciences de la Vie et de la Terre, pour obtenir le titre de  
Docteur de l'Université de Ouagadougou  
Spécialité : Sciences Biologiques Appliquées  
par  
Saran TRAORÉ

## **IMPACT DES TERMITIÈRES ÉPIGÉES SUR LA RÉGÉNÉRATION ET LA DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES DE SAVANES : CAS DE LA FORÊT CLASSÉE DE TIOGO, BURKINA FASO**



Soutenue le 22 septembre 2008 devant le jury d'examen :


**Président** : SINSIN Brice, Professeur, Université Abomey-Calavi, Cotonou

**Membres** : GUINKO Sita, Professeur, Université de Ouagadougou

LEPAGE G. Michel, Directeur de Recherches, CNRS, Paris

SOMÉ N. Antoine, Maître de Conférences, Université polytechnique de Bobo-Dioulasso

BOUSSIM I. Joseph, Maître de Conférences, Université de Ouagadougou

Ce travail a été financé par  ASDI/SAREC

Couverture : termitière active de *Macrotermes subhyalinus* colonisée par des espèces ligneuses en saison pluvieuse  
(Photo : Saran Traoré)

***DÉDICACE***

A mon Père Seydou TRAORÉ

A ma Mère Siata TRAORÉ/KONÉ

A mon Oncle Bala TRAORÉ et Ses épouses

A mes Frères Fatié, Banzori, Soma, Salikou, Lamine et Daouda

A mes Sœurs Fatoumata et Maïmouna

## Avant propos

Le présent document est l'aboutissement de cinq années (de 2002 à 2006) de travaux de recherche sur la « Régénération des écosystèmes », entrepris dans le cadre de ma thèse de doctorat à l'Université de Ouagadougou, avec la coopération de l'Université Suédoise des Sciences Agricoles (SLU) à Umeå, du Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique (CNRST) à Ouagadougou, de l'Université Polytechnique de Bobo Dioulasso, et de l'Agence Suédoise de Coopération et de Développement International (ASDI/SAREC).

À toutes les institutions qui m'ont accueillie, hébergée et soutenue techniquement et/ou financièrement, j'adresse mes sincères remerciements.

Il me plaît ensuite d'exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué à la réalisation de ce mémoire de thèse.

Je tiens tout d'abord à remercier les personnes suivantes, qui ont constitué l'équipe d'encadrement scientifique de mon travail :

- Professeur Sita GUINKO, Directeur de Thèse, Université de Ouagadougou pour m'avoir accueillie dans son laboratoire et accepté de diriger mes travaux de recherches en dépit de ses multiples occupations ;

- Professeur Per Christer ODÉN, Co-directeur de thèse, Département « Forest Genetics and Plant Physiology », SLU, Umeå, Suède, qui m'a permis de bénéficier de formations doctorales au Département de sylviculture, Faculté de Foresterie (SLU) et au département d'Epidémiologie et de la Santé Publique de l'Université de Umeå en Suède ;

- Docteur Michel G. LEPAGE, Encadreur, Directeur de Recherches au CNRS, pour m'avoir ouvert grandement son laboratoire d'Ecologie à l'IRD/Ouagadougou, et assuré l'encadrement de mes travaux de recherche. Avec le Docteur Michel G. LEPAGE, j'ai appris à me familiariser avec le monde des Insectes, particulièrement les termites. Je lui dois également les analyses de sols à travers l'Unité de Recherches (UR) 179, « SéqBio » ;

- Docteur Joseph Issaka BOUSSIM, Co-encadreur, Maître de Conférences, Université de Ouagadougou pour son assistance et son apport dans la réalisation des travaux en dépit de ses multitudes engagements ; - Docteur Robert NYGÅRD, Co-encadreur, Sida/SAREC, Stockholm, Suède, pour son assistance dans les travaux de terrain et les analyses des données ;

- Docteur Jean Sibiri OUEDRAOGO, Co-encadreur, Maître de Recherches au Département Productions Forestières, INERA/CNRST pour sa disponibilité et son inestimable contribution à la réalisation des travaux de terrain et à la finalisation du présent document ;

- Docteur Muluaem TIGABU, Co-encadreur, Département « Forest Genetics and Plant Physiology », SLU, Umeå, Suède, pour son assistance dans les analyses des données de terrain avec l'appui d'un statisticien du département.

J'adresse également mes remerciements au Professeur Jeanne MILLOGO/RASOLODIMBI, et au Professeur Adjima THIOMBIANO pour leurs précieux conseils et suggestions et leurs commentaires pertinents prodigués tout au long de mes travaux.

Je suis reconnaissante au Docteur Kwamé GBESEMETE, Coordonnateur-Afrique de l'ASDI/SAREC, pour sa constante disponibilité à répondre à mes sollicitations.

Je remercie sincèrement le Docteur Jean Marie OUADBA au Département Productions Forestières, INERA/CNRST pour sa participation dans la réalisation de ce document. Avec son accord, j'ai bénéficié officiellement d'une mise en position de stage auprès de l'IRD depuis 2005 au côté du Dr. Michel LEPAGE.

Je témoigne ma gratitude à Monsieur Ouétian BOGNOUNOU, Botaniste, pour ses conseils avertis, ses commentaires et ses suggestions.

Je suis également redevable à ma grande sœur Docteur Kady SANON Département Productions Forestières, INERA/CNRST pour ses conseils et ses suggestions en vue de l'élaboration du protocole de recherches.

Je remercie le Docteur Louis SAWADOGO, INERA/Saria, Koudougou pour m'avoir fourni les informations nécessaires sur la forêt de Tiogo, et assistée pendant mes travaux dans la forêt de Tiogo.

Je remercie vivement les Professeurs Brice SINSIN, Université Abomey-Calavi, Cotonou, Bénin et Antoine N. SOMÉ, Université Polytechnique de Bobo-Dioulasso pour avoir consenti et accepté de juger le présent mémoire.

Mes remerciements s'adressent également aux Docteur Paul OUEDRAOGO, Docteur Ousmane B. DIALLO, Docteur Jules BAYALA, Docteur François PALLO, Docteur Mamounata BELEM et Monsieur N. Désiré COULIBALY au Département Productions Forestières, INERA/CNRST pour leurs appuis techniques, leurs conseils et suggestions durant mon séjour au Département.

A tout le personnel du Département Productions Forestières, INERA/CNRST, de la Direction Scientifique, au Coordinateur du projet ASDI/SAREC, Docteur Maxime COMPAORE et son personnel, j'adresse ma profonde reconnaissance pour leur soutien et leur amitié.

Merci à Monsieur ADOUABOU B. A., Direction du Suivi Ecologique, Ministère de l'Environnement et de l'Eau pour les données sur l'occupation des terres à Tiogo.

Ma reconnaissance va également aux Docteur Sibidou SINA, Docteur Abdou TANKOANO, Docteur Albert NIKIEMA et Docteur Kenneth OMOKHAFE pour leurs précieux suggestions et commentaires faits sur mes divers manuscrits.

Je remercie Docteur Niéyidouba LAMIEN, Docteur Didier ZIDA mon binôme, Docteur Patrice SAVADOGO, Docteur Korodjouma OUATTARA, Docteur Zacharia GNAKAMBARY, MSc Catherine KY/DEMBELE, Souleymane PARE, Issa OUEDRAOGO (réalisateur des cartes), Pascaline COULIBALY/LENGHANI, Daniel TIVEAU, Djibril DAYAMBA avec lesquels j'ai toujours vécu dans une atmosphère conviviale fraternelle et académique à Umeå, en Suède et à Ouagadougou.

Je suis reconnaissante à mes collègues du Laboratoire de Biologie et Ecologie Végétales, Docteur Amadé OUEDRAOGO, Docteur Paulin OUOBA, Docteur Marie Laure SOUGOTI/GUISSOU, Hassan SANGARE pour leur amitié et leur esprit de solidarité.

Mes remerciements s'adressent aussi aux techniciens Issouf OUATTARA, Théophile BAMA, Modeste MEDA, au manœuvre N'Gafian KONI du Département Productions Forestières, INERA/CNRST Ouagadougou et Saria et à tous les manœuvres du village de Tiogo pour les jours passés en ma compagnie dans la forêt.

Merci à mes logeurs Madou OUATTARA et à sa famille, Madou BACO à Tiogo et à Michel NIKIEMA infirmier Major du CSPS de Batondo pour les multiples services qu'ils m'ont rendus pendant mes différents séjours à Tiogo.

Mes sincères remerciements s'adressent également à Monsieur NAGALO D. Felix FJA à la retraite à Tiogo et au service météorologique pour les données de la pluviométrie et de températures respectivement de Tiogo (pluies journalières 2002-2005 à Tiogo) et de Saria.

J'adresse mes remerciements aux Docteurs Ablassé BILGO, Edmond HIEN, Docteur Victor HIEN, aux ingénieurs Théodore KABORE, Mahamadou KOUTOU, Issoufou BAGANIAN et Sabine DOAMBA pour leur assistance pendant les travaux de laboratoire et dans la saisie des données recueillies sur le terrain et au laboratoire, au personnel du Centre d'Informations sur la Recherche et le Développement (CIRD)/IRD, aux informaticiens, aux techniciens et manœuvres du laboratoire d'Ecologie de l'IRD/Ouagadougou pour leur assistance constante.

Je suis reconnaissante envers mes copines Docteur Patricia L. ZOUNGRANA, Jacqueline Nafissatou OUATTARA/LALBA, MSc Salamata OUEDRAOGO, Mariam MAIGA/SIDIBE et son époux Ahma Mohamed MAIGA pour leur amitié et leur soutien durant toute la période de mes travaux.

Que toute la Direction de l'UFR/Sciences de la Vie et de la Terre, tous les enseignants, le personnel ATOS qui d'une manière ou d'une autre ont contribué à la réalisation de ce travail, reçoivent l'expression de ma sincère gratitude.

## TABLE DES MATIERES

<i>Dédicace</i> -----	ii
<b>Avant propos</b> -----	<b>iii</b>
<b>Liste des figures</b> -----	<b>xii</b>
<b>Liste des photos</b> -----	<b>xiii</b>
<b>Liste des tableaux</b> -----	<b>xiv</b>
<b>Introduction générale</b> -----	<b>1</b>
<b>Chapitre I. Milieu d'étude</b> -----	<b>6</b>
1- Localisation du site d'étude-----	6
2- Le climat -----	6
2.1- Les précipitations -----	8
2.1.1- La pluviométrie annuelle de Tiogo de 1976 à 2005 -----	8
2.1.2- La pluviométrie mensuelle totale de Tiogo 2002-2005 -----	10
2.2- Les températures-----	10
2.3- L'humidité relative -----	11
2.4- Les vents -----	12
3- Les sols -----	12
4- La végétation -----	13
5- Occupation humaine, cultures et régime foncier -----	14
6- Termites et termitières épigées -----	15
7- Les feux de brousse-----	16
8- Le pâturage -----	17
<b>Chapitre II. Diversité, structure et dynamique des termitières épigées</b> -----	<b>19</b>
1- Introduction-----	19
2- Méthodologie -----	19
2.1-Dispositif d'étude -----	19
2.2- Echantillonnage des termitières épigées -----	20
2.2.1- Paramètres mesurés -----	22
2.2.2- Calculs des surfaces et des volumes -----	24
2.3- Traitement et analyses statistiques des données-----	25
3- Résultats-----	25
3.1- Diversité des termitières épigées -----	25
3.2- Distribution des termitières épigées dans les sous-parcelles d'étude -----	28
3.3- Distribution des termitières épigées selon les blocs -----	28

3.3.1- Distribution des petites termitières-----	28
3.3.1.1- Distribution des termitières de <i>Cubitermes</i> -----	28
3.3.1.2- Distribution des termitières de <i>Trinervitermes</i> -----	28
3.3.2- Distribution des grandes termitières de <i>Macrotermes</i> -----	29
3.4- Distribution des termitières épigées selon les traitements -----	31
3.4.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	31
3.4.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	31
3.4.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	31
3.4.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel-----	31
3.5- Surface et volume des termitières épigées selon les traitements-----	32
3.5.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	34
3.5.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	34
3.5.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	34
3.5.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel-----	35
3.6- Influence des traitements sur les termitières épigées -----	35
3.6.1- Impact de la pâture des animaux -----	36
3.6.2- Impact du feu précoce annuel -----	36
3.6.3- Impact des interactions des traitements -----	36
4- Discussion -----	37
5- Conclusion -----	38
<b>Chapitre III. Propriétés physico-chimiques des termitières et du milieu adjacent-----</b>	<b>40</b>
1- Introduction-----	40
2- Méthodologie-----	41
2.1-Dispositif d'étude -----	41
2.2-Echantillonnage des sols -----	41
2.3- Analyse des sols -----	42
2.3.1- Texture-----	42
2.3.2- Analyses chimiques-----	43
2.4- Analyses des données-----	43
3- Résultats-----	44
3.1- Composition physique et chimique des matériaux -----	44
3.1.1- Texture-----	44
3.1.1.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel -----	45
3.1.1.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel-----	45
3.1.1.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel-----	46



3.1.1.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel-----	46
3.1.2- Teneur en carbone (C) et azote (N) totaux, en phosphate assimilable (P) et en matières organiques totales (MOT) -----	47
3.1.2.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel -----	48
3.1.2.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel-----	48
3.1.2.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	48
3.1.2.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel-----	49
3.1.3- Teneur en cations échangeables, capacité d'échange cationique (C.E.C) et saturation des bases (S/T) -----	50
3.1.3.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel -----	50
3.1.3.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	50
3.1.3.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel-----	51
3.1.3.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel-----	51
3.2- Impact des traitements sur les propriétés des sols -----	53
3.2.1- Impact de la pâture des animaux -----	53
3.2.2- Impact du feu précoce annuel -----	53
3.2.3- Impact du milieu-----	53
3.2.4- Impact des interactions -----	55
3.2.5- Corrélation entre les cations, les éléments fins et la matière organique -----	56
4- Discussion -----	59
5- Conclusion -----	61
<b>Chapitre IV. Végétation ligneuse adulte des termitières et du milieu adjacent -----</b>	<b>62</b>
1- Introduction-----	62
2- Méthodologie-----	63
2.1- Dispositif d'étude-----	63
2.2- Echantillonnage de la végétation ligneuse -----	63
2.2.1- Paramètres mesurés -----	64
2.2.2- Calculs de surfaces-----	64
2.3- Analyse des données -----	65
2.3.1- Diversité spécifique des ligneux -----	65
2.3.2- Structure des ligneux -----	67
2.3.3- Analyse statistique des données-----	67
3- Résultats-----	68
3.1- Composition floristique de la végétation termitique -----	68
3.2- Diversité floristique des ligneux adultes -----	68

3.2.1- Richesse spécifique des ligneux-----	69
3.2.2- Indices de diversité spécifique -----	69
3.2.3- Composition floristique -----	72
3.3- Diversité spécifique des ligneux selon les traitements -----	72
3.3.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	72
3.3.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	72
3.3.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	73
3.3.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel -----	74
3.4- Densité totale des ligneux sur les termitières et le milieu adjacent-----	74
3.4.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	75
3.4.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	75
3.4.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	76
3.4.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel -----	76
3.5- Surface terrière totale des ligneux sur les termitières et le milieu adjacent -----	80
3.5.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	80
3.5.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	80
3.5.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	80
3.5.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel -----	81
3.6- Hauteur des ligneux sur les termitières et dans le milieu adjacent -----	84
3.6.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	84
3.6.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	85
3.6.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	85
3.6.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel -----	85
3.7- Interprétations statistiques-----	89
3.7.1- Impact de la pâture des animaux -----	89
3.7.2- Impact du feu précoce annuel -----	89
3.7.3- Impact du milieu-----	90
3.7.4- Impact des interactions -----	94
4- Discussion -----	95
5- Conclusion -----	99
<b>Chapitre V. Régénération et diversité des ligneux sur les termitières et dans le milieu adjacent</b>	
-----	<b>100</b>
1- Introduction-----	100
2- Méthodologie-----	101
2.1- Dispositif d'étude-----	101

2.2- Echantillonnage des plantules ligneuses -----	101
2.3- Analyse des données -----	102
2.3.1- Diversité spécifique des plantules -----	102
2.3.2- Analyse de l'association plantules-adultes ligneux -----	102
2.3.3- Analyses statistiques des données -----	103
3- Résultats-----	103
3.1- Diversité spécifique et densité des plantules -----	103
3.1.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel-----	106
3.1.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel -----	106
3.1.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel -----	107
3.1.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel-----	107
3.2- Interprétations statistiques des résultats -----	111
3.2.1- Influence de la pâture des animaux -----	111
3.2.2- Influence du feu précoce annuel -----	111
3.2.3- Influence du milieu-----	111
3.2.4- Influence des interactions -----	113
4- Discussion -----	114
5- Conclusion -----	117
<b>Chapitre VI. Termitières de Macrotermes comme sites de régénération des ligneux -----</b>	<b>118</b>
1- Introduction-----	118
2- Méthodologie-----	119
2.1- Termitières d'étude-----	119
2.2- Mise en place des quadrats de suivi-----	120
2.3- Suivi de la régénération-----	120
2.4- Traitement et analyses statistiques des données-----	122
3- Résultats-----	124
3.1- Composition spécifique et densité des plantules-----	124
3.2- Distribution des classes de hauteur -----	127
3.3- Dynamique du peuplement des plantules -----	128
3.3.1- Mortalité des plantules -----	129
3.3.2- Recrutement des plantules -----	130
4- Discussion -----	131
5- Conclusion -----	133
<b>Discussion générale-----</b>	<b>134</b>
<b>Conclusion générale et perspectives -----</b>	<b>139</b>

<b>Références bibliographiques</b> -----	<b>142</b>
<b>Annexes</b> -----	<b>159</b>
<b>I. Listes des publications tirées de la thèse</b> -----	<b>160</b>
<b>II. Tableaux des espèces végétales et de termites</b> -----	<b>162</b>

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1</b> : Cartes de localisation phytogéographique (a) et d'occupation des terres (b) de la forêt classée de Tiogo, Burkina Faso .....	7
<b>Figure 2</b> : Pluviométrie totale annuelle à Tiogo de 1976 à 2005 .....	9
<b>Figure 3</b> : Pluviométrie mensuelle moyenne à Tiogo de 1976 à 2005 .....	9
<b>Figure 4</b> : Pluviométrie mensuelle totale à Tiogo pendant la période d'étude.....	10
<b>Figure 5</b> : Variation annuelle de températures et de la pluviométrie à Saria de 1973 à 2003 .....	11
<b>Figure 6</b> : Plan du dispositif complet expérimental de la forêt classée de Tiogo .....	21
<b>Figure 7</b> : Schéma de petites termitières épigées.....	23
<b>Figure 8</b> : Schéma d'une termitière de <i>Macrotermes subhyalinus</i> .....	24
<b>Figure 9</b> : Schéma de conditionnement des échantillons de sols pour les analyses physico-chimiques.....	42
<b>Figure 10</b> : Variations des proportions (moyenne $\pm$ erreur type) d'argiles + limons fins et de sables des échantillons de sols selon le milieu dans la forêt de Tiogo .....	45
<b>Figure 11</b> : Variations des proportions (moyenne $\pm$ erreur type) de matériaux des échantillons de sols selon le milieu et le traitement dans la forêt de Tiogo.....	47
<b>Figure 12</b> : Variation des teneurs en carbone, en azote, en matières organiques totales et en phosphore assimilable (moyenne $\pm$ erreur type) dans les sols selon le milieu et le traitement dans la forêt de Tiogo .....	49
<b>Figure 13</b> : Impact du milieu sur les teneurs en carbone, en azote, en matières organiques totales et en phosphore assimilable (moyenne $\pm$ erreur type) dans la forêt de Tiogo .....	55
<b>Figure 14</b> : Courbes de raréfaction des espèces ligneuses adultes des termitières et des milieux adjacents dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	71
<b>Figure 15</b> : Hauteur (moyenne $\pm$ erreur type m) des ligneux selon les milieux dans la forêt de Tiogo .....	84
<b>Figure 16</b> : Hauteur (moyenne $\pm$ erreur type m) des ligneux selon les milieux et le traitement dans la forêt de Tiogo.....	86
<b>Figure 17</b> : Courbes de raréfaction des plantules selon les milieux dans la forêt de Tiogo en 2003 .....	105
<b>Figure 18</b> : Schéma du dispositif de suivi des plantules sur termitière et hors termitière dans la forêt de Tiogo .....	121
<b>Figure 19</b> : Distribution en classe de hauteur (en cm) des rejets et des semis enregistrés en août 2003 dans la forêt de Tiogo .....	128
<b>Figure 20</b> : Modèle conceptuel de la transformation de la dynamique de la végétation .....	138

---

## LISTE DES PHOTOS

- Photo 1 :** Termitières actives de *Cubitermes* spp. avec un chapeau (a) ou plusieurs superposés (b) 26
- Photo 2 :** Termitières actives de *Trinervitermes* spp. en forme conique ..... 27
- Photo 3 :** Termitières de *Macrotermes subhyalinus* (déserte et érodée) (a) et de *Macrotermes bellicosus* (active) (b) ..... 27

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau 1</b> : Moyenne mensuelle des températures à Tiogo de 1992 à 1994.....	11
<b>Tableau 2</b> : Moyenne mensuelle de l'humidité relative à Saria de 1973 à 2003, Burkina Faso ....	12
<b>Tableau 3</b> : Les principaux types d'occupation des terres de la forêt classée de Tiogo.....	13
<b>Tableau 4</b> : Effectifs et pourcentages des termitières épigées pour les 4 hectares de sous-parcelles dans la forêt de Tiogo .....	29
<b>Tableau 5</b> : Distribution des termitières de <i>Macrotermes</i> sur tout le dispositif selon les blocs dans la forêt de Tiogo.....	30
<b>Tableau 6</b> : Densité et abondance relative moyennes des termitières épigées en milieu pâturé et soumis au feu dans la forêt de Tiogo (moyenne $\pm$ erreur type) .....	32
<b>Tableau 7</b> : Surface basale et volume totaux des termitières selon les espèces dans les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo .....	33
<b>Tableau 8</b> : Surface basale et volume (moyenne $\pm$ erreur type) des termitières selon les espèces	34
<b>Tableau 9</b> : Surface basale et volume des termitières selon le traitement dans la forêt de Tiogo..	35
<b>Tableau 10</b> : Effets de la pâture des animaux, du feu précoce et de leur interaction sur la densité, la surface basale, le volume et le taux d'abandon des termitières de <i>Macrotermes subhyalinus</i> . .....	36
<b>Tableau 11</b> : Variations des bases totales, de la capacité d'échange cationique et la saturation des bases (moyenne $\pm$ erreur standard) des sols selon le milieu et le traitement dans la forêt de Tiogo.....	52
<b>Tableau 12</b> : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) des propriétés chimiques des sols dans la forêt de Tiogo .....	54
<b>Tableau 13</b> : Impact du milieu sur les bases totales, la CEC et le taux de saturation (moyenne (erreur type)) dans le sol de la forêt de Tiogo.....	55
<b>Tableau 14</b> : Impact des interactions (test F de Fisher) sur les propriétés chimiques des sols dans la forêt de Tiogo.....	56
<b>Tableau 15</b> : Coefficients de corrélation de Spearman entre les variables étudiées (en %) des termitières et du sol adjacent dans la forêt de Tiogo .....	58
<b>Tableau 16</b> : Richesse spécifique et indices de diversité des ligneux adultes (moyenne $\pm$ écart type) dans les 16 sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	70
<b>Tableau 17</b> : Richesse (moyenne $\pm$ écart type) et diversité (moyenne $\pm$ erreur type) spécifiques des ligneux adultes dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo.....	73
<b>Tableau 18</b> : Richesse (moyenne $\pm$ écart type) et diversité (moyenne $\pm$ erreur type) spécifiques des ligneux adultes dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo .....	74

<b>Tableau 19</b> : Densité D des ligneux (moyenne $\pm$ erreur type N/100 m <sup>2</sup> ) selon les milieux et les traitements dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	77
<b>Tableau 20</b> : Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> ) des espèces ligneuses remarquables sur les sous-parcelles pâturées .....	78
<b>Tableau 21</b> : Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> ) des espèces ligneuses remarquables sur les sous-parcelles non pâturées .....	79
<b>Tableau 22</b> : Surface terrière totale G des ligneux (moyenne $\pm$ erreur type m <sup>2</sup> /100m <sup>2</sup> ) selon les milieux et les traitements dans la forêt de Tiogo .....	81
<b>Tableau 23</b> : Surface terrière (m <sup>2</sup> 100m <sup>-2</sup> ) des espèces remarquables dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo .....	82
<b>Tableau 24</b> : Surface terrière (m <sup>2</sup> /100m <sup>2</sup> ) des espèces remarquables dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo .....	83
<b>Tableau 25</b> : Hauteur moyenne (m) des espèces ligneuses remarquables dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo .....	87
<b>Tableau 26</b> : Hauteur moyenne (m) des espèces ligneuses remarquables dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo .....	88
<b>Tableau 27</b> : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes dans les sous-parcelles sous pâture dans la forêt de Tiogo .....	89
<b>Tableau 28</b> : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes dans les sous-parcelles sous feu dans la forêt de Tiogo .....	89
<b>Tableau 29</b> : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de l'impact du milieu sur la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes sur les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo .....	90
<b>Tableau 30</b> : Impact du milieu sur la densité spécifique, la densité et la surface terrière moyennes des ligneux adultes dans la forêt de Tiogo .....	90
<b>Tableau 31</b> : Impact du milieu sur la surface terrière (m <sup>2</sup> /100m <sup>2</sup> ) et la hauteur (m) moyennes des espèces remarquables dans la forêt de Tiogo .....	92
<b>Tableau 32</b> : Distribution de densité (N/100 m <sup>2</sup> ) des espèces ligneuses en classe de hauteur dans la forêt de Tiogo .....	93
<b>Tableau 33</b> : Résultats de l'analyse de variance de l'impact des interactions des facteurs sur la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes sur les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo .....	95



<b>Tableau 34</b> : Richesse spécifique, indices de diversité et densité des plantules selon le milieu dans les 16 sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	104
<b>Tableau 35</b> : Diversité spécifique et densité (moyenne $\pm$ erreur type) des plantules dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo.....	109
<b>Tableau 36</b> : Diversité spécifique et densité (moyenne $\pm$ erreur type) des plantules dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo.....	110
<b>Tableau 37</b> : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, des indices de similarité et de la densité des plantules dans les sous-parcelles sous pâture dans la forêt de Tiogo.....	111
<b>Tableau 38</b> : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, des indices de similarité et de la densité des plantules dans les sous-parcelles sous feu dans la forêt de Tiogo.....	112
<b>Tableau 39</b> : Influence du milieu sur la densité spécifique, les indices de diversité et de similarité et la densité des plantules dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	112
<b>Tableau 40</b> : Richesse spécifique, indices de diversité et densité des plantules selon le milieu dans les 16 sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	113
<b>Tableau 41</b> : Rapport plantules/adultes sur 100 m <sup>2</sup> de milieu dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo.....	113
<b>Tableau 42</b> : Influence des interactions des facteurs (test F de Fisher) sur la densité spécifique, les indices de similarité et la densité des plantules dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo .....	114
<b>Tableau 43</b> : Liste des espèces de plantules et leur densité (nombre d'individus/24 quadrats) observées sur les termitières et leur périphérie en août 2003 dans la forêt de Tiogo .....	126
<b>Tableau 44</b> : Abondance relative (pi%) du stock initial des semis, des rejets et des drageons observé sur le cône, la base et le milieu adjacent des termitières en août 2003 dans la forêt de Tiogo.....	127
<b>Tableau 45</b> : Effets dominants des facteurs microhabitat et date d'inventaire sur la richesse spécifique et la densité des plantules dans la forêt de Tiogo (moyenne $\pm$ erreur type).....	127
<b>Tableau 46</b> : Variations du taux mensuel de mortalité (% par 4 m <sup>2</sup> ) des plantules entre août 2003 et octobre 2005, selon les microhabitats (moyenne $\pm$ erreur type) dans la forêt de Tiogo....	129
<b>Tableau 47</b> : Résultats de l'analyse de régression entre les densités (log transformées) de semis morts et vivants de <i>Acacia erythrocalyx</i> dans la forêt de Tiogo.....	130
<b>Tableau 48</b> : Evolution de la densité et du taux de recrutement (moyenne $\pm$ erreur type) des plantules selon les milieux et les périodes dans la forêt de Tiogo .....	131

## INTRODUCTION GENERALE

Au cours des trente dernières années, la superficie des formations naturelles boisées des régions tropicales en général et des régions soudano-sahéliennes en particulier s'est amenuisée à un rythme sans précédent (Grouzis, 1988 ; Larwanou, 1998 ; Lykke, 2000 ; Mahamane & Mahamane, 2005). Cette dégradation fait suite principalement aux années de sécheresse 1973-1984 observées dans ces régions. Selon FAO (2001 et 2003), chaque année, environ 15,4 millions d'hectares, soit 0,8 % de la superficie totale boisée disparaissent à travers le monde et 4,3 millions d'hectares soit 0,78 % de cette superficie en Afrique. Le rapport annuel d'évaluation des ressources forestières (FRA) de 2005, fait ressortir une perte nette annuelle d'environ 3,36 millions d'hectares (soit 0,60 %) de terre boisée en Afrique sub-saharienne dont 1,2 millions d'hectares en Afrique de l'Ouest entre 1990 et 2005 (FAO, 2006). Ces pertes se traduisent par une dégradation progressive de la diversité spécifique des ligneux et des herbacées pérennes dans les savanes de l'Afrique de l'Ouest. Les principaux facteurs de cette tendance sont liés à la rareté et à la distribution saisonnière inégale des pluies, à la pression démographique croissante et à une surexploitation des ressources naturelles comme le surpâturage, les coupes anarchiques de bois pour les besoins en combustibles et les défrichements extensifs pour l'installation de champs.

Au Burkina Faso, approximativement 100 000 hectares (M.E.E., 1999) soit 1,4 % des 7,1 millions d'hectares de surface boisée (FAO, 2006) sont annuellement transformées soit en des terres cultivées, en des pâturages, en infrastructures dans le cadre de l'urbanisation ou dans la réalisation de retenues d'eau. Ces espaces sont également pourvoyeurs de charbon de bois, de bois de chauffe et de bois d'œuvre, avec parfois dessouchage. La transformation de ces espaces naturels boisés entraîne ainsi au fil du temps une dégradation progressive de la biodiversité naturelle par la réduction des habitats naturels. Les causes de cette dégradation de la biodiversité s'enracinent profondément dans les changements climatiques et les comportements sociaux des populations humaines à travers des occupations illégales des terres pour l'agriculture et les pâturages, et des exploitations anarchiques des ressources ligneuses. C'est en partie la pression démographique (INSD, 2007) et la réduction de la fertilité des terres qui contraignent les populations humaines à abandonner les anciennes surfaces agricoles, à accroître ou à rechercher de nouvelles terres cultivables au détriment des milieux naturels. Cette pression démographique croissante cause également une consommation plus importante des ressources. On assiste ainsi à une fragilisation des écosystèmes naturels suite à une surexploitation.

Les feux de brousse sont de plus en plus reconnus comme les perturbations majeures des savanes tropicales et subtropicales où ils contrôlent les interactions herbes/ligneux (Frost & Robertson, 1985). Ces feux de brousse sont pour la plupart dus aux activités de l'Homme en quête

d'animaux sauvages, de pâturage pour le cheptel ou de terres cultivables. Les savanes naturelles tropicales et subtropicales sont parcourues annuellement par des feux de brousse (Devineau, 1984 ; Monnier, 1990) dont les effets induits dépendent de leur fréquence, des saisons et de leur régime (Trapnell, 1959 ; Frost & Robertson, 1985), de leur intensité et des températures engendrées (Moreno & Oechel, 1991; Glitzenstein *et al.*, 1995 ; Savadogo *et al.*, 2007a). Ces feux entraînent des perturbations importantes (Devineau, 1984 ; Gould *et al.*, 2002) et modifient la physionomie, la composition floristique et la densité de la végétation naturelle. On observe ainsi une dégradation de la composante ligneuse au profit des espèces résistantes (Gignoux *et al.*, 1997), qui se traduit surtout par une forte mortalité (Bationo *et al.*, 2001 ; Traoré *et al.*, 2008a) et un retard de croissance des individus jeunes, une limitation de la régénération naturelle chez certaines espèces dont les fleurs, les fruits ou les graines sont détruits (Devineau, 1984 ; Keeley & Fotheringham, 2000 ; Bationo *et al.*, 2001 ; Bartolome *et al.*, 2002 ; Gould *et al.*, 2002). Les feux, au cours de leur avènement, détruisent également la litière ligneuse et la biomasse herbacée au dessus du sol, influent sur le cycle des nutriments organiques et l'infiltrabilité du sol (Frost & Robertson, 1985 ; Pallo, 2000 ; Louppe *et al.*, 2001 ; Savadogo *et al.*, 2007b), la distribution et les activités vitales de la macrofaune du sol (Traoré & Lepage, 2008).

Environ 1/3 de la superficie du Burkina Faso est parcourue chaque année par les feux de brousse (M.E.E., 1999) qui fragilisent la végétation naturelle.

Les activités de pâturage et le piétinement des herbivores sont considérés aussi comme un facteur de perturbation influençant la diversité floristique, la structure et le fonctionnement des savanes tropicales et subtropicales. L'impact des herbivores qui dépend de la fréquence, de la distribution, de l'intensité et des saisons du pâturage, se manifeste soit par apport et dissémination de diaspores par les animaux, soit par altération de la végétation initiale (Olf & Ritchie, 1998). Par exemple, les herbivores accroissent le taux de régénération des espèces végétales par le passage de semences à travers leur tractus digestif (Gufu, 1998; Razanamandranto *et al.*, 2004). Inversement, ils affectent la végétation par la mort, le retard de croissance de jeunes plants, la régression de la richesse floristique (Fuhlendorf & Smeins, 1998 ; Gufu, 1998 ; Hieraux, 1998 ; Vesk & Westoby, 2001). Ils broutent sélectivement les espèces ligneuses et herbacées, affectent la surface du sol, abandonnent seulement les espèces qui tolèrent leur impact et influencent ainsi la biodiversité.

La tendance à la dégradation engendrée par les effets négatifs des pâturages et/ou des feux de brousse a suscité de nombreuses études en vue d'asseoir des méthodes d'aménagement des écosystèmes naturels. Elles ont visé essentiellement les effets des facteurs clés de cette tendance négative sur des paramètres tels que la biodiversité, le cycle des éléments nutritifs du sol, les conditions hydriques et la productivité du matériel végétal (Asbjornsen *et al.*, 2004 ; Savadogo *et al.*, 2005 ; Savadogo *et al.* 2007).

L'hétérogénéité spatiale des facteurs biotiques et abiotiques affecte la régénération des ligneux et l'installation des plantules (Beckage & Clark, 2003 ; Simioni *et al.*, 2003 ; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005), la diversité spécifique et la distribution spatiale de la végétation ligneuse (Bachelet *et al.*, 2000; Sawadogo *et al.*, 2005). Comme source d'hétérogénéité, les termitières épigées sont des traits remarquables disséminées dans les savanes tropicales et subtropicales (Harris, 1966 ; Lee & Wood, 1971a ; Schlesinger *et al.*, 1996; Thompson *et al.*, 2005). Au cours de leurs activités d'édification de nids, de construction de galeries et de recherche de nourriture, les termites induisent une hétérogénéité dans la distribution des ressources organiques et inorganiques des sols par apport d'argile, l'amélioration du statut hydrique et l'amélioration des activités microbiennes (Abbadie & Lepage, 1989 ; Ouédraogo, 1997). Les «ingénieurs des écosystèmes», expression utilisée par Jones *et al.* (1994, 1997) et Dangerfield *et al.* (1998) pour qualifier les termites, créent des microtopographies fertiles (Arshad, 1982 ; Timberlake & Childes, 2004). A l'instar des pâturages et des feux de brousse, les termitières épigées affectent également la composition spécifique, la distribution spatiale de la végétation ligneuse à travers l'établissement et l'installation des individus jeunes (Traoré *et al.*, 2008 a & b). En dépit de leur présence dans les mosaïques de savanes soudaniennes en Afrique de l'Ouest, le rôle des termites dans la régénération des espèces ligneuses a reçu une attention limitée dans les travaux de recherche. Les données disponibles concernent les caractéristiques physiques et chimiques des sols (Tano 1993 ; Ouédraogo & Lepage, 1997 ; Holt & Lepage, 2000) et la richesse spécifique de la végétation ligneuse et herbacée des termitières épigées (Wild, 1952 ; Glovers *et al.*, 1964 ; Fanshawe, 1968 ; Malaisse, 1978 ; Guinko, 1984 ; Spain & McIvor 1988 ; Fleming & Loveridge, 2003 ; Duboisset, 2003).

Le Centre Ouest du Burkina Faso abrite depuis plus d'une décennie des études sylvicoles et d'aménagement des forêts sèches, conduites par le Département Productions Forestières de l'Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles/Centre National de Recherche Scientifique et Technologique, les Universités burkinabè de Ouagadougou et de Bobo Dioulasso, et l'Université Suédoise des Sciences Agricoles (SLU). Parmi ces études, figure l'activité n°2 du projet dénommé « Régénération des Ecosystèmes » au Burkina Faso. Le projet « Régénération des Ecosystèmes » a été mis en place en 2001 dans le cadre d'une coopération bilatérale Burkina-Suède. Financé par le Département pour la Coopération en Recherches (SAREC) de l'Agence Suédoise de Développement et de Coopération Internationale (ASDI), le projet « Régénération des Ecosystèmes » vise une identification des potentialités des formations naturelles et une gestion intégrée des ressources forestières et à contribuer à la lutte contre la pauvreté en milieu rural au Burkina Faso. Le projet vise également à évaluer l'impact des modes d'aménagements sur la structure et la dynamique des forêts naturelles à travers la restauration, la conservation et l'amélioration de leur productivité (Fries, 1995).

L'activité n°2 du projet qui intègre recherche et formation, est consacrée à la détermination du rôle des termitières épigées dans la régénération naturelle des espèces ligneuses dans la savane soudanienne de Tiogo soumise à la pâture contrôlée du cheptel et au régime de feu précoce annuel. Les travaux consistent précisément à :

- analyser qualitativement et quantitativement les termitières épigées à travers l'espèce constructrice, leur densité, leur de surface de base au sol et le volume de matériaux remontés par les termites dans un milieu stressé ;

- étudier les relations termites/sols à travers la distribution de densité des termitières épigées et les modifications apportées sur les propriétés physiques et chimiques des sols sous les effets du pâturage contrôlé et du feu précoce annuel. Ces diverses opérations sont destinées à mieux apprécier l'action des termites, la part qu'ils prennent dans l'élaboration des paysages, en milieu de savane soudanienne ;

- identifier les différentes espèces ligneuses en vue d'étudier les relations entre les termitières et la distribution de la végétation ligneuse d'une part et entre les termitières et la structure verticale de la végétation ligneuse d'autre part ;

- évaluer l'impact des termitières sur la capacité régénératrice et la distribution du peuplement ligneux, à travers la dynamique des nids épigés qu'ils édifient et les effets de l'hétérogénéité environnementale ;

- appréhender les relations termites/ligneux et termites/sol pour mieux comprendre leur rôle dans le fonctionnement et l'évolution des savanes. Car une connaissance des interrelations des termitières épigées et les ligneux s'avère importante pour prédire le succès de la régénération à des fins sylvicoles ou pour comprendre la succession et la dynamique des communautés.

Afin de contribuer à une meilleure compréhension du rôle des termitières épigées à la régénération naturelle des ligneux, la conduite de nos travaux a été basée sur les hypothèses suivantes :

Hypothèse 1 : Les termitières épigées varient dans l'espace selon le mode de gestion du milieu. Cette variation semble liée à la disponibilité des ressources alimentaires pour les termites constructeurs (Lepage, 1984).

Hypothèse 2 : Les ressources nutritives des sols de termitières épigées ne sont pas affectées par le type de gestion de la végétation ligneuse.

Hypothèse 3 : Les termitières épigées constituent des microhabitats privilégiés, caractérisés par une composition spécifique, une structure et une distribution des espèces ligneuses différentes du milieu environnant.

Hypothèse 4 : Comme facteur d'hétérogénéité, les termitières épigées influencent la régénération naturelle des espèces ligneuses dans les écosystèmes.

Les résultats acquis au cours de nos activités de vérification des hypothèses sus-citées sont rapportés dans le présent mémoire qui comporte 6 chapitres.

Le premier chapitre fait une description des caractéristiques physiques et humaines de la zone d'étude. La situation géographique, le type de climat, de sol et de végétation et les différentes occupations et activités humaines y sont détaillés. Le chapitre 2 porte sur les activités menées pour vérifier l'hypothèse n°1. Ce chapitre est consacré à la caractérisation du peuplement des termitières épigées et à l'examen de l'évolution de leur diversité et leur abondance sous un pâturage contrôlé et un régime de feu précoce annuel. Les propriétés physiques et chimiques des sols de termitières de *Macrotermes subhyalinus* sont traitées dans le chapitre 3 pour vérifier l'hypothèse n°2. Le statut nutritionnel des termitières et du sol adjacent a été évalué en fonction de la distance aux termitières de *Macrotermes subhyalinus*. La diversité, la structure et la dynamique des peuplements ligneux adultes des milieux termitières et hors termitières sont analysées dans le chapitre 4. La comparaison de la régénération des ligneux entre les milieux termitière et hors termitière fait l'objet du chapitre 5. La corrélation entre la diversité et la densité des espèces ligneuses adultes et juvéniles et le statut de régénération des espèces les plus abondantes sur les termitières sont traités dans ce chapitre. Enfin, le chapitre 6 analyse le rôle des termitières de *Macrotermes subhyalinus* comme un site favorable à la reconstitution de la végétation ligneuse dans les savanes soudaniennes. Le mécanisme de régénération, la mortalité et le recrutement des individus jeunes des espèces ligneuses ont été évalués.

# CHAPITRE I. MILIEU D'ETUDE

## 1- Localisation du site d'étude

Les travaux de terrain se sont déroulés dans la forêt classée du village de Tiogo. Situé entre 12°13' - 12°24' de latitude Nord et 2°42' - 2°52' de longitude Ouest, le village de Tiogo relève administrativement du Département de Ténado, dans la province du Sanguié dont le chef-lieu est Réo, au Centre Ouest du Burkina Faso. Il est situé sur l'axe routier Koudougou - Dédougou, à 36 km à l'Ouest de Koudougou, province du Boulkiemdé.

La forêt de Tiogo est située à 300 m au dessus du niveau de la mer dans le district Est-Mouhoun de la zone phytogéographique sud-soudanienne de Fontès & Guinko (1995) et qui correspond au Centre Régional d'Endémisme soudanien de White (1983) (**Figure 1**). La forêt classée de Tiogo est exploitée par les habitants de 12 villages riverains. Ces villages riverains sont situés à une distance moyenne de 10 à 17 km excepté le village de Tiogo qui est à environ 6 km.

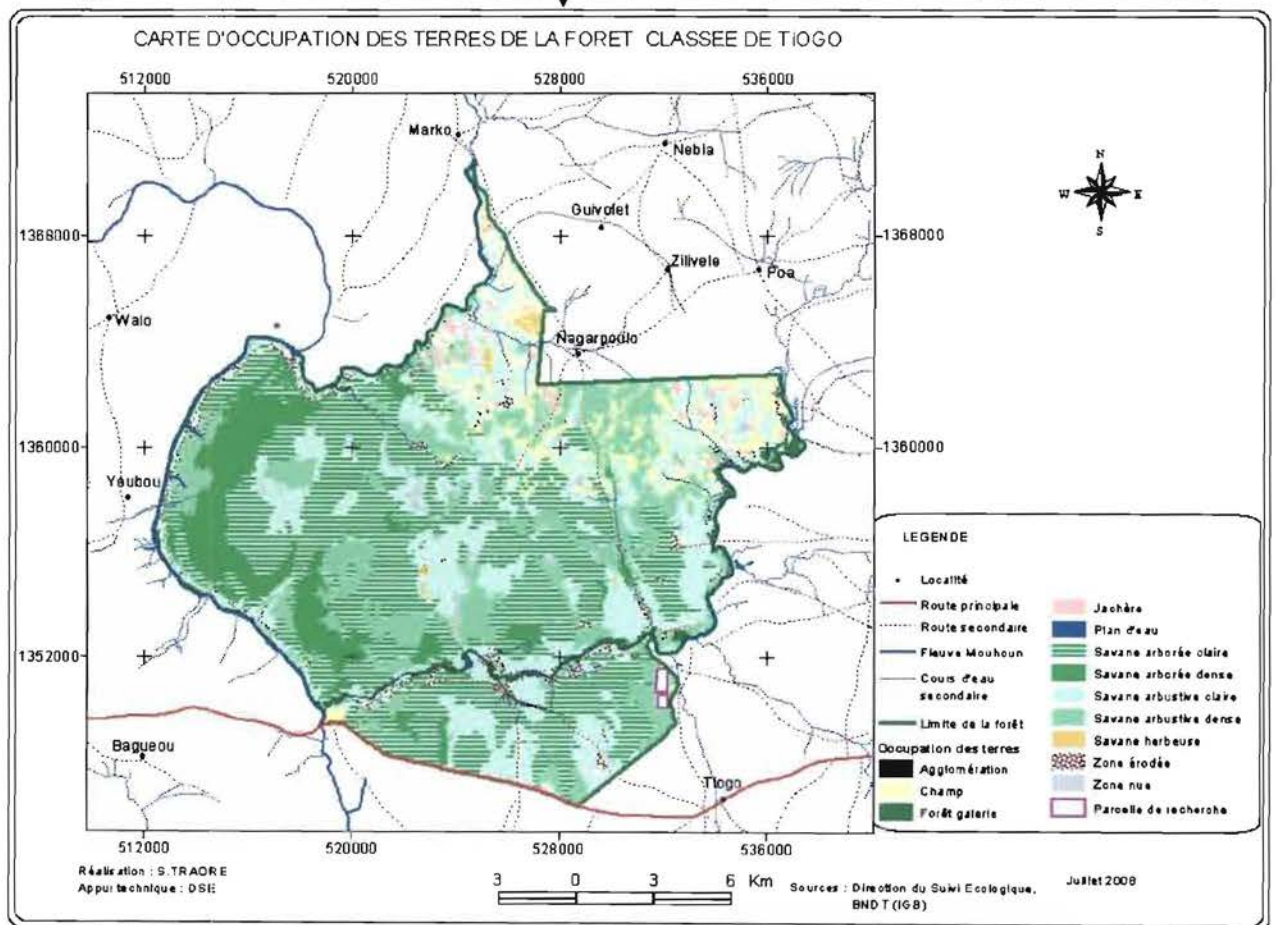
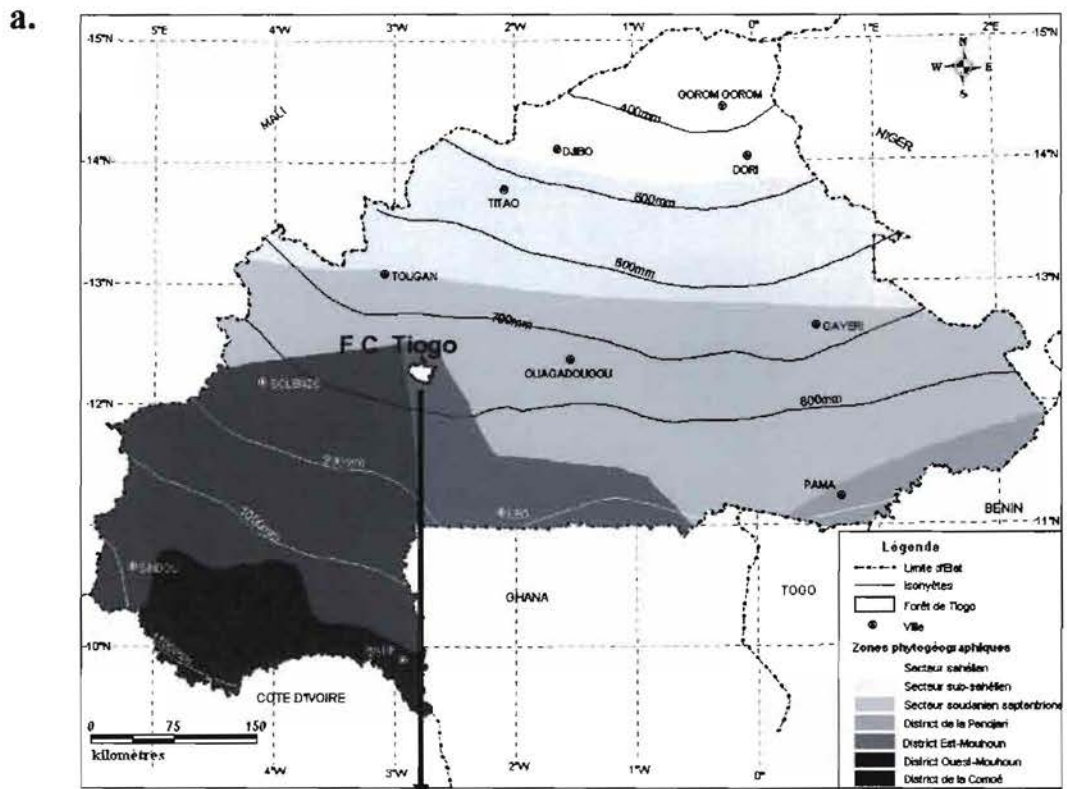
Le choix du site d'étude a été dicté par diverses raisons :

i) Tiogo est la zone d'intervention d'un Programme de recherche comportant de nombreux travaux sur le milieu avec un dispositif expérimental et où des recherches de méthodes d'aménagement des formations naturelles classées ou protégées sont en cours depuis 1995. Les objectifs de ces recherches visent l'amélioration du pâturage et l'approvisionnement des centres urbains de Koudougou et de Ouagadougou en bois de chauffe notamment. La coupe sélective des espèces ligneuses, la pâture du cheptel, un régime de feu précoce annuel et l'ensemencement par semis direct y sont pratiqués ;

ii) La forêt classée de Tiogo se présente comme une « savane arborée », parsemée de termitières ; son intérêt réside dans la protection du milieu contre le fort degré d'occupation du sol qui prévaut aux alentours. Aussi cette forêt bénéficie d'une protection comparativement aux milieux environnants : les feux de brousse, l'exploitation du bois et les passages des troupeaux domestiques y sont théoriquement interdits.

## 2- Le climat

Les données climatiques ont été fournies par la Direction Générale de l'Aviation Civile et de la Météorologie (D.G.A.C.M.) de Ouagadougou. Elles concernent les températures minimales, maximales et moyennes de 1950 à 2003 relevées à Saria la station la plus proche de Tiogo (51 km de Tiogo) et la pluviométrie de Tiogo de 1970 et 2005. Le climat de Tiogo est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche et d'une saison pluvieuse et par des températures élevées.



**Figure 1 :** Cartes de localisation phytogéographique (a) et d'occupation des terres (b) de la forêt classée de Tiogo, Burkina Faso



La saison sèche sans aucune précipitation va de novembre à mai, soit une durée de 7 mois avec des variantes. La saison pluvieuse ou hivernage a lieu de juin à octobre.

Le régime des précipitations est lié essentiellement à l'alternance de l'air continental tropical, chaud et très sec ou harmattan et de l'air maritime tropical, humide ou mousson (Atlas Jeune Afrique, 2001). la zone de rencontre de ces 2 types d'air constitue le front intertropical (FIT) dont le déplacement suit le mouvement apparent du soleil, nord-sud et sud-nord.

## *2.1- Les précipitations*

Elles se présentent sous formes de pluies. La saison des pluies ou hivernage correspond au passage du FIT de juin à octobre avec presque des pluies quotidiennes en août (Barral, 1968). Dès le mois de septembre, avec le recul du FIT, les précipitations diminuent progressivement d'intensité. Les intervalles entre les pluies augmentent progressivement et les dernières pluies tombent violemment sous forme de grains.

### **2.1.1- La pluviométrie annuelle de Tiogo de 1976 à 2005**

La comparaison de la position des isohyètes 1000 et 900 mm de Barral (1968) avec celle des isohyètes 800 et 700 mm des Atlas Jeune Afrique (2001), montre que le village de Tiogo a connu une baisse des hauteurs pluviométriques de 200 mm. Cette baisse de hauteurs traduit une crise climatique. La **figure 2** résume l'évolution de la pluviométrie annuelle totale de Tiogo sur une période de 30 ans soit de 1976 à 2005. On constate une variation importante des quantités d'eau qui tombent chaque année. La moyenne annuelle d'eau recueillie de 1976 à 2005 est de  $777 \pm 157$  mm. Trois années ont enregistré une quantité d'eau supérieure à 1000 mm tandis que onze années ont eu une pluviométrie inférieure à 700 mm. Trois années de sécheresse se sont succédé au cours de cette période avec seulement une quantité d'eau totale annuelle inférieure à 600 mm. Par ailleurs, la pluviométrie mensuelle moyenne de 1976 à 2005 selon la **figure 3**, indique que la saison des pluies s'étend de mars à novembre, soit une durée de 9 mois. Les mois de juin, juillet, août et septembre sont les plus arrosés avec un pic en août (221,3 mm). La saison sèche va de décembre à février soit une durée de 3 mois avec des pluies enregistrées janvier 1976 (41,2 mm).

En dépit des variations observées, on peut affirmer que le régime pluviométrique à Tiogo est unimodal. On peut éventuellement affirmer qu'il s'agit d'un climat nord-soudanien caractérisé par des pluies hautement saisonnières qui oscillent entre 700 et 800 mm (**Figure 1**).

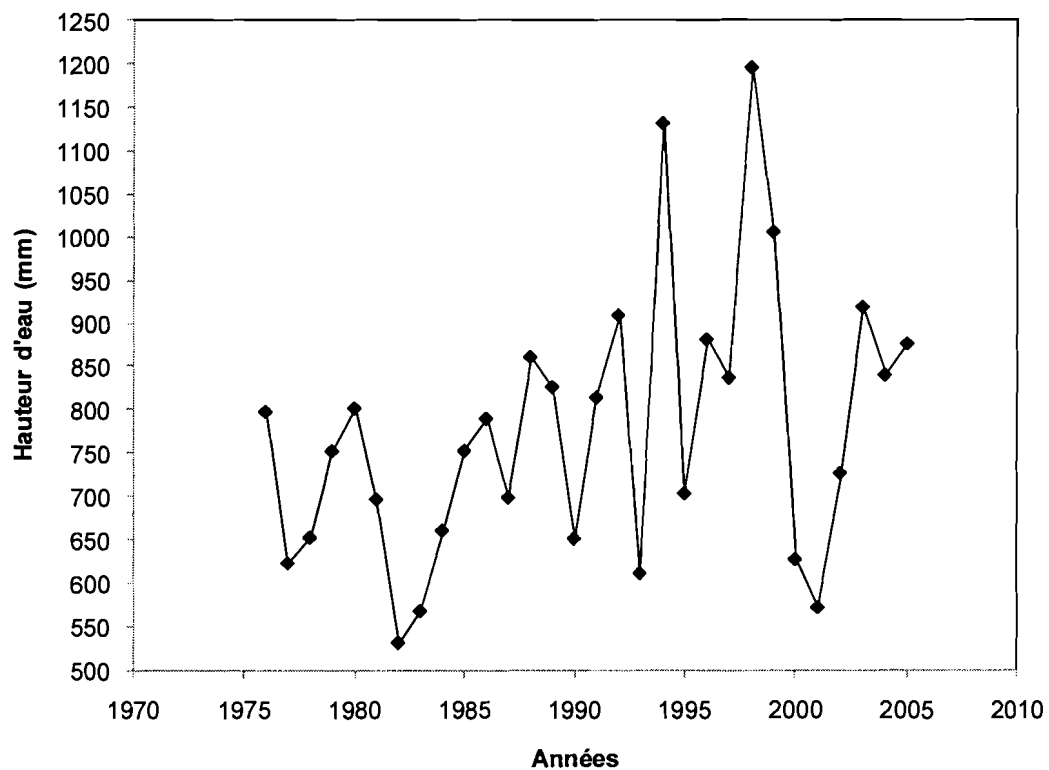


Figure 2 : Pluviométrie totale annuelle à Tiogo de 1976 à 2005

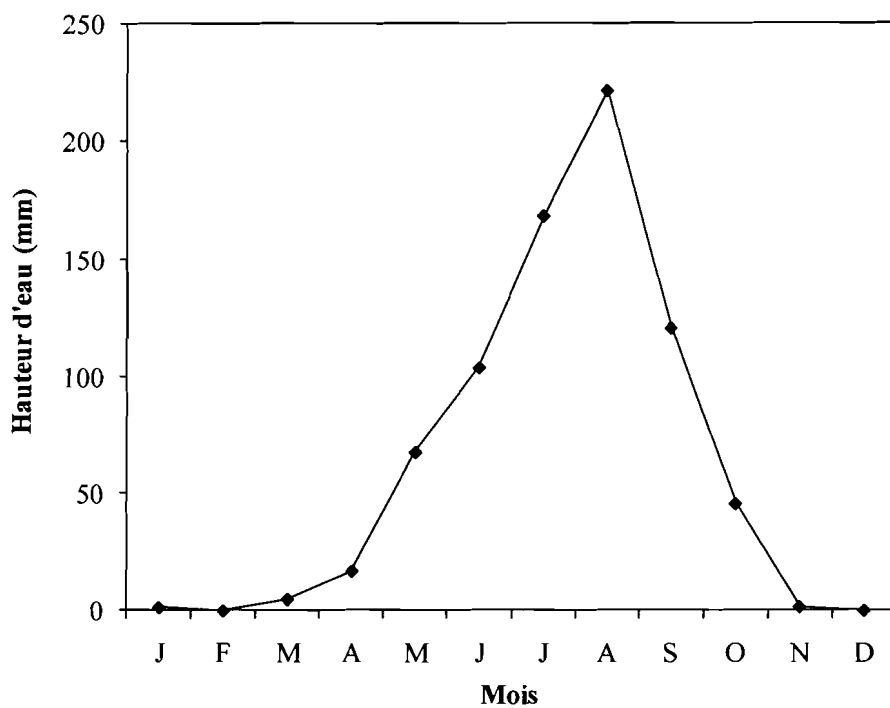
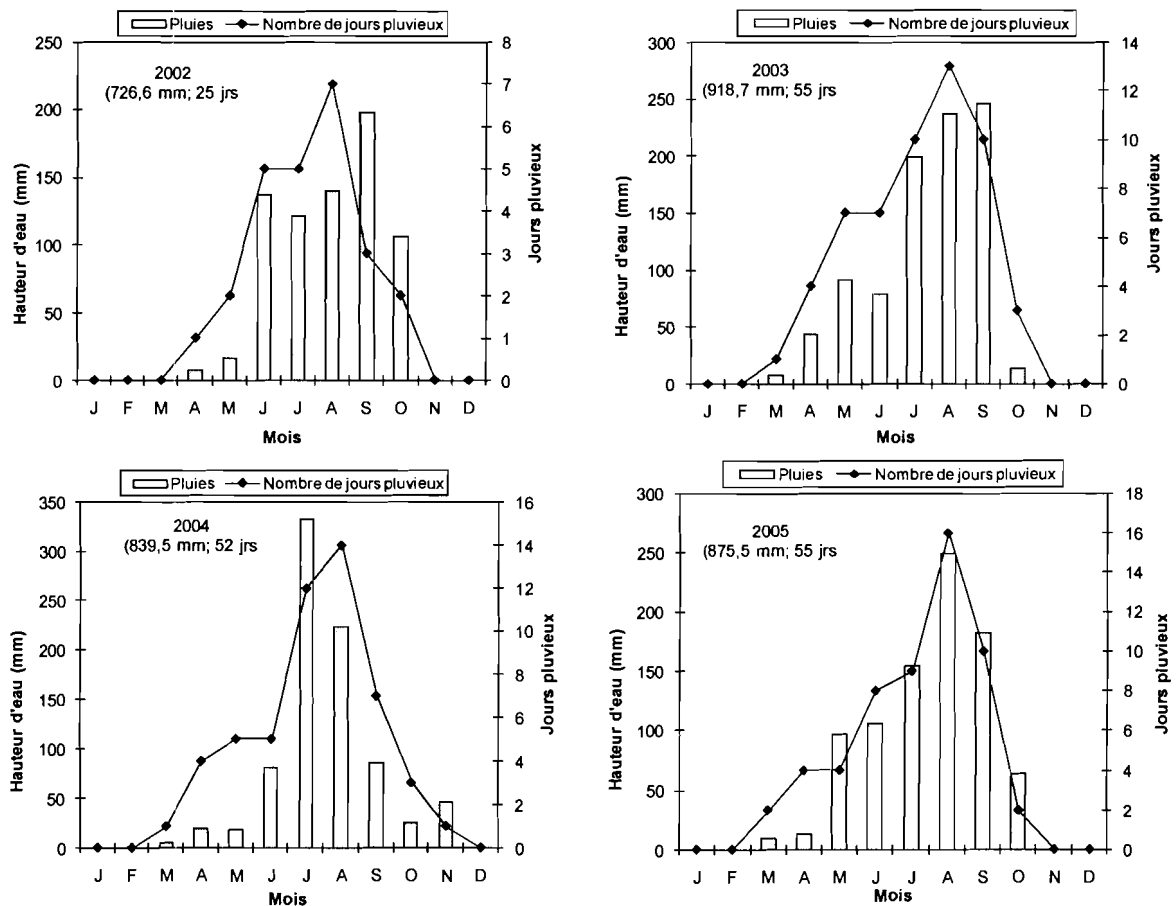


Figure 3 : Pluviométrie mensuelle moyenne à Tiogo de 1976 à 2005

## 2.1.2- La pluviométrie mensuelle totale de Tiogo 2002-2005

Pendant la période d'étude, les quantités totales annuelles de pluies relevées à Tiogo varient entre un minimum de 726,6 mm observé en 2002 et un maximum de 918,7 mm en 2003 soit une différence de 192,1 mm (**Figure 4**). Une grande variabilité apparaît pour le nombre de jours pluvieux avec 25 jours en 2002 et 55 jours pluvieux en 2005. Ces observations indiquent une répartition inégale de la pluviométrie mensuelle d'une année à l'autre. Le régime pluviométrique demeure unimodal durant ces années d'observations.



**Figure 4** : Pluviométrie mensuelle totale à Tiogo pendant la période d'étude

## 2.2- Les températures

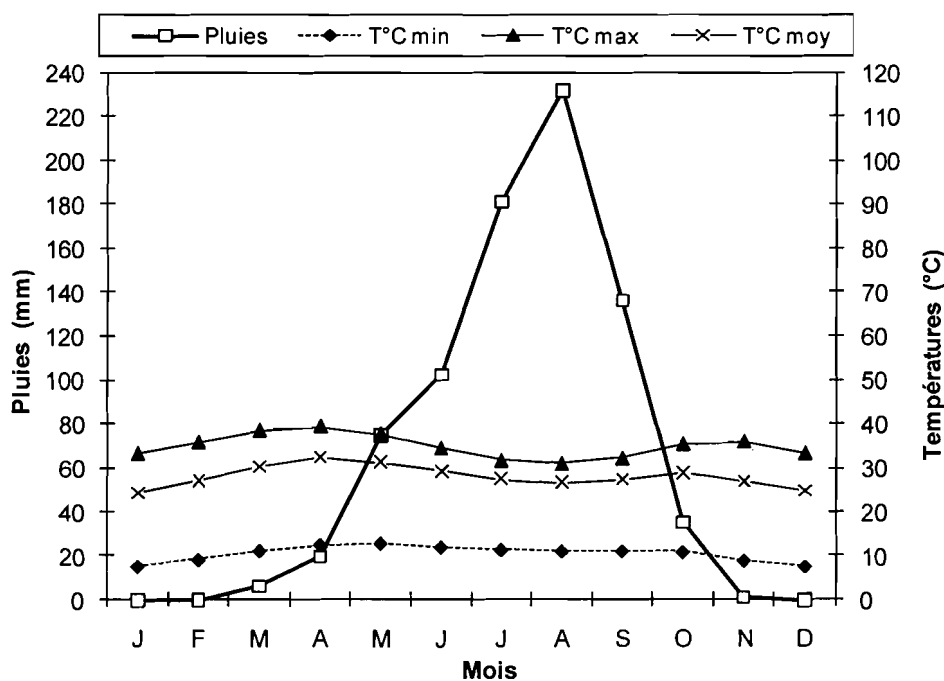
Les températures moyennes minima et maxima enregistrées à Tiogo de 1992 à 1994 (Sawadogo, 1996) connaissent une variation importante. A Tiogo les mois de décembre et janvier sont les plus froids (minima de 12°C et maximum de 26°C) et les mois de mars et d'avril sont les plus chauds avec respectivement 40°C et 42°C (**Tableau 1**). Les moyennes journalières des températures minimales et maximales varient entre 16°C et 32°C en janvier à 26°C et 40°C en avril.

L'examen du diagramme ombrothermique de Gausson construit pour la station de Saria met en évidence une période de sécheresse biologique au Centre Ouest qui débute en octobre et dure jusqu'au mois de juin (**Figure 5**). Durant cette période, la végétation et particulièrement les jeunes pousses souffrent du déficit hydrique.

**Tableau 1** : Moyenne mensuelle des températures à Tiogo de 1992 à 1994

	janv.	fév.	mar.	avr.	mai	juin	juil.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Moyenne
Min.	16	20	23	26	26	24	23	22	23	23	22	12	21,67
Max.	33	37	40	42	38	36	33	31	32	35	36	35	35,67
Moy.	24,5	28,5	31,5	34	32	30	28	26,5	27,5	29	29	23,5	28,67

(Source : Sawadogo, 1996)



**Figure 5** : Variation annuelle de températures et de la pluviométrie à Saria de 1973 à 2003

### 2.3- L'humidité relative

Les mesures de l'humidité relative de la station de Saria de 1970 à 2003 ont été effectuées trois (3) fois dans la journée, à 6 heures, 12 heures et à 18 heures. Le **tableau 2** résume les valeurs moyennes mensuelles de l'humidité relative. Les fluctuations de l'humidité relative sont associées aux régimes de vent et de pluviosités. Les valeurs mensuelles moyennes de l'humidité relative augmentent à partir des mois de février et mars et atteignent leur plafond en période pluvieuse aux mois d'août et

de septembre où l'humidité relative est maximale avec 91,3% (**Tableau 2**). Elles décroissent juste après les pluies pour osciller autour de faibles valeurs aux mois de décembre et janvier. L'humidité relative moyenne annuelle est de 52,8%. Les données de Saria, la station la plus proche, permettent de caractériser l'humidité relative de Tiogo et sa fluctuation en fonction des années.

**Tableau 2** : Moyenne mensuelle de l'humidité relative à Saria de 1973 à 2003, Burkina Faso

	janv.	fév.	mar.	avr.	mai	juin	juil.	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Moyenne
HR%-6h	47,6	42,2	43,6	57,4	71,0	79,6	86,8	89,9	91,0	85,3	70,0	55,5	68,3
HR%-12h	19,7	19,2	21,6	31,9	45,4	55,3	65,3	69,4	65,0	49,6	29,5	22,3	41,4
HR%-18h	29,4	26,0	25,3	32,7	45,5	56,8	67,0	74,9	74,9	61,8	46,0	35,7	48,3
HR% moy.	33,3	28,1	31,4	40,7	54,6	64,1	73,2	78,1	77,0	65,6	49,6	38,5	52,7

#### 2.4- Les vents

Deux types de vents soufflent sur le village de Tiogo à l'instar des autres parties du Burkina Faso, et modifient par conséquent le régime des pluies (Balay *et al.*, 1982). Les alizés boréaux ou harmattan, vents fortement desséchant soufflent en période sèche et fraîche de décembre à avril tandis que les moussons interviennent de mai à octobre durant la période pluvieuse.

### 3- Les sols

La forêt classée de Tiogo repose sur un socle birrimien avec des formations plutoniques et des formations volcano-sédimentaires et plutoniques métamorphisées à l'Eburnéen (Chèvremont *et al.*, 2003). Ce socle est une mosaïque constituée de granite de très grande étendue recouvert d'une couche d'alluvions souvent porphyroïde à amphibole et biotite ( $2109 \pm 8$  Ma) et de basalte amphibolites.

Les sols climatiques sont de la classe des sols sesquioxydes sous-classe des sols ferrugineux tropicaux lessivés à taches et concrétions, indurés et hydromorphes sur matériaux argilo-sableux. Ce type de sol, majoritaire dans la forêt classée de Tiogo (100 % ferrugineux), représente 11 % de la superficie totale (Bunasols, 2003) de la Province du Sanguié où il est localisé. Roose (1978) stipule que de tels sols ferrugineux constituent des milieux physiques défavorables au développement des végétaux. Ils sont très sensibles à la battance des pluies et à l'érosion hydrique, leur mauvaise structure, leur perméabilité, aération et porosité sont insuffisantes.

Du point de vue chimique, la capacité de stockage de l'azote et du carbone est très généralement limitée dans les sols de savanes (Roose, 1978 ; Nouvellet, 1992).

#### 4- La végétation

Cing grands groupes de végétation peuvent être identifiés selon leur physionomie dans la forêt classée de Tiogo (**Tableau 3**) (Ministère de l'Environnement et l'Eau (M.E.E.), 2002) :

- une savane arborée (42%) entrecoupée par une savane arbustive (43%), caractérisée principalement par *Burkea africana*, *Combretum adenogonium*, *Combretum glutinosum*, *Combretum nigricans*, *Detarium microcarpum*, *Grewia mollis*, *Terminalia avicennioides*, *Terminalia macroptera* et *Vitellaria paradoxa*;

- un groupement à *Berlinia grandiflora*, *Mitragyna inermis*, *Pterocarpus santalinoides* et *Vetiveria nigriflora* le long des cours d'eau : il s'agit d'une formation ripicole ;

- un groupement à *Piliostigma thonningii*, *Piliostigma reticulatum* et *Vitellaria paradoxa*. Ce groupement est du type plus ouvert : il s'agit de jachères récentes et anciennes ;

- un groupement à *Anogeissus leiocarpus*, *Capparis sepiaria*, *Combretum micranthum*, *Combretum nigricans* et *Tamarindus indica*. Ce type de végétation est identifié sur les buttes termitiques en association avec certaines lianes telles que *Cissus* spp. et *Sarcostemma viminalis* ;

- un groupement à *Isoberlinia doka*, *Brachiaria lata* et *Setaria pallide-fusca* qui caractérise une savane boisée pré riveraine.

**Tableau 3** : Les principaux types d'occupation des terres de la forêt classée de Tiogo

Occupation des terres	Superficie	
	ha	%
Agglomération	2,766	0,009
Champ	1923,426	6,333
Forêt galerie	736,555	2,425
Jachère	532,137	1,752
Parcelle de recherche	56,047	0,185
Plan d'eau	0,618	0,002
Savane arborée claire	10205,377	33,601
Savane arborée dense	2684,706	8,839
Savane arbustive claire	7684,374	25,301
Savane arbustive dense	5336,927	17,572
Savane herbeuse	111,993	0,369
Zone érodée	706,311	2,326
Zone nue	390,914	1,287
<b>Total</b>	<b>30372,151</b>	<b>100,000</b>

(Source : M.E.E. (2002))

Selon Barral (1968), la proximité du Mouhoun (ex- Volta Noire) provoquait le pullulement des glossines, agents de la maladie du sommeil et les simulies, agents de l'onchocercose, et faisaient des

abords de ce fleuve une sorte de "No man's land" sur une largeur variable de part et d'autre de ses rives. C'est ainsi que dans ces lieux s'étendait une brousse dense, du type savane arborée à hautes herbes, inhabitée et inculte, domaine des animaux sauvages, qui constitue aujourd'hui, la "forêt classée" de Tiogo. Cette forêt s'étendait sur une superficie de 38 000 ha vers l'Ouest jusqu'au village de Bissandérou.

Classée en 1940, la forêt de Tiogo est bordée par les villages de Ténado, Tio, Tiogo, Tiogo-Mouhoun, Kyon, Négarpoulou, Poa, Esapoun, Po, Dassa et Zyiliwélé. Sous l'effet des pressions anthropiques, les limites de la forêt classée de Tiogo ont connu une régression entraînant ainsi une réduction de la forêt à la superficie actuelle de 30 372 ha selon le Ministère de l'Environnement et de l'Eau (M.E.E) (2002).

## **5- Occupation humaine, cultures et régime foncier**

La population autochtone bordant la forêt classée de Tiogo est majoritairement constituée de Léla, du groupe ethnique Gourounsi (Hägberg *et al.*, 1996) qui cohabitent avec les peulhs (agropasteurs) et les mossis (agriculteurs) dispersés à la bordure du village Tiogo.

Cette population est d'environ 86 603 habitants selon le recensement de l'année 2006 (INSD, 2007) répartis entre le village de Tiogo et les villages voisins. Cette population vit des produits de l'agriculture sur brûlis, centrée sur la production céréalière et des produits de la forêt. Selon le Ministère de l'Agriculture, de l'Hydraulique et des Ressources Halieutiques (M.A.H.R.H.) (2006) les principales cultures sont :

- les cultures pluviales : le haricot, le maïs, le mil, le sorgho, et le riz. Le maïs est produit pour l'autoconsommation ;
- les cultures de rentes : l'arachide, le coton et le sésame ;
- la culture maraîchère est pratiquée comme une activité secondaire en intersaison et les produits tels que le chou, l'oignon, l'ail constituent une source de revenus.

La superficie totale exploitée pour les cultures céréalières pendant la campagne agricole 2004-2005 (M.A.H.R.H., 2006) dans la Province du Sanguié dont relève le village de Tiogo est de 124 353 ha. Cette superficie se répartit en 48 740 ha pour le mil, 61 769 ha pour le sorgho (rouge + blanc), 932 ha pour le maïs, 77 ha pour le riz, 106 pour le niébé, 7 315 pour le coton et 5 414 ha pour l'arachide.

## 6- Termites et termitières épigées

Les termites sont des insectes sociaux (Isoptères) qui appartiennent à des groupes fonctionnels différents et avec différents régimes alimentaires. La diversification du régime alimentaire a permis aux termites de coloniser diverses niches écologiques depuis les régions tempérées (*Reticulitermes* spp.) jusqu'aux régions semi-arides et arides dans les savanes boisées (*Amitermes* spp., *Anacanthotermes* spp., *Drepanotermes* spp., *Nasutitermes* spp., *Psammotermes* spp. et *Tumulitermes* spp.) en passant par les forêts humides équatoriales (Macrotermitinae, Termitinae...) (Grassé, 1950 ; Lee & Wood, 1971a ; Pearce, 1997). Les termites abondent dans les savanes tropicales et subtropicales où ils construisent des nids ou termitières de différentes formes et tailles qui leur servent d'habitats et de greniers pour le stockage de leurs nourritures (Lee & Wood, 1971a). Ces nids épigés sont regroupés en 3 genres de termitières selon leur architecture et leur taille (Ouédraogo, 1996). Ce sont :

- *Trinervitermes* spp., termites fourrageurs, appartenant à la famille des Termitidae, sous-famille des Nasutitermitinae. Ils construisent des nids à base de terre avec des revêtements intérieurs d'excréments. Les termitières de *Trinervitermes* spp. sont, soit de forme conique ou de forme parabolicoïde. Certaines espèces du genre construisent des greniers où elles stockent ce qui leur permet de constituer des réserves pour les périodes défavorables ;

- *Cubitermes* spp. appartiennent à la famille des Termitidae, sous-famille des Termitinae. Ils construisent des nids en forme de champignon, avec un ou plusieurs "chapeaux" superposés. Ces termites consomment de l'humus, c'est-à-dire de la matière organique mélangée aux particules minérales. Pour Casenave & Valentin (1989), les termitières de *Cubitermes* sont souvent indicatrices d'hydromorphie à faible profondeur et peuvent être très abondantes sur les bowés présentant un engorgement temporaire lorsque la pluviométrie est suffisante (> 750 mm) ;

- *Macrotermes* spp. de la famille des Termitidae, sous-famille des Macrotermitinae (champignonnistes), édifient des nids de très grande taille en dôme ou en «cathédrale ou donjon» avec des tourelles (Grassé & Noirot, 1961 ; Harris, 1966), à base de matériaux enrichis en argile mélangée avec de la salive (Lee & Wood, 1971a ; Hauser, 1976 ; Maduakor *et al.*, 1995). Les termites de cette sous-famille récoltent de la litière de différentes origines, digérée à l'aide d'une exosymbiose avec un champignon, le *Termitomyces* sp., qui se développe sur le matériel de réserves appelé «meules à champignons» au sein de la termitière. Ces termitières de *Macrotermes* confèrent une physionomie remarquable au sein des savanes et espaces agricoles des régions tropicales et subtropicales (Lee & Wood, 1971a ; Hauser, 1976 ; Maduakor *et al.*, 1995 ; Ouédraogo, 1997) et créent une hétérogénéité



spatiale. Une fois abandonnées, ces termitières s'érodent en laissant un cône plus ou moins émoussé dont la surface peut se couvrir d'une croûte d'érosion selon Casenave & Valentin (1989).

Au cours de leurs activités d'édification de nids et de construction de galeries, les termites apportent des modifications importantes aux matières organique et minérale dont ils modulent directement ou indirectement la disponibilité pour les végétaux (Lee & Wood, 1971a; Arshad, 1982; Ouédraogo, 1997). En conséquence, les termitières deviennent des microbiotopes fertiles selon Arshad (1982) et Rogers *et al.* (1999).

Selon l'importance de leur surface de base, le volume des matériaux apportés au-dessus du sol et leur influence sur les propriétés physico-chimiques des sols, les termitières de *Macrotermes* influencent fortement la végétation ligneuse (Malaka, 1977), qui devient souvent plus dense et luxuriante. Le site des termitières donne lieu à des associations en buissons, en bosquets (Harris, 1966 ; Hauser, 1976), très remarquables dans le paysage. La composition spécifique et la physionomie de ces buissons ou îlots qui varient d'une région phytogéographique à une autre (Wild, 1952 ; Malaisse & Anastassiou-Socquet 1977 ; Glover *et al.*, 1964 ; Fanshawe, 1968 ; Guinko, 1984 ; Fleming & Loveridge, 2003) sont des indices d'une régénération naturelle abondante. Les termitières de *Macrotermes* spp. sont alors des milieux spécialisés favorables à l'implantation des espèces végétales dans les écosystèmes où elles apparaissent et de ce fait elles influencent la croissance, la persistance et la distribution des espèces végétales. L'action bénéfique des termites est connue par les populations locales. Au Nord du pays, les paysans recouvrent en fin de saison des pluies les zones dénudées et encroûtées de branchages et de bouses. Cette concentration de substrats attire les termites, qui les consomment, perforant ainsi la pellicule plasmique imperméable de surface (Mando, 1997 ; Mando *et al.*, 1997). De plus ces résidus facilitent le piégeage des sables offrant ainsi de meilleures conditions de germination aux semences piégées.

Il n'existe pas de travaux sur les termitières épigées de la région du Centre Ouest au Burkina Faso et plus précisément dans la forêt classée de Tiogo. Mais les termites sont connus des habitants de Tiogo qui les qualifient de produit forestier le plus important du fait de leur valeur sociale selon Hägberg *et al.* (1996).

## 7- Les feux de brousse

Deux régimes de feux peuvent être observés dans la région de Tiogo à l'instar des autres régions savanicoles en période sèche entre les mois de novembre et de mai. Il s'agit :

- des feux précoces qui sont des feux mis volontairement le plus souvent ou accidentellement à la végétation avant qu'elle ne se dessèche complètement. Ces feux interviennent aux mois de novembre

et décembre, juste après les pluies et sont les moins dévastateurs pour la strate ligneuse. Ils agissent surtout sur les herbacées qui brûlent partiellement (Menaut *et al.*, 1995). Ils sont sans impact significatif sur la production totale annuelle de biomasse herbacée (Sawadogo *et al.*, 2005) et favorisent l'accroissement de la biomasse des herbes annuelles au dépens des herbes vivaces ;

- des feux tardifs, qui sont également des feux mis volontairement à la végétation en période sèche entre les mois de janvier et mai (Sawadogo, 1996). Ils sont l'œuvre des agriculteurs, afin de nettoyer les champs des résidus de récolte, de débarrasser les nouveaux champs des branches et branchages ou des souches d'arbres. Les pasteurs peuls brûlent également une partie du pâturage pour accélérer la régénération des herbes pour leur bétail.

Ces feux, qu'ils soient précoces ou tardifs, naturels ou prescrits, agissent directement ou indirectement sur la végétation en place et entraînent des perturbations importantes (Devineau, 1984 ; Gould *et al.*, 2002) et modifient ainsi la physionomie et la composition floristique des écosystèmes naturels. Ils constituent pour certaines espèces ligneuses, un facteur écologique qui déclenche la germination de leurs semences et subséquent le recrutement des jeunes pousses (Frost & Robertson, 1985 ; Keeley & Fotheringham, 2000 ; Schelin, 2002). Ils apparaissent comme un facteur limitant l'installation et la pérennisation d'autres espèces par la mort des individus jeunes et adultes, le retard de croissance des jeunes plantes, la limitation de la régénération naturelle (Devineau, 1984 ; Keeley & Fotheringham, 2000 ; Bartolome *et al.*, 2002 ; Gould *et al.*, 2002) dont les fleurs, les fruits ou les graines sont détruits. Le passage des feux induit également la régénération des espèces ligneuses par voie végétative telles que le drageonnage et le rejet d'anciennes tiges (Bellefontaine, 1997 ; Bellefontaine & Monteuis, 2002 ; Bellefontaine *et al.*, 2003 ; Bellefontaine, 2005). De ce point de vue, les feux sont perçus par certains auteurs comme un facteur écologique essentiel pour le maintien des écosystèmes de savane (Trapnell *et al.*, 1976 ; Archibold, 1995).

## 8- Le pâturage

Les activités agricoles sont combinées à un élevage extensif dans la région de Tiogo. Le cheptel est constitué de bovins, d'asins, de caprins et d'ovins et reste le capital économique de la famille. L'aviculture y est pratiquée.

En effet, les troupeaux des villages riverains ou des éleveurs transhumants de villages lointains parcourent la forêt classée de Tiogo en période sèche et de ce fait contribuent à la régression des limites de la forêt. Un effectif de 19 780 bovins pâture dans la forêt classée de Tiogo (Sawadogo, 1996) principalement en période hivernale, de juin à octobre, et la charge moyenne est de 1,4 UBT à l'hectare soit 350 kg ha<sup>-1</sup> ; la pression moyenne annuelle du pâturage est 0,7 UBT ou 175 kg ha<sup>-1</sup> sur la forêt

classée de Tiogo. Cette pression du bétail contribuerait à une décimation des plantules sous l'effet du piétement et à une compaction du sol, qui deviendrait impropre à l'enracinement des plantules ligneuses.

A l'instar du feu, les mammifères herbivores agissent sur la végétation en milieu de savane et entraînent une modification dans la composition floristique et la distribution spatiale des espèces ligneuses (Belsky & Bumenthal, 1997 ; Kimberly & Hik, 2004). La diminution ou la suppression des herbes (Sawadogo *et al.*, 2005) supprime toute compétition avec les ligneux pour l'eau et les nutriments et favorise ainsi le recrutement et l'établissement des jeunes plants, et élimine les risques de feu dans les savanes.

Cependant, dans le système pastoral, les ligneux constituent la nourriture de base du bovin en saison sèche (Goudet, 1985). Pour approvisionner les animaux en aliments, les pasteurs procèdent à l'ébranchage, l'étêtage ou à la coupe totale des espèces ligneuses fourragères. Les bovins visitent régulièrement la forêt en quête de l'eau le long du fleuve Mouhoun et au même moment ils en profitent pour brouter les rejets d'herbes et de plantules ligneuses induits par le passage du feu.

## CHAPITRE II. DIVERSITE, STRUCTURE ET DYNAMIQUE DES TERMITIERES EPIGEES

### 1- Introduction

Les termitières épigées sont des structures remarquables de nombreuses formations naturelles et espaces agricoles tropicaux et subtropicaux (Harris, 1966 ; Lee & Wood, 1971a ; Ouédraogo, 1997 ; Tano, 1993 ; Black & Okwakol, 1997).

Considérés comme des « ingénieurs des écosystèmes » (Jones *et al.*, 1994), les termites jouent un rôle écologiquement important en milieux arides et sub-arides. A travers leurs activités de construction des galeries et d'édification des termitières, les termites augmentent l'hétérogénéité spatiale des écosystèmes de savanes. Ils modifient profondément les propriétés du sol superficiel, en l'enrichissant en argile, en augmentant sa capacité d'infiltration et favorisant ainsi les activités microbiennes et la disponibilité de nutriments pour les espèces herbacées et ligneuses (Arshad, 1982 ; Abbadie & Lepage, 1989 ; Ouédraogo, 1997 ; Holt & Lepage, 2000 ; Jouquet *et al.*, 2004).

La densité et la distribution spatiale des termitières épigées dépendent de la diversité et de l'activité des groupes de termites présents (Davies *et al.*, 2003), des types de végétation (Tano & Lepage, 1993 ; Black & Okwakol, 1997 ; Tetsushi *et al.*, 1997 ; Eggleton *et al.*, 2002), des pratiques d'aménagement des écosystèmes (Barros *et al.*, 2002 ; Attignon *et al.*, 2005).

La présente étude vise à analyser qualitativement et quantitativement le peuplement des termitières épigées et la distribution des abondances dans la savane soudanienne de Tiogo. Dans cette étude, nous visons à (1) évaluer l'influence des « ingénieurs des écosystèmes » (Jones *et al.*, 1994, 1997) sur la surface des sols à travers la diversité des termitières épigées ; (2) évaluer l'impact du pâturage contrôlé et les feux de brousse précoces annuels sur l'activité de construction de nids des termites à travers l'abondance des termitières de *Macrotermes subhyalinus* afin de proposer un bilan quantitatif du matériau remonté par les termites dans un milieu « stressé » ; et (3) préciser les facteurs qui apparaissent déterminants pour la conservation de la diversité biologique des termites.

### 2- Méthodologie

#### 2.1-Dispositif d'étude

L'étude s'est déroulée dans la forêt classée de Tiogo sur un dispositif expérimental préexistant. Ce dispositif de type split-plot est situé en bordure de la forêt, à 6 km du village de Tiogo et occupe une

superficie de 50 ha dont 18 ha sont découpés en deux grandes parcelles principales de 9 ha (Nouvellet & Sawadogo, 1995) soumises à différents types d'exploitation pastorale comme facteur principal. Une moitié des grandes parcelles est clôturée à l'aide de fil de fer barbelé et soustraite de la pâture du bétail et aussi des grands mammifères tandis que l'autre moitié est ouverte aux activités des animaux (**Figure 6**). Chacune de ces deux principales parcelles est subdivisée en quatre blocs contenant chacun 9 sous-parcelles carrées de 0,25 ha (50 m x 50 m). Les 4 blocs sont séparés les uns des autres par un pare-feu de 30 m tandis que les sous parcelles sont situées à 20 m les unes des autres. L'ensemble du dispositif expérimental s'étend sur une longueur de 1000 m et sur une largeur de 500 m.

Différents traitements sont appliqués (**Figure 6**) de façon aléatoire (Sawadogo *et al.* 2005) sur chacune des parcelles :

➤ **Traitement sylvicole :**

- Pas de coupe de ligneux ;
- Coupe sélective de 50% de la base des ligneux ;
- Coupe sélective suivie de l'enrichissement du milieu par semis direct en utilisant des semences d'espèces ligneuses ;

➤ **Régime de feu :**

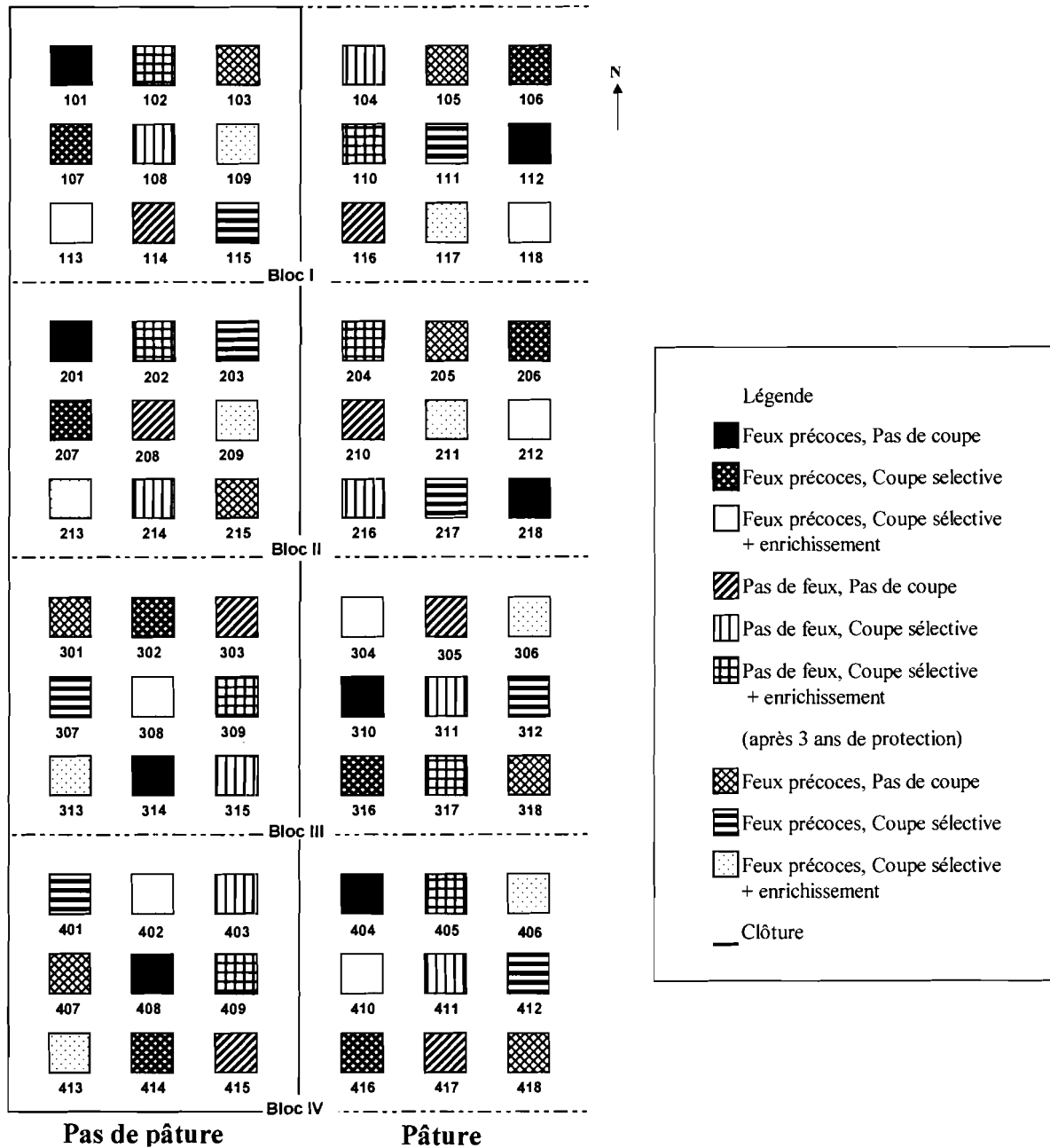
- Feu précoce annuel depuis le début de l'application du traitement en 1995 ;
- Pas de feu ;
- Feu précoce annuel après 3 ans de protection.

La végétation naturelle est une mosaïque de savanes arborée et arbustive dont le tapis graminéen est dominé par les herbacées annuelles telles que *Andropogon pseudapricus* et *Loudetia togoensis* et pérennes telles que *Andropogon gayanus*. Six espèces ligneuses en l'occurrence *Vitellaria paradoxa*, *Parkia biglobosa*, *Lannea microcarpa*, *Adansonia digitata*, *Tamarindus indica* et *Faidherbia albida* constituent les principales essences ou réserves et sont protégées par les populations locales (Nouvellet & Sawadogo, 1995). Les espèces telles que *Cochlospermum planchonii*, *Borreria* spp. et *Wissadula amplissima* constituent les principales herbacées non graminéides fourragères dispersées autour des espèces ligneuses.

## 2.2- Echantillonnage des termitières épigées

Pour caractériser la communauté des termitières, des inventaires ont été effectués au cours de la saison pluvieuse en juin, juillet et août 2002. Toutes les grandes termitières épigées habitées ou abandonnées ont été relevées sur l'ensemble des sous-parcelles, les espaces inter-blocs et sur les pare-

feux (Figure 6). La répartition des termitières est donnée selon le découpage en blocs et les différents traitements appliqués.



**Figure 6 :** Plan du dispositif complet expérimental de la forêt classée de Tiogo

(Source : Nouvellet & Sawadogo, 1995)

L'étude de la répartition de densité des petites termitières s'est limitée seulement aux 16 sous-parcelles retenues pour toute l'étude. Pour évaluer l'impact des traitements sur chaque type de termitières, un relevé a été effectué à l'intérieur de 16 sous-parcelles de 50m x 50m (Figure 6) :

- 4 sous-parcelles sous feux précoces, sans coupe, sans pâturage : 101, 201, 314, 408
- 4 sous-parcelles sous feux précoces, sans coupe, avec pâturage : 112, 218, 310, 404
- 4 sous-parcelles sans feux précoces, sans coupe, sans pâturage : 114, 208, 303, 415
- 4 sous-parcelles sans feux précoces, sans coupe, avec pâturage : 116, 210, 305, 417.

Le choix de cette combinaison de traitements est basé sur la régularité de l'application des feux précoces et du passage des animaux. Pendant ces traitements, on pouvait être sur les lieux et faire des observations sur l'expansion des feux et les espaces visités par le bétail. La coupe sélective des ligneux comme traitement n'intervient pas car elle s'est produite une seule fois en 1995.

### 2.2.1- Paramètres mesurés

- L'état de la termitière : 0 = vivante; 1 = morte, ainsi que l'espèce constructrice lorsqu'elle est présente. Cet état a été déterminé après l'ouverture d'une brèche sur la termitière. Si la termitière est vivante ou habitée, les termites apparaissent immédiatement et la brèche est réparée au cours de la journée ; si au bout de 3 jours à une semaine la brèche n'est pas réparée, alors la termitière est considérée comme abandonnée. Chacune des termitières a été identifiée selon l'espèce de termite constructrice. Des échantillons de termites ont été prélevés et identifiés. Seul le genre des termites constructeurs de petites termitières a été identifié tandis que l'espèce constructrice des grands édifices a été identifiée selon Grassé & Noirot (1961) et Bignell & Eggleton (2000). Lorsqu'une termitière est abandonnée par ses constructeurs d'origine, elle est identifiée selon son architecture externe et interne décrites par Ouédraogo (1997) et Bignell & Eggleton (2000).

- Le stade d'érosion externe des termitières mortes de *Macrotermes* est caractérisé selon leur aspect extérieur (Tano, 1993 ; Ouédraogo, 1997) :

- \* stade 1 = nid mort récemment, l'aspect extérieur est intact mais absence d'activités ;
- \* stade 2 = termitière dégradée mais la structure est reconnaissable mais différenciée ;
- \* stade 3 = termitière très érodée, en forme de dôme surbaissé.

- La hauteur totale (Ht) seulement pour les petites termitières à l'aide d'une règle de 50 cm (**Figure 7**).

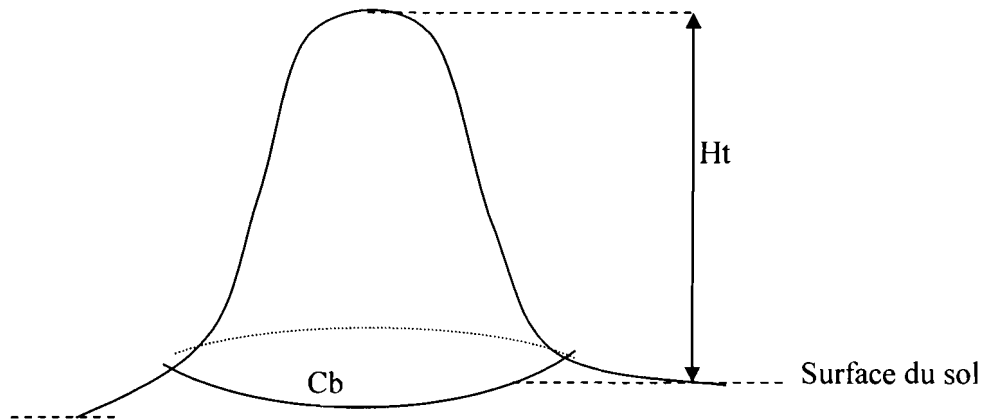
- La hauteur totale (Ht) et deux diamètres perpendiculaires (D1 et D2) ont été mesurés à l'aide d'une perche de 7 m graduée tous les 50 cm pour les grandes termitières (**Figure 8**). Cette hauteur (Ht) a été mesurée en considérant un point au sol comme base à l'extérieur de la termitière. La hauteur totale correspond à la valeur lue sur la perche ou sur la règle.

Dans le cas des termitières érodées de *Macrotermes*, 2 parties sont distinguées selon son aspect externe : le dôme qui correspond au relief et le cône qui est une petite dénivellation autour de la base de

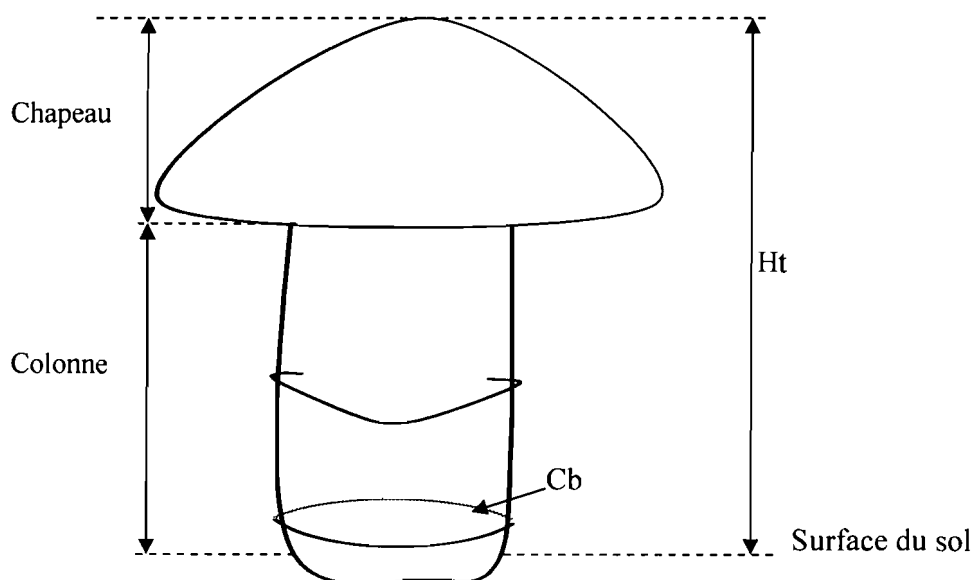
la termitière suite au dépôt des matériaux décapés. Les hauteurs du dôme ( $H_d$ ) et du cône ( $H_c$ ) ont été également mesurées suivant la **figure 8**.

- Les circonférences de base ( $C_b$ ) ou tour de la base de la termitière au sol, ont été mesurées à l'aide d'un double décimètre en ruban gradué. La base étant assimilée à un cercle, alors la circonférence mesurée est celle d'un cercle lue directement sur le ruban.

- Les diamètres perpendiculaires au sol  $D1$  et  $D2$  ont été également mesurés pour le dôme et pour le cône (**Figure 8**).



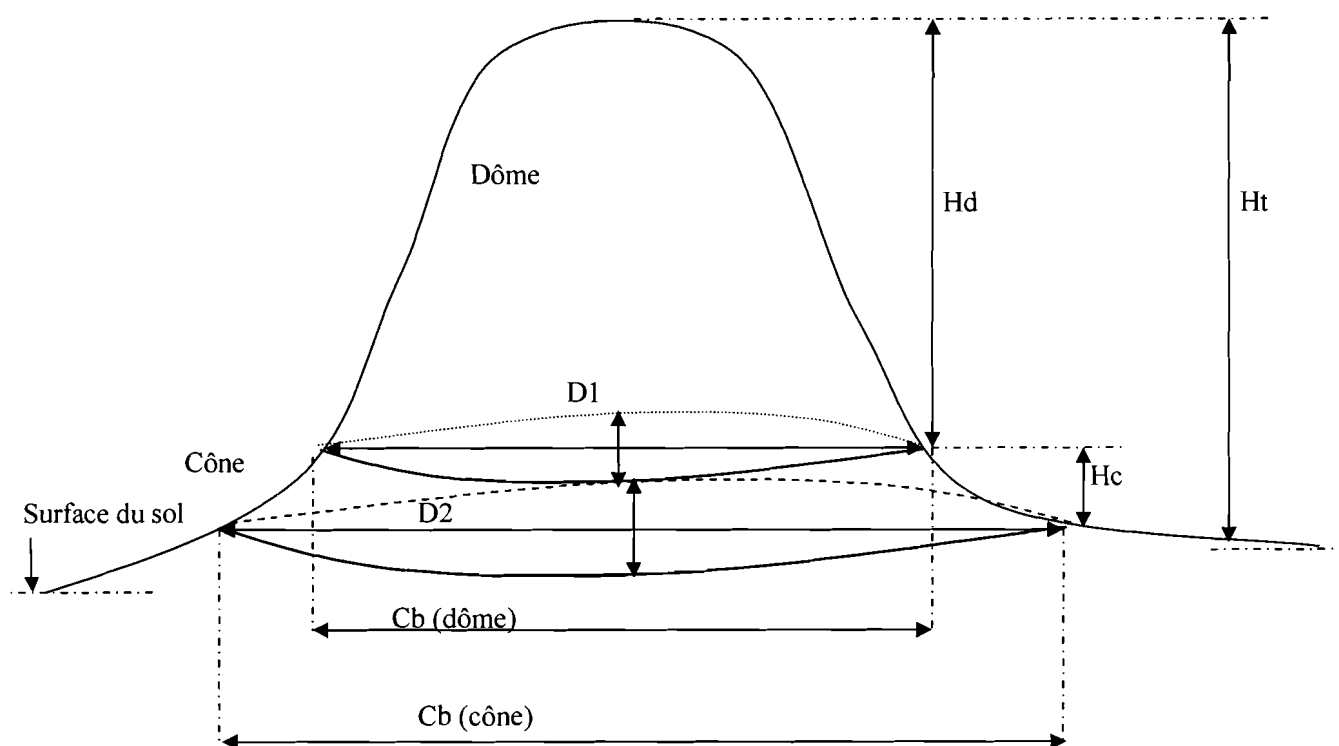
a. Schéma d'une termitière de *Trinervitermes* spp.



b. Schéma d'une termitière de *Cubitermes* spp.

**Figure 7:** Schéma de petites termitières épigées





**Figure 8** : Schéma d'une termitière de *Macrotermes subhyalinus*

Légende **figures 7 et 8** : Ht = Hauteur totale, dôme (Hd), cône (Hc) ; Cb= Circonférence de base ; D1 et D2= Diamètres 1 et 2.

### 2.2.2- Calculs des surfaces et des volumes

Compte tenu des différentes formes notées sur le milieu d'étude, les termitières épigées ont été assimilées à trois figures géométriques différentes à l'instar de Lepage (1984), Tano (1993), Ouédraogo (1997) et Meyer *et al.* (2000). Le calcul de surface de base et de volume irréguliers a été ainsi simplifié. La surface de base d'un nid a été assimilée à un cercle régulier constitué par la base du cône d'érosion. Le volume de la termitière correspond à celui du matériau remonté par les termites au dessus du sol. Trois volumes géométriques simples ont été adoptés : une calotte sphérique pour les grandes termitières et un cylindre régulier ou une parabole pour les petites termitières selon le type identifié. Le volume total d'une grande termitière est la somme de volume du dôme et du cône (soit 2 calottes sphériques). Pour ces estimations de surfaces et de volumes, les formules ci-dessous ont été utilisées (Robert, 2006):

#### ➤ Surface de base de la termitière

$$\text{Grandes termitières : } S = \pi \times [(D1 + D2)/4]^2$$

Avec D1 et D2 = diamètres perpendiculaires et  $((D1+D2)/2)$  = diamètre moyen de la termitière.

$$\text{Petites termitières : } (C^2/\pi) \text{ avec } C = \text{circonférence de base}$$

➤ **Volume de la termitière**

- *Volume du cylindre* (Petites termitières en forme de champignon) :  $V = (C^2/4\pi) \times H$

- *Volume de la parabolöide* (Petites termitières) :  $V = (C^2/8\pi) \times H$

- *Volume de la calotte sphérique* (Grandes termitières) :

$$V = (\pi \times H^2) \times (3 \times (C/\pi)^2 + 4H^2)/(24 \times H)$$

Avec  $V$  = volume,  $C$  = circonférence basale et  $H$  = hauteur du relief au dessus du sol

## 2. 3- *Traitement et analyses statistiques des données*

Le nombre total de termitières épigées a été déterminé selon les différents types observés et selon le genre ou l'espèce de termite constructeur.

Les effets de la disposition des sous-parcelles en bloc, les effets du feu précoce annuel et de l'activité de pâturage des animaux sur la densité, la surface basale et le volume de la partie épigée des termitières ont été évalués à travers des analyses de variances (ANOVA) (Zar, 1999). La méthode du modèle linéaire généralisé (GLM) de SPSS 11,01 pour Windows a été utilisée pour effectuer ces analyses de variances. La procédure de ce modèle est basée sur l'examen des hypothèses en considérant des facteurs du milieu (Underwood, 2002) et après avoir réalisé des tests de normalité de la distribution des fréquences et d'homogénéité de variances (Krebs, 1999 ; Zar, 1999). Pour ce faire une ANOVA à trois facteurs a été effectuée à 5% de niveau de signification selon la formule ci-dessous (Zar, 1999) :

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + G_j + F_k + \beta G_{ji} + \beta F_{ik} + GF_{jk} + e_{ijk}$$

où  $Y_{ijk}$  représente la variable de réponse pour les paramètres des termitières ;  $\beta_i$  = effet bloc  $i$  (réplication) ;  $\mu$  = la moyenne totale ;  $G_j$  = effet du pâturage  $j$  (les deux grandes parcelles principales);  $F_k$  = effet du feu précoce annuel  $k$  (les 8 sous-parcelles).

Les paramètres  $G_j$ ,  $F_k$  et leurs interactions ont été analysés comme des facteurs invariables tandis que  $\beta_i$  a été considéré comme un facteur aléatoire.

Toutes les analyses ont été générées à l'aide du logiciel SPSS 11,01 pour windows (Pallant, 2001).

## 3- Résultats

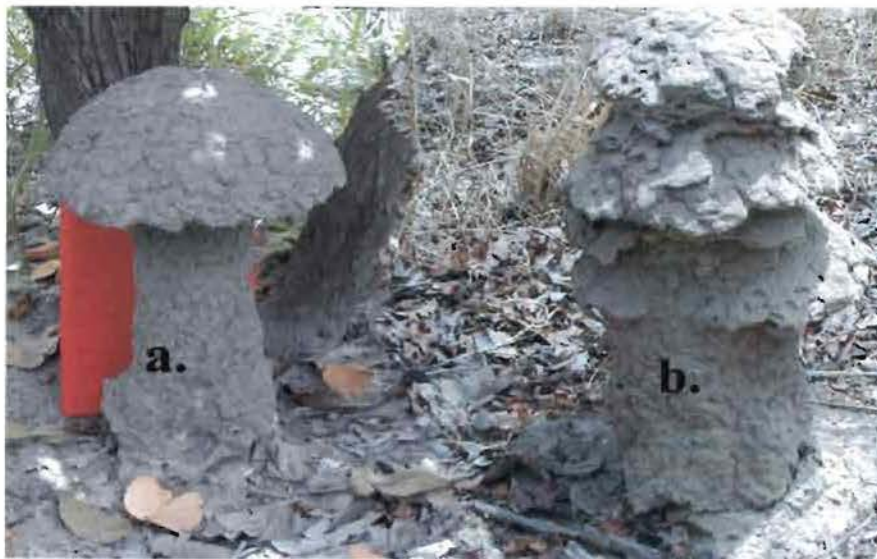
### 3.1- *Diversité des termitières épigées*

Les inventaires ont permis d'identifier trois types de termitières épigées selon leur architecture et leur taille et qui appartiennent à trois genres et groupes trophiques. Les termitières sont désignées seulement par le genre des constructeurs. Il s'agit des termitières de :

- *Cubitermes* (**Photo 1**) qui ont été édifiées par les termites de *Cubitermes* spp. de la famille des Termitidae et sous-famille des Termitinae. Ces termitières sont en forme de champignon, avec un (a) ou plusieurs "chapeaux" superposés (b). Les termites constructeurs sont humivores c'est-à-dire consomment de la matière organique mélangée aux particules minérales ;

- *Trinervitermes* (**Photo 2**) qui sont des nids de forme conique ou parabolique, à base de terre avec des revêtements intérieurs d'excréments. Ces termitières sont édifiées par des termites fourrageurs *Trinervitermes* spp. de la famille des Termitidae et sous-famille des Nasutitermitinae. Certaines espèces de ce genre construisent des greniers où elles stockent, ce qui leur permet de constituer des réserves pour les périodes défavorables ;

- *Macrotermes* (**Photo 3 a & b**) qui sont des nids de très grande taille en dôme ou en «cathédrale ou donjon» et qui comportent des tourelles. Ces termitières sont à base de matériaux enrichis en argile mélangés avec de la salive et édifiées par des termites *Macrotermes* spp. champignonnistes de la famille des Termitidae et sous-famille des Macrotermitinae.



© Cubitermes 2005, Saran Traoré

**Photo 1 :** Termitières actives de *Cubitermes* spp. avec un chapeau (a) ou plusieurs superposés (b)



© Trinervitermes 2005, Saran Traoré

**Photo 2 :** Termitières actives de *Trinervitermes* spp. en forme conique

Ces édifices sont érigés à Tiogo par deux (2) espèces différentes de termites : *Macrotermes subhyalinus* (**Photo 3 a**) et *Macrotermes bellicosus* (**Photo 3 b**). Les termites de cette sous-famille récoltent de la litière de différentes origines, digérée à l'aide d'une exosymbiose avec un champignon, le *Termitomyces* sp. qui se développe sur le matériel de réserves appelé «meule à champignons» au sein de leur nid (Bachelier, 1978).



**Photo 3 :** Termitières de *Macrotermes subhyalinus* (déserte et érodée) (a) et de *Macrotermes bellicosus* (active) (b)

### 3.2- Distribution des termitières épigées dans les sous-parcelles d'étude

Les relevés de termitières effectués sur les 4 hectares de sous-parcelles ont révélé l'existence de quatre espèces de termites constructeurs de nids épigés de groupes fonctionnels différents et qui sont : *Cubitermes* spp., *Trinervitermes* spp., *Macrotermes subhyalinus* et *Macrotermes bellicosus*. L'identification des espèces s'est limitée aux constructeurs de grands édifices à cause de leur large effet sur la surface des sols et sur la modification profonde du sol.

L'ensemble de ces quatre espèces, présente un effectif de 2793 termitières sur les 4 hectares soit une densité totale de 698,25 termitières ha<sup>-1</sup> dont 585,25 actives ha<sup>-1</sup> et 113 abandonnées ha<sup>-1</sup> par les termites constructeurs d'origine. Le **tableau 4** résume l'effectif des termitières épigées habitées ou mortes par genre/espèce de termites constructeurs selon les différents blocs.

### 3.3- Distribution des termitières épigées selon les blocs

Le bloc II renferme un total de 998 termitières (soit 36 % du total) dont 846 sont habitées et 152 abandonnées suivi des blocs III et I (**Tableau 4**). Les sous-parcelles du bloc IV contiennent moins de termitières épigées. Le rapport termitières bloc II/bloc IV de 3,66 est le plus élevé. Par contre le rapport termitières vivantes/mortes de 5,66 est en faveur d'une faible mortalité des colonies de termites. Ces différents rapports permettent d'estimer la variation des abondances des termitières par type d'un bloc à un autre.

#### 3.3.1- Distribution des petites termitières

##### 3.3.1.1- Distribution des termitières de *Cubitermes*

Au total, 32 termitières de *Cubitermes* ont été relevées sur les 4 hectares en juin-juillet 2002 dont 20 vivantes et 12 mortes. Les termitières de *Cubitermes* sont presque absentes dans les sous-parcelles des blocs I et II tandis que les termitières vivantes sont plus importantes dans les sous-parcelles des blocs III et IV (**Tableau 4**).

##### 3.3.1.2- Distribution des termitières de *Trinervitermes*

*Trinervitermes* est la plus abondante avec 2730 termitières sur les 4 hectares de surface d'étude avec 2306 vivantes et 424 mortes (**Tableau 4**). Ce genre représente 98 % de l'ensemble des termitières. Les densités moyennes par sous-parcelle de 50 x 50 m varient de 253 ha<sup>-1</sup> dans le bloc IV à 987 termitières ha<sup>-1</sup> pour le bloc II. Environ 37% des termitières vivantes de *Trinervitermes* ont été

dénombrées dans les sous-parcelles du bloc II et 28% dans celles du bloc III en juin-juillet 2002. L'importance relative de ce genre serait liée à l'abondance des herbes dans ces deux blocs.

**Tableau 4 :** Effectifs et pourcentages des termitières épigées pour les 4 hectares de sous-parcelles dans la forêt de Tiogo

Bloc	Espèce/genre	Vivante		Morte		Vivante+Morte	
		Nombre	%	Nombre	%	Nombre	%
I	<i>Cubitermes</i> spp.	1	0,04	0	0,00	1	0,04
	<i>Macrotermes bellicosus</i>	1	0,04	0	0,00	1	0,04
	<i>Macrotermes subhyalinus</i>	5	0,21	3	0,66	8	0,29
	<i>Trinervitermes</i> spp.	585	24,99	110	24,34	695	24,88
	Total	592	25,29	113	25	705	25,24
II	<i>Cubitermes</i> spp.	0	0,00	1	0,22	1	0,04
	<i>Macrotermes bellicosus</i>	1	0,04	1	0,22	2	0,07
	<i>Macrotermes subhyalinus</i>	2	0,09	6	1,33	8	0,29
	<i>Trinervitermes</i> spp.	843	36,01	144	31,86	987	35,34
	Total	846	36,14	152	33,63	998	35,73
III	<i>Cubitermes</i> spp.	10	0,43	5	1,11	15	0,54
	<i>Macrotermes bellicosus</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00
	<i>Macrotermes subhyalinus</i>	4	0,17	3	0,66	7	0,25
	<i>Trinervitermes</i> spp.	657	28,06	138	30,53	795	28,46
	Total	671	28,66	146	32,30	817	29,25
IV	<i>Cubitermes</i> spp.	9	0,38	6	1,33	15	0,54
	<i>Macrotermes bellicosus</i>	0	0,00	0	0,00	0	0,00
	<i>Macrotermes subhyalinus</i>	2	0,09	3	0,66	5	0,18
	<i>Trinervitermes</i> spp.	221	9,44	32	7,08	253	9,06
	Total	232	9,91	41	9,07	273	9,77
<b>Total</b>		<b>2341</b>	<b>100,00</b>	<b>452</b>	<b>100,00</b>	<b>2793</b>	<b>100,00</b>

### 3.3.2- Distribution des grandes termitières de *Macrotermes*

Un total de 258 termitières de *Macrotermes* a été recensé en juin-juillet 2002 sur les 50 ha qui constituent l'ensemble du dispositif dont 60 termitières sont en activité et 198 sont abandonnées (Tableau 5). Parmi ces termitières, 168 (soit 65,12 %), portent une végétation ligneuse et 90 sont nues (soit 34,88 %). Les termitières vivantes sont presque absentes dans le bloc IV qui renferme la majorité des termitières avec végétation ligneuse. Le rapport termitières (avec végétation) mortes/vivantes varie de 1 pour le bloc I à 14,67 pour le bloc IV. Le bloc IV est une partie engorgée d'eau durant toute la période hivernale. Elle apparaît de ce fait défavorable aux activités de construction de nids par les

colonies de termites de ce genre. Cependant, l'existence des termitières dans cette zone est en faveur du recrutement des espèces ligneuses de milieu aride qui échappent aux contraintes du sol. Ces termitières ont été édifiées par les membres des espèces *Macrotermes subhyalinus* et *Macrotermes bellicosus*. Nous n'avons pas fait de distinction entre les termitières de ces deux espèces à cette échelle car certaines termitières de *Macrotermes bellicosus* avaient été colonisées par les membres de *Macrotermes subhyalinus* au moment des inventaires et qui y avaient effectué des modifications sur la structure.

La hauteur moyenne de l'ensemble des termitières (vivantes et dégradées, avec ou sans végétation ligneuse) est  $H = 0,22 \pm 0,37\text{m}$  ( $N = 258$ ). La valeur moyenne calculée sous estime la hauteur des nids de *Macrotermes* sur le dispositif. Elle est très variable comme l'indique la valeur élevée de l'écart type ( $\sigma = 0,37$ ), à cause des stades disparates de dégradation externe. Il s'agit des termitières du stade 0, stades 1, stade 2 et stade 3. Nous n'avons pas calculé les hauteurs moyennes des termitières par stade de dégradation. De nombreuses termitières abandonnées qui avaient amorcé les stades 2 et 3 de dégradation ont été retrouvées recolonisées par les termites constructeurs de la même espèce. De nouvelles constructions ont été notées avec modification de la structure externe. Conséquence, toutes les termitières actives ou abandonnées ont été reconsidérées sans distinction de stade d'érosion. A l'échelle des sous-parcelles de 50 x 50 m, l'espèce *Macrotermes bellicosus* est presque absente du milieu. Seulement, trois termitières ont été identifiées sur l'ensemble des sous-parcelles dont 2 actives (bloc I et bloc II) et une abandonnée dans le bloc II. A l'opposé, *Macrotermes subhyalinus* présente un effectif de 28 termitières dont 13 vivantes (bloc I : 5 ; bloc II : 2 ; bloc III : 4 ; bloc IV : 2) et 15 abandonnées (bloc I : 3 ; bloc II : 6 ; bloc III : 3 ; bloc IV : 3) au moment des mesures en juillet 2002. La densité moyenne est de  $7 \text{ ha}^{-1}$ . C'est le bloc II qui renferme le plus de termitières abandonnées.

**Tableau 5 :** Distribution des termitières de *Macrotermes* sur tout le dispositif selon les blocs dans la forêt de Tiogo

Blocs	Vivante		Morte		Vivante + Morte	
	Avec végétation	Sans végétation	Avec végétation	Sans végétation	Avec végétation	Sans végétation
Bloc I	22	4	22	9	44	13
Bloc II	14	2	19	23	33	25
Bloc III	7	6	37	24	44	30
Bloc IV	3	2	44	20	47	22
Total	46	14	122	76	168	90

### 3.4- Distribution des termitières épigées selon les traitements

#### 3.4.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

Les sous-parcelles pâturées soumises au feu précoce annuel sont caractérisées par la prédominance des termitières de *Trinervitermes* spp. avec une abondance relative de 97 % (Tableau 6). Le rapport vivantes/mortes est de 5,13. Les termitières de *Cubitermes* spp. sont rares tandis que celles de *Macrotermes bellicosus* y sont totalement absentes.

#### 3.4.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

L'inventaire des termitières épigées au sein des sous-parcelles pâturées non soumises au feu révèle une densité remarquable de termitières de *Trinervitermes* avec une abondance relative de 98 % (Tableau 6). Les termitières de *Macrotermes subhyalinus* sont en moyenne 7,00 ha<sup>-1</sup> tandis que *Macrotermes bellicosus* y sont presque absentes. Les rapports densité termitières vivantes/mortes varient entre 0,5 pour *Cubitermes* et 3,52 pour *Trinervitermes*.

#### 3.4.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

Les sous-parcelles non pâturées et soumises au feu précoce annuel montrent une prédominance des termitières de *Trinervitermes* avec une abondance relative de 96 % (Tableau 6). On note une seule termitière abandonnée de *Macrotermes subhyalinus* et une absence totale des termitières de *Macrotermes bellicosus*. Les rapports termitières vivantes/mortes sont de 2,25 ; 9,71 et 3,00 respectivement pour *Cubitermes*, *Trinervitermes* et *Macrotermes subhyalinus*.

#### 3.4.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

Le relevé des termitières épigées au sein des sous-parcelles strictement protégées indique une abondance de termitières vivantes (Tableau 6). Une fois encore, les termitières de *Trinervitermes* apparaissent les plus importantes soit 98 % de tous les autres genres. On note une absence totale des termitières de *Macrotermes bellicosus*. Le rapport termitières vivantes/mortes varie de 0,80 pour *Macrotermes subhyalinus* à 6,71 pour *Trinervitermes*.



**Tableau 6 :** Densité et abondance relative moyennes des termitières épigées en milieu pâturé et soumis au feu dans la forêt de Tiogo (moyenne  $\pm$  erreur type)

Traitement	Espèce/genre	Densité (N ha <sup>-1</sup> )			Abondance relative %		
		Vivante	Morte	Vivante+Morte	Vivante	Morte	Vivante+Morte
Pâturé Feu	<i>Cubitermes</i> spp.	0	1	1,00 $\pm$ 1,00	0,00	0,26	0,26
	<i>M. bellicosus</i>	1	0	1,00 $\pm$ 0,00	0,26	0,00	0,26
	<i>M. subhyalinus</i>	3	5	8,00 $\pm$ 0,00	0,77	1,28	2,05
	<i>Trinervitermes</i> spp.	318	62	380,00 $\pm$ 120,68	81,54	15,90	97,44
	Total	322	68	390	82,56	17,44	100,00
Pas de feu	<i>Cubitermes</i> spp.	2	4	6,00 $\pm$ 3,83	0,26	0,51	0,77
	<i>M. bellicosus</i>	1	1	2,00 $\pm$ 0,00	0,13	0,13	0,26
	<i>M. subhyalinus</i>	3	4	7,00 $\pm$ 1,91	0,38	0,51	0,89
	<i>Trinervitermes</i> spp.	598	170	768,00 $\pm$ 177,00	76,37	21,71	98,08
	Total	604	179	783	77,14	22,86	100,00
Pas de pâturé Feu	<i>Cubitermes</i> spp.	9	4	13,00 $\pm$ 6,61	2,36	1,05	3,41
	<i>M. bellicosus</i>	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00
	<i>M. subhyalinus</i>	3	1	4,00 $\pm$ 0,00	0,79	0,26	1,05
	<i>Trinervitermes</i> spp.	330	34	364,00 $\pm$ 150,00	86,61	8,92	95,54
	Total	342	39	381	89,76	10,24	100,00
Pas de feu	<i>Cubitermes</i> spp.	9	3	12,00 $\pm$ 8,49	0,73	0,24	0,97
	<i>M. bellicosus</i>	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00
	<i>M. subhyalinus</i>	4	5	9,00 $\pm$ 1,91	0,32	0,40	0,73
	<i>Trinervitermes</i> spp.	1060	158	1218,00 $\pm$ 326,00	85,55	12,75	98,31
	Total	1073	166	1239	86,60	13,40	100,00
<b>Espèces totales échantillonnées (4 ha)</b>		<b>452</b>	<b>2341</b>	<b>2793,00</b>	<b>16,18</b>	<b>83,82</b>	<b>100,00</b>

### 3.5- Surface et volume des termitières épigées selon les traitements

Cette partie caractérise l'influence des termitières sur la surface du sol et la quantité de matériaux remontée à travers leur surface de base et leur volume.

Les résultats présentés concernent la surface de base et le volume de chaque type de termitières relevés uniquement dans les 16 sous-parcelles d'étude. Nous analysons les effets des différents traitements sur l'activité de transport des matériaux par les termites.

L'ensemble des termitières épigées occupent environ 2 326,09 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> et un volume de 536,48 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> de matériaux remontés à la surface du sol. La surface de base et le volume des termitières varient d'une espèce à l'autre (**Tableau 7**) et d'un traitement à l'autre (**Tableau 8**). Les valeurs les plus élevées de surfaces de base et de volume sont notées chez les termitières de *Macrotermes* qui représentent 96

% des surfaces occupées au dessus du sol par les termitières épigées et 99 % du volume total sur les 4 hectares de milieu sous-traitements.

**Tableau 7** : Surface basale et volume totaux des termitières selon les espèces/genres dans les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo

Espèce/genre	Surface (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Pourcentage	Volume (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	Pourcentage
<i>Cubitermes</i> spp.	6,89	0,30	1,39	0,26
<i>M. bellicosus</i>	187,2	8,05	151,29	28,20
<i>M. subhyalinus</i>	2047,75	88,03	377,60	70,39
<i>Trinervitermes</i> spp.	84,25	3,62	6,19	1,15
Total	2326,09	100,00	536,48	100,00

En termes de surface basale (2 048,75 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (soit 88 %)) et de volume de terre remanié (377,60 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> (soit 70 %)), les termitières de *Macrotermes subhyalinus* ont un large impact sur la modification du sol profond et sur la surface des sols dans la forêt de Tiogo. La superficie moyenne couverte par les termitières épigées varie de 206,13 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> dans les sous-parcelles non pâturées avec feux à 878,83 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> dans celles pâturées sans feux (**Tableau 8**) soit 2,06 à 8,78 % de la superficie totale. Le volume moyen de matériaux remontés par unité de surface varie entre 40,00 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> dans les sous-parcelles non pâturées avec feu et 175,27 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> dans celles pâturées avec feu. La surface de base a été surestimée dans les sous-parcelles à cause de l'élargissement du cône d'érosion suite au dépôt progressif de matériaux issus de la désagrégation du dôme. Au cours des inventaires, 14 termitières étaient habitées et 14 abandonnées par les termites constructeurs d'origine.

L'évaluation de la surface base et du volume des termitières s'est focalisée essentiellement sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus* à cause de leur surface basale au sol suffisamment large pour porter des ligneux dont elles modifient la distribution dans cette forêt contrairement aux petites termitières. Les termitières de *Macrotermes subhyalinus* sont en forme de dôme. Une termitière adulte se présente sous forme d'un dôme central bordé par un cône d'érosion créé par le dépôt de matériaux issus du décapage de la termitière.

**Tableau 8 :** Surface basale et volume (moyenne  $\pm$  erreur type) des termitières selon les espèces et les traitements dans les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo

Traitement		Espèce/genre	Surface basale (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Volume (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )
Pâtûre	Feu	<i>Cubitermes</i> spp.	0,06 $\pm$ 0,06	0,02 $\pm$ 0,02
		<i>M. subhyalinus</i>	673,91 $\pm$ 324,75	175,27 $\pm$ 65,85
		<i>M. bellicosus</i>	20,88 $\pm$ 0,00	119,074 $\pm$ 0,00
		<i>Trinervitermes</i> spp.	11,17 $\pm$ 3,25	0,72 $\pm$ 0,21
	Pas de feu	<i>Cubitermes</i> spp.	0,75 $\pm$ 0,55	0,15 $\pm$ 0,10
		<i>M. subhyalinus</i>	878,83 $\pm$ 486,22	96,91 $\pm$ 9,91
		<i>M. bellicosus</i>	166,32 $\pm$ 140,52	32,22 $\pm$ 24,67
		<i>Trinervitermes</i> spp.	22,29 $\pm$ 4,18	1,72 $\pm$ 0,24
Pas de pâtûre	Feu	<i>Cubitermes</i> spp.	1,76 $\pm$ 0,79	0,36 $\pm$ 0,13
		<i>M. subhyalinus</i>	206,13 $\pm$ 80,30	40,00 $\pm$ 14,26
		<i>Trinervitermes</i> spp.	11,04 $\pm$ 4,61	0,64 $\pm$ 0,24
	Pas de feu	<i>Cubitermes</i> spp.	4,32 $\pm$ 3,28	0,86 $\pm$ 0,61
		<i>M. subhyalinus</i>	288,88 $\pm$ 117,48	65,42 $\pm$ 24,42
		<i>Trinervitermes</i> spp.	39,75 $\pm$ 7,54	3,11 $\pm$ 0,40

### 3.5.1- Parcelles pâtûrées soumises au feu annuel

L'ensemble des termitières abandonnées couvre une surface basale au sol de 1 929 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> et un volume de matériaux remonté de 91 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> de sous parcelles (Tableau 9). Une termitière occupe en moyenne 385 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> de milieu et le rapport abandonnées/vivantes est de 2,52 par milieu et de 1,51 par termitière.

### 3.5.2- Parcelles pâtûrées non soumises au feu annuel

L'analyse du tableau 9 indique que les termitières abandonnées de ces sous-parcelles ont une surface basale totale 9 fois supérieure à celle des termitières vivantes. Le nombre total étant 3 termitières, la surface moyenne couverte par chacune des termitières et par hectare de milieu est de 792,93 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. Le volume moyen de matériaux contenus dans chaque structure est 81,87 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> de milieu.

### 3.5.3- Parcelles non pâtûrées soumises au feu annuel

Les termitières vivantes seulement (4 au total) ont été enregistrées dans ces sous-parcelles au moment de notre inventaire. La surface basale moyenne est de 206,13 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (Tableau 9) et le volume moyen est de 40 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> de milieu.

### 3.5.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

On note des valeurs élevées de surface basale et de volume pour les termitières vivantes (Tableau 9). La surface de base moyenne par ha de surface de milieu est de 259,73 m<sup>2</sup> pour chacune des 4 termitières relevées. Le rapport vivantes/abandonnées est 9.

**Tableau 9** : Surface basale et volume des termitières selon le traitement dans la forêt de Tiogo

Traitement	Termitières	Surface			Volume			
		m <sup>2</sup>	(m <sup>2</sup> ) ha <sup>-1</sup> de milieu	moyenne (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	m <sup>3</sup>	(m <sup>3</sup> ) ha <sup>-1</sup> de milieu	moyen (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	
Pâture	Feu	Vivantes	191,60	766,40	255,47	191,60	244,20	81,40
		Abandonnées	482,31	1929,22	385,84	114,22	456,88	91,38
	Pas de feu	Vivantes	85,91	343,62	114,54	85,91	60,19	20,06
		Abandonnées	792,93	3171,70	792,93	81,87	327,46	81,87
Pas de pâture	Feu	Vivantes	206,13	824,51	206,13	40,00	160,00	40,00
		Abandonnées	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Pas de feu	Vivantes	259,73	1038,94	259,73	61,11	244,45	61,11
		Abandonnées	29,15	116,60	23,32	4,31	17,23	3,45

Les différences observées entre les surfaces de base des termitières abandonnées sont l'œuvre d'une érosion importante (active) des structures abandonnées dans ces milieux. Cependant il arrive que les populations humaines locales provoquent l'élargissement des bases des termitières à la recherche de petits mammifères tels que les rats sauvages et les hérissons ou à la recherche de tubercules sauvages pendant les périodes de soudures.

Il peut également se produire un élargissement des circonférences de base des termitières vivantes d'une part par les termites pendant les activités de réparation de leurs nids ou d'anciennes structures érodées recolonisées et d'autre part par le dépôt de matériaux sous l'effet de l'érosion continue.

### 3.6- Influence des traitements sur les termitières épigées

Les effets de l'état vivant ou abandonné des termitières, l'effet du découpage en blocs ne sont pas significatifs sur les caractéristiques des termitières (ANOVA,  $P > 0,05$ ). Par conséquent, nous avons focalisé notre analyse sur les effets du feu précoce annuel et de la pâture en considérant l'ensemble des termitières vivantes et abandonnées de tous les blocs. Le **tableau 10** résume les résultats des analyses.

### 3.6.1- Impact de la pâture des animaux

Selon le **tableau 10** la distribution de densité et la surface au sol des termitières ne dépendent pas de la présence ou de l'absence des animaux dans les parcelles ( $P > 0,05$ ). Cependant, on observe un accroissement du volume de matériaux modifiés des termitières de *Macrotermes subhyalinus* dans les parcelles exposées aux pâturages ( $P = 0,040$ ). En outre, le taux d'abandon des termitières (rapport des termitières abandonnées/termitières actives) est significativement plus élevé au niveau des parcelles ouvertes aux pâturages ( $P = 0,04$ ).

### 3.6.2- Impact du feu précoce annuel

Les résultats montrent que la distribution des densités des termitières n'est pas significativement déterminée par les feux précoces annuels ( $P > 0,05$ ). Aucun effet significatif n'est observé pour la surface du sol couverte et le volume de la partie aérienne des termitières dans le traitement feu versus pas de feu ( $P > 0,05$ ) (**Tableau 10**).

### 3.6.3- Impact des interactions des traitements

L'interaction issue de la combinaison des activités de pâture des animaux et l'application annuelle des feux précoces a un impact significatif sur la densité totale des termitières ( $P = 0,047$ ) (**Tableau 10**). Cette densité est plus élevée dans les milieux strictement protégés (pas de feu et pas de pâture) où nous avons recueilli 9 termitières  $\text{ha}^{-1}$ .

Aucun effet de l'interaction pâture et feu n'est observé pour la proportion de termitières abandonnée et pour la surface de sol couverte par les termitières et le volume de matériaux remonté.

**Tableau 10** : Effets de la pâture des animaux, du feu précoce et de leur interaction sur la densité, la surface basale, le volume et le taux d'abandon des termitières de *Macrotermes subhyalinus*.

Paramètres mesurés	d.d.l.	Pâture		Feu		Pâture * Feu	
		F	P	F	P	F	P
Densité totale ( $\text{N ha}^{-1}$ )	1	0,55	0,474	2,18	0,165	4,91	<b>0,047*</b>
Abandonnées	1	1,08	0,319	1,08	0,319	3,00	0,109
Vivantes	1	1,8	0,205	0,2	0,663	0,20	0,663
Surface basale ( $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$ )	1	2,89	0,115	0,37	0,552	0,04	0,843
Volume ( $\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$ )	1	5,31	<b>0,04*</b>	0,54	0,478	2,06	0,177
Taux d'abandon en %	1	5,28	<b>0,04*</b>	1,77	0,208	0,37	0,557

\*significatif à  $P < 0,05$  ; d.d.l. = degré de liberté ; F = Fisher (valeur) ; P = probabilité.

## 4- Discussion

Les termitières de *Macrotermes subhyalinus* jouent un rôle important dans l'hétérogénéité des paysages. La densité totale moyenne de 7,00 ha<sup>-1</sup> est la réponse des termites aux conditions environnementales de cet écosystème et dénote également de l'aptitude des termites de cette espèce à coloniser des milieux naturels de conditions similaires. Toutefois, le type de végétation relatif à l'abondance des espèces herbacées et/ou ligneuses est favorable à l'abondance des termitières épigées. L'abondance de termitières de cette espèce est comparable aux résultats d'autres études. Dans la partie nord de l'Australie, la densité se situe autour de 10 ha<sup>-1</sup> (Lee & Wood, 1971a) tandis qu'elle varie entre 0,6 et 37,5 ha<sup>-1</sup> dans les savanes africaines (Lepage & Darlington, 2000). L'étude conduite dans le bassin humide de Booro-Borotou (Côte d'Ivoire) par Tano & Lepage (1993), a comptabilisé 8 *Macrotermes* ha<sup>-1</sup> en milieu de forêt contre 36 ha<sup>-1</sup> dans les espaces agricoles.

La variation de la densité des termitières vivantes entre 2,5 et 4 ha<sup>-1</sup> selon les traitements est en concordance avec les résultats obtenus par Lepage (1972), Pomeroy (1977) et Buxton (1979) qui ont rapporté des valeurs allant de 0,15 à 10,7 ha<sup>-1</sup>.

L'importance de la surface occupée par les termitières de *Macrotermes subhyalinus* soit de 2,2 à 10,7 % de surface des sous-parcelles et le volume de matériaux remontés et agencés à la surface du sol confirment le rôle d'« ingénieurs des écosystèmes » des constructeurs de ces larges structures (Jones *et al.*, 1994 ; Dangerfield *et al.*, 1998 ; Jouquet *et al.*, 2006). En tant qu'ingénieurs des écosystèmes, les termites affectent significativement le sol adjacent et créent ainsi des microhabitats pour d'autres organismes vivants tels que les ligneux et les petits animaux dont des Mammifères, des Amphibiens et des Reptiles (Fleming & Loveridge, 2003).

Nos résultats sur les surfaces basales et le volume des termitières sont également comparables à ceux obtenus par Ouédraogo (1997) dans la partie nord du Burkina Faso (surface basale = 560 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> et volume = 72 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>), par Tano (1993) dans une savane guinéenne au Nord de la Côte d'Ivoire (surface basale totale = 433 m<sup>2</sup> et volume = 98 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>).

Cependant peu d'études se sont penchées sur les effets des méthodes d'aménagements du milieu tels que le feu ou le pâturage sur le peuplement des termitières. Les effets du bétail apparaissent statistiquement significatifs sur le taux d'abandon des termitières ou la mortalité des colonies de *Macrotermes subhyalinus*. Le bétail serait une perturbation qui agirait directement sur les termitières à travers le piétinement. Loveridge & Moe (2004) et Mobæk *et al.* (2005) ont récemment décrit les termitières de *Macrotermes* comme un foyer de pâturage pour les grands herbivores dans les

écosystèmes de savanes. Les animaux agiraient également de façon indirecte sur les colonies de termites en modifiant la distribution de la litière disponible dans le milieu.

Dans le cas présent, la surface basale moyenne (111 m<sup>2</sup>) observée dans les milieux pâturés résulterait des effets de ces perturbations comparativement à celle des milieux protégés (35 m<sup>2</sup>). Tracy *et al.* (1998) ont montré que le pâturage peut affecter la densité des termitières à petite échelle dans le désert de Chihuahuan en réponse à la redistribution de la litière. L'impact non significatif du bétail sur la densité des termitières pourrait être significatif en situation de surpâturage. Ainsi, Murray (1938) a constaté une décroissance du nombre de termitières épigées suite à un surpâturage dans un milieu semi-aride en Afrique du Sud. Par ailleurs, Lepage (1981) a noté l'existence d'une compétition entre le pâturage et les termites dans une savane semi-aride, au Kenya.

Il n'y a pas eu de comportement différentiel des termites de *Macrotermes subhyalinus* en réponse aux effets des feux. Nos résultats sont en contradiction avec ceux obtenus par Davies (1997). Cet auteur a montré un effet positif des feux sur l'activité des termites consommateurs de litière au Nord de la Thaïlande (Macrotermitinae). L'impact des feux s'avère alors indirect sur les colonies de termites à travers une décroissance de la quantité de litière dans les milieux soumis aux feux et par conséquent sur le peuplement de termitières. Cet impact pourrait être similaire à celui des sécheresses actives.

L'absence d'effet significatif sur le peuplement de termitières *Macrotermes subhyalinus* peut être expliquée par l'apparition d'un équilibre dans le milieu suite à l'application régulière des feux précoces pendant plusieurs années. Cet équilibre se serait établi entre l'abondance des colonies de termites et le niveau de disponibilité de la nourriture.

## 5- Conclusion

Notre analyse au sein de cette savane montre que le peuplement des termitières épigées diffère selon le type de gestion environnemental. Par conséquent, tout changement dans les groupes fonctionnels des termites devrait être pris en compte dans les aménagements des écosystèmes naturels. Aucun effet significatif du cheptel n'a été détecté sur la densité et la surface basale des termitières. Cependant, cette situation peut être différente en cas de surpâturage ou de sécheresse prononcée. L'application régulière du feu précoce annuel a probablement créé dans l'environnement un type d'équilibre convenable aux colonies des termites. L'impact du feu précoce a certainement entraîné des variations comportementales immédiates des colonies de termites de *Macrotermes subhyalinus* pendant les premières années de son application. Pour survivre dans de telles conditions, les colonies de termites se sont déplacées vers un milieu convenable où de nouveaux nids ont été édifiés au détriment

des anciens nids. Au fil du temps les colonies se sont adaptées aux variations des conditions environnementales aussitôt que le régime de feu a été établi. L'hypothèse selon laquelle les termitières épigées varient dans l'espace en réponse au mode de gestion est justifiée.



---

## CHAPITRE III. PROPRIETES PHYSICO-CHIMIQUES DES TERMITIERES ET DU MILIEU ADJACENT

### 1- Introduction

L'hétérogénéité spatiale des facteurs biotiques et abiotiques affectent les propriétés physique et chimique du sol des écosystèmes naturels où de nombreux microhabitats (White & Pickett, 1985) sont délimités et maintenus par des pressions physiques telles que les feux, les surfaces dénudées ou par les activités vitales d'autres organismes comme la pâture des animaux, la construction de nids (Canham & Marks, 1985 ; Wiens, 1985 ; Jones *et al.*, 1994, 1997). Toutes ces pressions qui s'exercent sur le sol le remodèlent et en modifient sa structure et ses propriétés chimiques.

Par leur présence, les termites *Macrotermes subhyalinus* modifient la surface du sol au cours de leurs activités de construction et/ou de réparation des termitières. Considérés comme ingénieurs des écosystèmes par Jones *et al.* (1994), les termites enrichissent la surface du sol en matériaux fins qu'ils prélèvent dans les profondeurs, accroissent sa capacité d'infiltration et favorisent également les activités microbiennes du sol (Arshad, 1982 ; Abbadie & Lepage, 1989 ; Ouédraogo, 1997 ; Holt & Lepage, 2000 ; Jouquet *et al.*, 2004). Les éléments remontés sont sélectionnés selon leur taille, réarrangés et conglomérés à l'aide de la salive (Lee & Wood, 1971a) et mélangés aux débris organiques ou de la litière issus de leur digestion par les termites. A travers ces différentes opérations, les termites, agissent activement sur la structure du sol profond et superficiel et influencent la distribution des nutriments organiques et inorganiques du sol et sur leur disponibilité pour les espèces ligneuses.

L'impact des termites sur les propriétés physiques et chimiques du sol dépendent non seulement de la diversité et de l'activité des groupes de termites présents (Davies *et al.*, 2003), des types de végétation (Tano & Lepage, 1993 ; Black & Okwakol, 1997 ; Tetsushi *et al.*, 1997 ; Eggleton *et al.*, 2002), mais aussi des pratiques d'aménagement des écosystèmes (Barros *et al.*, 2002 ; Attignon *et al.*, 2005).

Ce chapitre analyse les relations termite-sol à travers les caractéristiques pédologiques des termitières en comparaison avec le sol adjacent d'où les matériaux sont supposés prélevés dans la savane soudanienne de Tiogo. Ces diverses opérations sont destinées à mieux apprécier l'action des termites sur la fertilité des sols, la part qu'ils prennent dans l'élaboration des paysages au sein d'un environnement naturel en aménagement.

Pour ce faire, nous présumons que les termitières sont à la fois des indicatrices et des actrices de l'évolution d'un milieu en aménagement. Pour vérifier cette hypothèse, une analyse comparée de la texture, de la composition en éléments organiques et inorganiques des termitières et des sols adjacents a été effectuée afin d'appréhender l'effet de la pâture du bétail et du feu précoce annuel sur les activités des termites à travers la fertilité des sols.

## 2- Méthodologie

### 2.1-Dispositif d'étude

L'étude s'est déroulée dans les sous-parcelles selon le découpage en blocs et les différents traitements appliqués (**Figure 6, Chapitre II**):

- **bloc I**, sous-parcelles 101, 112, 114 et 116, («sommet», sol ferrugineux tropicaux lessivés indurés peu et moyennement profonds) ;

- **bloc II**, sous-parcelles 201, 208, 210 et 218, («mi-pente», sol ferrugineux tropicaux lessivés indurés profonds) ;

- **bloc III**, sous-parcelles 303, 305, 310 et 314, («bas de pente», sols ferrugineux tropicaux lessivés à taches et concrétions, à faciès hydromorphe) ;

- **bloc IV**, sous-parcelles 404, 408, 415 et 417 («bas fond», sols ferrugineux tropicaux lessivés hydromorphes).

### 2.2-Echantillonnage des sols

Des échantillons composites de sols ont été prélevés entre 0 - 30 cm de profondeur sur 3 différents points des termitières de *Macrotermes subhyalinus* et des sols adjacents. Cette profondeur est celle atteinte par l'enracinement possible des plantules ligneuses compte tenu de la profondeur à laquelle se rencontrent les obstacles à l'expansion des appareils racinaires et à la diffusion des eaux de surface (Emberger & Godron, 1968). Les termitières de *Macrotermes subhyalinus* représentent environ 92 % des aires basales occupées par toutes les termitières au sein des 16 sous-parcelles. Une termitière adulte de *Macrotermes subhyalinus* apparaît comme un dôme central bordé par un cône d'érosion. A cause de l'hétérogénéité spatiale observée sous l'effet des termitières de *Macrotermes* dans les sous-parcelles d'étude, nous avons distingué 2 milieux adjacents : une zone bordant immédiatement la termitière ou adjacent 1. Ce milieu adjacent 1 est un anneau qui s'étend sur un rayon de 5 m de la base de la termitière et dont le centre est l'ensemble de la termitière elle-même. Le reste de chaque sous-

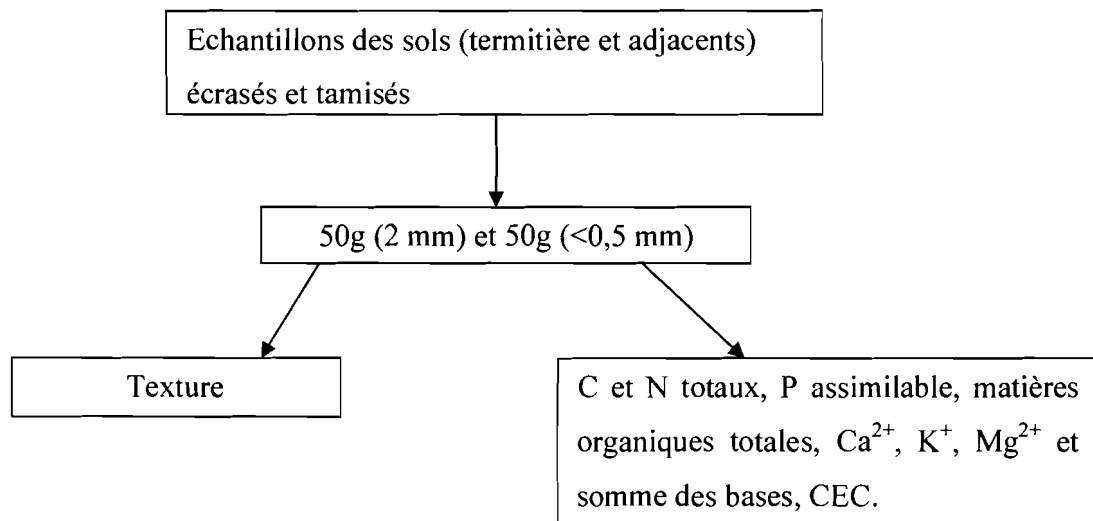
parcelle situé en dehors des 5 m constitue le milieu adjacent 2. Dans le milieu adjacent 1, les échantillons de sol ont été prélevés à la limite de ce milieu tandis qu'ils ont été prélevés à des distances variables mais le plus loin possible de la limite du milieu 1 dans le milieu adjacent 2.

Il y a donc : 16 sous-parcelles x 3 (dôme + cône + interface dôme-cône) x 1 pour *Macrotermes* ;

16 sous-parcelles x 3 points autour de la termitière x 1 pour la proximité des termitières ou sol adjacent 1 ;

16 sous-parcelles x 3 x 1 = 16 échantillons pour le reste de la parcelle ou sol adjacent 2.

Au total, 48 échantillons de sol ont été comparés après avoir été conditionnés selon la **figure 9**. Les analyses physiques et chimiques des sols ont été effectuées par le Bureau National des Sols (BUNASOLS) au Burkina Faso.



**Figure 9** : Schéma de conditionnement des échantillons de sols pour les analyses physico-chimiques

### 2.3- Analyse des sols

Deux types d'analyse de sols ont été effectués. Il s'agit de la texture et de la composition chimique des sols.

#### 2.3.1- Texture

Elle correspond aux proportions relatives des différentes particules minérales constitutives des termitières et des sols adjacents selon leur taille. La texture a été déterminée par une granulométrie en 5 fractions, selon les classes de diamètre suivantes :

- \* Argile :  $< 2 \mu\text{m}$
- \* Limons : fins (2 - 20  $\mu\text{m}$ ) et grossiers (20-50  $\mu\text{m}$ )
- \* Sables : fins (50-100  $\mu\text{m}$ ) et grossiers (100-250  $\mu\text{m}$ ).

Les échantillons de 50 g de sol ont été séparés par tamisage en deux fractions, 2 mm et  $< 0,5$  mm avant leur transfert au BUNASOLS.

### 2.3.2- Analyses chimiques

Les analyses chimiques ont porté sur : le carbone (C) et l'azote (N) totaux organiques et du phosphore (P) assimilable, la matière organique totale (MOT), des ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), magnésium ( $\text{Mg}^{2+}$ ) et potassium ( $\text{K}^+$ ) échangeable, la somme des bases et la capacité d'échange cationique (CEC). Les analyses ont été faites selon les méthodes de Bunasols (1987).

La mesure de C et de MOT s'est effectuée selon la technique de Walkley-Black (Bunasols, 1987) qui procède à une oxydation de l'échantillon du sol par du bichromate de K en milieu sulfureux. L'excès de bichromate de K est ensuite mesuré au spectrophotomètre à 650 nm. Pour mesurer N total, l'échantillon de sol a subi une minéralisation totale avec un mélange d'acides sulfurique-sélénium-salicylique et pendant un chauffage progressif de 100 à 340°C. N total du minerai a été quantifié à l'auto-analyseur en utilisant le nessler comme indicateur. La méthode de Bray n°1 (Bunasols, 1987) a été utilisée pour déterminer P assimilable. P total est extrait avec une solution mixte de chlorure d'ammonium et d'acide chlorhydrique. L'extrait est ensuite passé au spectrophotomètre à 720 nm en utilisant le molybdate d'ammonium pour obtenir P assimilable.

Les bases échangeables telles que  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  et la CEC ont été quantifiées en utilisant le mélange de nitrate d'argent ( $\text{AgNO}_3$ ) et le Thio-urée ( $\text{H}_2\text{NCSNH}_2$ ) à 0,01 M. Selon Bunasols (1987), l'échantillon de sol est ajouté à la solution d'argent thio-urée et agité pendant 2 heures. Le mélange est filtré et  $\text{Ca}^{2+}$  et  $\text{Mg}^{2+}$  ont été obtenues après passage du filtrat au Spectromètre d'Absorption Atomique (ASS) tandis que  $\text{K}^+$  est déterminée à l'aide d'un photomètre à flamme. La CEC correspond à la quantité d'argent dosé dans le filtrat.

### 2.4- Analyses des données

Deux méthodes d'analyse ont été utilisées : méthodes graphique et statistiques. Les graphiques ont été générés pour interpréter la distribution des valeurs. L'analyse de variances (ANOVA) à quatre facteurs du modèle linéaire général (GLM) a été utilisée pour évaluer l'effet du découpage en blocs, des feux précoces annuels, de la pâture des animaux et l'influence des termitières sur la répartition de

concentrations des différents éléments à l'aide de test F de Fisher de variances selon la formule ci-dessous :

$$Y_{ijkl} = \mu + \beta_i + G_j + F_k + M_l + \beta G_{ij} + \beta F_{ik} + \beta M_{il} + GF_{jk} + GM_{jl} + FM_{kl} + \beta GFM_{ijkl} + GFM_{jkl} + e_{ijkl}$$

où  $Y_{ijkl}$  représente la variable de réponse pour les paramètres des sols de termitières et du milieu adjacent ;  $\beta_i$  = effet du bloc  $i$  (réplications) ;  $\mu$  = la moyenne totale de l'ensemble ;  $G_j$  = effet de la pâture  $j$  (les deux grandes parcelles principales) ;  $F_k$  = effet des feux précoces  $k$  (les 16 sous-parcelles); et  $M_l$  = effet du milieu  $l$  (*Macrotermes*).

Les données brutes de N total et CEC ont été transformées par la fonction logarithme décimal ( $x + 1$ ) pour "normaliser" la distribution de leur fréquence. La valeur 1,00 a été ajoutée pour neutraliser les valeurs négatives susceptibles d'être engendrées par la transformation. Les comparaisons multiples des moyennes entre les termitières et les sols adjacents ont été obtenues par le test HSD de Tukey (Zar, 1999).

Le test  $r_s$  de corrélation de Spearman est utilisé pour établir des relations entre les éléments minéraux et organiques selon leur concentration.

Le programme informatique SPSS 11,01 pour Windows (Pallant, 2001) a été utilisé pour effectuer les analyses statistiques au seuil de signification de 5% Zar (1999).

### 3- Résultats

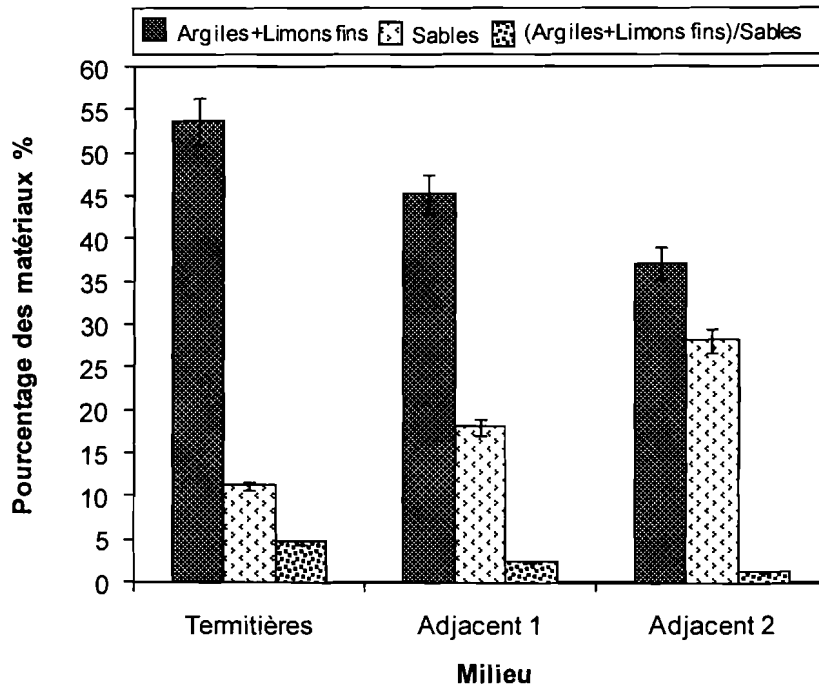
#### 3.1- Composition physique et chimique des matériaux

##### 3.1.1- Texture

L'analyse de la structure des sols montre un pourcentage élevé d'éléments fins, argiles et limons fins sur les termitières (**Figure 10**). Les termitières sont construites majoritairement d'argiles et de limons fins ( $53,74 \pm 10,27$  %). Mais le rapport (argiles+limons fins)/sables (Termitières = 4,77 ; Adjacent 1 = 2,51 et Adjacent 2 = 1,32) indique un transport préférentiel et une incorporation des éléments fins par les termites.

Le pourcentage des éléments fins décroît de la termitière vers le milieu adjacent 2 tandis que celui des sables augmente avec la distance. L'accroissement du pourcentage des éléments fins à la proximité de la termitière est principalement induit par l'érosion externe et le dépôt des argiles et limons fins. On va ainsi d'une texture limono-argileuse à la périphérie de la termitière à une texture sableuse qui est la zone hors de l'influence visible de la termitière.

L'intensité de l'érosion externe est variable selon les traitements et l'état des termitières. La **figure 11** résume les variations des proportions des matériaux en fonctions des traitements.



**Figure 10** : Variations des proportions (moyenne  $\pm$  erreur type) d'argiles + limons fins et de sables des échantillons de sols selon le milieu dans la forêt de Tiogo

### 3.1.1.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

L'analyse des résultats (**Figure 11.a**) de ces sous-parcelles, montre une concentration importante du complexe argiles+limons fins ( $56 \pm 4,40$  %) et une proportion faible de sables ( $12,65 \pm 3,69$  %) dans les termitières en comparaison aux sols adjacents. Le rapport (argiles+limons fins)/sables est 4,43. En milieu non protégé du bétail et soumis au feu précoce, l'apport d'éléments fins par les termites est important. L'activité des populations de termites ne semble pas être influencée par la présence du bétail et l'application simultanée de feu précoce qui sont des pressions physiques.

### 3.1.1.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Le pourcentage des éléments fins constitués par les argiles et les limons fins ( $60,31 \pm 2,56$  %) apparaît élevé dans les termitières au sein des sous-parcelles abandonnées aux activités des animaux mais protégées du feu précoce annuel (**Figure 11.b**). Cette concentration d'éléments fins décroît de la termitière vers les sols adjacents tandis que le pourcentage de sables augmente au fur et à mesure que

---

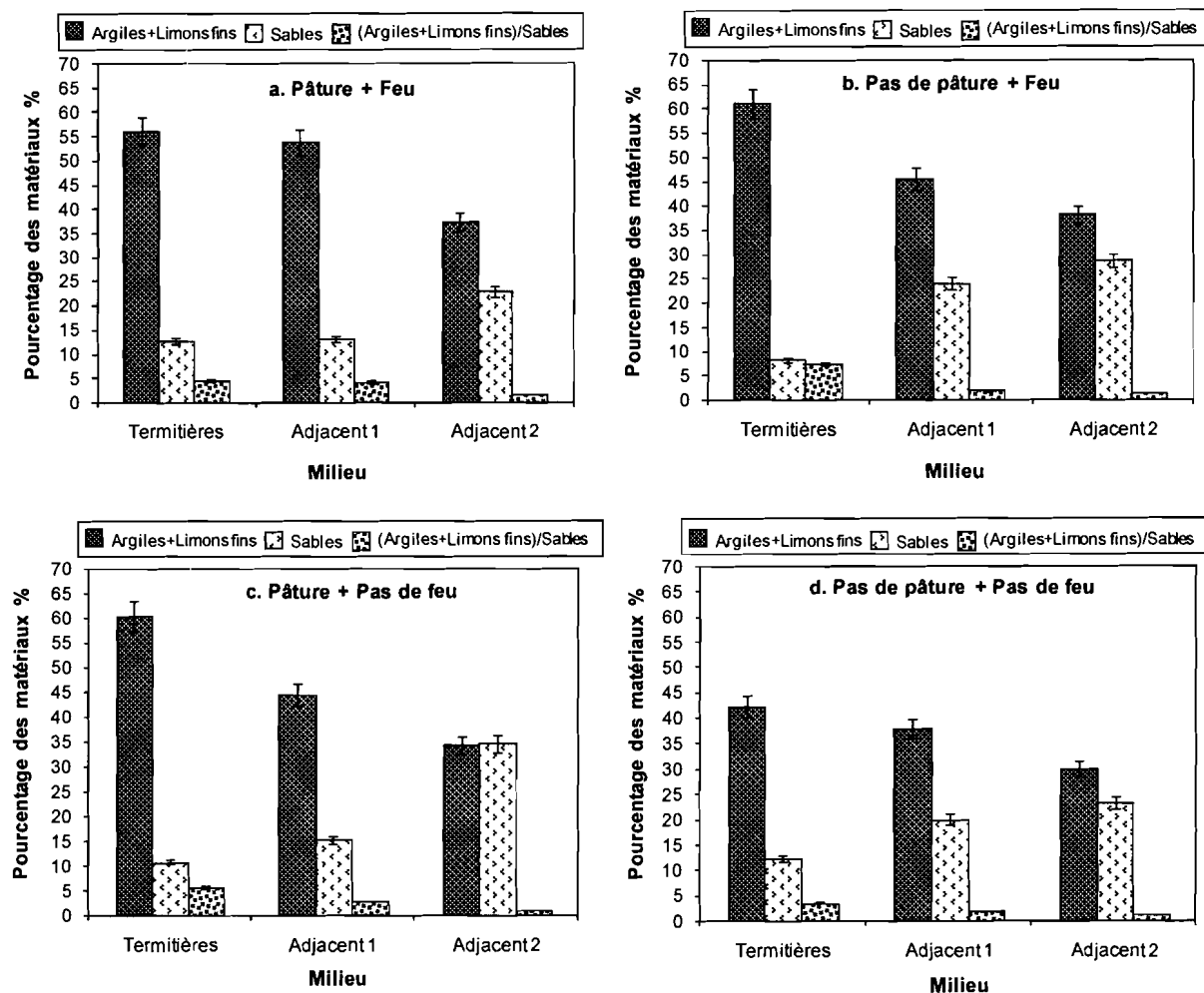
l'on s'éloigne de la termitière. L'activité de prélèvement des éléments fins par les termites apparaît influencée soit, par la présence des animaux ou par l'absence de feu précoce. Le rapport (argiles+limons fins)/sables est 5,59 sur la termitière et atteste une préférence pour les argiles et limons fins par les termites.

#### *3.1.1.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel*

L'analyse de la texture montre une prédominance des argiles-limons fins ( $60,88 \pm 0,53$  %) (**Figure 11.c**) dans les termitières comparativement au sol dont elle est érigée au sein de ces sous-parcelles. L'activité de prélèvement et l'incorporation des argiles et des limons par les termites apparaissent être influencées principalement par le feu au regard des autres sous-parcelles. Les sables (8,27%) sont presque absents dans la structure des termitières. Le rapport (argiles+limons fins)/sables est 7,36 et apparaît le plus élevé.

#### *3.1.1.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel*

La **figure 11.d** présente les variations des éléments fins et des sables dans les termitières et les sols adjacents. Le taux d'argiles et limons fins ( $42,33 \pm 12,45$  %) demeure élevé dans les termitières mais apparaît le plus faible comparativement aux termitières soumises aux perturbations. Le taux de sables ( $12,17 \pm 5,77$  %) est variable et le rapport (argiles+limons fins)/sables est 3,48. Les concentrations d'argiles et limons fins et des sables observées résultent de l'absence de toute activité d'apport d'éléments fins par les termites et de l'érosion continue des termitières abandonnées. L'érosion externe de la termitière se manifeste principalement par le lessivage de ces éléments fins.



**Figure 11 :** Variations des proportions (moyenne  $\pm$  erreur type) de matériaux des échantillons de sols selon le milieu et le traitement dans la forêt de Tiogo

### 3.1.2- Teneur en carbone (C) et azote (N) totaux, en phosphate assimilable (P) et en matières organiques totales (MOT)

L'analyse chimique effectuée porte sur les échantillons composites de 3 points de la termitière (dôme, interface dôme-cône, cône) et les sols adjacents entre 0-30 cm de profondeur. La teneur en matière organique des matériaux varie avec la distance à la termitière, adjacent 1 étant la zone située à 5 m de la termitière et adjacent 2 à plus de 5 m. L'examen des données combinées montre une teneur importante de C et N totaux, du P assimilable dans les termitières. La concentration observée de ces matières est élevée à la périphérie de la termitière et décroît avec la distance vers le sol adjacent 2. Le rapport C/N est de 11,81 sur les termitières, 15,20 au niveau du sol adjacent 1 et 12,58 sur adjacent 2. Ce rapport est plus faible dans les termitières et indique ainsi une transformation du C organique et une concentration importante de l'azote sur les termitières. Le rapport C/N le plus élevé est observé à la



périphérie des termitières. La teneur en matière organique, en C et N totaux et en P assimilable varie selon les traitements appliqués (**Figure 12**).

### *3.1.2.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel*

La proportion de la matière organique totale est plus importante dans la termitière et décroît lorsqu'on s'en éloigne (**Figure 12.a**). La teneur en C et N totaux, du P assimilable est invariable mais reste élevée dans les termitières et décroît avec la distance vers le milieu adjacent 2. Les teneurs en C et N observées indiquent un déficit de ces éléments dans les sols adjacents étudiés. Ces teneurs pourraient résulter des impacts marqués par les feux annuels. Le rapport C/N moyen observé est de 10,75 dans les termitières *Macrotermes*, 15,00 pour le sol adjacent 1 et 11,25 pour le sol adjacent 2. Le rapport C/N est plus faible dans les termitières et montre une transformation du C organique en C minéral.

### *3.1.2.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel*

La concentration de la matière organique, de C et N organiques totaux des termitières en milieu pâturé sans feu précoce est la plus faible comparativement à celles des milieux pâturés et brûlés. On observe une teneur élevée en C dans la périphérie de la termitière qui résulte d'une érosion externe marquée des termitières (**Figure 12.b**). Le rapport C/N est de 12 pour les termitières de *Macrotermes*, 14 pour le sol adjacent 1 et 11,50 pour le sol adjacent 2.

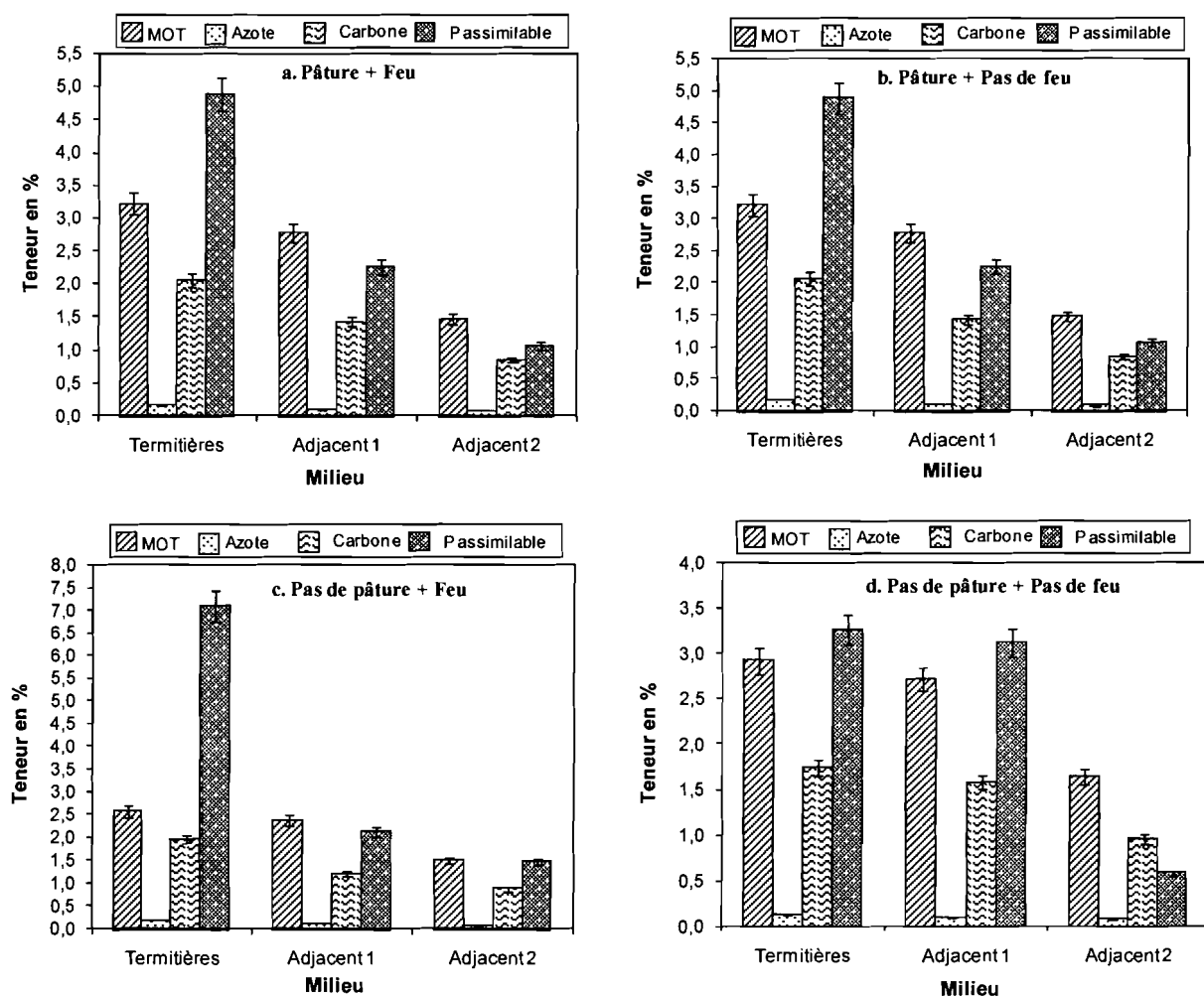
La concentration moyenne de P assimilable est très importante et pourrait être sous l'influence de la présence des animaux.

### *3.1.2.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel*

L'analyse de la **figure 12.c** montre une concentration élevée de matière organique, mais qui apparaît réduite par rapport aux termitières des milieux sous protection complète et sans aucune protection. Ceci s'expliquerait par une faible incorporation de salive par les termites pendant la construction des nids ou par une production de matière organique totale de moindre qualité. Par contre la teneur en C et N totaux reste importante sur les termitières par rapport au milieu adjacent. Les teneurs en C et N observées dans les sols adjacents montrent une déficience de ces éléments. L'application des feux annuels auraient un impact marqué sur la concentration de C et N organiques dans les sols.

Le rapport C/N est proche de 14 pour toutes les points : *Macrotermes* = 13,50, adjacent 1 = 15 et adjacent 2 = 14.

P assimilable atteint le pourcentage le plus important dans les termitières (7,09 ppm).



**Figure 12 :** Variation des teneurs en carbone, en azote, en matières organiques totales et en phosphore assimilable (moyenne  $\pm$  erreur type) dans les sols selon le milieu et le traitement dans la forêt de Tiogo

#### 3.1.2.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

La **figure 12.d** résume les variations de la teneur en matière organique, du C et N totaux et de P assimilable. La teneur en C et N est réduite sur la termitière et augmente dans le sol adjacent 1 contrairement à l'adjacent 2. Le rapport C/N est plus bas dans les 11 au niveau des termitières de *Macrotermes*, 17 pour sol adjacent 1 et 12,25 pour sol adjacent 2. La valeur 11 de C/N indique une bonne activité biologique dans les termitières. On constate que ce rapport est le plus faible de toutes les

termitières des sous-parcelles d'étude. Ces observations suggèrent une humification plus évoluée de la matière organique dans les sous-parcelles en absence de toute perturbation.

On note une faible concentration de P assimilable que sur les termitières soumises au feu annuel et à l'activité des animaux. La disponibilité du P assimilable semble être affectée dans de telles conditions de protection des termitières.

### 3.1.3- Teneur en cations échangeables, capacité d'échange cationique (C.E.C) et saturation des bases (S/T)

La somme des bases et la capacité d'échange cationique (C.E.C) sont plus élevées dans les termitières relativement au sol sur lequel elles sont construites selon les données combinées.

On remarque une décroissance des bases totales, de la capacité d'échange cationique et de la saturation des bases avec la distance et que l'on pourrait lier aux différents pourcentages des éléments fins. La teneur de  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  et  $\text{K}^+$  échangeables est remarquable dans les termitières mais décroît au fur et à mesure que l'on s'en éloigne. Le rapport Ca/Mg est de 2,77 pour *Macrotermes*, 1,91 pour Adjacent 1 et 2,62 pour Adjacent 2 et celui de K/Mg est *Macrotermes* = 0,47; Adjacent = 0,23 et Adjacent 2 = 0,10.

La valeur élevée de Ca/Mg sur la termitière semble être en faveur d'une végétation ligneuse abondante aussi bien que le rapport K/Mg dans les différents milieux.

#### 3.1.3.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

Le **tableau 11** montre que la teneur en bases totales, la capacité d'échange cationique (C.E.C) et les cations échangeables dominants sont invariablement plus élevées sur les termitières par rapport aux sols adjacents. La concentration de ces différents éléments décroît à mesure que l'on s'éloigne des termitières. Seul le  $\text{Ca}^{2+}$  est presque similaire dans les sols adjacents. Le taux de saturation des bases est aussi élevé sur les termitières.

Le rapport Ca/Mg est de 2,53 pour les termitières ; 1,61 pour adjacent 1 et 2,97 pour adjacent 2 et celui de K/Mg est 0,47 pour les termitières ; 0,17 pour adjacent 1 et 0,11 pour adjacent 2.

#### 3.1.3.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Dans ces sous-parcelles, les bases échangeables sont à leur valeur maximale aussi bien sur les termitières qu'à leur périphérie en comparaison avec celles observées au niveau des sols adjacents (**Tableau 11**). La capacité d'échange cationique et les cations dominants demeurent élevés sur les termitières tandis qu'ils décroissent avec la distance. La pâture des animaux aurait une influence sur

l'activité d'incorporation de cations échangeables des termites de la construction de leurs nids. La concentration des bases et de C.E.C observées à proximité des termitières dénotent d'un dépôt marqué de matériau des termitières sous l'influence de l'érosion ou de l'action d'autres organismes. Le taux de saturation des bases y est remarquable (86%) (**Tableau 11**). Le rapport Ca/Mg est 3,01 pour *Macrotermes* ; 2,94 pour Adjacent 1 et 2,31 pour Adjacent 2 et celui de K/Mg est *Macrotermes* = 0,45 ; adjacent = 0,36 et adjacent 2 = 0,07.

### 3.1.3.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

L'analyse du **tableau 11** révèle une variation de teneur en bases totales, en C.E.C. et cations dominants. On constate une baisse de bases totales sur les termitières par rapport à celles des milieux soumises au pâturage et aux pâturages et feu. Par contre la capacité d'échange cationique, la saturation des bases, le calcium et le potassium présentent les valeurs les plus élevées de toutes les termitières tandis que le magnésium décroît. Cette importante concentration serait influencée par le fort pourcentage du complexe argiles + limons fins observée dans ce milieu. On remarque que la somme des bases, la capacité cationique et les cations dominants restent invariablement élevés sur les termitières et s'amenuisent avec la distance. Le rapport Ca/Mg est 4,11 sur les termitières ; 1,60 sur adjacent 1 et 2,05 adjacent 2 ; et K/Mg est 0,72 ; 0,19 et 0,16 respectivement sur les termitières, adjacent 1 et adjacent 2.

### 3.1.3.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

Dans les sous-parcelles sous protection intégrale, (**Tableau 11**), on observe une décroissance de la teneur en bases échangeables, de la capacité d'échange cationique, le taux de saturation des bases et les dominants sur les termitières comparativement à celles des sous-parcelles soumises aux animaux et/ou au feu annuel. La somme des bases et C.E.C. sont légèrement inférieures à proximité des termitières qu'au sol adjacent 2 et le taux de saturation des bases ne présente pas de différence notable entre les trois milieux. En absence de toute perturbation, les termites semblent être moins actifs dans la construction ou la réparation des termitières. Ceci s'expliquerait soit par un nombre élevé de termitières abandonnées par leur constructeur soit par une érosion externe marquée à l'origine du lessivage du complexe argiles + limons fins. Le rapport Ca/Mg est 1,95 sur les termitières ; 2,10 sur le sol adjacent 1 et 2,38 sur adjacent 2 tandis que le rapport K/Mg est 0,32 ; 0,18 et 0,14 respectivement sur les termitières, adjacent 1 et adjacent 2.

**Tableau 11** : Variations des bases totales, de la capacité d'échange cationique et la saturation des bases (moyenne  $\pm$  erreur standard) des sols selon le milieu et le traitement dans la forêt de Tiogo

Traitements		Milieu	Bases (Cmol kg <sup>-1</sup> )	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	Cations dominants (Cmol kg <sup>-1</sup> )			Saturation %
					Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	
Pâturage	Feu	Termitières	13,18 $\pm$ 1,64	15,26 $\pm$ 1,62	8,28 $\pm$ 1,33	3,28 $\pm$ 0,39	1,54 $\pm$ 0,20	85,67 $\pm$ 4,33
		Adjacent 1	6,26 $\pm$ 0,49	8,56 $\pm$ 1,21	3,62 $\pm$ 0,12	2,24 $\pm$ 0,38	0,38 $\pm$ 0,03	78,50 $\pm$ 0,50
		Adjacent 2	3,73 $\pm$ 0,83	5,19 $\pm$ 0,47	2,53 $\pm$ 0,81	0,85 $\pm$ 0,26	0,10 $\pm$ 0,10	75,50 $\pm$ 21,00
	Pas de feu	Termitières	13,23 $\pm$ 3,99	15,91 $\pm$ 3,06	8,91 $\pm$ 2,56	2,96 $\pm$ 1,11	1,35 $\pm$ 0,33	81,00 $\pm$ 10,00
		Adjacent 1	12,70 $\pm$ 0,00	15,86 $\pm$ 0,00	8,66 $\pm$ 0,00	2,95 $\pm$ 0,00	1,06 $\pm$ 0,00	78,00 $\pm$ 0,00
		Adjacent 2	4,12 $\pm$ 0,63	5,56 $\pm$ 0,68	2,85 $\pm$ 0,46	1,23 $\pm$ 0,15	0,08 $\pm$ 0,01	73,83 $\pm$ 7,37
Pas de pâturage	Feu	Termitières	11,99 $\pm$ 5,91	18,84 $\pm$ 0,20	11,98 $\pm$ 2,28	2,92 $\pm$ 0,92	2,09 $\pm$ 0,29	90,00 $\pm$ 6,00
		Adjacent 1	4,47 $\pm$ 2,44	6,62 $\pm$ 2,72	2,55 $\pm$ 1,47	1,59 $\pm$ 0,92	0,31 $\pm$ 0,07	63,00 $\pm$ 11,00
		Adjacent 2	3,78 $\pm$ 0,52	5,89 $\pm$ 1,63	2,48 $\pm$ 0,78	1,21 $\pm$ 0,09	0,19 $\pm$ 0,19	63,75 $\pm$ 12,30
	Pas de feu	Termitières	8,94 $\pm$ 1,21	13,14 $\pm$ 0,81	5,31 $\pm$ 0,69	2,73 $\pm$ 0,26	0,88 $\pm$ 0,27	70,17 $\pm$ 6,29
		Adjacent 1	4,27 $\pm$ 4,27	6,13 $\pm$ 0,00	3,32 $\pm$ 0,00	1,58 $\pm$ 0,00	0,28 $\pm$ 0,00	70,00 $\pm$ 0,00
		Adjacent 2	4,51 $\pm$ 0,00	6,60 $\pm$ 0,00	2,93 $\pm$ 0,55	1,23 $\pm$ 0,55	0,17 $\pm$ 0,10	69,00 $\pm$ 13,50

### 3.2- Impact des traitements sur les propriétés des sols

Les résultats de l'analyse statistique de l'effet des pâtures et du feu précoce annuel sont présentés dans le **tableau 13**.

#### 3.2.1- Impact de la pâture des animaux

Les propriétés chimiques des sols ne sont pas significativement influencées par les activités de pâturage ( $P > 0,05$ ). L'apport de fumiers par les animaux à travers leurs déjections n'entraîne aucune variation significative de la teneur en matière organique totale, en C et N organique et P assimilable dans les sols (**tableau 12**). La capacité d'échange cationique, les bases échangeables et le taux de saturation ne montrent pas de variation statistiquement significative.

#### 3.2.2- Impact du feu précoce annuel

L'application régulière du feu précoce n'a pas d'impact significatif sur les propriétés chimiques des sols ( $P > 0,05$ ) (**Tableau 12**). La teneur en matière organique totale, en C et N organique et P assimilable des sols n'est pas statistiquement modifiée par le feu. Egalement la capacité d'échange cationique, les bases échangeables et le taux de saturation ne montrent pas de variation statistiquement significative.

#### 3.2.3- Impact du milieu

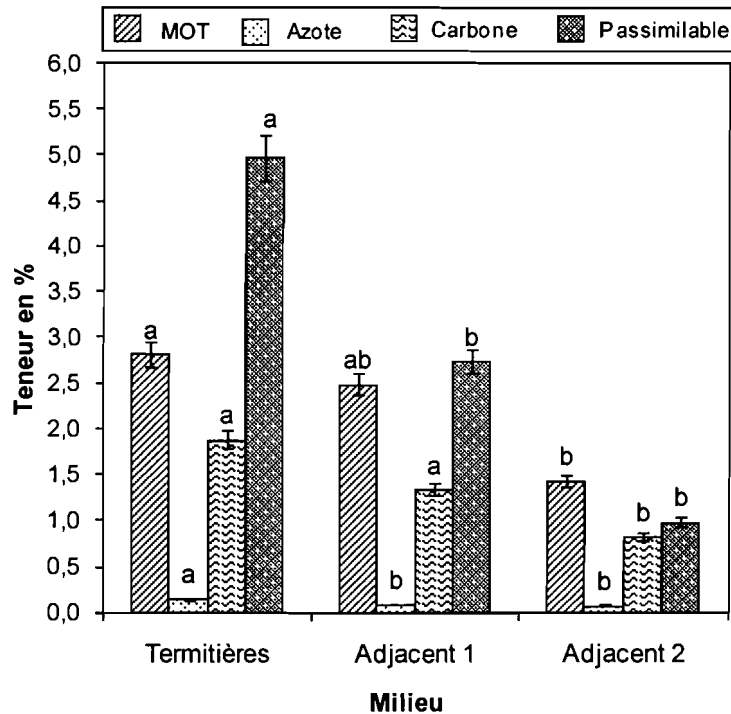
L'analyse du **tableau 12** montre que les teneurs sont significativement modifiées par la présence des termitières ( $P < 0,05$ ). La teneur en carbone et azote totaux est supérieure sur les termitières que dans les sols adjacents alors qu'elle n'est pas significativement différente entre les sols adjacents 1 et 2 (**Figure 13**). L'augmentation de cette teneur pourrait s'expliquer par l'existence de la végétation ligneuse sur les termitières. On note également que la teneur en matières organiques totales des termitières est similaire à celle du sol adjacent 1 mais plus élevée que celle du sol adjacent 2 ( $P < 0,05$ ).

La distribution des concentrations de P assimilable, la capacité d'échange cationique et en bases totales dans les sous-parcelles d'étude sont statistiquement différentes ( $P < 0,05$ ). Les comparaisons multiples HSD de Tukey, montrent que les moyennes de ces éléments sont plus élevées sur les termitières que dans les sols adjacents où les concentrations sont similaires (**Figure 13, Tableau 13**). Seul le taux de saturation en bases échangeables ne varie pas significativement ( $P > 0,05$ ) avec la présence des termitières.

**Tableau 12** : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) des propriétés chimiques des sols dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables	d.d.l.	F (valeur)	Probabilité
Pâturage	Matière organique totale (%)	1	0,11	0,751
	C organique (%)	1	0,04	0,848
	N organique (%)	1	0,16	0,691
	P assimilable (%)	1	0,05	0,829
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	1	0,30	0,586
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	1	2,78	0,122
	Saturation des bases (%)	1	1,59	0,230
Feu annuel	Matière organique totale (%)	1	0,30	0,592
	C organique (%)	1	0,10	0,947
	N organique (%)	1	1,26	0,269
	P assimilable (%)	1	0,14	0,714
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	1	0,22	0,638
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	1	0,23	0,642
	Saturation des bases (%)	1	0,15	0,703
Milieu	Matière organique totale (%)	2	11,99*	<b>0,001</b>
	C organique ((%))	2	18,77*	<b>0,0001</b>
	N organique (%)	2	6,47*	<b>0,004</b>
	P assimilable (%)	2	17,08*	<b>0,0002</b>
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	38,87*	<b>&lt;0,0001</b>
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	10,65*	<b>0,002</b>
	Saturation des bases (%)	2	1,52	0,256

\*Significatif à  $P < 0,05$  ; d.d.l = degré de liberté



**Figure 13** : Impact du milieu sur les teneurs en carbone, en azote, en matières organiques totales et en phosphore assimilable (moyenne  $\pm$  erreur type) dans la forêt de Tiogo

**Tableau 13** : Impact du milieu sur les bases totales, la CEC et le taux de saturation (moyenne (erreur type)) dans le sol de la forêt de Tiogo

Milieu	Bases (Cmol kg <sup>-1</sup> )	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	Cations dominants (Cmol kg <sup>-1</sup> )			Saturation%
			Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	
Termitières	11,68 a (1,34)	15,47 a (0,93)	8,26 a (0,95)	2,98 a (0,26)	1,41 a (0,18)	80,95 a (3,65)
Adjacent 1	6,24 b (1,32)	8,73 b (1,68 b)	3,78 b (0,95)	1,98 a b (0,32)	0,45 b (0,12)	71,83 a (4,84)
Adjacent 2	4,33 b (0,33)	6,18 b (0,47)	3,01 b (0,30)	1,15 b (0,11)	0,12 b (0,02)	70,89 a (3,82)

### 3.2.4- Impact des interactions

La distribution des teneurs en matière organique, en C et N totaux et P assimilable ne dépend pas significativement (**tableau 14**) des effets combinés des animaux, du feu et des termitières ( $P > 0,05$ ). Les interactions entre les variables, «pâturage» et «feu», entre «pâturage» et «termitière», entre «feu» et «termitière» et entre les variables «pâturage», «feu» et «termitière» n'ont pas d'influence significative.



**Tableau 14** : Impact des interactions (test F de Fisher) sur les propriétés chimiques des sols dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables	d.d.l.	F (valeur)	Probabilité
Pâtûre x Feu	Matière organique totale (%)	1	2,62	0,130
	C organique (%)	1	0,18	0,679
	N organique (%)	1	0,06	0,815
	P assimilable (%)	1	2,00	0,180
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	1	0,002	0,967
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	1	1,06	0,324
	Saturation des bases (%)	1	0,0004	0,984
Pâtûre x Milieu	Matière organique totale (%)	2	0,16	0,854
	C organique (%)	2	0,67	0,528
	N organique (%)	2	0,35	0,706
	P assimilable (%)	2	0,91	0,427
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	0,34	0,716
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	0,12	0,884
	Saturation des bases (%)	2	0,07	0,936
Feu x Milieu	Matière organique totale (%)	2	0,07	0,936
	C organique (%)	2	1,02	0,387
	N organique (%)	2	0,64	0,532
	P assimilable (%)	2	1,33	0,299
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	0,11	0,892
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	0,78	0,482
	Saturation des bases (%)	2	0,73	0,503
Pâtûre x Feu x Milieu	Matière organique totale (%)	2	0,28	0,760
	C organique (%)	2	0,04	0,958
	N organique (%)	2	0,10	0,904
	P assimilable (%)	2	1,09	0,364
	C.E.C. (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	0,60	0,554
	Bases totales (Cmol kg <sup>-1</sup> )	2	0,38	0,689
	Saturation des bases (%)	2	0,42	0,665

Seuil de signification = 0,05; d.d.l = degré de liberté

### 3.2.5- Corrélation entre les cations, les éléments fins et la matière organique

L'examen du **tableau 15** indique une forte corrélation statistiquement significative ( $P < 0,05$ ) entre les différentes variables avec des coefficients de corrélation qui varient entre  $r = 0,5$  et  $r = 1$ . Les valeurs négatives des coefficients de corrélation montrent que la concentration des variables étudiées décroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne des termitières.

Seul le pourcentage de sables est positivement corrélé à la distance (milieu).

La corrélation positive entre les teneurs en carbone et en azote totaux et le pourcentage de l'argile et de limons fins est hautement significative ( $P < 0,05$ ) tandis que le rapport C/N est significativement

corrélé aux limons fins seulement ( $P < 0,05$ ). La teneur en carbone et en azote totaux varie dans le même sens que le pourcentage d'argile et de limons fins d'où des valeurs élevées sur les termitières.

Le phosphore assimilable (P) est significativement corrélé ( $P < 0,05$ ) au pourcentage de l'argile et de limons fins. La teneur du P assimilable est positivement corrélée à celle du C et N totaux. Ce fait montre qu'une augmentation des teneurs en C et N entraîne une plus grande disponibilité du P assimilable dans le sol.

Les bases échangeables, en l'occurrence les cations dominants tels que  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  et la capacité d'échange cationique sont positivement liés à l'argile et aux limons fins, à C et N et la matière organique totale ( $P < 0,05$ ). La forte concentration des cations échangeables apparaît liée au pourcentage élevé d'argile dans le milieu.

Le taux de saturation des bases est positivement liée aux concentrations en argile, à la teneur en C et N, à P et à la MOT ( $P < 0,05$ ).

On note par ailleurs que C et N, P, MOT,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ , C.E.C et les bases sont significativement et négativement corrélés aux pourcentages de sables ( $P < 0,05$ )

**Tableau 15 :** Coefficients de corrélation de Spearman entre les variables étudiées (en %) des termitières et du sol adjacent dans la forêt de Tiogo

	Milieu	Argile	LF	Sables	C	N	C/N	P	MOT
<b>Milieu</b>	1,00								
<b>Argile</b>	-0,58*	1,00							
<b>LF</b>	-0,44*	0,18 ns	1,00						
<b>Sables</b>	0,86*	-0,63*	-0,43*	1,00					
<b>C</b>	-0,85*	0,51*	0,55*	-0,83*	1,00				
<b>N</b>	-0,82*	0,62*	0,49*	-0,80*	0,91*	1,00			
<b>C/N</b>	0,15 ns	-0,36 ns	0,48*	-0,01 ns	0,04 ns	-0,33 ns	1,00		
<b>P</b>	-0,81*	0,44*	0,54*	-0,82*	0,85*	0,70*	0,19 ns	1,00	
<b>MOT</b>	-0,78*	0,32 ns	0,53*	-0,68*	0,87*	0,79*	0,04 ns	0,68*	1,00
<b>Ca<sup>2+</sup></b>	-0,82*	0,73*	0,34 ns	-0,87*	0,86*	0,87*	-0,20 ns	0,78*	0,66*
<b>Mg<sup>2+</sup></b>	-0,81*	0,55*	0,45*	-0,78*	0,94*	0,90*	-0,05 ns	0,75*	0,80*
<b>K<sup>+</sup></b>	-0,88*	0,64*	0,17 ns	-0,85*	0,88*	0,81*	-0,28 ns	0,91*	0,645*
<b>C.E.C.</b>	-0,81*	0,68*	0,37 ns	-0,86*	0,86*	0,839*	-0,27 ns	0,82*	0,63*
<b>Bases</b>	-0,78*	0,65*	0,30 ns	-0,76*	0,86*	0,87*	-0,23 ns	0,71*	0,65*
<b>Saturation</b>	-0,32 ns	0,42*	0,11 ns	-0,39 ns	0,62*	0,59*	-0,14 ns	0,41*	0,44*

\*Corrélation significative à  $P < 0,05$  ; ns : non significative ; LF = Limons fins

#### 4- Discussion

La comparaison des échantillons de sols montre que le pourcentage d'argile et de limons fins est élevé dans les termitières mais décroît à mesure que l'on s'en éloigne. L'absence de données qui prennent en compte les effets des feux et de la pâture des animaux comme outils d'aménagement de formations naturelles sur les propriétés des sols de termitière de *Macrotermes subhyalinus* limite les comparaisons des résultats. Cependant, l'analyse générale montre que nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par Arshad (1982), Tano (1993), Maduakor *et al.* (1995), Ekundayo & Aghatise (1997), Ouédraogo (1997), Jouquet *et al.* (2002) et Duboisset (2003) excepté Hesse (1955) qui avait rapporté que le pourcentage de sables varie de 2 à 18 fois celui des argiles dans les termitières selon leur forme. Selon Lee & Wood (1971b) les agrégats des sols non modelés sont facilement dispersés que ceux des sols de termitières habitées. Le fort pourcentage d'argiles et de limons fins dans les termitières s'explique par la préférence de ces matériaux par les termites. Cette préférence de l'argile découle non seulement de la facilité de transport des grains par les ouvriers mais aussi par le rôle que l'argile joue dans la stabilité des termitières selon Jouquet *et al.* (2004).

Les termitières renferment une forte teneur en carbone et en azote par rapport aux sols adjacents et qui est positivement associée à l'argile et aux limons fins. Cette forte teneur en carbone et en azote s'explique par l'accumulation de matière organique fécale issue de la digestion et l'incorporation de salive par les termites pendant les activités de construction (Lee & Wood, 1971b). Les concentrations observées dans les sols adjacents découleraient de l'approvisionnement en matières organiques, en C, N et P assimilable par l'érosion des termitières. La modification de la composition physique et chimique par la remontée de matériaux prélevés dans les profondeurs du sol et l'incorporation de matière organique dans les nids épigés pendant leur construction et/ou leur réparation, la redistribution de ces éléments dans le sol adjacent confirment le rôle d'ingénieurs de sols des termites (Jouquet *et al.*, 2006). Des observations similaires ont été effectuées par Arshad (1982), Tano (1993), Maduakor *et al.* (1995), Ekundayo & Aghatise (1997), Ouédraogo (1997), López-Hernández (2001) et Jouquet *et al.* (2002). Par contre Miedema & Van Vuure (1977) ont montré que la teneur en carbone des termitières de *Macrotermes* était similaire à celle du sol adjacent. En ce qui concerne Jouquet *et al.* (2004), ils ont révélé que la teneur en carbone était significativement plus élevée dans le sol adjacent comparativement à la termitière.

La présence des ligneux en une densité importante contribuerait par la litière et le système racinaire à améliorer le stock de carbone et de l'azote sur les termitières tandis que leur proportion dans les sols adjacents est due à la présence des graminées (Abbadie *et al.*, 1992 ; Ouédraogo, 1997). Par la méthode

de simulation, Garnier *et al.* (2003) ont montré que la présence de paille augmente de 1,1 fois la teneur en N dans un sol nu.

L'association entre la matière organique et les particules fines résulte de la séquestration du C et de N par ces particules fines et stockés dans les termitières. C et N ainsi seront redistribués au niveau des sols adjacents par le lessivage des termitières.

Quant aux différentes concentrations de bases, elles proviendraient des éléments minéraux présents dans les aliments des termites (Miedema & Van Vuuru, 1977 ; Jouquet *et al.*, 2004) et qui sont susceptibles de retourner et de s'accumuler dans les sols.

Le taux de saturation des bases également est plus élevé dans les termitières comparativement aux sols adjacents. La variation de ce taux est liée au pourcentage d'argiles et limons fins dans les termitières (Lee & Wood, 1971b). Les présentes observations sont similaires à celles de nombreux auteurs dont Miedema & Van Vuuru (1977), Arshad (1982), Duboisset (2003).

Le rapport C/N varie entre 10 et 14 sur les termitières, entre 14 et 17 à la périphérie et entre 11 et 14 pour le reste de la savane. La variation de ce ratio résulte du lessivage ou l'érosion du carbone des termitières et de son accumulation en zone périphérique. Cette zone semble être principalement un milieu d'accumulation pour le carbone dont la teneur avoisine celle des termitières. Avec un faible ratio C/N, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* constituent des complexes stables formés par la combinaison de matières organiques et d'argiles. Un tel ratio dénote également d'une qualité convenable de la matière organique présente dans les sols de termitières.

Concernant la périphérie des termitières le pourcentage des éléments fins, la teneur en carbone et en azote, et les cations échangeables observés présentent des valeurs intermédiaires entre les termitières et le reste de la savane. La périphérie des termitières du milieu d'étude est marquée par la rareté de végétation ligneuse et la strate herbacée y est peu abondante. Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par Duboisset (2003) en milieu agricole. Maduakor *et al.* (1993) ont noté dans une savane au Nigéria que le calcium était positivement associé à l'argile, aux limons et au carbone organique dans les termitières mais aux sables dans le sol adjacent tandis que le magnésium et le potassium étaient positivement liés aux sables dans les 2 types d'échantillons de sol.

Il n'y a pratiquement pas de travaux qui comparent les effets du feu et/ou du pâturage sur les propriétés physiques et chimiques des sols de termitières épigées. Par conséquent, les présents résultats ne pourront pas être comparés à la littérature mais constituent une nouvelle vue sur cet aspect. Le passage régulier du feu précoce et les activités des animaux n'influencent pas significativement les propriétés physiques et chimiques des sols. Soit l'intensité du feu précoce n'est pas suffisante pour brûler toute la matière organique stockée dans les sols au sein de la forêt, soit la présence des termitières contribue au

maintien du niveau actuel des particules organiques. L'expansion du feu vers les termitières est limitée à la base des termitières du fait de la rareté de combustibles. La discontinuité du tapis herbacé n'est favorable à l'attraction des termitières par les animaux en quête de nourriture.

## 5- Conclusion

Il ressort que l'application du feu précoce annuel et la pâture des animaux ne modifient pas les propriétés granulométriques et chimiques des sols.

Les termitières présentent une richesse considérable en carbone et en azote totaux avec la plus faible valeur de C/N. Les valeurs de C/N attestent une meilleure évolution de la matière organique sur ces termitières.

La disponibilité du phosphore assimilable est améliorée par une augmentation des matériaux fins et de matières organiques dans les sols.

Les cations échangeables, la capacité d'échange cationique restent les plus élevés sur les termitières par rapport aux sols adjacents.

L'absence d'effet significatif de feu et de la pâture des animaux fait remarquer que les termitières jouent un rôle tampon sur la composition chimique des sols en milieu de savane. Les termitières constituent des réserves de nutriments disponibles qui au fil du temps seront redistribués par l'érosion des termitières.

L'examen du sol adjacent met en évidence l'apport de matériaux fins engendré par l'érosion des termitières vers leur périphérie. Cet apport entraîne une modification de proportions des éléments fins et chimiques et permet donc d'améliorer la fertilité de la périphérie des termitières. Au cours de leurs activités de construction de nids, les termites créent des zones de transition entre les termitières et le reste de la savane et où le sol présente des propriétés physiques et chimiques intermédiaires.

L'impact des modifications localisées des termites sur les propriétés des sols dépend de l'étendue de la surface couverte par la base des termitières, du volume de matériaux remontés et disponibles et du rythme auquel ces matériaux sont redistribués par l'érosion des termitières. Ces matériaux sont érodés à un volume annuel de moins de 2% (Pomeroy, 1983) et redistribués ont un effet local bénéfique pour les sols pauvres et pour la végétation en place.

---

## CHAPITRE IV. VEGETATION LIGNEUSE ADULTE DES TERMITIERES ET DU MILIEU ADJACENT

### 1- Introduction

Comme source d'hétérogénéité environnementale, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* sont des structures caractéristiques des régions tropicales et subtropicale (Harris, 1966 ; Lee & Wood, 1971a). Elles abondent dans les écosystèmes savanes aussi bien que dans les espaces agricoles avec des systèmes de jachère agro-forestière. Certaines termitières sont occupées par des termites et d'autres sont abandonnées mais leur structure demeure sur une longue période, voire des décennies. Elles présentent diverses formes et tailles, selon le type de sol où elles sont érigées et selon le degré de leur érosion. Au cours de leurs activités de construction de nids et de recherche de nourriture, les termites *Macrotermes subhyalinus* modifient considérablement la structure des horizons superficiels du sol. Ils l'enrichissent en argile et en limon fin comme démontré dans le **chapitre III**, facilitent la pénétration des racines des plantes (Tano, 1993 ; Konaté *et al.*, 1999) et constituent ainsi des réserves d'éléments nutritifs pour les espèces ligneuses dont la productivité est améliorée.

En conséquence, les ingénieurs des écosystèmes de Jones *et al.* (1994) créent des îlots de sols fertiles qui sont des biotopes sûrs pour une meilleure croissance des espèces ligneuses qui s'y implantent. Les associations en buissons ou bosquets apparaissent remarquables dans les paysages où se développent les termitières de *Macrotermes subhyalinus*. La composition spécifique des ligneux de ces buissons et leur physionomie changent d'une zone phytogéographique à une autre (Glovers *et al.*, 1964 ; Fanshawe, 1968 ; Guinko, 1984 ; Fleming & Loveridge, 2003).

D'autre part, les facteurs anthropiques tels que les feux de brousse et la pression des animaux interfèrent avec l'hétérogénéité des paysages et affectent la diversité spécifique de la végétation ligneuse, aussi bien que sa distribution spatiale (Bachelet *et al.*, 2000 ; Sawadogo *et al.*, 2005).

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer l'effet des termitières de *Macrotermes subhyalinus* sur la composition floristique et la structure de la végétation ligneuse comparées à leur milieu environnant dans une savane soudanienne soumise à un régime contrôlé de feu précoce annuel. Notre hypothèse est que les termitières épigées jouent un rôle majeur dans la diversité, la distribution spatiale et la structure des ligneux au sein de cet écosystème.

## 2- Méthodologie

### 2.1- Dispositif d'étude

L'étude s'est déroulée dans la forêt classée de Tiogo sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus* localisées dans 16 sous-parcelles expérimentales de 50 m x 50 m, disposées en split-plot. La **figure 6** du **Chapitre 2** présente les détails sur les 16 sous-parcelles d'étude. Trois types de traitements ont été comparés:

- ✓ Pâtture *versus* pas de pâture dans N = 4 sous-parcelles ;
- ✓ Feu *versus* pas de feu dans N = 4 sous-parcelles ;
- ✓ Termitière *versus* milieu adjacent dans N = 4 sous-parcelles.

Les feux précoces y sont appliqués annuellement à la fin de la saison pluvieuse en fin octobre début novembre, et où l'humidité de la strate herbacée avoisine 40%. Les sous-parcelles non clôturées sont parcourues par les bétails et aussi par des herbivores sauvages. La capacité de charge du bétail dans la forêt est estimée à 1,4 Unité de Bétail Tropical par hectare (UBT ha<sup>-1</sup>) (Sawadogo, 1996) et la pression du pâturage à 50% de cette capacité (Sawadogo *et al.*, 2005).

### 2.2- Echantillonnage de la végétation ligneuse

L'examen de la végétation ligneuse porte d'abord sur la composition floristique des 168 termitières de *Macrotermes* spp. colonisées (cf. **Chapitre II**). Les premières observations sont basées sur la présence/absence et la fréquence d'occurrence des espèces pour énumérer les espèces ligneuses confinées à ces microhabitats.

L'étude de la diversité spécifique et de la structure se focalise sur l'impact de l'hétérogénéité spatiale créée par les termitières sur la végétation ligneuse adulte dans les 16 sous-parcelles (soit 16 x 0,25 ha) sous traitements. Selon Couteron & Kokou (1997), Couteron *et al.* (2000) et les observations effectuées, les individus ligneux dont la hauteur totale est supérieure ou égale à 1,50 m ont été considérés comme des adultes car ils sont susceptibles de produire des semences. Des paramètres dendrométriques sont utilisés pour caractériser la structure des peuplements ligneux sur les termitières et dans les milieux adjacents.

Tous les inventaires ont été effectués pendant la saison pluvieuse en juin, juillet et août 2003.

Sur l'ensemble du dispositif (**Figure 6, Chapitre II**), tous les individus ligneux présents sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus* ont été recensés par espèce de façon exhaustive. Au vu de l'aspect extérieur de la termitière, deux parties ont été distinguées au cours du recensement. Il s'agit du sommet ou le dôme et de la partie basale ou cône d'érosion afin d'étudier la distribution spatiale



des ligneux. La distinction de l'une ou l'autre de ces deux parties caractérise l'état de l'érosion externe des termitières sous l'effet des facteurs environnementaux tels que le vent, les eaux de pluie.

A cause de l'hétérogénéité spatiale créée par les termitières dans les sous-parcelles, 3 grands milieux ont été distingués : termitière (dôme + cône d'érosion), adjacent 1 et adjacent 2. Le milieu adjacent 1 est l'environnement immédiat ou proximité des termitières. Il est déterminé comme étant un anneau de 5 m de rayon ou 10 m de diamètre et dont le centre est l'ensemble de la termitière avec ou sans végétaux. Le milieu adjacent 2 est constitué par le reste de la sous-parcelle.

Selon la situation de leur base, lorsqu'un individu ligneux se trouve à cheval sur 2 milieux, il est considéré comme étant sur le milieu qui supporte plus de 50 % de sa base.

Cependant, les espèces identifiées sur des vestiges de termitières au sein des sous-parcelles ont été considérées au compte des milieux adjacents à cause des limites imprécises entre les termitières et les milieux adjacents.

### 2.2.1- Paramètres mesurés

Pour chaque individu rencontré dans les sous-parcelles d'étude et dont la hauteur est supérieure ou égale à 1,50 m, il a été mesuré :

- la hauteur totale, à l'aide deux perches de 7 m et 8 m, graduée tous les 50 cm. Pour les individus multicaules, seule la tige la plus haute est mesurée ;

- les circonférences de base à 20 cm au dessus du sol car les individus présentent des ramifications suffisamment hautes. Ces mesures de circonférence ont été établies à l'aide de ruban souple gradué à l'instar de Poupon (1980), Anonyme (1989) et Ouédraogo (1997) ;

- Le nombre des individus par espèce. L'espèce et la famille de chaque individu ont été identifiées selon Nikolov (1996), Arbonnier (2000) et Bosch *et al.* (2002) et la nomenclature a été mise à jour suivant International Plant Names Index (2004).

### 2.2.2- Calculs de surfaces

La base de la termitière qui correspond à la base du cône d'érosion a été assimilée à un cercle régulier suivant Meyer *et al.* (2000) et calculée comme au **Chapitre II**. Pour ces estimations de surfaces, les formules ci-dessous ont été utilisées (Robert, 2006) :

#### Surface des milieux :

$$\text{Termitières : } S_T = \pi \times [(D1 + D2)/4]^2$$

$$\text{Adjacent 1 : } S_{adj 1} = [\pi \times [(D'1 + D'2)/4]^2] - [\pi \times [(D1 + D2)/4]^2]$$

$$\text{Adjacent 2 : Surface de la parcelle (2500 m}^2\text{) - (S}_T\text{ + S}_{adj 1}\text{)}$$

Avec  $D'1$  et  $D'2$  = diamètres perpendiculaires et  $(D'1 + D'2)/2$  = diamètre moyen de l'anneau depuis le sommet de la termitière jusqu'à 5m de part et d'autre du bosquet (termitière + végétation).

## 2.3- Analyse des données

### 2.3.1- Diversité spécifique des ligneux

La composition spécifique de la végétation ligneuse adulte présente est basée sur la combinaison des données recueillies sur toutes les termitières inventoriées d'une part et sur l'ensemble des 16 sous-parcelles d'autre part. Elle est basée sur la présence/absence des espèces durant la période d'inventaire en 2003. La combinaison de ces données a permis d'établir la liste des espèces énumérées sur les termitières. La composition spécifique des milieux adjacents a été établie à partir des 16 sous-parcelles d'étude uniquement.

Le genre, la famille et le nom des espèces des ligneux et leur occurrence ont été notées sur les termitières et les milieux adjacents. La diversité spécifique a été évaluée par la richesse spécifique des ligneux qui correspond au nombre total des espèces observées et par des indices de diversité.

La richesse spécifique a été analysée graphiquement à l'aide des courbes de raréfaction au sein des sous-parcelles selon la méthode décrite par Magurran (2004). Ces courbes sont obtenues à partir du nombre des espèces observées en fonction du nombre cumulé des individus échantillonnés. Les estimateurs non paramétriques de Jackknife basés sur la présence/absence pour Jackknife 1 et l'abondance des espèces pour Jackknife 2 ont également été utilisés pour évaluer la richesse spécifique totale des ligneux dans ces sous-parcelles (Chiarucci *et al.*, 2003 ; Magurran, 2004). Selon Chadzon *et al.* (1998) les estimateurs de la richesse spécifique de Jackknife informent mieux sur la diversité spécifique des ligneux au sein d'une formation de savane. Les courbes de raréfaction et les estimateurs de richesse spécifique de Jackknife ont été obtenus à l'aide du programme informatique EstimateS 8,00 (Colwell, 2006) et les formules suivantes ont été utilisées pour Jackknife :

Jackknife 1 (basée sur l'abondance des espèces) :

$$S_{Jack1} = S_{obs.} + Q_1 \left( \frac{m - 1}{m} \right)$$

Jackknife 2 (basé sur la présence/absence des espèces) :

$$S_{Jack2} = S_{obs.} + \left[ Q_1 \left( \frac{2m - 3}{m} \right) - Q_2 \left( \frac{(m - 2)^2}{m(m - 1)} \right) \right]$$

Avec  $S_{\text{Jack}}$  = richesse spécifique estimée et « Jack » est remplacé dans la formule par le nom de l'estimateur Jackknife 1 ou Jackknife 2 ;

$S_{\text{obs}}$  = nombre total d'espèces observées sur l'ensemble des milieux ;

$M$  = nombre total des termitières de *Macrotermes subhyalinus* et les milieux adjacents;

$Q_i$  = nombre d'espèces apparaissant exactement dans  $i$  milieux ( $Q_1$  = fréquence des singletons,  $Q_2$  = fréquence des doublets).

L'utilité des courbes de raréfaction et des estimateurs de diversité spécifiques a été démontrée par de nombreux auteurs dont Butler & Chadzon (1998), Chadzon *et al.* (1998), Chiarucci *et al.* (2003) et Konaté *et al.* (2005) dans l'évaluation de la richesse spécifique et la distribution de l'abondance des éléments biologiques dans des écosystèmes naturels. Magurran (2004) et Buckland *et al.* (2005) déconseillent l'utilisation de l'indice de Shannon à cause de sa sensibilité à l'abondance relative des espèces rares dans un milieu soumis à des perturbations (Magurran & Phillip, 2001).

Pour comparer la diversité spécifique entre les termitières et les milieux adjacents, la densité spécifique des ligneux a été calculée à l'unité de 100 m<sup>2</sup> de surface de milieu à l'image de Tano & Lepage (1993) et Ouédraogo (1997). L'unité de 100 m<sup>2</sup> de surface a été utilisée car la superficie des microhabitats échantillonnés à savoir la surface de base des termitières, la superficie des milieux adjacents sont inégales. En outre, le fait que la surface de base des termitières et celle du milieu adjacent 1 n'atteignent pas 1 hectare de milieu, nous a conduit à ramener la surface du milieu adjacent 2 à 100 m<sup>2</sup>. Cette unité de 100 m<sup>2</sup> de microhabitat permet de comparer les milieux entre eux en admettant que leur superficie est identique.

Les indices de diversité  $H'$  de Shannon et  $D_{Mg}$  de Margalef et de la régularité de distribution des espèces  $J'$  ont été calculés pour évaluer la diversité spécifique et la distribution des espèces des ligneux pour la période des inventaires c'est-à-dire de juin à août 2003. Ces indices expriment la contribution relative des espèces au sein d'un peuplement végétal selon Magurran (1988) et Zar (1999). Les formules ci-dessous proposées par ces auteurs ont été utilisées :

Indice de Shannon  $H' = (n \text{ Log } n - \sum f_i \text{ Log } f_i) / n$ .

Margalef index  $D_{Mg} = (S-1) / \text{Log } (n)$

Avec  $n$  = nombre total des individus ligneux ;

$f_i$  = nombre total des individus de l'espèce  $i$  et  $\text{Log}$  : logarithme népérien

$S$  = nombre total des espèces ;

L'indice  $J'$  de régularité de Piélou (1966) revu par Shannon (Zar, 1999) est utilisé pour indiquer la distribution des abondances des espèces dans un échantillon donné selon la méthode suivante :

Indice de régularité de Shannon :  $J' = H'/\text{Log } S$

$\text{Log } S$  : exprime la diversité maximale de Shannon,  $H'_{\max}$

Selon Magurran (1988) et Krebs (1999) l'indice de diversité de Shannon fournit une mesure rigoureuse de diversité qui est moins biaisée par la taille des échantillons que par l'abondance d'une espèce donnée tandis que l'indice de Margalef fournit une mesure de richesse spécifique normalisée pour la taille de l'échantillon.

Cette méthode de description des communautés végétales en plus de l'étude de la physionomie qui figure parmi tant d'autres, est la plus usitée (Krebs, 1999 ; Couteron *et al.*, 1996 ; Teketay, 1997).

### 2.3.2- Structure des ligneux

Pour caractériser la structure du peuplement des ligneux sur les termitières et les milieux adjacents, la densité moyenne  $D$  et la surface terrière moyenne  $G$  et la hauteur moyenne  $H$  des individus ont été calculées et comparées entre les trois milieux.

Pour comparer nos données à celles recueillies par Nouvellet & Sawadogo (1995), 2 catégories principales de ligneux ont été distinguées selon leur circonférence de base (cbh) à 1,30 m au dessus du sol. Il s'agit :

- des individus ligneux dont la circonférence de base à 1,30 m est égale ou supérieure à 10 cm.

Au cours de leurs travaux de catégorisation des ligneux, les individus de cette circonférence ont été désignés par ces auteurs comme les plus gros d'où notre expression de « gros individus » ;

- des individus ligneux dont la circonférence de base à 1,30 m est strictement inférieure à 10 cm considérés dans la présente étude comme de « petits individus ».

La surface terrière a été calculée selon la formule suivante :  $G = C^2/4\pi$  avec  $C$  = circonférence de base. La hauteur totale  $H$  est la valeur lue directement sur la perche.

$D_g$  et  $D_p$  désignent respectivement la densité du peuplement des gros et petits individus,  $G_g$  et  $G_p$  leur surface terrière et  $H_g$  et  $H_p$  leur hauteur.

### 2.3.3- Analyse statistique des données

Des analyses statistiques ont été effectuées pour évaluer l'impact des traitements et des milieux sur les caractéristiques des ligneux. A cet effet, des analyses de variances ont été utilisées pour tester l'impact de l'état actif ou abandonné des termitières, l'impact de la pâture des animaux, du feu précoce annuel, l'impact des blocs et du type de milieu sur la diversité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux au seuil de signification de 5 % selon Zar (1999) et Underwood (2002). Seules les données brutes de la densité des « gros » et « petits » individus ont été transformées par la fonction

logarithme décimal,  $\log(x+1)$  pour uniformiser la distribution des fréquences. La valeur 1,00 a été ajoutée à cause des valeurs 0,0 densité. La hauteur moyenne H des individus a été calculée pour chaque milieu mais exclues des tests de comparaison à cause de l'inégalité des surfaces échantillonnées et qui n'ont pas été homogénéisées à cet effet. L'analyse de variances multifactorielles a été exécutée suivant le modèle linéaire généralisé (GLM) :

$$Y_{ijkl} = \mu + \beta_i + G_j + F_k + M_l + \beta G_{ij} + \beta F_{ik} + \beta M_{il} + GF_{jk} + GM_{jl} + FM_{kl} + \beta GFM_{ijkl} + GFM_{jkl} + e_{ijkl}$$

où  $Y_{ijkl}$  est la variable de réponse pour les paramètres ;  $\beta_i$  = effet des blocs  $i$  (réplications) ;  $\mu$  = la moyenne de l'ensemble ;  $G_j$  = effet des pâtures  $j$  (les deux grandes parcelles principales) ;  $F_k$  = effet des feux précoces  $k$  (les 8 sous-parcelles) ;  $M_l$  = effet du milieu  $l$  (*Macrotermes* et adjacent).

Les paramètres  $G_j$ ,  $F_k$ ,  $M_l$  et leurs interactions sont analysés comme des facteurs invariables. Les comparaisons multiples ont été réalisées par le test HSD de Tukey (Dobson, 1990 ; Zar, 1999) pour détecter les différences entre les traitements.

Les courbes de rarefaction ont été générées par MINITAB 14 et les histogrammes de hauteur par Excel 2007. Les analyses statistiques ont été effectuées avec SPSS 11,01 pour Windows.

### 3- Résultats

#### 3.1- Composition floristique de la végétation termitique

Un total de 72 espèces ligneuses différentes (**Tableau I, Annexe II**) ont été inventoriées sur les 168 termitières de *Macrotermes* spp. Ces espèces correspondent à une densité totale de  $217 \pm 50$  (erreur type) aux 100 m<sup>2</sup> de surface de termitières. Soixante huit espèces sont présentes dans le milieu soumis au pâturage tandis que le milieu protégé des animaux renferme 66 espèces. Concernant les fréquences d'occurrence, une trentaine d'espèces paraissent dominantes avec une fréquence relative d'occurrence supérieure ou égale à 25 %. Les 72 espèces identifiées se regroupent en 26 familles et 55 genres. Les familles des Mimosaceae, des Combretaceae et des Caesalpinaceae dominent sur les termitières respectivement avec 10 espèces, 10 et 7 espèces.

#### 3.2- Diversité floristique des ligneux adultes

La diversité spécifique est déterminée par la richesse spécifique et l'abondance relative des espèces sur les termitières et le milieu adjacent. Elle est basée sur le nombre d'espèces observée et le nombre théorique des estimateurs de Jackknife. Cette partie examine la végétation ligneuse adulte de hauteur  $\geq 1,50$  m.

### 3.2.1- Richesse spécifique des ligneux

Au total 61 espèces sont rencontrées sur 28 termitières et leurs milieux environnants dans les 16 sous-parcelles. Selon le **tableau 16**, 54 espèces ont été notées sur les termitières qui occupent seulement 5% du milieu contre 44 espèces dans le milieu adjacent 1 et 58 dans le milieu adjacent 2.

La **figure 14** présente les courbes de raréfaction des espèces ligneuses pour les 3 milieux en fonction du nombre d'individus ligneux. Les nombres des espèces ligneuses observé et estimé Jackknife 1 augmentent avec le nombre d'individus ligneux échantillonnés et atteignent un plateau dans les différents microhabitats.

L'estimateur Jackknife 1 montre une richesse spécifique totale de 66 espèces, 61 sur les termitières tandis que l'estimateur Jackknife 2 génère 59 et 64 espèces dans les milieux adjacents 1 et 2 (**Tableau 16**).

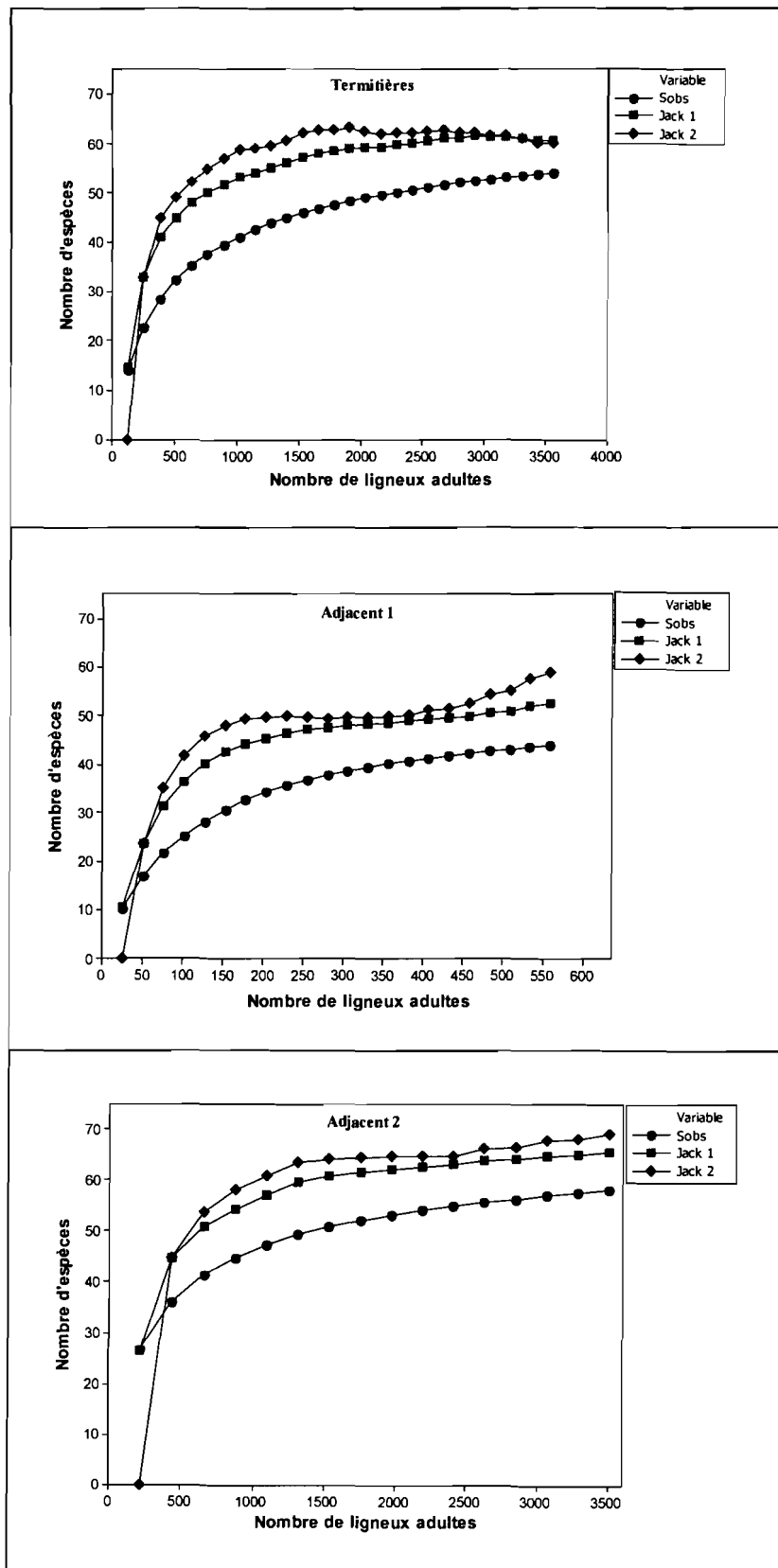
Quarante espèces soit 61% sont communes entre les termitières et le milieu adjacent 1 (**Tableau II, Annexe II**). Quatorze espèces (ou 23% du total) sont observées uniquement sur les termitières comparativement au milieu adjacent 1 et 4 espèces (7%) seulement dans ce milieu adjacent 1. Quarante neuf espèces (ou 80%) ont été observées dans les milieux termitières et adjacent 2 alors que 10 espèces ont été observées seulement sur les termitières par rapport à ce milieu.

### 3.2.2- Indices de diversité spécifique

Les valeurs de l'indice  $H'$  de Shannon est presque identique pour les termitières et le milieu adjacent 1 tandis que la valeur de l'indice  $J'$  de Régularité (Evenness) est similaire pour tous les milieux et tend vers 1,00 (**Tableau 16**). Les valeurs de l'indice  $D_{Mg}$  de Margalef montrent une différence entre les termitières et les milieux adjacents. Les termitières présentent une valeur intermédiaire.

**Tableau 16** : Richesse spécifique et indices de diversité des ligneux adultes (moyenne  $\pm$  écart type) dans les 16 sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Paramètres	Milieu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
N	16	16	16
Surface échantillonnée	2047,75	5718,65	32233,60
Espèces observées (Sobs)	54,00 $\pm$ 1,67	44,00 $\pm$ 3,66	56,00 $\pm$ 2,58
Jackknife 1	60,75 $\pm$ 3,29	52,59 $\pm$ 2,64	61,60 $\pm$ 2,30
Jackknife 2	60,10 $\pm$ 0,0	59,04 $\pm$ 0,0	63,60 $\pm$ 0,0
Indice de Shannon $H'$	2,05 $\pm$ 0,46	1,58 $\pm$ 0,73	2,66 $\pm$ 0,25
Indice de Régularité $J'$	0,79 $\pm$ 0,15	0,70 $\pm$ 0,27	0,81 $\pm$ 0,06
Indice de Margalef $D_{Mg}$	3,33 $\pm$ 0,98	2,44 $\pm$ 1,18	4,85 $\pm$ 0,74



**Figure 14 :** Courbes de raréfaction des espèces ligneuses adultes des termitières et des milieux adjacents dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo



### 3.2.3- Composition floristique

Au total 22 familles et 46 genres ont été identifiés dans le milieu d'étude. Parmi ces familles, les Mimosaceae, les Combretaceae et les Caesalpiniaceae sont les familles les plus représentées avec respectivement 9, 9 et 6 espèces. Les familles des Apocynaceae, des Capparaceae, des Ebenaceae, des Opiliaceae et des Sapindaceae ont été notées uniquement sur les termitières comparées au milieu adjacent 1 (**Tableau II, Annexe II**). Les fréquences relatives au niveau des familles révèlent que la famille des Combretaceae domine avec une fréquence relative de 39% sur les termitières (adjacent 1 = 33% et adjacent 2 = 38%), suivie par les Rubiaceae 16% (versus 6% et 6%) et les Tiliaceae 13% sur les termitières (versus 3% et 3%). La famille des Mimosaceae montre une fréquence relative de 9% sur les termitières et 23% et 21% dans les milieux adjacents.

Les espèces telles que *Allophyllus africanus*, *Baissea multiflora*, *Boscia senegalensis*, *Cadaba farinosa*, *Capparis sepiaria*, *Diospyros mespiliformis*, *Maerua angolensis*, *Opilia celtidifolia*, *Saba senegalensis* et *Tamarindus indica* sont totalement absentes dans le milieu adjacent 1 et les espèces *Boscia senegalensis* et *Flueggea virosa* sont observées dans le milieu adjacent 2. Parmi les 46 genres identifiés, seuls *Annona*, *Lonchocarpus* et *Xeroderris* sont représentés uniquement dans les milieux adjacents par les espèces *Annona senegalensis*, *Lonchocarpus laxiflora*, *Xeroderris stuhlmannii*.

### 3.3- Diversité spécifique des ligneux selon les traitements

#### 3.3.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

Dans ces parcelles, la richesse et la diversité spécifiques des ligneux varient beaucoup entre les milieux (**Tableau 17**). Les termitières ont une richesse et une diversité spécifiques plus élevées comparativement aux milieux adjacents. La présence des termitières de *Macrotermes subhyalinus* dans un environnement perturbé accroît la richesse spécifique des ligneux au regard de la densité spécifique et des valeurs des estimateurs de Jackknife des termitières.

La valeur des indices de diversité  $H'$  de Shannon et  $D_{Mg}$  de Margalef est plus élevée dans le milieu adjacent 2. Cependant, la valeur de l'indice  $J'$  de régularité est similaire pour les termitières et le milieu adjacent 2 et tend vers 1,00.

#### 3.3.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Selon le **tableau 17** les termitières présentent une richesse spécifique intermédiaire entre celle des milieux adjacents 1 et 2. La valeur des estimateurs de diversité spécifique de Jackknife 1 est également intermédiaire. La valeur de l'estimateur Jackknife 2 exprime que le nombre d'espèces

potentiel le plus élevé sur les termitières soit 58 espèces contre 45 et 55 espèces sur les milieux adjacents 1 et 2 respectivement. La densité spécifique des ligneux est également élevée sur les termitières soit 4 espèces/100 m<sup>2</sup> et décroît au fur et à mesure que l'on va vers les milieux adjacents.

La valeur des indices de diversité  $H'$  de Shannon et  $D_{Mg}$  de Margalef apparaît similaire entre les termitières et le milieu adjacent 1 et plus élevée pour le milieu adjacent 2 tandis que la valeur de l'indice  $J'$  de régularité ne présente aucune différence entre les milieux.

**Tableau 17 :** Richesse (moyenne  $\pm$  écart type) et diversité (moyenne  $\pm$  erreur type) spécifiques des ligneux adultes dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo

Traitements		Variables étudiées	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Pâture	Feu	Espèces observées $S_{obs}$	43,00 $\pm$ 4,13	14,00 $\pm$ 2,47	42,00 $\pm$ 2,41
		Jackknife 1	58,75 $\pm$ 3,44	21,20 $\pm$ 3,88	51,00 $\pm$ 1,73
		Jackknife 2	69,04 $\pm$ 0,00	25,25 $\pm$ 0,0	54,33 $\pm$ 0,00
		Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	6,38	0,78	0,56
		Indice de Shannon $H'$	2,01 $\pm$ 0,08	0,66 $\pm$ 0,27	2,65 $\pm$ 0,03
		Indice de Régularité $J'$	0,79 $\pm$ 0,07	0,47 $\pm$ 0,19	0,81 $\pm$ 0,02
		Indice de Margalef $D_{Mg}$	3,18 $\pm$ 0,25	1,00 $\pm$ 0,40	4,87 $\pm$ 0,26
Pas de feu	Pas de feu	Espèces observées $S_{obs}$	39,00 $\pm$ 3,03	31,00 $\pm$ 2,46	46,00 $\pm$ 1,74
		Jackknife 1	51,86 $\pm$ 6,73	41,00 $\pm$ 4,47	54,25 $\pm$ 1,44
		Jackknife 2	57,81 $\pm$ 0,00	44,73 $\pm$ 0,00	55,08 $\pm$ 0,00
		Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	4,44	1,85	0,62
		Indice de Shannon $H'$	1,95 $\pm$ 0,03	1,84 $\pm$ 0,16	2,76 $\pm$ 0,11
		Indice de Régularité $J'$	0,74 $\pm$ 0,11	0,80 $\pm$ 0,09	0,83 $\pm$ 0,03
		Indice de Margalef $D_{Mg}$	3,12 $\pm$ 0,46	2,67 $\pm$ 0,16	5,06 $\pm$ 0,29

### 3.3.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

L'analyse du **tableau 18** montre que la richesse spécifique observée sur les termitières est plus importante que celle observée dans le milieu adjacent 1 mais inférieure à celle du milieu adjacent 2.

La même tendance est observée au niveau de la valeur des estimateurs de Jackknife. Selon Jackknife 2, un maximum de 47 espèces ligneuses devrait exister sur les termitières contre 41 et 60 espèces ligneuses dans les milieux adjacents 1 et 2 respectivement. Les termitières apparaissent les plus riches milieux en espèces ligneuses avec une densité spécifique de 19/100 m<sup>2</sup>.

La valeur de l'indice de diversité  $H'$  de Shannon est identique entre les termitières et le milieu adjacent 1 tandis que la valeur de l'indice de diversité  $D_{Mg}$  de Margalef des termitières se situe entre les indices des milieux adjacents. Cependant, la valeur de l'indice de régularité est similaire pour tous les milieux soit  $J' = 0,8$ .

### 3.3.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

Le résultat de la diversité spécifique est présenté dans le **tableau 18**. On constate que la richesse spécifique des ligneux est variable entre les milieux. Selon la valeur des estimateurs de Jackknife 2 surtout, un total de 60 espèces devrait exister sur les termitières. Les richesses spécifiques observées correspondent à des densités spécifiques de 14/100 m<sup>2</sup> sur les termitières et respectivement 2 et 1/100 m<sup>2</sup> dans les milieux adjacents 1 et 2.

La valeur des indices de diversité  $H'$  de Shannon et  $D_{Mg}$  de Margalef apparaît similaire entre les termitières et le milieu adjacent 1 et plus élevée pour le milieu adjacent 2. Mais la valeur de l'indice  $J'$  de régularité n'est pas différente entre les termitières et le milieu adjacent 2 seulement.

**Tableau 18** : Richesse (moyenne  $\pm$  écart type) et diversité (moyenne  $\pm$  erreur type) spécifiques des ligneux adultes dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo

Traitements		Variables étudiées	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Pas de pâture	Feu	Espèces observées <i>Sobs</i>	39,00 $\pm$ 1,76	28,00 $\pm$ 2,37	47,00 $\pm$ 2,11
		Jackknife 1	45,75 $\pm$ 1,89	37,75 $\pm$ 3,09	57,50 $\pm$ 2,87
		Jackknife 2	47,25 $\pm$ 0,00	41,25 $\pm$ 0,00	59,50 $\pm$ 0,00
		Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	18,92	3,52	0,52
		Indice de Shannon $H'$	2,38 $\pm$ 0,16	2,10 $\pm$ 0,09	2,59 $\pm$ 0,18
		Indice de Régularité $J'$	0,75 $\pm$ 0,06	0,84 $\pm$ 0,02	0,79 $\pm$ 0,05
		Indice de Margalef $D_{Mg}$	4,11 $\pm$ 0,25	3,16 $\pm$ 0,25	4,79 $\pm$ 0,33
Pas de feu		Espèces observées <i>Sobs</i>	41,00 $\pm$ 2,87	33,00 $\pm$ 2,80	42,00 $\pm$ 1,86
		Jackknife 1	55,22 $\pm$ 3,72	43,29 $\pm$ 3,39	50,25 $\pm$ 3,75
		Jackknife 2	60,18 $\pm$ 0,00	48,29 $\pm$ 0,00	51,75 $\pm$ 0,00
		Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	14,19	2,29	0,51
		Indice de Shannon $H'$	1,86 $\pm$ 0,30	1,72 $\pm$ 0,40	2,65 $\pm$ 0,16
		Indice de Régularité $J'$	0,88 $\pm$ 0,05	0,69 $\pm$ 0,14	0,82 $\pm$ 0,02
		Indice de Margalef $D_{Mg}$	2,94 $\pm$ 0,76	2,94 $\pm$ 0,72	4,66 $\pm$ 0,63

### 3.4- Densité totale des ligneux sur les termitières et le milieu adjacent

La densité totale observée des ligneux est plus élevée sur la termitière que les milieux adjacents. En moyenne, une termitière supporte une densité de 323 pieds aux 100 m<sup>2</sup> selon l'ensemble de données recueillies.

Concernant les différentes catégories, la densité des petits individus est très remarquable sur les termitières comparativement aux milieux adjacents. Le rapport petits individus/gros individus est 10,14 pour les termitières et respectivement 10,90 et 3,19 pour les milieux adjacents 1 et 2.

La densité des ligneux varie beaucoup d'une espèce à une autre. Seize espèces apparaissent les plus importantes de par leur densité élevée sur les termitières (**Tableau II, Annexe II**). Seules ces 16 espèces sont plus discutées tout au long de ce chapitre et le reste du document à cause de leur abondance remarquable sur les termitières qui ont été érigées dans un milieu initial. La densité des individus de ces espèces a été sous estimée pour les termitières et surestimée pour les milieux adjacents. Certains pieds de *Capparis sepiaria*, *Tamarindus indica*, *Combretum micranthum*, *Balanites aegyptiaca*, *Acacia erythrocalyx*, *Dicrostachys cinerea*, *Feretia apodanthera*, *Allophyllus africanus*, *Grewia venusta* et *Grewia flavescens* qui ont été identifiés sur des vestiges de termitières au sein des sous-parcelles, ont été considérés pour les milieux adjacents.

### 3.4.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

La densité totale des ligneux dans les parcelles sous pâtures et feux annuels est remarquable sur les termitières (**Tableau 19**). On y constate également l'abondance des petits individus ligneux comparativement aux milieux adjacents selon le rapport de densités petits individus/gros individus. Les gros individus ligneux sont rares dans le milieu adjacent 1 tandis que les petits ligneux abondent sur les termitières. Cette rareté peut résulter des effets négatifs combinés des animaux et des feux sur les espèces ligneuses au stade juvénile. La présence des termitières dans un milieu stressé semble être favorable à une croissance de la densité des individus de certaines espèces (**Tableau 20**).

### 3.4.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Dans ces sous-parcelles soumises à l'activité des animaux seulement, la densité moyenne des ligneux est plus forte sur les termitières que les milieux adjacents. Cette densité décroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne des termitières (**Tableau 19**) avec l'abondance des petits ligneux dans le milieu adjacent 1. Le rapport de densités petits individus/gros individus indique qu'il y a plus de petits ligneux dans le milieu adjacent 1 et sur les termitières.

La densité des espèces telles que *Balanites aegyptiaca*, *Combretum nigricans*, *Feretia apodanthera* et *Grewia bicolor* dans le milieu adjacent 1 montre une valeur entre celle notée sur les termitières et le milieu adjacent 2. On y note également l'absence de 5 espèces (**Tableau 20**). La présence des animaux à la périphérie des termitières peut influencer certaines espèces ligneuses au cours de leur stade vulnérable et qui sont soit broutées ou piétinées. Les espèces qui échappent à l'influence des animaux sont celles qui ne sont pas appréciées.

### 3.4.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

L'analyse du **tableau 19** indique que les ligneux ont une densité plus importante sur les termitières qui existent dans un environnement soumis au feu précoce. La densité décroît avec la distance aux termitières. La densité des petits individus y est particulièrement élevée comme indique le rapport de densités petits individus/gros individus dans le **tableau 19**. Les observations montrent que la densité des petits ligneux est 38 et 76 fois celle calculée pour les milieux adjacents 1 et 2 respectivement. La densité des espèces est plus élevée sur les termitières situées dans ces sous-parcelles (**Tableau 21**) au regard des termitières des autres sous-parcelles. Dans ces sous-parcelles sous les effets des feux seulement, les termitières apparaissent comme un refuge pour certaines espèces qui y sont abondantes. C'est le cas pour les espèces telles que *Acacia erythrocalyx*, *Anogeissus leiocarpus*, *Combretum micranthum* et *Feretia apodanthera* (**Tableau 21**).

### 3.4.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

La densité des ligneux est élevée sur les termitières et dans le milieu adjacent 1 (**Tableau 19**). En absence de pression créée par les animaux et les feux, les espèces ligneuses s'installent aussi bien sur les termitières que dans le milieu adjacent 1. Le rapport de densités petits individus/gros individus montre une densité élevée de petits ligneux dans le milieu adjacent 1 et sur les termitières. Du point de vue spécifique, la densité des ligneux est variable d'une espèce à l'autre (**Tableau 21**). La protection complète des milieux semble être défavorable à la colonisation des termitières par certaines espèces ligneuses telles que *Balanites aegyptiaca* et *Grewia bicolor* et favorable à d'autres espèces telles que *Allophylus africanus* et *Sclereocarya birrea*.

**Tableau 19** : Densité D des ligneux (moyenne  $\pm$  erreur type N/100 m<sup>2</sup>) selon les milieux et les traitements dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Traitements		Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	Termitière	Adjacent 1	Adjacent 2
Pâtûre	Feu	Densité totale	279,16 $\pm$ 134,74	4,32 $\pm$ 1,90	11,44 $\pm$ 3,12
		Gros individus Dg (cbh $\geq$ 10cm)	22,67 $\pm$ 9,72	0,70 $\pm$ 0,27	2,66 $\pm$ 0,54
		Petits individus Dp (cbh < 10cm)	256,49 $\pm$ 127,11	3,62 $\pm$ 1,67	8,78 $\pm$ 2,64
		Rapport Dp/Dg	11,31	5,17	3,30
Pas de feu	Pas de feu	Densité totale	143,51 $\pm$ 47,06	33,92 $\pm$ 18,39	13,92 $\pm$ 3,14
		Gros individus Dg (cbh $\geq$ 10cm)	12,78 $\pm$ 5,59	1,69 $\pm$ 0,22	3,68 $\pm$ 0,82
		Petits individus Dp (cbh < 10cm)	130,73 $\pm$ 41,71	32,23 $\pm$ 18,24	10,24 $\pm$ 2,38
		Rapport Dp/Dg	10,23	19,07	2,78
Pas de pâture	Feu	Densité totale	710,39 $\pm$ 161,77	20,05 $\pm$ 3,12	10,44 $\pm$ 1,88
		Gros individus Dg (cbh $\geq$ 10cm)	57,95 $\pm$ 11,36	3,00 $\pm$ 0,55	1,80 $\pm$ 0,22
		Petits individus Dp (cbh < 10cm)	652,44 $\pm$ 151,95	17,04 $\pm$ 2,68	8,64 $\pm$ 1,81
		Rapport Dp/Dg	11,26	5,68	4,80
Pas de feu	Pas de feu	Densité totale	159,82 $\pm$ 73,87	28,81 $\pm$ 11,69	10,00 $\pm$ 0,55
		Gros individus Dg (cbh $\geq$ 10cm)	22,63 $\pm$ 6,38	1,95 $\pm$ 0,62	2,76 $\pm$ 0,30
		Petits individus Dp (cbh < 10cm)	137,19 $\pm$ 68,48	26,86 $\pm$ 11,26	7,24 $\pm$ 0,41
		Rapport Dp/Dg	6,06	13,77	2,62

**Tableau 20** : Densité totale (N/100 m<sup>2</sup>) des espèces ligneuses remarquables sur les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo

Espèce	Pâturé					
	Feu			Pas de feu		
	Termitière	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitière	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	0,74	-	0,01	2,16	0,18	0,11
<i>Allophyllus africanus</i>	1,63	-	-	1,37	-	0,01
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	31,46	-	1,01	3,98	1,85	1,48
<i>Balanites aegyptiaca</i>	2,67	0,06	0,09	2,73	0,12	0,13
<i>Capparis sepiaria</i>	6,83	-	-	3,75	-	0,04
<i>Combretum micranthum</i>	54,31	-	0,62	11,49	0,36	1,12
<i>Combretum nigricans</i>	4,60	0,11	0,73	1,37	0,42	0,59
<i>Dicrostachys cinerea</i>	1,48	0,06	-	1,37	0,48	0,03
<i>Diospyros mespiliformis</i>	0,45	-	-	0,34	-	0,04
<i>Feretia apodanthera</i>	17,81	-	0,31	16,73	0,42	0,44
<i>Flueggea virosa</i>	2,08	0,06	-	0,57	-	-
<i>Grewia bicolor</i>	14,84	0,06	0,33	3,19	0,06	0,11
<i>Grewia flavescens</i>	11,28	-	0,12	8,08	0,18	0,04
<i>Grewia venusta</i>	2,37	-	0,08	0,91	0,12	0,12
<i>Sclerocarya birrea</i>	1,04	-	0,04	2,50	0,42	0,08
<i>Tamarindus indica</i>	3,12	-	0,12	3,87	-	0,20
<b>Grand Total</b>	<b>156,70</b>	<b>0,33</b>	<b>3,47</b>	<b>64,40</b>	<b>4,58</b>	<b>4,54</b>

**Tableau 21** : Densité totale (N/100 m<sup>2</sup>) des espèces ligneuses remarquables sur les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo

Espèce	Pas de pâture					
	Feu			Pas de feu		
	Termitière	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitière	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	60,16	0,63	0,19	3,12	0,07	-
<i>Allophyllus africanus</i>	4,85	-	-	5,19	-	-
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	51,91	2,64	1,24	14,19	2,70	0,80
<i>Balanites aegyptiaca</i>	24,74	0,13	0,30	-	-	0,02
<i>Capparis sepiaria</i>	17,95	-	0,01	3,46	-	-
<i>Combretum micranthum</i>	175,62	0,76	2,37	18,35	-	0,24
<i>Combretum nigricans</i>	28,14	1,76	0,96	1,73	0,42	0,30
<i>Dicrostachys cinerea</i>	8,25	-	0,07	1,73	-	0,05
<i>Diospyros mespiliformis</i>	16,98	-	0,08	5,54	-	0,10
<i>Feretia apodanthera</i>	101,39	-	0,28	27,00	1,18	0,16
<i>Flueggea virosa</i>	7,76	0,50	-	2,77	0,21	-
<i>Grewia bicolor</i>	27,17	0,13	0,22	4,50	0,07	0,02
<i>Grewia flavescens</i>	16,01	0,13	0,04	5,88	-	-
<i>Grewia venusta</i>	10,67	0,38	0,07	2,08	0,28	0,13
<i>Sclerocarya birrea</i>	1,94	-	0,06	2,77	-	0,05
<i>Tamarindus indica</i>	8,73	-	0,06	4,15	-	0,06
<b>Grand Total</b>	<b>562,28</b>	<b>7,05</b>	<b>5,93</b>	<b>102,46</b>	<b>4,92</b>	<b>1,94</b>



### 3.5- Surface terrière totale des ligneux sur les termitières et le milieu adjacent

La surface terrière des ligneux présente des valeurs élevées sur les termitières comparativement à celles observées dans les milieux adjacents. Cette surface terrière décroît avec la distance aux termitières. La surface terrière varie également avec le type de pression dans lequel se trouvent les termitières, à savoir le feu précoce et/ou le pâturage et avec la protection intégrale.

#### 3.5.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

L'analyse du **tableau 22** montre que la surface terrière totale des ligneux est plus élevée sur les termitières que les milieux adjacents. Les individus situés à la périphérie des monticules termitiques présentent une surface basale intermédiaire entre les termitières et le reste de la savane. Les espèces telles que *Anogeissus leiocarpus*, *Balanites aegyptiaca*, *Combretum micranthum*, *Combretum nigricans*, *Grewia bicolor* et *Tamarindus indica* ont la plus forte surface terrière sur les termitières (**Tableau 23**).

Les termitières constituent un milieu sécurisé pour la croissance en diamètre de certaines ligneuses dans un environnement sujet au feu précoce et/ou à la pâture des animaux.

#### 3.5.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Dans ces sous-parcelles pâturées la surface terrière est importante sur les termitières par rapport aux milieux adjacents (**Tableau 22**). La surface terrière moyenne est de 1,15 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> sur les termitières. La surface terrière des ligneux du milieu adjacent 2 est supérieure à celle observée dans le milieu adjacent 1.

La présence des termitières dans de telles conditions semble être en faveur de la croissance du diamètre des espèces telles que *Anogeissus leiocarpus* et *Tamarindus indica* selon le **tableau 23**.

#### 3.5.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

Selon le **tableau 22**, les plus fortes surfaces terrières des individus ligneux ont été enregistrées sur les termitières et dans le milieu adjacent 1. L'exclusion de toute activité des animaux dans ces sous-parcelles soumises au feu annuel a un effet positif sur la surface de terrière des ligneux dans le milieu adjacent 1. A l'opposé, les feux annuels semble avoir une influence négative sur l'accroissement en épaisseur des ligneux.

La présence des termitières dans un milieu soumis seulement à l'effet des feux est favorable à certaines espèces comme présenté dans le **tableau 24**. A l'exception des espèces *Allophylus africanus*, *Capparis*

*sepiaria*, *Dicrostachys cinerea*, *Grewia flavescens*, *Grewia venusta* et *Flueggea virosa*, les individus des autres espèces présentent une forte surface terrière.

### 3.5.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

La surface terrière des ligneux est plus élevée sur les termitières comparativement à celle des individus des milieux adjacents (**Tableau 22**). Dans les conditions de protection intégrale, la surface terrière des individus ligneux situés dans le milieu adjacent 1 tend à être similaire à celle des individus du milieu adjacent 2.

On constate que les « gros » et les « petits » individus ne présentent pas une grande différence dans leur surface de terrière. La présence des termitières dans telles conditions environnementales est favorable à la croissance des surfaces terrières du peuplement des espèces telles que *Anogeissus leiocarpus*, *Combretum micranthum*, *Diospyros mespiliformis*, *Sclerocarya birrea* et *Tamarindus indica* (**Tableau 24**).

**Tableau 22** : Surface terrière totale G des ligneux (moyenne  $\pm$  erreur type  $m^2/100m^2$ ) selon les milieux et les traitements dans la forêt de Tiogo

Traitements		Surface basale ( $m^2/100m^2$ )	Milieu		
			Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Pâture	Feu	Surface terrière totale	2,46 $\pm$ 1,22	0,04 $\pm$ 0,02	0,17 $\pm$ 0,04
		Gros individus (cbh $\geq$ 10cm)	1,76 $\pm$ 0,89	0,02 $\pm$ 0,01	0,07 $\pm$ 0,01
		Petits individus (cbh < 10cm)	0,70 $\pm$ 0,34	0,02 $\pm$ 0,01	0,10 $\pm$ 0,03
		Rapport Gg/Gp	2,51	1,00	0,70
	Pas de feu	Surface terrière totale	1,15 $\pm$ 0,39	0,10 $\pm$ 0,02	0,22 $\pm$ 0,05
		Gros individus (cbh $\geq$ 10cm)	0,87 $\pm$ 0,30	0,08 $\pm$ 0,02	0,10 $\pm$ 0,02
		Petits individus (cbh < 10cm)	0,28 $\pm$ 0,10	0,02 $\pm$ 0,00	0,13 $\pm$ 0,03
		Rapport Gg/Gp	3,11	4,00	0,77
Pas de pâture	Feu	Surface terrière totale	4,30 $\pm$ 1,00	0,20 $\pm$ 0,07	0,13 $\pm$ 0,01
		Gros individus (cbh $\geq$ 10cm)	2,91 $\pm$ 0,73	0,14 $\pm$ 0,06	0,05 $\pm$ 0,00
		Petits individus (cbh < 10cm)	1,38 $\pm$ 0,28	0,06 $\pm$ 0,01	0,08 $\pm$ 0,01
		Rapport Gg/Gp	2,11	2,33	0,63
	Pas de feu	Surface terrière totale	1,76 $\pm$ 0,82	0,12 $\pm$ 0,04	0,15 $\pm$ 0,01
		Gros individus (cbh $\geq$ 10cm)	1,38 $\pm$ 0,59	0,09 $\pm$ 0,04	0,07 $\pm$ 0,01
		Petits individus (cbh < 10cm)	0,38 $\pm$ 0,23	0,04 $\pm$ 0,01	0,09 $\pm$ 0,01
		Rapport Gg/Gp	3,63	2,25	0,78

**Tableau 23** : Surface terrière (m<sup>2</sup>/100m<sup>2</sup>) des espèces remarquables dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo

Traitements	Pâture					
	Feu			Pas de feu		
Espèce	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	0,001	-	0,000	0,002	0,0000	0,000
<i>Allophyllus africanus</i>	0,001	-	-	0,000	-	0,000
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	0,184	-	0,011	0,126	0,0284	0,026
<i>Balanites aegyptiaca</i>	0,084	0,0001	0,003	0,031	0,0008	0,003
<i>Capparis sepiaria</i>	0,003	-	-	0,002	-	0,000
<i>Combretum micranthum</i>	0,077	-	0,003	0,028	0,0004	0,004
<i>Combretum nigricans</i>	0,051	0,001	0,007	0,007	0,0026	0,005
<i>Dicrostachys cinerea</i>	0,001	0,000	-	0,001	0,0004	0,000
<i>Diospyros mespiliformis</i>	0,004	-	-	0,009	-	0,001
<i>Feretia apodanthera</i>	0,020	-	0,001	0,022	0,0008	0,004
<i>Flueggea virosa</i>	0,001	0,000	-	0,000	-	-
<i>Grewia bicolor</i>	0,061	0,000	0,003	0,007	0,0003	0,000
<i>Grewia flavescens</i>	0,011	-	0,000	0,005	0,0001	0,001
<i>Grewia venusta</i>	0,003	-	0,000	0,002	0,0006	0,001
<i>Sclerocarya birrea</i>	0,036	-	0,002	0,004	0,0006	0,001
<i>Tamarindus indica</i>	0,085	-	0,009	0,194	-	0,024
<b>Grand Total</b>	<b>0,621</b>	<b>0,002</b>	<b>0,039</b>	<b>0,440</b>	<b>0,035</b>	<b>0,069</b>

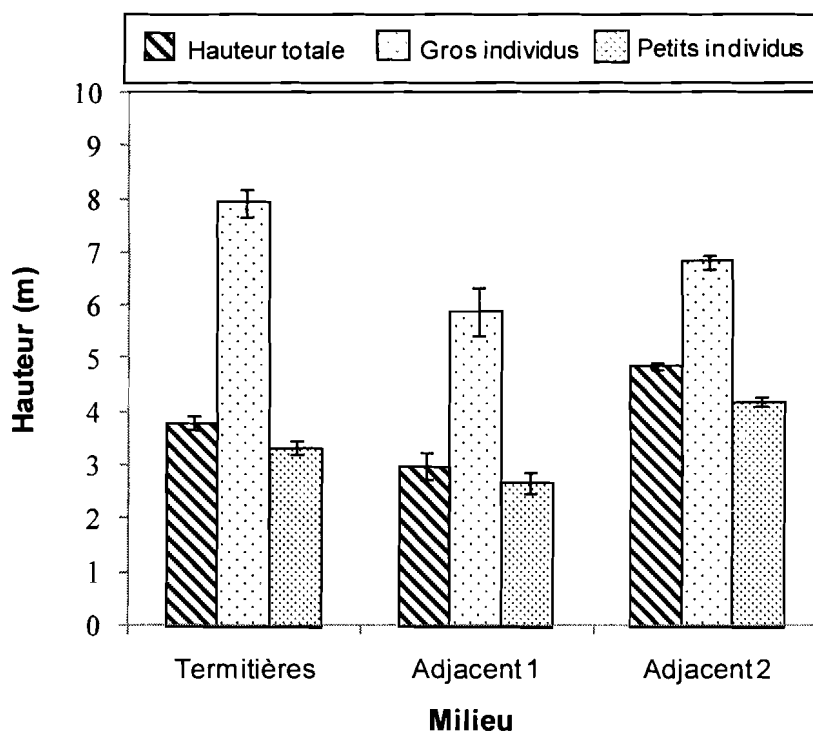
**Tableau 24** : Surface terrière (m<sup>2</sup>/100m<sup>2</sup>) des espèces remarquables dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo

Traitement	Pas de pâture					
	Feu			Pas de feu		
	Espèce	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1
<i>Acacia erythrocalyx</i>	0,051	0,000	0,000	0,004	0,000	-
<i>Allophyllus africanus</i>	0,010	-	-	0,002	-	-
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	0,889	0,023	0,027	0,164	0,011	0,010
<i>Balanites aegyptiaca</i>	0,450	0,001	0,005	-	-	0,001
<i>Capparis sepiaria</i>	0,020	-	0,000	0,002	-	-
<i>Combretum micranthum</i>	0,405	0,002	0,008	0,067	-	0,001
<i>Combretum nigricans</i>	0,265	0,010	0,009	0,007	0,004	0,003
<i>Dicrostachys cinerea</i>	0,005	-	0,000	0,003	-	0,000
<i>Diospyros mespiliformis</i>	0,066	-	0,001	0,081	-	0,001
<i>Feretia apodanthera</i>	0,128	-	0,001	0,029	0,002	0,000
<i>Flueggea virosa</i>	0,003	0,000	-	0,002	0,000	-
<i>Grewia bicolor</i>	0,053	0,000	0,001	0,009	0,000	0,000
<i>Grewia flavescens</i>	0,007	0,000	0,000	0,003	-	-
<i>Grewia venusta</i>	0,021	0,001	0,000	0,006	0,001	0,001
<i>Sclerocarya birrea</i>	0,056	-	0,001	0,107	-	0,002
<i>Tamarindus indica</i>	0,310	-	0,002	0,331	-	0,006
<b>Grand Total</b>	<b>2,739</b>	<b>0,038</b>	<b>0,056</b>	<b>0,818</b>	<b>0,018</b>	<b>0,025</b>

### 3.6- Hauteur des ligneux sur les termitières et dans le milieu adjacent

Cette partie aborde la hauteur des individus ligneux qui sont présents sur les termitières et dans les milieux adjacents. La hauteur moyenne des individus varie entre les termitières et les milieux adjacents, selon la fréquence des individus et leur densité dans chacun des milieux.

La hauteur moyenne totale des ligneux est inférieure sur les termitières par rapport au milieu adjacent 2 tandis qu'elle est plus élevée que celle des individus du milieu adjacent 1. Cependant, les gros individus ont la plus grande hauteur sur les termitières. Cette hauteur reste invariable quelque soit le type de traitement (**Figure 16**).



**Figure 15** : Hauteur (moyenne  $\pm$  erreur type m) des ligneux selon les milieux dans la forêt de Tiogo

#### 3.6.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

L'analyse de la **figure 16.a** indique que le milieu adjacent 2 abrite les plus grandes hauteurs tandis que les gros ligneux sont les plus grands sur les termitières. Le passage des feux et des animaux dans ces sous-parcelles semble affecter particulièrement les petits individus ligneux dans le milieu adjacent 1 dont la hauteur moyenne est  $2,45 \pm 0,87$  m.

Au niveau des espèces, seules *Sclerocarya birrea* et *Flueggea virosa* (**Tableau 25**) présentent les valeurs de hauteur les plus élevées sur les termitières.

### 3.6.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Selon la **figure 16.b** la hauteur moyenne du peuplement des ligneux sur les termitières présente une valeur intermédiaire entre celle des milieux adjacents 1 et 2. Les gros individus ligneux ont leur hauteur maximale sur les termitières soit  $8,46 \pm 0,67$  m tandis que les petits individus dominent dans le milieu adjacent 2. Concernant les espèces dominantes (densité  $\geq 2/100$  m<sup>2</sup>) (**Tableau 25**), la hauteur des individus varie d'un milieu à un autre. Cette hauteur est plus forte dans le milieu adjacent 2. Les individus de l'espèce *Anogeissus leiocarpus* ont la plus grande hauteur sur les termitières alors que *Diospyros mespiliformis* a une hauteur similaire à celle du milieu adjacent 2.

### 3.6.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

L'analyse de la **figure 16.c** montre que la hauteur moyenne tend à s'uniformiser pour les individus qui sont sur les termitières et dans le milieu adjacent 1 tandis qu'elle présente une forte valeur les individus du milieu adjacent 2. Cependant, la hauteur moyenne pour les gros individus ligneux demeure plus élevée sur les termitières que celle des individus des milieux adjacents. La hauteur des petits ligneux présente une valeur intermédiaire entre celle observée dans les milieux adjacents 1 et 2. A l'échelle des espèces, la hauteur moyenne varie également d'une espèce à une autre selon les milieux.

### 3.6.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

Dans les sous-parcelles de protection intégrale, la hauteur des ligneux est plus élevée sur les termitières que dans le milieu adjacent 1 alors qu'elle est inférieure à celle des ligneux du milieu adjacent 2 (**Figure 16.d**). Concernant les catégories, les gros individus ligneux ont une hauteur plus importante sur les termitières. La valeur de la hauteur des individus de cette catégorie ne présente pas une grande différence pour les milieux adjacents 1 et 2. La taille des petits ligneux situés sur les termitières demeure intermédiaire entre celle des milieux adjacents 1 et 2. Les individus des espèces telles que *Acacia erythrocalyx* et *Combretum micranthum* ont une hauteur optimale sur les termitières tandis que *Combretum nigricans* et *Grewia bicolor* sont plus grands sur les milieux adjacents (**Tableau 26**).

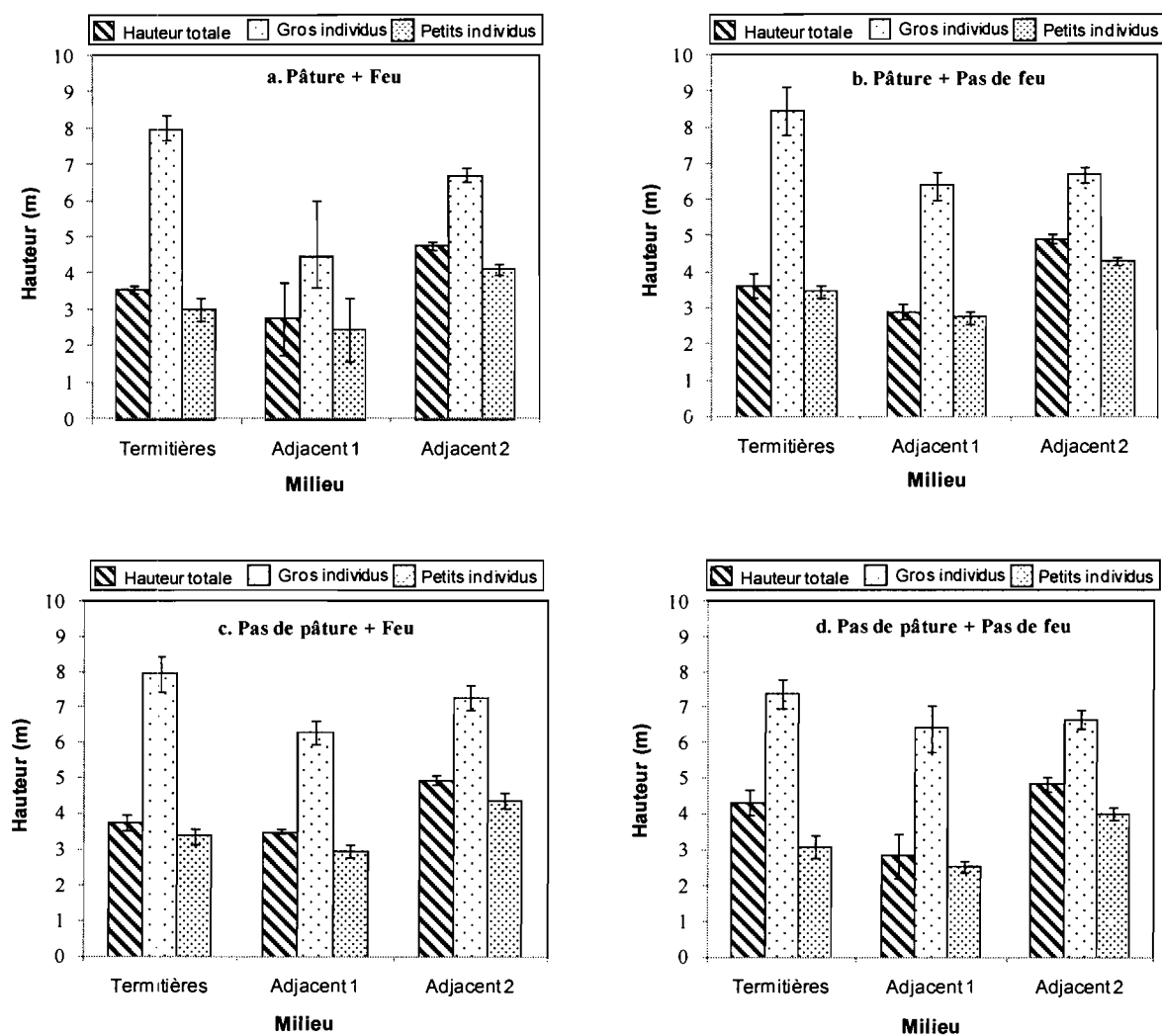


Figure 16 : Hauteur (moyenne  $\pm$  erreur type m) des ligneux selon les milieux et le traitement dans la forêt de Tiogo

**Tableau 25** : Hauteur moyenne (m) des espèces ligneuses remarquables dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo

Espèce	Pâturé					
	Feu			Pas de feu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	7,90	-	15,00*	6,36	2,13	6,88
<i>Allophyllus africanus</i>	1,97	-	-	1,87	-	3,40
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	4,15	-	5,85	7,42	4,46	6,42
<i>Balanites aegyptiaca</i>	4,20	3,40	4,73	4,00	3,20	5,39
<i>Capparis sepiaria</i>	3,11	-	-	3,47	-	4,83
<i>Combretum micranthum</i>	3,16	-	5,08	4,01	3,62	4,83
<i>Combretum nigricans</i>	4,92	4,60	5,12	4,32	4,57	4,82
<i>Dicrostachys cinerea</i>	2,31	2,40	-	2,73	2,11	3,30
<i>Diospyros mespiliformis</i>	2,60	-	-	5,67	-	5,67
<i>Feretia apodanthera</i>	2,57	-	3,93	2,51	2,56	3,77
<i>Flueggea virosa</i>	1,83	1,50	-	2,46	-	-
<i>Grewia bicolor</i>	3,71	4,50	4,58	4,07	4,00	4,78
<i>Grewia flavescens</i>	3,65	-	5,11	2,51	2,53	6,77
<i>Grewia venusta</i>	3,29	-	3,32	2,81	3,50	4,07
<i>Sclerocarya birrea</i>	7,19	-	6,83	2,69	2,54	5,50
<i>Tamarindus indica</i>	3,63	-	5,51	5,01	-	7,09

\*un seul individu



**Tableau 26** : Hauteur moyenne (m) des espèces ligneuses remarquables dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo

Espèce	Pas de pâture					
	Feu			Pas de feu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	4,20	2,22	7,82	5,26	4,50	-
<i>Allophyllus africanus</i>	2,58	-	-	2,05	-	-
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	5,57	4,96	6,66	3,93	3,25	5,62
<i>Balanites aegyptiaca</i>	5,03	4,20	4,93	-	-	4,10
<i>Capparis sepiaria</i>	4,30	-	4,00	4,84	-	-
<i>Combretum micranthum</i>	3,88	2,95	4,81	5,21	-	5,05
<i>Combretum nigricans</i>	4,42	3,12	4,87	3,92	4,45	4,84
<i>Dicrostachys cinerea</i>	2,99	-	3,23	3,07	-	3,50
<i>Diospyros mespiliformis</i>	2,55	-	3,44	4,38	-	4,75
<i>Feretia apodanthera</i>	2,72	-	3,60	2,57	2,66	3,33
<i>Flueggea virosa</i>	2,76	1,93	-	2,81	2,27	-
<i>Grewia bicolor</i>	3,27	2,70	4,46	3,10	2,00	4,75
<i>Grewia flavescens</i>	2,70	2,30	3,00	4,22	-	-
<i>Grewia venusta</i>	2,65	3,23	3,67	2,98	3,18	3,94
<i>Sclerocarya birrea</i>	5,83	-	5,54	5,34	-	5,50
<i>Tamarindus indica</i>	5,04	-	5,78	5,21	-	6,62

### 3.7- Interprétations statistiques

#### 3.7.1- Impact de la pâture des animaux

La pâture des animaux est statistiquement sans effet significatif pour la densité spécifique observée ( $P > 0,05$ ) pendant la période d'étude (**Tableau 27**). La densité totale et la surface terrière des ligneux ne présentent aucune différence significative causée par l'activité des animaux au sein du milieu d'étude ( $P > 0,05$ ). Selon le **tableau 27**, un effet significatif de la pâture a été observé pour la densité des gros individus ( $P = 0,012$ ) tandis que la densité des petits individus ligneux ne montre pas de différence statistiquement significative entre les sous-parcelles avec ou sans pâturage ( $P > 0,05$ ).

**Tableau 27** : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes dans les sous-parcelles sous pâture dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables mesurées	d.d.l	F (Valeur)	Probabilité
Pâture	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	1	0,14	0,709
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	1	3,91	0,056
	Gros individus (cbh $\geq$ 10 cm)	1	7,09*	<b>0,012</b>
	Petits individus (cbh < 10 cm)	1	3,64	0,065
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	1	1,91	0,175
	Gros individus (cbh $\geq$ 10 cm)	1	1,67	0,204
	Petits individus (cbh < 10 cm)	1	2,40	0,130

\* Le test F de Fisher est significatif à 0,05 ; d.d.l = degré de liberté

#### 3.7.2- Impact du feu précoce annuel

Les effets du feu précoce annuel ne sont pas significatifs pour la densité spécifique des ligneux ( $P > 0,05$ ) (**Tableau 28**). Cependant, on constate que la densité totale moyenne et la surface terrière totale des ligneux sont significativement élevées dans les sous-parcelles soumises au feu précoce ( $P = 0,008$  et  $P = 0,045$  respectivement). Selon le **tableau 28**, seule la densité des gros individus et la surface terrière des petits individus sont significativement différentes ( $P < 0,05$ ).

**Tableau 28** : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes dans les sous-parcelles sous feu dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables mesurées	d.d.l	F (Valeur)	Probabilité
Feu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	1	1,35	0,254
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	1	7,94*	<b>0,008</b>
	Gros individus (cbh $\geq$ 10 cm)	1	6,30*	<b>0,017</b>
	Petits individus (cbh < 10 cm)	1	0,02	0,878
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	1	4,29*	<b>0,045</b>
	Gros individus (cbh $\geq$ 10 cm)	1	3,19	0,082
	Petits individus (cbh < 10 cm)	1	7,41*	<b>0,010</b>

\* Le test F de Fisher est significatif à 0,05 ; d.d.l = degré de liberté

### 3.7.3- Impact du milieu

L'examen du **tableau 29** montre que la présence des termitières de *Macrotermes subhyalinus* au sein des 16 sous-parcelles, influence significativement la densité spécifique ( $P < 0,05$ ).

Le test de comparaison multivariée de Tukey révèle que la densité spécifique des ligneux des termitières est supérieure à celle des milieux adjacents 1 et 2 ( $P < 0,0001$ ) (**Tableau 30**). La présence des termitières de *Macrotermes subhyalinus* accroît significativement la densité et la surface terrière du peuplement des ligneux ( $P < 0,001$  et  $P < 0,01$  respectivement). Dans les mêmes conditions environnementales du site tel que le type de sol, les termites *Macrotermes subhyalinus* à travers leurs nids génèrent 3 microsites différents du point de vue de la richesse spécifique des ligneux dans la forêt de Tiogo (**Tableau 30**).

**Tableau 29** : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de l'impact du milieu sur la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes sur les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo

Source	Variables mesurées	d.d.l	F (Valeur)	Probabilité
Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	11,97*	<0,001
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	2	28,67*	<0,0001
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	38,46*	<0,0001
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	63,47*	<0,0001
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	2	24,89*	<0,0001
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	24,76*	<0,0001
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	23,17*	<0,0001

\* Le test F de Fisher est significatif à 0,05 ; d.d.l = degré de liberté

**Tableau 30** : Impact du milieu sur la densité spécifique, la densité et la surface terrière moyennes des ligneux adultes dans la forêt de Tiogo

	Milieu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	84,84±23 a	4,88±1,00 b	1,39±1,00 c
Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	323,22±78,19 a	21,77±5,73 b	11,45±1,15 b
Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	29,01±5,87 a	1,83±0,29 b	2,73±0,29 b
Petits individus (cbh < 10 cm)	294,21±72,82 a	19,94±5,60 b	8,72±0,94 b
Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	2,42±0,51 a	0,12±0,02 b	0,17±0,02 b
Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	1,74±0,35 a	0,08±0,02 b	0,07±0,01 b
Petits individus (cbh < 10 cm)	0,68±0,16 a	0,04±0,01 b	0,10±0,01 b

cbh = circonférence à 1,30 m du sol. Moyennes avec différentes lettres (a, b et c) à travers la même ligne sont significativement différentes selon le test HSD de Tukey

Mais au regard de la densité et de la surface terrière moyennes, la périphérie des termitières est similaire au reste de la savane. On distingue ainsi 2 milieux différents qui sont les termitières et le milieu adjacent (**Tableau 30**). Les espèces telles que *Anogeissus leiocarpus*, *Balanites aegyptiaca*, *Combretum micranthum*, *Combretum nigricans*, *Diospyros mespiliformis*, *Grewia bicolor*, *Feretia apodanthera*, *Sclerocarya birrea* et *Tamarindus indica* ont une surface terrière plus élevée sur les termitières que dans les milieux adjacents (**Tableau 31**).

Les différents microhabitats que constituent les termitières et les milieux adjacents influencent la distribution des individus des espèces ligneuses par classe de hauteur. L'analyse du **tableau 32** montre que la différence de hauteur observée sur les 3 types de milieu résulte de l'abondance des individus de chaque espèce ligneuse à une taille donnée. On pourrait regrouper les espèces en 3 groupes d'individus adultes: «jeunes» adultes dont la hauteur est entre [1,50-3,50 m], les adultes «moyens» de hauteur entre ]3,50-5,50 m] et les «vrais» adultes de hauteur strictement supérieure à 3,50 m. De ce point de vue, on constate une prédominance de jeunes adultes de *Feretia apodanthera*, *Grewia flavescens* et de *Tamarindus indica* et de jeunes et moyens adultes de *Combretum micranthum* sur les termitières (**Tableau 32.a**). La distribution des jeunes adultes de *Anogeissus leiocarpus* y est similaire à celle des «vrais» adultes. Les jeunes adultes de *Anogeissus leiocarpus* et de *Feretia apodanthera* et moyens adultes de *Combretum nigricans* dominent dans le milieu adjacent 1 (**Tableau 32.b**) tandis que le milieu adjacent 2 est marqué par les moyens adultes de *Combretum micranthum* et les moyens et vrais adultes de *Anogeissus leiocarpus* et de *Tamarindus indica* dont la hauteur dessine la structure verticale de la végétation (**Tableau 32.c**).

**Tableau 31** : Impact du milieu sur la surface terrière ( $m^2/100m^2$ ) et la hauteur (m) moyennes des espèces remarquables dans la forêt de Tiogo

Espèce	Surface terrière ( $m^2/100m^2$ )			Hauteur (m)		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	0,059	0,001	0,001	4,64	2,44	7,81
<i>Allophyllus africanus</i>	0,013	-	<0,001	2,1	-	3,4
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	1,364	0,062	0,074	4,8	4,06	6,23
<i>Balanites aegyptiaca</i>	0,565	0,002	0,011	4,6	3,5	4,96
<i>Capparis sepiaria</i>	0,026	-	<0,001	3,69	-	4,63
<i>Combretum micranthum</i>	0,577	0,002	0,016	3,68	3,28	4,86
<i>Combretum nigricans</i>	0,331	0,017	0,025	4,53	3,85	4,92
<i>Dicrostachys cinerea</i>	0,01	<0,001	0,001	2,77	2,14	3,33
<i>Diospyros mespiliformis</i>	0,16	-	0,003	3,23	-	4,39
<i>Feretia apodanthera</i>	0,199	0,003	0,006	2,61	2,63	3,7
<i>Flueggea virosa</i>	0,006	<0,001	-	2,43	2	-
<i>Grewia bicolor</i>	0,13	0,001	0,004	3,6	3,3	4,57
<i>Grewia flavescens</i>	0,025	<0,001	0,001	3,13	2,48	4,89
<i>Grewia venusta</i>	0,032	0,003	0,002	2,91	3,27	3,81
<i>Sclerocarya birrea</i>	0,202	0,001	0,005	4,28	2,54	5,73
<i>Tamarindus indica</i>	0,919	-	0,042	4,7	-	6,41
<b>Grand Total</b>	<b>4,619</b>	<b>0,092</b>	<b>0,189</b>	<b>3,64</b>	<b>3,00</b>	<b>4,80</b>

**Tableau 32 :** Distribution de densité (N/100 m<sup>2</sup>) des espèces ligneuses en classe de hauteur dans la forêt de Tiogo

**a.** Distribution des densités (N/100 m<sup>2</sup>) selon les classes de hauteur sur les termitières

Espèce	Termitières					
	[1,50-2,50]	]2,50-3,50]	]3,50-4,50]	]4,50-5,50]	]5,50-6,50]	>6,50
<i>Acacia erythrocalyx</i>	36	34	20	11	18	38
<i>Allophyllus africanus</i>	40	7	-	-	-	-
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	96	55	54	33	56	101
<i>Balanites aegyptiaca</i>	17	14	8	14	21	19
<i>Capparis sepiaria</i>	37	25	28	13	10	13
<i>Combretum micranthum</i>	189	216	199	160	79	39
<i>Combretum nigricans</i>	22	16	12	22	10	24
<i>Dicrostachys cinerea</i>	16	21	4	1	2	-
<i>Diospyros mespiliformis</i>	27	10	3	7	10	-
<i>Feretia apodanthera</i>	262	193	84	12	3	-
<i>Flueggea virosa</i>	26	14	2	-	-	1
<i>Grewia bicolor</i>	67	23	39	34	31	3
<i>Grewia flavescens</i>	81	47	32	18	15	4
<i>Grewia venusta</i>	19	17	11	4	1	-
<i>Sclerocarya birrea</i>	18	5	4	3	3	8
<i>Tamarindus indica</i>	30	18	6	2	6	23
<b>Total</b>	<b>983</b>	<b>715</b>	<b>506</b>	<b>334</b>	<b>265</b>	<b>273</b>

**b.** Distribution des densités (N/100 m<sup>2</sup>) selon les classes de hauteur dans le milieu adjacent 1

Espèce	Adjacent 1					
	[1,50-2,50]	]2,50-3,50]	]3,50-4,50]	]4,50-5,50]	]5,50-6,50]	>6,50
<i>Acacia erythrocalyx</i>	5	3	-	1	-	-
<i>Allophyllus africanus</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	28	20	13	7	9	14
<i>Balanites aegyptiaca</i>	1	1	2	-	-	-
<i>Capparis sepiaria</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Combretum micranthum</i>	3	4	1	4	-	-
<i>Combretum nigricans</i>	2	12	6	5	3	1
<i>Dicrostachys cinerea</i>	7	2	-	-	-	-
<i>Diospyros mespiliformis</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Feretia apodanthera</i>	13	5	6	-	-	-
<i>Flueggea virosa</i>	7	1	-	-	-	-
<i>Grewia bicolor</i>	1	1	1	1	-	-
<i>Grewia flavescens</i>	3	-	1	-	-	-
<i>Grewia venusta</i>	2	2	4	1	-	-
<i>Sclerocarya birrea</i>	4	2	-	1	-	-
<i>Tamarindus indica</i>	-	-	-	-	-	-
<b>Total</b>	<b>76</b>	<b>53</b>	<b>34</b>	<b>20</b>	<b>12</b>	<b>15</b>

c. Distribution des densités (N/100m<sup>2</sup>) selon les classes de hauteur dans le milieu adjacent 2

Espèce	Adjacent 2					
	[1,50-2,50]	]2,50-3,50]	]3,50-4,50]	]4,50-5,50]	]5,50-6,50]	>6,50
<i>Acacia erythrocalyx</i>	-	-	5	2	6	13
<i>Allophyllus africanus</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	1	8	57	68	82	148
<i>Balanites aegyptiaca</i>	-	8	8	13	12	5
<i>Capparis sepiaria</i>	-	-	1	3	-	-
<i>Combretum micranthum</i>	4	14	113	134	68	30
<i>Combretum nigricans</i>	1	24	53	57	47	28
<i>Dicrostachys cinerea</i>	-	5	7	-	-	-
<i>Diospyros mespiliformis</i>	2	5	-	5	4	2
<i>Feretia apodanthera</i>	2	35	40	14	2	1
<i>Flueggea virosa</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Grewia bicolor</i>	1	2	20	21	10	1
<i>Grewia flavescens</i>	2	1	5	4	3	1
<i>Grewia venusta</i>	-	9	18	4	1	-
<i>Sclerocarya birrea</i>	-	3	3	4	2	6
<i>Tamarindus indica</i>	1	2	8	5	4	14
<b>Total</b>	<b>14</b>	<b>117</b>	<b>338</b>	<b>334</b>	<b>241</b>	<b>249</b>

## 3.7.4- Impact des interactions

L'interaction feu x pâture des animaux n'a pas d'effet significatif sur la densité spécifique selon le **tableau 33**. Le feu et la pâture interagissent statistiquement sur la densité des petits individus ( $P = 0,022$ ).

La diversité spécifique constatée au stade adulte durant la période d'étude dans la forêt, résulte des effets combinés de l'application régulière de feu précoce et de la pâture des animaux.

La densité totale et la densité des gros individus sont significativement influencées par l'effet de l'interaction pâture x milieu. Le feu annuel et le milieu interagissent statistiquement sur la densité et la surface terrière du peuplement ligneux ( $P < 0,05$ ).

**Tableau 33** : Résultats de l'analyse de variance de l'impact des interactions des facteurs sur la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux adultes sur les sous-parcelles dans la forêt de Tiogo

Source	Variables mesurées	d.d.l	F (Valeur)	Probabilité
Pâture x Feu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	1	0,85	0,363
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	1	3,67	0,064
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	1	2,55	0,119
	Petits individus (cbh < 10 cm)	1	5,74*	<b>0,022</b>
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	1	0,59	0,447
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	1	0,33	0,568
	Petits individus (cbh < 10 cm)	1	1,51	0,228
Pâture x Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	0,22	0,803
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	2	3,77*	<b>0,033</b>
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	6,77*	<b>0,003</b>
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	1,49	0,239
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	2	1,77	0,185
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	1,50	0,236
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	2,39	0,106
Feu x Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	1,21	0,310
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	2	9,52*	<b>&lt;0,001</b>
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	7,18*	<b>0,002</b>
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	5,78*	<b>0,007</b>
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	2	4,50*	<b>0,018</b>
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	3,39*	<b>0,045</b>
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	7,66*	<b>0,002</b>
Pâture x Feu x Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	0,77	0,471
	Densité totale (N/100 m <sup>2</sup> )	2	3,10	0,057
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	2,01	0,149
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	0,84	0,442
	Surface terrière totale (m <sup>2</sup> /100 m <sup>2</sup> )	2	0,40	0,674
	Gros individus (cbh ≥ 10 cm)	2	0,20	0,816
	Petits individus (cbh < 10 cm)	2	1,14	0,331

\* Le test F de Fisher est significatif à 0,05

#### 4- Discussion

La distribution des espèces ligneuses varie dans le temps et dans l'espace selon les conditions environnementales. Nos résultats révèlent un total de 72 espèces ligneuses identifiées sur les termitières de *Macrotermes* sp. dans la forêt de Tiogo. Sur une superficie totale de 4 hectares, 61 espèces ont été observées correspondant à un nombre potentiel de 66 espèces ligneuses qui devrait exister sur les termitières et dans les milieux adjacents. La richesse spécifique potentielle selon l'estimateur de Jackknife définit une évolution du nombre d'espèces observées avec l'effectif des individus ligneux.



Approximativement, 89% de toutes les espèces échantillonnées sur les 4 ha ont été observés sur les termitières. Dans cet écosystème soudanien, la végétation ligneuse associée aux termitières de *Macrotermes* renferme des espèces de savane ainsi que des espèces de zones forestières. Les espèces rencontrées sur les termitières sont soit des ligneux capables d'atteindre une hauteur considérable : *Tamarindus indica*, *Diospyros mespiliformis* ou des espèces limitées à cet environnement particulier, comme *Boscia senegalensis*, *Cadaba farinosa*, *Capparis sepiaria* et *Maerua angolensis*. De telle préférence pour les espèces ligneuses de la végétation naturelle à croître sur les grandes termitières érigées par les termites de la famille des Macrotermitinae en Afrique et en Asie a été rapportée dans d'autres régions (Wood, 1996). Holt & Lepage (2000), Fleming & Loveridge (2003) ont montré que les termitières supportent une végétation ligneuse (arbres et arbustes) et herbacée (Spain & McIvor, 1988) assez distincts du paysage environnant. Logan (1992) s'interroge si les termitières ont un rôle positif ou négatif sur la végétation. L'espèce *Grewia bicolor* a souvent été mentionnée sur des termitières en milieu sahélien, au Sénégal par Poupon (1980). Ouédraogo & Lepage (1997), dans un écosystème subsahélien ont trouvé une densité des espèces du genre *Boscia* 10 fois plus élevée sur les termitières de *Macrotermes*, 3,5 fois plus élevée pour *Pterocarpus lucens* et l'espèce *Acacia ataxacantha* a été trouvée sur les termitières seulement. L'association entre les termitières et les espèces ligneuses a suscité des discussions sur le rapport entre le termite constructeur et les espèces de plante : qui précède l'autre? Ouédraogo (1997) a analysé les interactions spatiales entre certaines espèces ligneuses et les termitières en utilisant les fonctions G de Diggle (Diggle, 1983) et K de Ripley (Ripley, 1981), capables de distinguer si l'association existe, et la voie de cette association (si la distribution des espèces est orientée en faveur des termitières ou le contraire). Les résultats ont révélé que les espèces du genre *Boscia* étaient clairement associées aux termitières de *Macrotermes*, tandis que *Pterocarpus lucens* ne l'était pas. Quoique premières, de complexes interactions naissent entre les termitières de *Macrotermes* et la végétation ligneuse.

Les activités des animaux n'affectent pas significativement la richesse spécifique, la densité, la hauteur et la surface terrière du peuplement ligneux dans le traitement pâture versus pas de pâture. Ceci suggère que les différentes variations observées sur la diversité spécifique et la structure du peuplement ligneux dans la forêt de Tiogo, ne dépendent pas des pâturages. Les sous-parcelles exposées au bétail, même soumises au feu annuel dans la forêt Tiogo, sont régulièrement parcourues par les animaux qui broutent principalement les espèces herbacées. La pression du pâturage dans les sous-parcelles d'étude équivaut à 50 % de la capacité de charge de bétail (Sawadogo *et al.*, 2005) soit un pâturage modéré. Certaines espèces ligneuses pourraient survivre sous des intensités modérées de pâturage qui permettent une succession de phases au cours du développement de ces espèces. Le témoignage de

Belsky (1987) montre que des intensités faibles et modérées de pâturages ont parfois des effets non mesurables.

D'autre part, en consommant et en piétinant la strate herbacée, le bétail réduit en même temps la biomasse aérienne des herbes (Sawadogo *et al.*, 2005). Par conséquent, la réduction de la biomasse suite aux préférences du bétail peut influencer sur toute compétition qui pourrait exister entre les espèces ligneuses et les herbacées (Sawadogo *et al.*, 2002). Le choix des espèces appréciées peut également limiter l'expansion de certaines espèces compétitrices qui tendent à dominer le peuplement ligneux. En retour, les espèces non appréciées par les animaux finissent par se propager au fil du temps. Selon les différentes valeurs de la densité spécifique, les pâturages continus peuvent favoriser l'établissement de certaines espèces ligneuses et en abondance dans la forêt de Tiogo, puisque le bétail agit comme un disséminateur de semences.

Le feu précoce annuel n'a pas d'effet statistiquement significatif sur la densité spécifique des ligneux. Cependant une influence significative a été observée pour la densité et la surface terrière des individus ligneux. La densité spécifique observée dans les sous-parcelles sous feu peut s'expliquer par la disparition des espèces sensibles aux feux. L'application continue des feux peut limiter la régénération de ces espèces ou induire leur mortalité. En revanche, on constate que la densité et la surface terrière des ligneux en milieu sous feu sont respectivement 3 et 2 fois plus élevées que celles observées en milieu sans feu. Le maintien de la densité des ligneux sous de telles conditions environnementales résulte de la capacité des espèces ligneuses à se reconstituer après le passage du feu. Cette reconstitution se fait le plus souvent par le rejet de nouvelles souches ou par le renouvellement de la partie aérienne. L'intensité et l'étendue du feu et l'intervention d'autres facteurs environnementaux sont déterminants sur la densité des communautés de plantes. La réduction de la biomasse herbacée induite par le pâturage du bétail ralentit la propagation du feu et de ce fait baisse son ampleur dans le milieu. Des réponses similaires au feu par les ligneux ont été observées par Otterstrom & Schwartz (2006) en forêt tropicale sèche tandis que Hutchinson *et al.* (2005) montraient un déclin de la densité des ligneux dans un environnement soumis aux feux.

On pourrait affirmer que les feux précoces annuels n'entraînent pas de mortalité chez les individus ligneux adultes. Les individus ont développé des stratégies surtout physiologiques qui leur permettent de s'adapter au passage régulier des feux précoces à long terme. Il est apparu une situation d'équilibre où les petits ligneux ont une croissance optimale de leur circonférence terrière. Hoffmann (1999) a montré l'accroissement de la surface terrière des ligneux à long terme en réponse au passage régulier de feu.

La présence des termitières a une influence hautement positive pour la diversité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux dans le présent travail. La présence d'espèces particulières et qui se trouvent confinées aux sols de termitières contraste avec celle des espèces qui existent hors des termitières. C'est le cas de *Tamarindus indica*, de *Diospyros mespiliformis* et de *Capparis sepiaria*. L'espèce *Diospyros mespiliformis* est perçue par Wild (1952) comme une espèce forestière savanicole typique de basse altitude et de climat chaud. Malaisse & Anastassiou-Socquet (1977) décrivaient *Sclerocarya birrea* comme une espèce hygro-eu-mésophyte, qui tolère des sols riches, à bonne ou moyenne économie hydrique pour expliquer leur présence sur les termitières de *Macrotermes*.

L'hétérogénéité créée dans le paysage par les termitières de *Macrotermes* est favorable à l'augmentation de la diversité spécifique des ligneux au sein de ce site au regard de la valeur de la densité et des indices de diversités spécifiques calculées. Selon Menaut *et al.* (1995) les termitières accroissent la richesse spécifique de plus 40% en savanes boisées.

De plus, l'effet des termitières de *Macrotermes* influence positivement la structure du peuplement ligneux. On constate que la densité et la surface terrière des ligneux y sont plus élevées, ce qui est favorable à la dynamique des écosystèmes de savanes. Nos résultats sont comparables à ceux obtenus par Abbadie (1990), Menaut *et al.* (1995) et Ouédraogo (1997). Pour Ouédraogo (1997), la densité et la surface terrière totales sont respectivement 5,43 et 9,31 fois plus accrues sur les termitières de *Macrotermes* versus le milieu adjacent dans la partie nord du Burkina Faso. Abbadie *et al.* (1992) ont également observé une forte densité des ligneux en milieu termitière soit 50,68 versus 24,8 individus par 1000 m<sup>2</sup> de surface à Lamto (Côte d'Ivoire). Comme conséquence positive dans les écosystèmes de savanes, de petites surfaces de base des sols de termitières de *Macrotermes* supportent une large concentration d'individus ligneux. Du point de vue de la hauteur des individus, les termitières apparaissent plus favorables aux gros individus qui sont capables d'y puiser toutes les ressources nécessaires car dans un tel milieu la croissance en hauteur des ligneux est ralentie selon Pendleton (1941) in (Lee & Wood, 1971a).

Les différents facteurs agissent soit, indépendamment l'un de l'autre soit, en combinaison et/ou avec d'autres facteurs environnementaux sur les caractéristiques de la végétation ligneuse dans la forêt de Tiogo. Les effets de ces facteurs peuvent être soit négatifs, soit positifs, soit complémentaires pour les ligneux. Dans le cas de la complémentarité, les facteurs peuvent agir en synergie sur la végétation. L'impact de l'interaction pâture x milieu est significativement positif pour la densité des ligneux tandis que les effets combinés du feu annuel et de la pâture des animaux induisent significativement une croissance de la densité et de la surface terrière selon nos résultats.

Les animaux réduisent la biomasse aérienne des graminées au cours de leur activité de broutage et de ce fait, ils réduisent la disponibilité de combustible dans les milieux (Sawadogo *et al.*, 2002, 2005). La réduction de combustible atténuerait par la suite l'intensité et la propagation des feux, et leurs effets destructeurs au sein de l'environnement. D'autre part, l'effet de l'interaction des animaux combinés avec le feu peut se manifester par la réduction des effectifs des espèces sensibles aux feux ou à la pâture des animaux dans les milieux adjacents. L'absence de couverture graminéenne rend les termitières moins attractives pour les animaux et y limite la propagation des feux. Par ailleurs, la végétation ligneuse des termitières apparaît impénétrable au bétail et la présence d'espèces épineuses comme celles de la famille des Capparaceae s'oppose au passage du bétail sur les termitières. Dans ce cas, les termitières jouent un rôle clé de refuge pour les espèces sensibles aux feux et/ou aux pâturages.

## 5- Conclusion

Il ressort de cette analyse que les termitières de *Macrotermes* influent significativement sur la végétation ligneuse en termes de diversité spécifique, de structure des espèces et de la distribution de l'abondance des peuplements ligneux. La densité et la surface terrière sont élevées sur les termitières en comparaison avec les milieux adjacents. Quant au comportement différentiel de la richesse spécifique, trois types de milieux ont été observés dans les mêmes conditions environnementales du site d'étude. Le rôle des termitières sur la biodiversité en tant que microsites est particulièrement important dans notre milieu d'étude soumis au feu précoce et/ou à la pâture du bétail. Sous de telles situations, les termitières agissent comme des refuges pour la végétation ligneuse.

L'abondance de petits et «jeunes» adultes sur les termitières contraste avec le reste de la savane. Cette abondance serait en faveur d'un état de forte régénération sur les termitières au sein des savanes même si les surfaces échantillonnées sont inégales. Il ressort que les termitières jouent également un rôle important dans la reconstitution de la végétation ligneuse. Les vestiges de termitières qui sont colonisées par les ligneux, se confondent au reste de la savane et donnent ainsi naissance à une nouvelle végétation.

## CHAPITRE V. REGENERATION ET DIVERSITE DES LIGNEUX SUR LES TERMITIERES ET DANS LE MILIEU ADJACENT

### 1- Introduction

Loin d'être uniformes, les savanes tropicales et subtropicales d'Afrique de l'Ouest sont des mosaïques de microsites délimités soit par des facteurs physiques (White & Pickett, 1985) tels que la pâture et le piétinement des animaux, les feux de brousse, les surfaces de sol dénudées, les châblis (Collins & Battaglia, 2002 ; Silvertown & Bullock, 2003), soit par les activités de recherche de nourritures et de construction de nids par d'autres organismes vivants (Canham & Marks, 1985 ; Wiens, 1985 ; Jones *et al.*, 1997). Ces perturbations physiques jouent un rôle majeur dans l'écologie et l'évolution des espèces ligneuses en modifiant diverses conditions environnementales pour la régénération et l'établissement des plantules (Canham & Marks, 1985 ; Nicotra *et al.*, 1999 ; Collins & Battaglia, 2002 ; Simioni *et al.*, 2002 ; Beckage & Clark, 2003 ; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005). La composition spécifique, l'abondance des plantules et la disponibilité des propagules de chaque espèce et la proximité des pieds mères varient considérablement à travers ces microsites (Augspurger & Kelly, 1984 ; Teketay, 1997 ; Peterson & Campbell, 1993 ; Setterfield, 2002).

Les microsites ou les termitières épigées construites par les termites de *Macrotermes spp* (sous famille des Macrotermitinae) sont des sources d'hétérogénéité spatiale dans les écosystèmes tropicaux arides et semi-arides (Dangerfield *et al.*, 1998 ; Korb & Linsenmair, 2001) et dont les propriétés physiques et chimiques sont nettement différentes de celles du sol adjacent (Maduakor *et al.*, 1995 ; Ouédraogo, 1997 ; Holt & Lepage, 2000 ; Jouquet *et al.*, 2004 ; Traoré *et al.*, 2008a). Wild (1952), Glover *et al.* (1964), Fanshawe (1968), Malaisse (1978), Spain & McIvor (1988) et Fleming & Loveridge (2003) ont montré que la diversité des ligneux et des herbacées est plus élevée sur les termitières épigées. Traoré *et al.* (2008b) ont observé un accroissement de la densité spécifique, la densité et la surface terrière des ligneux sur les termitières de *Macrotermes* par rapport à leur périphérie et le reste de la savane. Les termitières affecteraient à petite échelle l'établissement des plantules ligneuses, qui à leur tour influencent la distribution spatiale des espèces adultes. Ce fait apparaît plus important pour les écosystèmes arides et semi-arides où les arbres et arbustes, clairsemés et de taille modeste s'estompent en buissons.

Malgré leur abondance dans la plupart des savanes soudaniennes en Afrique de l'Ouest, le rôle des termitières de *Macrotermes spp.* dans la régénération des espèces ligneuses a reçu très peu

d'attention. De telles savanes, en plus des forêts sèches s'amenuisent à un rythme alarmant dans les régions soudaniennes et tendent à disparaître en raison des impacts climatiques et anthropiques (Menaut *et al.*, 1995). Une meilleure compréhension du rôle potentiel des termitières épigées de *Macrotermes* spp. dans la régénération des espèces ligneuses des plantules apparaît essentielle pour concevoir des méthodes appropriées de restauration des formations naturelles.

La présente étude a pour objectif principal d'évaluer l'impact des termitières sur la régénération des espèces ligneuses dans une savane soumise au pâturage contrôlé et au régime de feu précoce à travers (i) la diversité spécifique et la densité des plantules ligneuses sur les termitières et dans le milieu adjacent ; (ii) d'évaluer si le peuplement des plantules ressemble à celui des individus adultes en termes de diversité spécifique et de densité des plantules à partir de l'hypothèse suivante : Comme source d'hétérogénéité spatiale, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* influencent fortement la régénération des espèces ligneuses.

## 2- Méthodologie

### 2.1- Dispositif d'étude

L'étude s'est déroulée dans la forêt classée de Tiogo sur le dispositif décrit au **chapitre IV**. Les milieux d'échantillonnage sont les mêmes que ceux qui ont été considérés pour étudier le peuplement des espèces ligneuses adultes à savoir les termitières et les milieux adjacent 1 et adjacent 2 dans chacune des 16 sous-parcelles.

Les familles des Caesalpiniaceae, des Mimosaceae et des Combretaceae y dominent la végétation ligneuse. Une moyenne de 85 espèces ligneuses dont la hauteur  $\geq 1,50$  m a été inventoriée sur 100 m<sup>2</sup> sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus* contre 5 espèces à la périphérie des termitières et 1 espèce dans le reste de la savane. La densité correspondante et la surface basale à 40 cm au-dessus du sol de ces ligneux sont respectivement 323 individus/100 m<sup>2</sup> et 2,42 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> sur les termitières contre 0,12 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> et 22 individus/100 m<sup>2</sup> à la périphérie des termitières et 11 individus/100 m<sup>2</sup> et 0,17 m<sup>2</sup>/100 m<sup>2</sup> dans le reste de la savane.

### 2.2- Echantillonnage des plantules ligneuses

Dans cette étude, le mot plantule désigne tous les individus ligneux dont la hauteur totale est strictement inférieure à 150 cm. Ce critère résulte du fait que les individus dont la hauteur  $\geq 150$  cm ont été définis comme des adultes dans le **chapitre IV** selon nos observations. Ce critère de plantule qui a été également adopté par Ouédraogo (1997), Teketay (1997), Getachew *et al.* (2002) et Tesfaye *et al.*

(2002) apparaît approprié pour caractériser la dynamique de la régénération naturelle des ligneux dans différents écosystèmes.

L'inventaire a consisté à compter tous les individus par espèce sur l'ensemble des 16 x 0,25 ha en août 2003 afin de caractériser le peuplement des individus jeunes sur les termitières et leur périphérie ou adjacent 1 et dans le reste de la savane ou adjacent 2. Le second inventaire a été effectué en octobre 2005 et a concerné uniquement les termitières et leur périphérie ou milieu adjacent 1 afin d'évaluer leur influence sur la dynamique du peuplement des plantules. L'étude de la densité des individus adultes (**Chapitre IV**) a montré leur rareté dans le milieu adjacent par rapport aux termitières et au milieu adjacent 2. La hauteur totale de chaque individu et la hauteur de la plus grande tige inférieure à 150 cm pour les individus multicaules, ont été mesurées pour s'assurer du respect des critères.

## 2.3- Analyse des données

### 2.3.1- Diversité spécifique des plantules

Suivant les méthodes décrites au **chapitre IV**, la diversité spécifique du peuplement des plantules a été déterminée par la richesse spécifique et par des indices de diversité. Le genre, la famille et le nom des espèces présentes sur les termitières et les milieux adjacents ont également été notés.

### 2.3.2- Analyse de l'association plantules-adultes ligneux

Des relations qualitatives et quantitatives ont été établies entre les espèces ligneuses adultes et plantules sur les termitières et dans les milieux adjacents, par le calcul des indices ou de coefficients de similarité selon les méthodes proposées et commentées par Magurran (1988), Krebs (1999), Colwell *et al.* (2004), Chao *et al.* (2005, 2006) et Anderson *et al.* (2006) :  $S_j$  de Jaccard et  $C_{mH}$  de Morisita. L'indice de similarité  $S_j$  de Jaccard est basé sur la présence/absence des espèces et analyse la similarité ou la dissimilarité entre la richesse spécifique des individus adultes et celle des plantules. Le coefficient  $C_{mH}$  de Morisita-Horn est basé sur la présence et l'abondance des espèces dans chacun des milieux et évalue la similarité ou la dissimilarité entre la densité des individus adultes et celle des plantules. La valeur des indices de similarité varie de 0,0 pour une dissimilarité entre les stades à 1,0 en cas de similarité. Le programme informatique EstimateS 8,00 (Colwell, 2006) a été utilisé pour calculer l'indice et le coefficient de similarité selon les formules ci-dessous adaptées aux données de l'étude :

➤ *Indice de similarité de Jaccard :*

$$S_j = \frac{S_{A-P}}{S_{A-P} + S_A + S_P}$$

Avec  $S_{A-P}$  = le nombre total des espèces communes aux peuplements ligneux adultes et plantules ;

$S_A$  = le nombre total des espèces identifiées uniquement dans le peuplement adulte ;

$S_P$  = le nombre total des espèces identifiées uniquement dans le peuplement plantule.

➤ *Coefficient de similarité de Morisita-Horn :*

$$C_{MH} = \frac{2 \sum_{i=1}^n (A_{ni} * P_{ni})}{N_A * N_P \left[ \sum_{i=1}^n \left( \frac{A_{ni}}{N_A} \right)^2 + \sum_{i=1}^n \left( \frac{P_{ni}}{N_P} \right)^2 \right]}$$

Avec  $N_A$  = le nombre total des individus adultes;

$N_P$  = le nombre total de plantules;

$A_{ni}$  = le nombre total des individus adultes de l'espèce  $i$  ;

$P_{ni}$  = le nombre total de plantules de l'espèce  $i$ .

### 2.3.3- Analyses statistiques des données

Des analyses de variance ont été effectuées selon la méthode utilisée au **chapitre IV** pour évaluer l'impact des différents facteurs sur la diversité spécifique, la densité des plantules et le sens de l'évolution de l'association plantule-adulte. Auparavant, les variables densité spécifique et densité des plantules ont été transformées selon la formule  $\log(x+1)$  pour homogénéiser la distribution des fréquences comme cela fut au **chapitre IV**.

Pour détecter les différences entre les différents traitements, les comparaisons multiples de moyennes ont été réalisées à l'aide du test de Tamhane décrit par Zar (1999) à cause des variations importantes entre les sous-parcelles. Toutes les analyses statistiques ont été générées par le programme SPSS 15 pour Windows à 5% de niveau de signification.

## 3- Résultats

### 3.1- Diversité spécifique et densité des plantules

Au total 71 espèces différentes ont été identifiées à partir des données combinées, soit 35 505 plantules et qui correspondent à une moyenne potentielle de  $84,74 \pm 0,00$  espèces d'après l'estimateur Jackknife 2 et une densité spécifique de 1 espèce/100 m<sup>2</sup>. Les termitières abritent 60 espèces pour 9 049 plantules contre respectivement 49 (1 639 plantules) et 68 (24 816 plantules) pour les milieux adjacents 1 et 2 (**Tableau 34**). Toutes ces espèces sont regroupées dans 54 genres et 25 familles. Selon les courbes de raréfaction, les nombres des espèces observées (Sobs) et potentielles (Jackknife 1 et



Jackknife 2) augmentent en fonction du nombre des plantules présentes dans chaque milieu (**Figure 17**). Ces courbes évoluent vers un plateau et indiquent la rareté de nouvelles espèces dans ces milieux malgré l'abondance des individus.

La richesse spécifique totale potentielle varie de 64 espèces dans le milieu adjacent 1 à 81 espèces dans le milieu adjacent 2 selon la formule de Jackknife 2. La densité spécifique totale est de 3/100 m<sup>2</sup> sur les termitières.

La valeur de l'indice de diversité de Shannon croît des termitières vers le milieu adjacent 2 tandis que les indices de régularité et de Margalef obtenus sur les termitières présentent des valeurs intermédiaires entre celles des milieux adjacents 1 et 2 (**Tableau 34**).

L'ensemble des individus plantules de hauteur inférieure à 1,50m représente une densité totale moyenne qui varie de 151,12/100 m<sup>2</sup> sur les termitières à 19,25/100 m<sup>2</sup> dans le milieu adjacent 2. Les paramètres relatifs aux peuplements des plantules varient selon les milieux.

**Tableau 34** : Richesse spécifique, indices de diversité et densité des plantules selon le milieu dans les 16 sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Paramètres	Milieu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
N	16	16	16
Surface échantillonnée	2047,75	5718,65	32233,60
Espèces observées (Sobs)	60	49	68
Jackknife 1	67,70 ± 2,71	60,25 ± 4,84	76,44 ± 2,73
Jackknife 2	69,77 ± 0,00	64,22 ± 0,00	81,86 ± 0,00
Indice de Shannon $H'$	1,98 ± 0,10	2,19 ± 0,02	2,66 ± 0,05
Indice de Régularité $J'$	0,68 ± 0,03	0,79 ± 0,06	0,73 ± 0,01
Indice de Margalef $D_{Mg}$	3,55 ± 0,21	3,34 ± 0,40	5,29 ± 0,19
Espèces communes plantule-adulte	13,06 ± 1,81	2,92 ± 0,93	23,88 ± 1,07
Indice de Jaccard $S_j$	0,44 ± 0,04	0,12 ± 0,04	0,56 ± 0,02
Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	0,56 ± 0,05	0,19 ± 0,07	0,58 ± 0,05

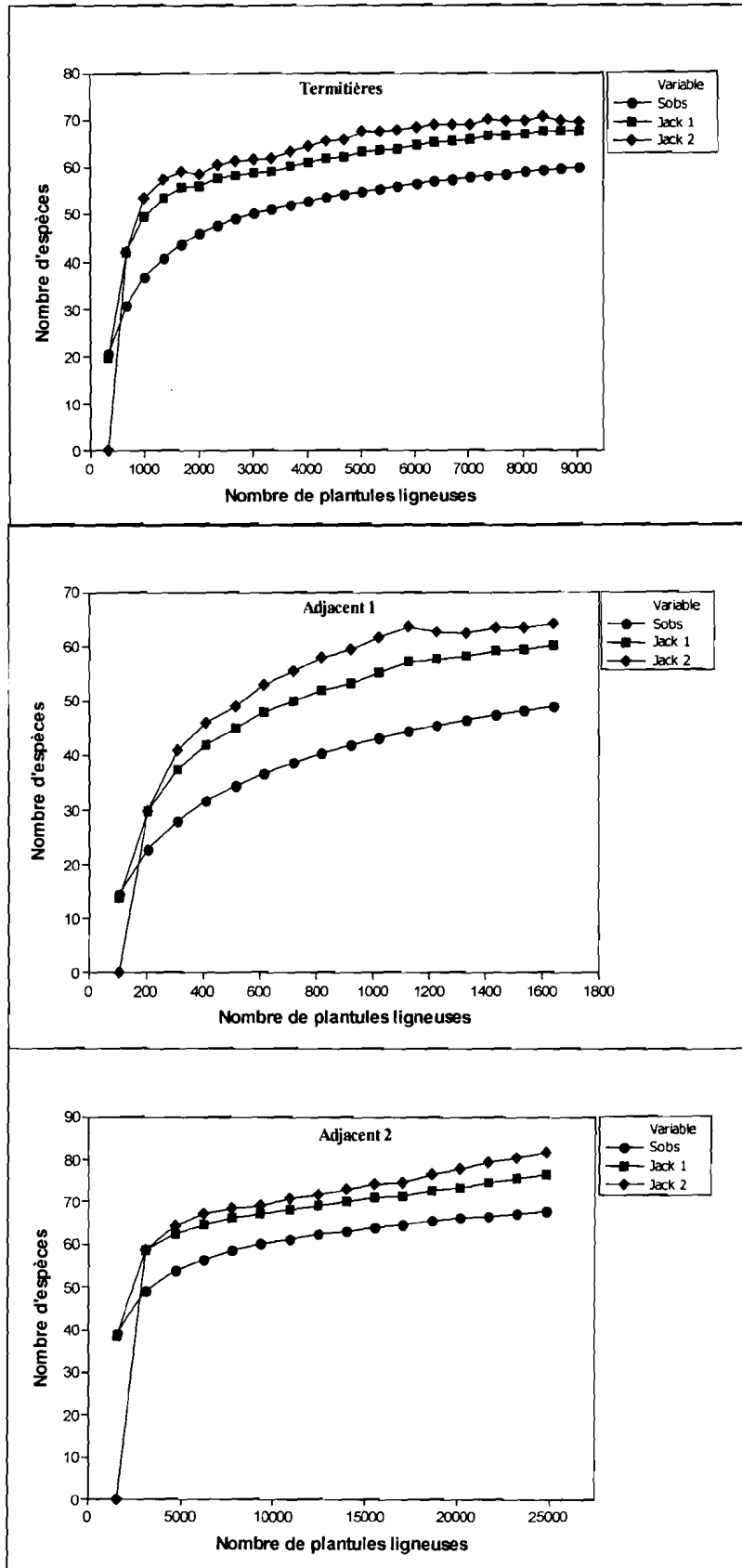


Figure 17 : Courbes de raréfaction des plantules selon les milieux dans la forêt de Tiogo en 2003

### 3.1.1- Parcelles pâturées soumises au feu annuel

Dans les sous-parcelles soumises aux activités des animaux et au feu précoce annuel, la végétation juvénile renferme une richesse spécifique de 52 espèces observées et 70 espèces potentielles selon l'estimateur de Jackknife 2 sur les termitières (**Tableau 35**). Le milieu adjacent 1 est vide de toute plantule tandis que le milieu adjacent 2 renferme 60 espèces observées et un maximum de 68 espèces qui devraient exister selon Jackknife 2. Les espèces observées correspondent à une densité spécifique de 8/100 m<sup>2</sup> sur les termitières contre 1/100 m<sup>2</sup> dans le milieu adjacent 2.

Les plus grandes valeurs des indices de diversité de Shannon et de Margalef ont été notées dans le milieu adjacent 2 par rapport aux termitières alors l'indice de régularité  $J'$  tend vers la valeur 1,00 pour les deux milieux.

La densité des plantules observée montre une forte valeur sur les termitières (55/100 m<sup>2</sup>) comparativement au milieu adjacent 2.

La valeur des indices de similarité de Jaccard et de Morisita-Horn est inférieure à 0,5 sur les termitières tandis qu'elle atteint la valeur de 0,5 hors termitière (**Tableau 35**). La diversité spécifique et la densité observées des plantules sont faiblement liées à celles des individus adultes sur les termitières par rapport au milieu adjacent.

### 3.1.2- Parcelles pâturées non soumises au feu annuel

Dans les sous-parcelles pâturées et protégées du feu, 44 espèces sont dénombrées dans la strate juvénile sur les termitières contre 16 et 53 espèces respectivement dans les milieux adjacents 1 et 2 (**Tableau 35**). La formule de Jackknife 2 indique une richesse spécifique totale de 57 espèces sur les termitières et celle de Jackknife 1, 58 espèces dans le milieu adjacent 2.

La densité spécifique observée est remarquable sur les termitières soit 5 espèces sur 100 m<sup>2</sup> de surface de termitière.

La valeur des indices de diversité de Shannon et de Margalef est intermédiaire entre celles notées dans les milieux adjacents au regard du **tableau 35**. La valeur de l'indice de régularité  $J'$  de Shannon est similaire pour les termitières et le milieu adjacent 2 et tend vers 1. Cette valeur indique une distribution régulière des abondances dans ces 2 milieux.

Le nombre d'espèces communes aux stades plantule et adulte varie de 1 espèce dans le milieu adjacent 1 à 25 dans le milieu adjacent 2. La valeur moyenne de l'indice de similarité de Jaccard est de 0,5 sur les termitières et dénote d'une corrélation positive entre la richesse spécifique du peuplement des plantules et celui des adultes. Les densités les plus fortes des plantules sont enregistrées sur les termitières (44/100 m<sup>2</sup>). Cette densité décroît au fur et à mesure que l'on s'en éloigne. Cependant la

valeur du coefficient de Morisita tend vers 1,00. La densité des espèces plantules semble évoluer en fonction de celle des espèces adultes.

### 3.1.3- Parcelles non pâturées soumises au feu annuel

L'examen du **tableau 36** montre que le nombre d'espèces observées est plus important sur les termitières par rapport au milieu adjacent 1 mais inférieure à celui observé dans le milieu adjacent 2. Selon l'estimateur de diversité Jackknife 2, le milieu adjacent 1 renferme la plus forte richesse spécifique potentielle. Sur une superficie identique de 100 m<sup>2</sup>, la densité spécifique observée des plantules est élevée pour les termitières par rapport aux milieux adjacent 1 et 2 soit 21 espèces. La diversité spécifique ne présente pas une grande variabilité au regard de la valeur des indices  $H'$  et  $J'$  de Shannon et  $D_{Mg}$  de Margalef (**Tableau 36**).

Au total, 18 espèces existent simultanément aux stades plantule et adulte sur les termitières par rapport au milieu adjacent 1.

En revanche, la densité des plantules est plus forte sur les termitières et décroît dans le milieu adjacent 2. Les termitières, au sein de ces sous-parcelles, supportent la plus forte densité des plantules soit 178 pieds/100 m<sup>2</sup>.

Les indices de Jaccard et de Morisita-Horn ne sont très variables entre les termitières et le milieu adjacent 2 seulement tendent vers la valeur 1,00. Les valeurs de ces indices indiquent une similarité de richesse spécifique et d'abondance entre les végétations ligneuses juvénile et adulte sur les termitières et le milieu adjacent 2. Il n'y a presque pas de ressemblance entre les plantules et les individus adultes dans le milieu adjacent 1 au regard des valeurs des indices de Jaccard et de Morisita-Horn dans le **tableau 36**.

### 3.1.4- Parcelles non pâturées non soumises au feu annuel

Le **tableau 36** présente également les paramètres relatifs au peuplement des plantules ligneuses dans les sous-parcelles intégralement protégées. On constate que la richesse spécifique observée est plus élevée sur les termitières par rapport au milieu adjacent 1 et moins élevée que celle observée pour le milieu adjacent 2. La richesse et l'abondance spécifiques estimées Jackknife 1 et 2 sur les termitières sont intermédiaires entre les milieux adjacents 1 et 2. Cependant la densité spécifique observée sur les termitières représente 5 et 16 fois les densités spécifiques enregistrées respectivement dans les milieux adjacents 1 et 2 (**Tableau 36**).

On observe un accroissement de la valeur des indices de diversité spécifiques  $H'$  de Shannon et  $D_{Mg}$  de Margalef des termitières vers le milieu adjacent 2 excepté celle de l'indice de régularité qui atteint sa valeur maximale (0,9) dans le milieu adjacent 1.

La densité observée des plantules est plus élevée sur la termitière que dans les milieux adjacents. En moyenne, 85 plantules existent sur 100 m<sup>2</sup> de surface de termitières contre respectivement 6 et 4 pieds dans les milieux 1 et 2.

La valeur de l'indice de Jaccard traduit une dissimilarité de la diversité spécifique entre le peuplement de plantules et celui des adultes sur les termitières et dans le milieu adjacent 1 tandis que l'indice de Morisita montre une forte ressemblance entre la densité des plantules et celle des individus adultes sur les termitières et dans le milieu adjacent 2. Selon la valeur du coefficient de similarité de Morisita (**Tableau 36**), il n'existe presque pas de corrélation entre les abondances des espèces plantules et adultes dans le milieu adjacent 1.

**Tableau 35** : Diversité spécifique et densité (moyenne  $\pm$  erreur type) des plantules dans les sous-parcelles pâturées dans la forêt de Tiogo

	Pâturation					
	Feu			Pas de feu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Espèces observées $S_{obs}$	52	0	60	44	16	53
Jackknife 1	63,56 $\pm$ 3,30	0,00	67,50 $\pm$ 2,60	54,50 $\pm$ 6,65	21,33 $\pm$ 3,53	57,50 $\pm$ 1,94
Jackknife 2	70,26 $\pm$ 0,0	0,00	67,83 $\pm$ 0,00	57,17 $\pm$ 0,0	22,83 $\pm$ 0,0	56,17 $\pm$ 0,0
Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	7,72	0,00	0,80	5,01	0,95	0,71
Indice de Shannon $H'$	1,86 $\pm$ 0,18	0,00	2,70 $\pm$ 0,13	2,10 $\pm$ 0,18	0,93 $\pm$ 0,00	2,79 $\pm$ 0,10
Indice de Régularité $J'$	0,62 $\pm$ 0,046	0,00	0,72 $\pm$ 0,02	0,73 $\pm$ 0,04	0,39 $\pm$ 0,00	0,76 $\pm$ 0,01
Indice de Margalef $D_{Mg}$	3,55 $\pm$ 0,31	0,00	5,38 $\pm$ 0,37	3,61 $\pm$ 0,75	1,51 $\pm$ 0,00	5,64 $\pm$ 0,45
Espèces communes plantule-adulte	10,13 $\pm$ 2,55	0,00	24,00 $\pm$ 2,20	15,50 $\pm$ 4,03	0,75 $\pm$ 0,75	25,25 $\pm$ 1,89
Indice de Jaccard $S_j$	0,37 $\pm$ 0,07	0,00	0,54 $\pm$ 0,03	0,49 $\pm$ 0,07	0,05 $\pm$ 0,05	0,58 $\pm$ 0,03
Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	0,35 $\pm$ 0,09	0,00	0,49 $\pm$ 0,08	0,64 $\pm$ 0,02	0,12 $\pm$ 0,12	0,61 $\pm$ 0,08
Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	31,00	0,00	7,24	10,98	1,50	3,58

**Tableau 36 :** Diversité spécifique et densité (moyenne  $\pm$  erreur type) des plantules dans les sous-parcelles non pâturées dans la forêt de Tiogo

	Pas de pâture					
	Feu			Pas de feu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Espèces observées $S_{obs}$	43	40	56	46	39	57
Jackknife 1	50,50 $\pm$ 5,12	58,40 $\pm$ 6,40	65,00 $\pm$ 2,12	57,38 $\pm$ 2,94	49,50 $\pm$ 4,58	68,25 $\pm$ 3,33
Jackknife 2	51,70 $\pm$ 0	69,05 $\pm$ 0,0	68,0 $\pm$ 0,0	60,70 $\pm$ 0,0	56,57 $\pm$ 0,0	72,42 $\pm$ 0,0
Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	20,86	5,03	0,62	15,92	2,70	0,69
Indice de Shannon $H'$	2,16 $\pm$ 0,17	2,36 $\pm$ 0,23	2,52 $\pm$ 0,09	1,82 $\pm$ 0,26	2,38 $\pm$ 0,13	2,64 $\pm$ 0,11
Indice de Régularité $J'$	0,71 $\pm$ 0,03	0,84 $\pm$ 0,03	0,70 $\pm$ 0,02	0,66 $\pm$ 0,10	0,85 $\pm$ 0,03	0,74 $\pm$ 0,02
Indice de Margalef $D_{Mg}$	3,66 $\pm$ 0,37	3,45 $\pm$ 0,70	4,86 $\pm$ 0,17	3,37 $\pm$ 0,31	3,72 $\pm$ 0,41	5,30 $\pm$ 0,46
Espèces communes plantule-adulte	18,25 $\pm$ 3,20	4,75 $\pm$ 1,80	23,75 $\pm$ 1,93	8,38 $\pm$ 3,40	6,17 $\pm$ 2,07	22,50 $\pm$ 3,07
Indice de Jaccard $S_j$	0,55 $\pm$ 0,07	0,18 $\pm$ 0,07	0,58 $\pm$ 0,04	0,34 $\pm$ 0,09	0,26 $\pm$ 0,09	0,56 $\pm$ 0,04
Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	0,70 $\pm$ 0,16	0,35 $\pm$ 0,19	0,62 $\pm$ 0,14	0,56 $\pm$ 0,06	0,27 $\pm$ 0,09	0,60 $\pm$ 0,09
Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	66,65	4,78	5,82	42,49	2,72	2,62

### 3.2- Interprétations statistiques des résultats

#### 3.2.1- Influence de la pâture des animaux

Le **tableau 37** précise comment la végétation ligneuse juvénile se comporte lorsque les milieux sont fréquentés ou non par les animaux. Aucun effet significatif n'est observé pour la densité spécifique moyenne ( $P > 0,05$ ) tandis que la densité des plantules est positivement influencée par le passage des animaux ( $P = 0,006$ ).

Des effets significatifs ont été observés pour l'indice de Jaccard et pour le coefficient de Morisita-Horn ( $P < 0,05$ ). Ces observations indiquent que les différences entre le nombre d'espèces observées simultanément aux stades juvénile et adulte et la densité des plantules sont influencés par les activités des animaux.

**Tableau 37** : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, des indices de similarité et de la densité des plantules dans les sous-parcelles avec ou sans pâture dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables étudiées	d.d.l.	F (valeur)	Probabilité
Pâture	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	1	1,06	0,311
	Espèces communes plantule-adulte	1	0,90	0,349
	Indice de Jaccard $S_j$	1	4,81*	<b>0,035</b>
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	1	5,58*	<b>0,024</b>
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	1	8,51*	<b>0,006</b>

\* Significatif à 0,05 ; d.d.l : degré de liberté

#### 3.2.2- Influence du feu précoce annuel

Les résultats de l'analyse de variance (**Tableau 38**) montrent que la densité spécifique observée et les indices de diversité ne sont pas significativement influencés par l'application annuelle du feu précoce ( $P > 0,05$ ). Aucun effet significatif n'est également observé pour la densité des plantules ( $P > 0,05$ ). Le nombre d'espèces communes de plantules et de pieds adultes, les indices de Jaccard  $S_j$  et de Morisita-Horn  $C_{mH}$  ne présentent aucune différence remarquable ( $P > 0,05$ ).

#### 3.2.3- Influence du milieu

L'analyse du **tableau 39** indique que la présence des termitières modifie significativement la richesse et la densité spécifiques du peuplement des plantules ligneuses, selon l'analyse des différences observées sur la densité spécifique ( $P < 0,01$ )

La variation de la densité des plantules entre les termitières et les milieux adjacents est statistiquement significative sur 100 m<sup>2</sup> de surface de milieu ( $P < 0,0001$ ).



**Tableau 38** : Résultats de l'analyse de variance (test F de Fisher) de la densité spécifique, des indices de similarité et de la densité des plantules dans les sous-parcelles avec ou sans feu dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables étudiées	d.d.l.	F (valeur)	Probabilité
Feu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	1	0,13	0,723
	Espèces communes plantule-adulte	1	0,07	0,788
	Indice de Jaccard $S_j$	1	0,07	0,793
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	1	0,63	0,433
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	1	0,26	0,610

**Tableau 39** : Influence du milieu sur la densité spécifique, les indices de similarité et la densité des plantules dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables étudiées	d.d.l.	F (valeur)	Probabilité
Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	44,02*	<0,000
	Espèces communes plantule-adulte	2	71,07*	<0,000
	Indice de Jaccard $S_j$	2	59,62*	<0,000
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	2	17,24*	<0,000
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	2	50,94*	<0,0001

\* Significatif à 0,05 ; d.d.l : degré de liberté

La présence des termitières accroît significativement la valeur des indices de Jaccard  $S_j$  et de Morisita-Horn dans les sous-parcelles pendant la période d'étude ( $P < 0,000$ ). La comparaison multiple des moyennes selon Tamhane révèle que les termitières abritent la densité spécifique la plus élevée en comparaison avec les milieux adjacents 1 et 2 (**Tableau 40**). Il n'existe aucune différence statistique entre les 2 milieux adjacents ( $P > 0,05$ ). Les valeurs des indices de Jaccard et de Morisita-Horn sont similaires pour les termitières et le milieu adjacent 2 (moyennes avec la même lettre) mais sont significativement plus élevées sur les termitières et dans le milieu adjacent 2 que celles observées dans le milieu adjacent 1 (moyennes avec différentes lettres).

Cependant, la densité des plantules est considérablement supérieure sur les termitières suivies du milieu adjacent 2 en comparaison avec le milieu adjacent 1. Les termitières, adjacent 1 et adjacent 2 constituent chacun un microhabitat particulier du point de vue de densité des plantules (**Tableau 40**).

La densité des plantules d'une espèce apparaît similaire à celle des individus adultes de la même espèce sur les termitières et le milieu adjacent 1 exceptée les espèces telles que *Allophyllus africanus*, *Capparis sepiaria*, *Diospyros mespiliformis* et *Tamarindus indica* qui sont abondamment représentées dans le milieu adjacent 1 seulement (**Tableau 41**). Cependant, la densité des plantules

de ces espèces est plus forte que celle des individus adultes dans le milieu adjacent 2 au regard de la valeur du rapport des densités par espèce. La densité des plantules de *Dicrostachys cinerea* et de *Feretia apodanthera* est remarquable dans le milieu adjacent, indice d'une régénération abondante de ces espèces (**Tableau 41**).

**Tableau 40** : Richesse spécifique, indices de diversité et densité des plantules selon le milieu dans les 16 sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Paramètres	Milieu		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	141,16 a	4,87 b	2,01 b
Espèces communes plantule-adulte	16,19 a	4,94 b	23,88 a
Indice de Jaccard $S_j$	0,32 a	0,18 b	0,56 a
Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	0,58 a	0,22 b	0,58 a
Densité N/100 m <sup>2</sup>	1964,46 a	35,09 b	78,27 c

Moyennes avec des lettres identiques (a, b et c) à travers la même ligne ne sont pas significativement différentes à  $P < 0,05$  selon Tamhane.

**Tableau 41** : Rapport plantules/adultes sur 100 m<sup>2</sup> de milieu dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Espèce	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Acacia erythrocalyx</i>	4,83	1,11	54,27
<i>Allophyllus africanus</i>	2,11	-	738,77
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	0,49	1,13	18,75
<i>Balanites aegyptiaca</i>	0,33	1,00	8,12
<i>Capparis sepiaria</i>	2,96	-	605,96
<i>Combretum micranthum</i>	0,72	4,25	20,95
<i>Combretum nigricans</i>	2,94	3,34	27,35
<i>Dicrostachys cinerea</i>	6,64	1,00	423,69
<i>Diospyros mespiliformis</i>	1,00	-	17,99
<i>Feretia apodanthera</i>	3,15	2,42	127,65
<i>Flueggea virosa</i>	1,44	1,75	-
<i>Grewia bicolor</i>	0,96	2,25	19,54
<i>Grewia flavescens</i>	2,17	2,50	79,90
<i>Grewia venusta</i>	1,65	2,22	42,28
<i>Sclerocarya birrea</i>	1,24	2,43	38,74
<i>Tamarindus indica</i>	0,88	-	20,63

### 3.2.4- Influence des interactions

Selon le **tableau 42**, la pâture combinée au feu répété n'a pas d'influence statistiquement significative sur le peuplement des plantules. La pâture croisée avec le type de milieu agit

significativement sur l'indice de Jaccard et la densité seulement ( $P = 0,040$  et  $0,002$  respectivement). Les effets de l'interaction due au feu et au type de milieu, à la pâture croisée avec le feu et avec le type de milieu n'affectent pas statistiquement le peuplement des plantules.

**Tableau 42 :** Influence des interactions des facteurs (test F de Fisher) sur la densité spécifique, les indices de similarité et la densité des plantules dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Source de variation	Variables étudiées	d.d.l.	F (valeur)	Probabilité
Pâture x Feu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	1	0,77	0,388
	Espèces communes plantule-adulte	1	3,93	0,055
	Indice de Jaccard $S_j$	1	3,41	0,073
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	1	4,08	0,051
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	1	0,00	0,988
Pâture x Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	0,85	0,436
	Espèces communes plantule-adulte	2	1,84	0,173
	Indice de Jaccard $S_j$	2	3,28*	<b>0,049</b>
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	2	0,80	0,458
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	2	7,58*	<b>0,002</b>
Feu x Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	0,08	0,921
	Espèces communes plantule-adulte	2	0,47	0,630
	Indice de Jaccard $S_j$	2	0,84	0,440
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	2	0,06	0,939
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	2	1,27	0,292
Pâture x Feu x Milieu	Densité spécifique (S/100 m <sup>2</sup> )	2	0,66	0,423
	Espèces communes plantule-adulte	2	2,87	0,070
	Indice de Jaccard $S_j$	2	2,75	0,077
	Indice de Morisita-Horn $C_{mH}$	2	0,52	0,599
	Densité (N/100 m <sup>2</sup> )	2	0,36	0,703

\* Le test F de Fisher est significatif à 0,05

#### 4- Discussion

Selon Sheil (1999), si le changement des conditions environnementales dues à des perturbations est intense, il peut devenir létal pour un certain nombre d'espèces établies et qui sont, ou peuvent être remplacées aussitôt par de nouvelles espèces. La pâture des animaux, le feu répété et le type de milieu peuvent modifier la diversité spécifique des plantules soit en favorisant l'installation de nouvelles espèces soit en stimulant la restauration des individus des espèces initiales.

La présente étude montre que la diversité et la distribution des abondances spécifiques et la densité des plantules sont profondément modifiées par le pâturage. Les sous-parcelles non clôturées avec ou sans feu, sont régulièrement visitées par les animaux qui consomment sélectivement les espèces

ligneuses désirables et modifient ainsi les abondances des espèces. C'est le cas des espèces *Feretia apodanthera*, *Pteleopsis suberosa* et *Pterocarpus erinaceus* qui sont abondamment représentées en milieu pâturé. Les animaux peuvent agir sur la diversité des espèces au sein d'un peuplement en tant que disséminateurs de semences et aussi en accélérant la germination de ces semences qui passent par leur tractus digestif. C'est le cas par exemple de *Acacia erythrocalyx* dont la capacité germinative est élevée lorsque les semences passent par le tractus des bovins (Razanamandranto *et al.*, 2004). L'occurrence et l'abondance de ces espèces suggèrent leur tolérance à la pression biotique.

Nos analyses indiquent que la densité des plantules décline énormément sous l'effet des activités des animaux. Le déclin de la densité des plantules peut être causé par une modification au fil des années de l'état physique de l'habitat pour beaucoup d'espèces par les pratiques du pâturage et du piétinement par les animaux. Par exemple, la compacité de la surface des sols par le bétail limite la pénétration et l'expansion du système racinaire des plantules issues de la germination de certaines semences et de la reconstitution des plantules endommagées. Zida *et al.* (2007) constatent que seule la densité des plantules monocaulées est significativement affectée par les passages des animaux tandis que Rambo & Faeth (1999) notent une croissance de la richesse spécifique et de densité des plantules en milieu pâturé.

La pression du pâturage, 50% de la charge moyenne, apparaît critique pour le peuplement des plantules dans les sous-parcelles d'étude.

L'application annuelle du feu précoce est sans influence significative sur les caractères globaux des plantules mais modifie la distribution des abondances de certaines espèces. La modification de la distribution des abondances spécifiques des plantules s'explique par la disparition des espèces sensibles aux feux au profit des espèces tolérantes. Les conditions environnementales deviennent ainsi favorables à leur établissement.

Après le passage du feu, les plantules réagissent soit par rejet de nouveau feuillage, soit par rejet de nouvelle tige feuillée par voie végétative (Gignoux *et al.*, 1997). La densité des plantules (hauteur < 150 cm) peut ainsi s'accroître sous l'influence des feux qui détruisent leur partie aérienne pour établir un équilibre entre les densités des espèces sensibles et tolérantes. On note ainsi une abondance des individus des espèces telles que *Acacia macrostachya*, *Anogeissus leiocarpus*, *Combretum micranthum*, *Combretum nigricans*, *Dicrostachys cinerea*, *Feretia apodanthera* et *Pteleopsis suberosa* dans les sous-parcelles soumises au feu précoce. L'absence de variation significative de la densité globale des plantules a été démontrée par Fulé *et al.* (2004) et Zida *et al.* (2007). Une fois de plus, seule la densité des individus monocaulés présente une différence significative dans le traitement feu *versus* pas de feu (Zida *et al.*, 2007).

Les indices de Jaccard et Morisita ne varient pas significativement sous l'influence du feu précoce. Ce fait indique que les variations induites par les feux annuels sur la richesse spécifique et la densité des plantules ligneuses ne sont pas détectables sur les individus adultes.

Selon nos observations, les feux annuels augmenteraient la densité des plantules sur notre site d'étude. D'après certaines études, les feux réguliers ont un impact déterminant dans la composition floristique, la dynamique et la structure des ligneux au sein d'un écosystème à travers leur capacité de régénération par voie sexuelle ou végétative (Menaut *et al.*, 1995 ; Ben-Shahar, 1998 ; Jayasingam, 1998 ; Hoffmann, 1999 ; Setterfield, 2002 ; Muoghalu, 2007).

D'autre part l'établissement des plantules dépend profondément du type de microhabitats. La présence des termitières de *Macrotermes* a favorisé l'établissement et le recrutement de certaines espèces ligneuses. Les différences observées sur la richesse et la diversité spécifiques des plantules résultent de la présence et l'abondance de certaines espèces sur les termitières mais qui sont absentes des milieux adjacents. C'est le cas des espèces telles que *Capparis sepiaria*, *Feretia apodanthera* et *Tamarindus indica* qui sont abondamment représentées sur les termitières comparativement aux milieux adjacents sous les mêmes conditions environnementales. Cela s'explique par le fait que les termitières offrent surtout des conditions d'humidité favorable à une émergence abondante des plantules. Le statut hydrique a de grands effets spatio-temporels sur la végétation, même quand les termitières deviennent inactives ou érodées (Smith & Yeaton, 1998 ; Rogers *et al.*, 1999). Les matières organiques contenues dans le sol des termitières constituent une source de nutriment favorable au recrutement des espèces ligneuses en abondance. Les observations indiquent que les plantules se développent mieux sur les termitières à cause de la disponibilité de l'eau du sol pour les plantes (Konaté *et al.*, 1999). La présence et l'abondance des pieds adultes sur les termitières constituent une source de diaspores sexuelles et/ou asexuelles et leurs feuillages offrent un microclimat aux espèces au stade de plantule.

De par leur hauteur et surtout l'absence de strate herbacée, les termitières ne sont pas parcourues par les feux et le bétail sur notre site d'étude et de ce fait parviennent à protéger les plantules de ces espèces. C'est le cas pour *Balanites aegyptiaca*, *Lannea acida*, *Pterocarpus erinaceus* dont les plantules sont à la fois sensibles aux feux, au broutage et au piétinement des animaux (Lykke *et al.*, 1999 ; Alexandre, 2002).

Les termitières supportent la plus forte densité des plantules. Cette densité apparaît très marquée pour certaines espèces. Ce fait indique un niveau important de régénération des espèces ligneuses. Les travaux menés par Glover *et al.* (1964), Fanshawe (1968), Malaisse & Anastassiou-Socquet (1977), Abbadie *et al.* (1992), Ouédraogo (1997) et Fleming & Loveridge (2003) ont également souligné la présence et l'abondance d'espèces ligneuses particulières sur les termitières de *Macrotermes* dans diverses régions phytogéographiques. Selon Wild (1952), ces espèces

caractéristiques des grandes termitières sont hors de leur habitat naturel où les conditions climatiques et édaphiques sont optimales à leur évolution.

Le rapport de densités plantules/adultes des espèces les plus abondantes montre que ces espèces se régénèrent parfaitement sur les termitières contrairement aux milieux adjacents où la densité des plantules est supérieure à celle des adultes. Les plantules présentes sur les termitières reflètent plus la diversité et la densité des individus adultes comparativement à leur périphérie et le reste de la savane. Le peuplement des plantules semble contribuer à la persistance de certaines espèces et leur coexistence (Takenaka, 2006) sur les termitières. La présence des termitières crée une hétérogénéité spatiale au sein des écosystèmes et apparaît ainsi déterminante dans la composition floristique, la distribution et la dynamique des ligneux.

A l'instar des facteurs climatiques, des feux de brousse et du pâturage, nos résultats montrent que les termitières peuvent limiter l'établissement de certaines espèces ligneuses au profit de celles capables de développer des stratégies adaptées telles que les espèces de la famille des Capparacées, *Combretum* spp., *Tamarindus indica*... pour assurer une régénération importante en dépit de toute contrainte environnementale.

Le type de milieu combiné à la pâture des animaux agit significativement sur la distribution des abondances des plantules uniquement à travers la valeur de la densité totale. En effet, les îlots de végétation délimités par les termitières influencent les animaux dans le choix des espaces pour paître ou pour se reposer. Quelle que soit l'intensité du pâturage ces îlots sont contournés par les animaux et apparaissent ainsi une végétation ligneuse sans dommage dans les savanes. La présence des espèces à épines telles que *Capparis sepiaria* et *Cadaba farinosa* rendent ces îlots impénétrables et par conséquent inaccessibles par les animaux. Les termitières semblent agir passivement en protégeant les plantules que les animaux pourraient détruire. Par conséquent, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* apparaissent être des microhabitats sécurisés pour les ligneux au sein des savanes.

## 5- Conclusion

Notre étude montre que les termitières de *Macrotermes subhyalinus* influencent profondément la régénération des espèces ligneuses en termes de richesse spécifique et de densité des plantules dans la forêt de Tiogo. Les plus fortes densités spécifiques et densité des plantules se trouvent sur les termitières et leur proximité par rapport au reste de la savane. Les termitières induisent une augmentation de la biodiversité dans un environnement soumis soit au feu, soit au feu et à la pâture des animaux. Dans de telles conditions environnementales, les termitières agissent comme des refuges pour les plantules. Les termitières apparaissent de ce fait comme un point de reconstitution de la végétation ligneuse.

## CHAPITRE VI. TERMITIÈRES DE *MACROTREMES* COMME SITES DE REGENERATION DES LIGNEUX

### 1- Introduction

L'hétérogénéité spatiale des facteurs biotiques et abiotiques affectent la régénération des espèces ligneuses à travers l'installation des plantules (Nicotra *et al.*, 1999 ; Collins & Battaglia, 2002 ; Simioni *et al.*, 2002 ; Beckage & Clark, 2003 ; Gómez-Aparicio *et al.*, 2005). Cette hétérogénéité spatiale est particulièrement remarquable dans les écosystèmes savanes où de nombreux îlots de terre (White & Pickett, 1985) sont délimités et maintenus par des perturbations physiques telles que les feux de brousse, les surfaces dénudées ou par les activités vitales d'autres organismes comme la pâture des animaux, la recherche de nourriture par la macrofaune du sol et la construction de nids (Canham & Marks, 1985 ; Wiens, 1985 ; Jones *et al.*, 1994, 1997).

Dans les mosaïques de savanes soudaniennes, les termites ouvriers *Macrotermes* spp. (sous famille des Macrotermitinae), en tant qu'ingénieurs des écosystèmes selon Jones *et al.* (1994) créent une hétérogénéité spatiale dans l'environnement (Dangerfield *et al.*, 1998 ; Korb & Linsenmair, 2001) en édifiant au dessus du sol leurs nids ou termitières dont les propriétés physiques et chimiques sont nettement différentes de celles du sol adjacent (Lee & Wood, 1971b ; Maduakor *et al.*, 1995 ; Ouédraogo, 1997 ; Holt & Lepage, 2000). Les îlots de terre créés par ces termitières de *Macrotermes* apparaissent comme des microhabitats fertiles au sein des savanes et disponibles pour une colonisation par des espèces végétales (Harris, 1966 ; Arshad, 1982) dans ces écosystèmes. De tels microhabitats peuvent affecter la régénération naturelle des espèces végétales à travers le recrutement des espèces ligneuses et herbacées, le mécanisme de régénération, la densité et la mortalité des individus jeunes (Canham & Marks, 1985) et par conséquent influencer la distribution spatiale des espèces sur de petites échelles. Les individus végétaux jeunes se développeraient convenablement sur les termitières par rapport au milieu environnant.

La plupart des études se sont focalisées sur les propriétés physiques et chimiques des sols de termitières (Lee & Wood, 1971b ; Tano, 1993 ; Ouédraogo & Lepage, 1997 ; Holt & Lepage, 2000).

Bien que les termitières aient été décrites comme des milieux avantageux pour les plantes, Lee & Wood (1971b), Gillman *et al.* (1972), Banerjee & Mohan (1976) et Pomeroy (1983) ont rapporté que la végétation ligneuse est soit rarement luxuriante soit entièrement absente des termitières vivantes. Rogers *et al.* (1999) ont rapporté que la diversité et l'abondance des espèces de plantes sont significativement plus élevées sur les termitières inhabitées que sur les termitières

habitées de l'espèce *Coptotermes lacteus*. Les termitières de certains termites moissonneurs tels que *Amitermes* spp., *Nasutitermes* spp., *Tumulitermes* sp. sont éphémèrement colonisées par des espèces de plantes pendant les périodes humides uniquement (Pomeroy, 1983 ; Spain & McIvor, 1988). Cependant, Lee (1983) a montré que certaines espèces africaines et australiennes de termites ont des nids actifs qui supportent en permanence des espèces de plantes.

Une bonne interprétation des observations sur l'implantation de la végétation ligneuse sur les termitières nécessite une connaissance approfondie de l'aptitude des espèces à se multiplier (Grouzis, 1988) et à coloniser ce type de biotope.

Dans cette étude, nous examinons principalement l'évolution de la composition spécifique, de l'abondance et la mortalité des ligneux au stade juvénile sur les termitières épigées des termites *Macrotermes subhyalinus* en comparaison avec le milieu adjacent à travers : (1) les mécanismes de régénération (semis, rejets ou drageons) des ligneux et (2) leur variation entre les termitières et le milieu adjacent ; (3) les variations de la composition spécifique, de l'abondance et le taux de mortalité des plantules entre les termitières et le milieu adjacent et (4) l'impact des variations saisonnières sur l'abondance et le taux de mortalité des plantules sur les termitières et le milieu adjacent. L'hypothèse suivante a été émise : Comme source d'hétérogénéité spatiale, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* peuvent être considérées comme des sites de régénération des espèces ligneuses dans les savanes soudaniennes.

## 2- Méthodologie

### 2.1- Termitières d'étude

Pour évaluer le rôle des microhabitats (termitières et proximité) sur la régénération des ligneux dans la forêt de Tiogo, le peuplement de plantules a été suivi sur les termitières et leur proximité, à l'intérieur des quadrats installés sur la partie cône, base et dans le milieu adjacent à la termitière. Les parties cône et base de la termitière ont été choisies à cause de la structure interne de ces termitières. C'est au niveau du sommet ou dôme des termitières que se situent les loges des termites. Aucun individu ne s'y trouve alors que tous les ligneux (plantules et adultes) sont concentrés au niveau du cône et de la base. Pour pouvoir évaluer les paramètres relatifs aux plantules presque à la même date et sans introduire de biais, 6 termitières ont été sélectionnées de façon aléatoire. Ces 6 termitières ont été édifiées par les termites *Macrotermes subhyalinus* avec respectivement une hauteur et une surface basale moyennes de  $1,08 \pm 0,42$  m et  $80 \pm 10$  m<sup>2</sup>. Les dimensions des termitières sont essentielles pour caractériser la taille des îlots de terre tandis que les propriétés physiques et chimiques permettent d'évaluer l'influence de la structure du sol sur les



plantules. Le **chapitre III** a révélé une densité totale de 7,00 termitières ha<sup>-1</sup> sur le site d'étude correspondant à une surface basale totale de 674 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>.

Le taux d'humidité est de 10,64% pour les termitières et 8,85% dans le sol adjacent 1.

## 2.2- Mise en place des quadrats de suivi

Afin d'étudier la régénération naturelle dans les différents milieux, des quadrats de suivi de plantules ont été établis en août 2003 le long de 4 lignes orthogonales orientées Est-Ouest et Nord-Sud sur 6 termitières et leur proximité. Trois de ces termitières sont occupées par les termites constructeurs et les 3 autres sont abandonnées par leurs constructeurs et ne présentent aucune trace de vie perceptible. Le milieu adjacent est située à 5 m de la base de la termitière et où aucune activité perceptible des termites n'a été notée (**Figure 18**). Les termitières sont situées dans la partie du dispositif ouverte à la pâture des animaux (**Figure 6, Chapitre II**). Selon le **chapitre V**, les activités des animaux n'ont presque pas d'impact injurieux sur le peuplement des plantules. Seul le type de milieu influence les paramètres des plantules, ce qui justifie le choix de la partie non clôturée du dispositif pour étudier l'influence du type de microhabitat sur le peuplement des plantules. Au total, 72 quadrats de 2 x 2 m ont été disposés sur les termitières et dans le milieu adjacent. Sur chacune des termitières, l'évaluation s'est effectuée selon 2 positions le long des 4 directions : le cône et la base du cône de la termitière.

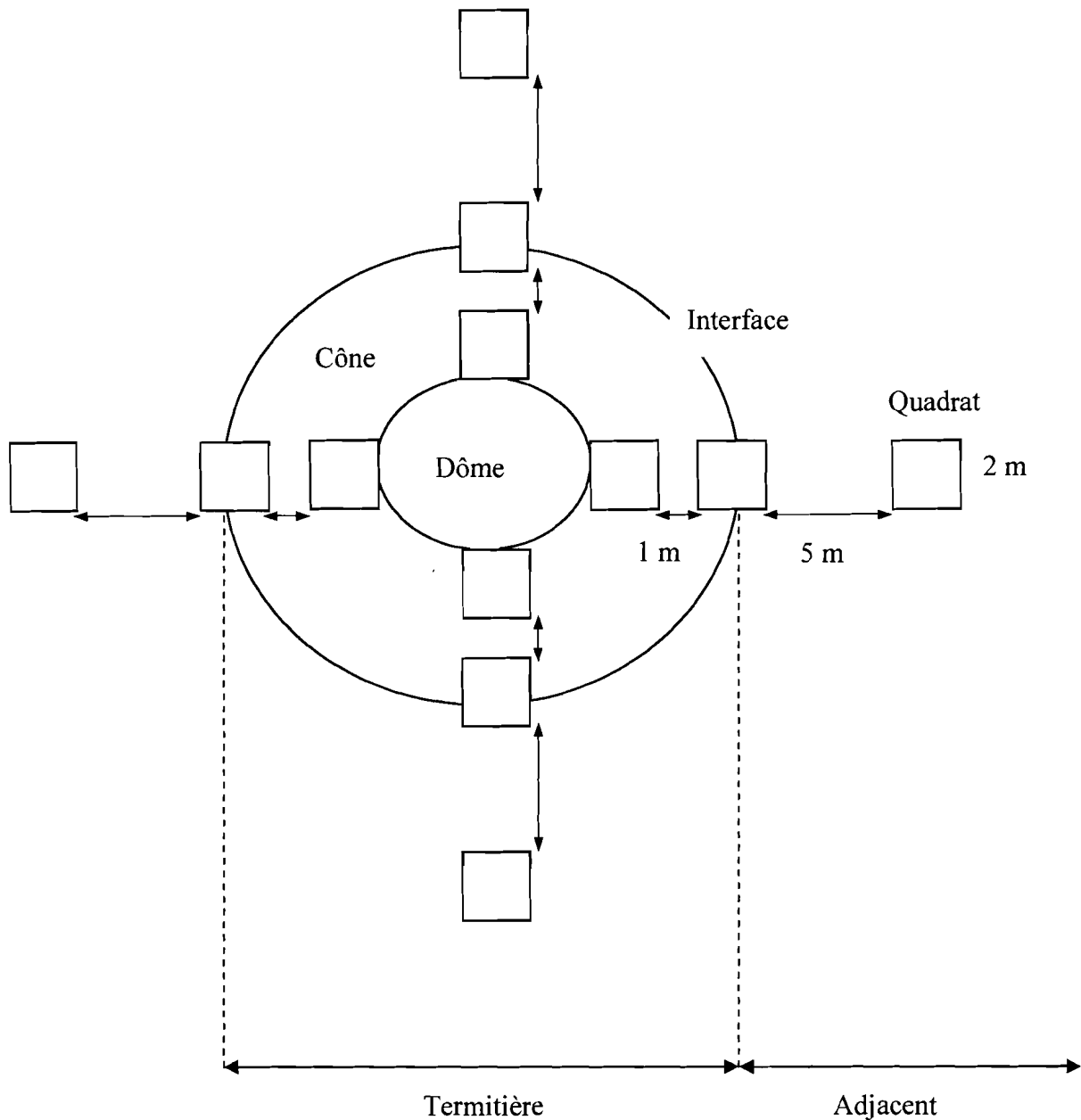
Au total 6 x 4 quadrats sur le cône, 6 x 4 quadrats sur la base et 6 x 4 quadrats dans le milieu adjacent ont été échantillonnés (**Figure 18**). Les quadrats du cône et ceux de la base ont été séparés par une distance de 1,00 m, tandis qu'une distance de 5 m séparait les quadrats situés à la base et ceux du milieu adjacent.

## 2.3- Suivi de la régénération

Dans la présente étude, le terme « plantule » se réfère à tout individu ligneux de hauteur < 150 cm (Teketay, 1997 ; Getachew *et al.*, 2002) sans distinction de leur mécanisme de régénération c'est-à-dire semis, rejet ou drageon de tige ou de racine. La composition spécifique, la densité et la mortalité des plantules ont été étudiées à l'intérieur de 72 quadrats de 2 x 2 m.

En août 2003 (saison pluvieuse), chaque plantule a été cartographiée selon ses coordonnées spatiales (x, y) à l'échelle de 4 m<sup>2</sup> et marquée avec des anneaux blancs en plastique pour suivre l'évolution de la densité des plantules durant la période d'étude. L'évaluation de la composition spécifique et de la densité des plantules s'est déroulée en cinq occasions, sur deux années : août 2003 (saison pluvieuse), novembre (fin de la saison pluvieuse et début de la saison sèche), avril 2004 (fin de saison sèche), juillet 2004 (saison pluvieuse) et octobre 2005 (fin de la saison

pluvieuse). Le nombre de nouvelles plantules apparues en juillet 2004 et octobre 2005 a été considéré pour évaluer le taux de recrutement annuel des plantules sur les termitières et le milieu adjacent. La présence de ces nouvelles plantules a été constatée seulement pendant ces dates. Le mot recrutement désigne le nombre de nouvelles plantules apparues dans chacun des microhabitats pendant les périodes d'inventaires.



**Figure 18** : Schéma du dispositif de suivi des plantules sur termitière et hors termitière dans la forêt de Tiogo

Dans cette étude, la mortalité fait référence soit à la mort, soit à la disparition. Selon Condit *et al.* (1995), une plantule est considérée morte lorsque la tige a chuté ou est totalement rompue ou a disparu selon ses coordonnées spatiales (x, y). Les tiges sèches sont également considérées mortes. Lorsqu'une plantule rejette après avoir été enregistrée comme morte durant une évaluation, les

données précédemment recueillies sont réactualisées en la considérant vivante à l'évaluation suivante.

Durant les relevés, les plantules ont été classées en trois catégories basées sur leur mécanisme de régénération qui sont les semis, les rejets de tige et les drageons de racines. Les semis désignent toutes les plantules issues directement de la germination des semences (Fenner, 1987 ; Kitajima & Fenner, 2000) ; les rejets sont des plantules qui ont émergé à la base de tiges qui semblaient être mortes mais qui ont conservé certains de leurs bourgeons. De tels organes possèdent leur système racinaire vivant et du matériel nécessaire pour de nouvelles tiges. Par contre, les drageons sont des plantules qui sont issues de racines latérales superficielles (Bellefontaine & Monteuis, 2002 ; Bellefontaine *et al.*, 2003) et qui, plus tard dans de rares cas apparemment, ont développé leur propre système racinaire pour devenir autonomes (Bellefontaine, 2005).

La catégorie des rejets et des drageons est caractérisée par la présence d'une ou de plusieurs tiges aériennes issues d'un ou de plusieurs bourgeons (Fernández-Palacios & Arévalo, 1998).

Pour déterminer les différents mécanismes de régénération, le sol a été partiellement excavé autour de chaque plantule de manière à causer le moins de dommages possible et déterminer le nombre d'individus issus de semis, de rejets ou de drageons.

La hauteur de chaque individu a été mesurée pour caractériser la structure verticale du peuplement des plantules et le statut de régénération des espèces. Tous les individus ont été repartis en cinq classes de hauteur d'un intervalle de 25 cm : [0-25 cm], ]25-50 cm[, ]50-75 cm[, ]75-100 cm[, ]100-125 cm] et ]125-150 cm[. Selon Teketay (1997) et Getachew *et al.* (2002), la distribution des plantules en classes de hauteur est un indice du niveau de recrutement et d'appréciation des différents stades successoraux de chaque espèce dans une formation naturelle donnée.

#### 2.4- Traitement et analyses statistiques des données

Les plantules ont été relevées par espèce selon la méthode utilisée au **chapitre IV**. La richesse spécifique, la densité totale des plantules, la densité des semis, des rejets et des drageons ainsi que la mortalité des plantules ont été estimées pour chaque quadrat. Cette évaluation visait à identifier la réponse de chaque espèce aux différents types de milieux au regard des variations de saisons durant les dates d'échantillonnage. Le taux de mortalité a été calculé pour deux dates consécutives d'inventaire : entre août et novembre 2003, novembre 2003 et avril 2004, avril et juillet 2004 et entre juillet 2004 et octobre 2005 selon la formule ci-dessous :

$$m_i \% = \left[ \frac{(N_0 - N_t)}{N_0 \times \Delta t} \right] \times 100$$

où  $m_i$  représente le taux mensuel de mortalité ;  $N_0$  et  $N_t$  sont les nombres totaux des plantules vivantes respectivement aux temps  $t_0$  et  $t_i$  ;  $\Delta t$  est le nombre de mois écoulés entre deux dates de mesures  $t_0$  et  $t_i$ .

L'abondance relative des semis et des rejets a été estimée pour le mois d'août 2003 dans chacun des microhabitats. L'analyse de variance (ANOVA) à un facteur a été exécutée pour examiner les différences significatives sur l'abondance relative initiale des semis et des rejets basée sur les relevés du mois d'août 2003, entre le cône et la base, entre le cône et le milieu adjacent et entre la base et le milieu adjacent des termitières. Les drageons ont été exclus de toutes les comparaisons statistiques à cause de leur infime densité dans l'ensemble des quadrats.

L'analyse de variance a été également exécutée pour examiner les différences significatives sur la richesse spécifique, la densité totale mensuelle et la densité totale annuelle des plantules entre les termitières et le milieu adjacent entre les dates d'inventaire et entre les états actif ou abandonné des termitières. Au préalable, les données de la densité totale mensuelle des plantules et celle des rejets ont subi une transformation logarithmique soit  $\log(x+1)$  et la densité totale annuelle une transformation par la fonction racine carrée pour normaliser la distribution des fréquences. La valeur 1,00 a été ajoutée pour éviter 0 densité dans les quadrats. Lorsque les tests ANOVA sont significatifs ( $P > 0,05$ ), des comparaisons multiples de moyennes sont effectuées à l'aide de la méthode HSD (Différence Décemment Significative) de Tukey.

Les variations de densité des semis entre les différents microhabitats au cours des périodes ont été analysées avec la méthode non paramétrique H de Kruskal Wallis, à cause de la distribution hétérogène des fréquences (Zar, 1999). Le taux de mortalité calculé entre août et novembre 2003, novembre 2003 et avril 2004, avril et juillet 2004 et entre juillet 2004 et octobre 2005 pour chaque microhabitat c'est-à-dire cône, -base et milieu adjacent et a été comparé à l'aide du test H de Kruskal Wallis.

Pour déterminer si la mortalité des plantules est densité-dépendante, ou si elle est causée par des interactions intraspécifiques, l'analyse de la régression linéaire a été utilisée pour l'espèce la plus abondante dans chaque microhabitat. L'équation ci-dessous a été utilisée à cet effet (Zar, 1999) :

$$y = ax + b$$

où  $y = m_i$  la variable dépendante, est le nombre total de semis morts à la date  $t_{i+1}$  ;  $x = N_0$  la variable indépendante est le nombre total de semis vivants au temps  $t_0$ . Toutes les deux variables ont subi une transformation logarithmique selon  $\log x+1$ . L'analyse de la régression linéaire a été utilisée par Ladd *et al.* (2005) pour évaluer la part de la densité des plantules vivantes des espèces *Pistacia lentiscus* et *Chamaerops humilis* sur leur mortalité.

Pour étudier la dynamique du peuplement des plantules dans chaque microhabitat, le taux de recrutement a été calculé en juillet 2004 et en octobre 2005 à l'aide de la formule suivante :

$$r_i \% = \left[ \frac{(N_t - N_0)}{N_0 \times t} \right] \times 100$$

où  $r_i$  représente le taux annuel de recrutement ;  $N_t$  et  $N_0$  sont les nombres totaux des plantules vivantes respectivement aux temps  $t_i$  et  $t_0$ ;  $t$  est le nombre d'année de mesures.

L'analyse de la régression linéaire a été effectuée avec le programme informatique MINITAB 14 pour Windows. Toutes les autres analyses statistiques ont été générées par la méthode du modèle linéaire généralisé (GLM) de SPSS 11,01 pour Windows au seuil de 5%.

### 3- Résultats

#### 3.1- Composition spécifique et densité des plantules

Trois catégories de plantules selon leur mécanisme de régénération ont été identifiées suivies d'une richesse spécifique et une densité variables au sein du peuplement. Il s'agit des semis, des rejets et des drageons de racines. Initialement en août 2003, 37 espèces représentant 17 familles et 30 genres ont été observées dans les 72 quadrats selon le **tableau 43**. Parmi ces espèces, 29 ont été observées sur les termitières dont 23 espèces appartenant à 13 familles et 19 genres sur le cône, et 22 espèces, 10 familles et 16 genres à la base des termitières. Vingt deux espèces qui appartenant à 13 familles et 20 genres ont été notée dans le milieu adjacent. Dans les quadrats d'inventaire, 15 espèces sont présentes simultanément sous forme de semis et de rejet, 13 comme rejet seulement et 4 espèces comme semis seulement. Une seule espèce a été identifiée comme semis, rejet ou drageon et une espèce comme rejet et drageon.

L'analyse du **tableau 44** montre que les espèces telles que *Acacia erythrocalyx*, *Feretia apodanthera* et *Lannea acida* sont les plus abondantes sur les termitières. Dans le milieu adjacent, on note la dominance des espèces *A. erythrocalyx*, *A. macrostachya*, *Combretum nigricans* et *Pterocarpus erinaceus*.

L'ensemble des données montre que l'abondance relative des semis est plus forte sur les termitières que dans le milieu adjacent qui se caractérise par une forte abondance relative des rejets (**Tableau 45**). L'abondance relative des drageons est négligeable dans chacun des microhabitats. A l'échelle des 4 m<sup>2</sup>, la richesse spécifique et la densité des plantules varient statistiquement entre les microhabitats. Elles présentent de fortes valeurs sur le cône par rapport au milieu adjacent (**Tableau 46**). De même, la richesse spécifique et la densité des plantules varient au cours des périodes d'étude avec une tendance à décliner dans le temps (**Tableau 46**).

L'état actif ou abandonné des termitières n'a pas d'influence significative sur la richesse spécifique et la densité des plantules ( $P > 0,05$ ). L'interaction date d'inventaire et type de microhabitat est également sans influence significative sur les plantules.

Concernant le mécanisme de régénération, la densité moyenne des rejets est statistiquement plus élevée sur le cône (3,06 rejets/4 m<sup>2</sup>) que sur la base (1,96 rejets/4 m<sup>2</sup>) tandis qu'elle ne présente aucune différence significative entre le milieu adjacent (2,67 rejets/4 m<sup>2</sup>) et les parties de la termitière. La densité moyenne des semis est significativement différente dans les trois microhabitats (Kruskal Wallis,  $P < 0,001$ ). Au regard des différentes valeurs, le cône et la base supportent les plus fortes densités de semis par rapport au milieu adjacent.

La densité des rejets ne varie pas statistiquement durant la période d'étude tandis qu'une différence significative a été observée pour la densité des semis (Kruskal Wallis,  $P = 0,009$ ).

Aucun effet significatif dû à l'interaction au type de microhabitat combiné avec la date d'inventaire n'a été observé pour la densité totale des plantules et la densité des rejets ( $P > 0,05$ ).

**Tableau 43** : Liste des espèces de plantules et leur densité (nombre d'individus/24 quadrats) observées sur les termitières et leur périphérie en août 2003 dans la forêt de Tiogo

Espèce	Famille	Microhabitat		
		Cône	Base	Adjacent
<i>Acacia erythrocalyx</i>	Mimosaceae	173	117	12
<i>Feretia apodanthera</i>	Rubiaceae	30	22	8
<i>Lannea acida</i>	Anacardiaceae	21	18	-
<i>Grewia flavescens</i>	Tiliaceae	15	2	-
<i>Grewia bicolor</i>	Tiliaceae	13	5	1
<i>Capparis sepiaria</i>	Capparaceae	12	8	3
<i>Pterocarpus erinaceus</i>	Fabaceae	8	3	11
<i>Combretum micranthum</i>	Combretaceae	7	8	2
<i>Cadaba farinosa</i>	Capparaceae	5	-	-
<i>Tamarindus indica</i>	Caesalpiniaceae	4	2	1
<i>Allophyllus africanus</i>	Sapindaceae	4	2	-
<i>Annona senegalensis</i>	Annonaceae	4	-	-
<i>Combretum nigricans</i>	Combretaceae	3	5	26
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	Combretaceae	2	4	4
<i>Acacia macrostachya</i>	Mimosaceae	1	4	11
<i>Dicrostachys cinerea</i>	Mimosaceae	1	1	7
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Balanitaceae	1	1	1
<i>Flueggea virosa</i>	Euphorbiaceae	1	-	2
<i>Boscia senegalensis</i>	Capparaceae	1	1	-
<i>Entada africana</i>	Mimosaceae	1	-	1
<i>Loeseneriella africana</i>	Celastraceae	1	-	-
<i>Prosopis africana</i>	Mimosaceae	1	-	-
<i>Grewia venusta</i>	Tiliaceae	1	-	-
<i>Detarium microcarpum</i>	Caesalpiniaceae	-	-	3
<i>Guiera senegalensis</i>	Combretaceae	-	-	3
<i>Gardenia ternifolia</i>	Rubiaceae	-	-	3
<i>Sclerocarya birrea</i>	Anacardiaceae	-	2	-
<i>Terminalia avicennioides</i>	Combretaceae	-	-	2
<i>Vitellaria paradoxa</i>	Sapotaceae	-	-	2
<i>Lannea microcarpa</i>	Anacardiaceae	-	1	-
<i>Lannea velutina</i>	Anacardiaceae	-	1	-
<i>Stereospermum kunthianum</i>	Bignoniaceae	-	-	1
<i>Maerua angolensis</i>	Capparaceae	-	1	-
<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae	-	-	1
<i>Acacia seyal</i>	Mimosaceae	-	1	-
<i>Albizia chevaleri</i>	Mimosaceae	-	1	-
<i>Sterculia setigera</i>	Sterculiaceae	-	-	1
<b>Total</b>		<b>310</b>	<b>210</b>	<b>106</b>

**Tableau 44** : Abondance relative (pi%) du stock initial des semis, des rejets et des drageons observé sur le cône, la base et le milieu adjacent des termitières en août 2003 dans la forêt de Tiogo

	Cône (n = 24)		Base (n = 24)		Adjacent (n = 24)		Total (n = 72)	
	Ni	pi % = Ni/N	Ni	pi % = Ni/N	Ni	pi % = Ni/N	Ni	pi % = Ni/N
Drageons	2	0,65	0	0	4	3,77	6	0,96
Rejets	80	25,8	53	25,24	71	66,98	204	32,59
Semis	228	73,55 a	157	74,76 a	31	29,25 b	416	66,45
Total	310	100	210	100	106	100	626	100

*Moyennes avec des lettres identiques sur la même ligne, ne sont pas significativement différentes au niveau de signification 0,05 selon le test HSD de Tukey.*

**Tableau 45** : Effets dominants des facteurs microhabitat et date d'inventaire sur la richesse spécifique et la densité des plantules dans la forêt de Tiogo (moyenne  $\pm$  erreur type)

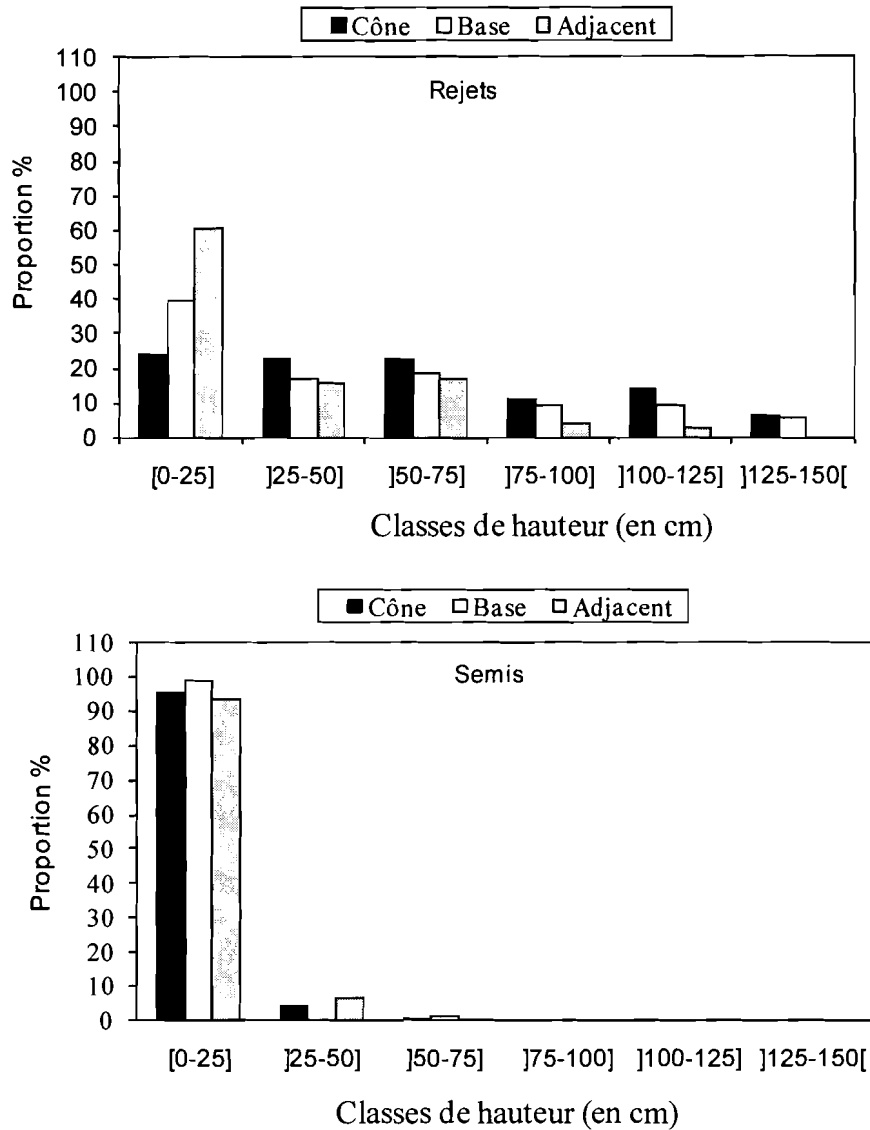
Facteurs		Richesse spécifique (S/4 m <sup>2</sup> )	Densité (N/4 m <sup>2</sup> )
Microhabitat	Cône	2,93 $\pm$ 0,14 a	9,66 $\pm$ 1,22 a
	Base	2,43 $\pm$ 0,15 ab	6,86 $\pm$ 0,73 a
	Adjacent	1,99 $\pm$ 0,18 b	3,67 $\pm$ 0,40 b
Date d'évaluation	août 2003	2,94 $\pm$ 0,20 a	8,69 $\pm$ 1,23 a
	novembre 2003	2,39 $\pm$ 0,18 ab	6,88 $\pm$ 1,05 ab
	avril 2004	2,28 $\pm$ 0,17 b	6,21 $\pm$ 0,97 ab
	juillet 2004	2,18 $\pm$ 0,17 b	5,14 $\pm$ 0,77 b

*Moyennes suivies des lettres identiques dans la même colonne pour chaque facteur et paramètre ne sont pas significativement différentes ( $P > 0,05$ ) selon Tukey.*

### 3.2- Distribution des classes de hauteur

La distribution du peuplement initial des semis et rejets dans les classes de hauteur présente des différences selon la **figure 19**. Sur l'ensemble des données, plus de 90% des semis sont confinés dans la première classe [0-25 cm] et une faible proportion apparaît dans les classes supérieures. La majorité des rejets se trouve dans la classe [0-25 cm]. Cependant la proportion des individus de cette catégorie croît du cône à la base des termitières et dans le milieu adjacent. Les classes supérieures de hauteur contiennent de faibles proportions de semis par rapport aux rejets. La proportion des rejets apparaît légèrement plus forte sur le cône que sur la base des termitières et dans le milieu adjacent.





**Figure 19 :** Distribution en classe de hauteur (en cm) des rejets et des semis enregistrés en août 2003 dans la forêt de Tiogo

### 3.3- Dynamique du peuplement des plantules

L'évolution de la dynamique des plantules varie d'un milieu à un autre et d'une période à une autre selon la capacité de survie de chaque espèce et les chances de colonisation des milieux par les espèces. La dynamique est exprimée par le taux mensuel de mortalité et le taux de recrutement (apparition de nouvelles plantules) entre août 2003 et juillet 2004 (11 mois) et entre juillet 2004 et octobre 2005 (15 mois).

### 3.3.1- Mortalité des plantules

La mortalité mensuelle des plantules marquées en août 2003 est présentée dans le **tableau 46**. La mortalité mensuelle est significativement différente à travers les microhabitats cône, base et adjacent (Kruskal Wallis,  $\chi^2 = 11,04$  ; d.d.l = 2 ; P = 0,004) et les dates d'inventaire (Kruskal Wallis,  $\chi^2 = 38,88$  ; d.d.l = 3 ; P < 0,0001).

La mortalité des plantules est élevée sur le cône, suivie par la base des termitières et le milieu adjacent entre août et novembre 2003, et entre avril et juillet 2004 (saison pluvieuse). Cette mortalité est relativement plus élevée à la base que sur le cône, pendant la saison sèche de fin novembre 2003 à avril 2004 (**Tableau 46**). Une différence significative est observée sur le taux de mortalité des semis à travers les trois microhabitats (Kruskal Wallis, P < 0,0001) et les dates d'inventaire (Kruskal Wallis, P < 0,001). Le taux de mortalité des semis est plus élevé sur le cône par rapport au milieu adjacent durant les saisons pluvieuse et sèche (**Tableau 46**). On constate également une mortalité importante des semis de certaines espèces telles que *Acacia erythrocalyx* et *Lannea acida* sur les termitières.

**Tableau 46** : Variations du taux mensuel de mortalité (% par 4 m<sup>2</sup>) des plantules entre août 2003 et octobre 2005, selon les microhabitats (moyenne  $\pm$  erreur type) dans la forêt de Tiogo

Microhabitat	Catégorie	Mortalité mensuelle (%)			
		août.03/nov.03	nov.03/avr.04	avr.04/juil.04	juil.04/oct.05
Cône	Drageons	0,00	0,00	0,15 $\pm$ 0,15	0,04 $\pm$ 0,04
	Rejets	1,27 $\pm$ 0,89	0,47 $\pm$ 0,27	0,85 $\pm$ 0,76	0,83 $\pm$ 0,36
	Semis	7,65 $\pm$ 2,74	1,07 $\pm$ 0,53	5,05 $\pm$ 2,11	0,71 $\pm$ 0,33
	Mortalité totale	8,92 $\pm$ 1,60	1,54 $\pm$ 0,43	6,05 $\pm$ 1,41	1,58 $\pm$ 0,36
Base	Drageons	0,00	0,00	0,00	0,00
	Rejets	1,54 $\pm$ 0,88	0,42 $\pm$ 0,42	0,15 $\pm$ 0,15	0,46 $\pm$ 0,31
	Semis	4,08 $\pm$ 2,44	1,73 $\pm$ 0,72	3,67 $\pm$ 1,98	0,34 $\pm$ 0,17
	Mortalité totale	5,62 $\pm$ 1,39	2,15 $\pm$ 0,69	3,82 $\pm$ 0,85	0,80 $\pm$ 0,22
Adjacent	Drageons	0,00	0,10 $\pm$ 0,10	0,00	0,00
	Rejets	1,27 $\pm$ 0,82	1,19 $\pm$ 0,85	0,43 $\pm$ 0,35	0,10 $\pm$ 0,07
	Semis	2,97 $\pm$ 2,80	0,00	0,35 $\pm$ 0,12	0,23 $\pm$ 0,16
	Mortalité totale	4,24 $\pm$ 1,32	1,29 $\pm$ 1,59	0,78 $\pm$ 0,36	0,33 $\pm$ 0,10

Quant à la mortalité des rejets, elle ne varie pas significativement entre les microhabitats (P > 0,05), mais varie significativement entre les dates d'inventaire (P = 0,002).

Pour l'ensemble des microhabitats, le taux de mortalité des rejets est plus élevé entre août-novembre 2003 qu'entre avril et juillet 2004 particulièrement sur le cône et la base des termitières (**Tableau 46**). L'analyse de la régression montre une relation positive entre les semis morts et les semis vivants de l'ensemble des espèces ( $P < 0,05$ ) dans toutes les circonstances, excepté dans le milieu adjacent entre novembre 2003 et juillet 2004. Cette relation est hautement positive entre les densités de semis morts et vivants (log-transformées) de *Acacia erythrocalyx* ( $P < 0,05$ ) dans chaque microhabitat (**Tableau 47**). Durant la saison sèche, de novembre 2003 à avril 2004, 52% de la mortalité des semis ont été causés par leur forte densité sur le cône et sur la base des termitières tandis qu'on n'observe pas de mortalité de semis dans le milieu adjacent. La mortalité densité-dépendante des semis est plus élevée sur le cône au cours des saisons pluvieuses entre avril-juillet 2004 qu'entre août-novembre 2003. Cette mortalité densité dépendante est presque similaire sur la base et dans le milieu adjacent pendant ces saisons pluvieuses.

**Tableau 47** : Résultats de l'analyse de régression entre les densités (log transformées) de semis morts et vivants de *Acacia erythrocalyx* dans la forêt de Tiogo

		août/novembre 03	novembre 03/avril 04	avril/juillet 04
Cône	Droite d'équation	0,41 x - 0,003	0,25 x + 0,01	0,59 x - 0,002
	R <sup>2</sup>	0,73	0,52	0,91
	ANOVA, P	< 0,0001	< 0,0001	0,000
Base	Droite d'équation	0,34 x - 0,02	0,32 x - 0,01	0,43 x - 0,01
	R <sup>2</sup>	0,59	0,52	0,61
	ANOVA, P	< 0,001	< 0,001	0,001
Adjacent	Droite d'équation	0,28 x + 0,002	-	0,19 x - 0,002
	R <sup>2</sup>	0,67	-	0,65
	ANOVA, P	< 0,0001	-	0,000

### 3.3.2- Recrutement des plantules

Le **tableau 48** présente l'évolution de la densité des plantules sur les termitières et leur périphérie entre août 2003 et octobre 2005. On constate que le milieu termitière est densément colonisé par les plantules par rapport à la périphérie. La concentration des plantules est surtout forte à la base de la termitière en juillet 2003 et en octobre 2005, avec un taux de recrutement qui varie entre 35 et 70%. La densité des plantules est importante car le taux de recrutement excède le taux de mortalité, qui représente, pour une année entière, 4,03% sur le cône, 3,06% à la base et 1,83% à la périphérie en juillet 2004 et 1,27% sur le cône, 0,53% à la base et 0,12% à la périphérie en octobre 2005.

La racine carrée de la densité totale annuelle des plantules est significativement différente entre les années d'évaluation (d.d.l. = 2 ; F = 14,07 ; P < 0,0001) et entre les microhabitats (d.d.l. = 2 ; F = 18,97 ; P < 0,0001). Aucune influence significative due à l'interaction des microhabitats combinés avec les années n'a été observée pour la densité des plantules (d.d.l. = 4 ; F = 1,09 ; P = 0,36).

Les densités moyennes annuelles des plantules observées sur les micromilieus cône et base des termitières ne présentent pas de différence significative (12,33 et 11,76 respectivement) selon Tukey HSD tandis qu'elles sont supérieures à celle notée (5,67) dans le micromilieu adjacent au cours des périodes d'évaluation. Cependant, la période d'octobre 2005 fut la plus favorable à l'augmentation de densité des plantules avec le taux de recrutement le plus élevé (**Tableau 48**). La variation du taux de recrutement des plantules est certainement liée aux caractéristiques de chacun des microhabitats, à la pluviométrie et aussi à la disponibilité de diaspores viables des espèces par les pieds mères dans les milieux (Swaine *et al.*, 1992).

**Tableau 48** : Evolution de la densité et du taux de recrutement (moyenne  $\pm$  erreur type) des plantules selon les milieux et les périodes dans la forêt de Tiogo

Période	Microhabitat	Densité (N/4 m <sup>2</sup> )	Taux de recrutement %
août 2003	Cône	12,92 $\pm$ 2,90	-
	Base	8,75 $\pm$ 1,78	-
	Adjacent	4,42 $\pm$ 0,94	-
juillet 2004	Cône	9,00 $\pm$ 1,90	28,34 $\pm$ 5,68
	Base	8,33 $\pm$ 1,76	34,76 $\pm$ 6,01
	Adjacent	4,42 $\pm$ 0,94	19,72 $\pm$ 6,60
octobre 2005	Cône	15,08 $\pm$ 1,76	64,28 $\pm$ 4,69
	Base	18,21 $\pm$ 2,49	69,70 $\pm$ 4,74
	Adjacent	8,17 $\pm$ 1,52	47,45 $\pm$ 6,93

L'ombrage fourni par la présence et l'abondance des pieds mères sur les termitières (**Chapitre IV**) peut favoriser l'émergence et l'établissement des plantules contrairement au milieu adjacent 1 qui est plus ou moins dénudé. Des observations similaires ont été effectuées par Fowler (1986) et Battaglia *et al.* (2000).

#### 4- Discussion

Nos travaux ont montré que les espèces ligneuses régénèrent soit par la voie végétative, soit par la voie sexuelle sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus* dans cette savane de Tiogo. Ces processus sont liés à la capacité de reproduction de chaque espèce et aux facteurs environnementaux biotiques ou abiotiques. Parmi les trois mécanismes de régénération identifiés, les semis dominant sur les termitières tandis que le milieu adjacent est marqué par l'abondance des

rejets. Les drageons de racines superficielles sont rares sur les termitières et dans le milieu adjacent comme en témoignent le faible nombre d'espèces et la faible densité des individus enregistrés.

De l'ensemble des données, la richesse spécifique et la densité des plantules sont plus élevées sur les termitières que dans le milieu adjacent. Cela s'explique premièrement, par le fait que les sols de termitières offrent des conditions favorables à leur installation. Les modifications apportées à la teneur en carbone et en azote totaux, à l'humidité dans les sols de termitières par les termites ouvriers influencent également la distribution spatiale et temporaire des ligneux même quand les termitières deviennent inactives ou s'érodent (Smith & Yeaton, 1998 ; Rogers *et al.*, 1999).

Nos observations indiquent que les semis se développent mieux sur les termitières que dans le milieu adjacent à travers une compétition réduite, une fertilité améliorée du sol et de l'eau du sol disponible pour les plantes (Konaté *et al.*, 1999). Deuxièmement, les termitières abritent une forte densité de semences viables que le milieu adjacent. La densité des ligneux adultes observés sur les termitières vaut 2 à 3 fois celle observée dans le milieu adjacent (Abbadie *et al.*, 1992 ; Gillison *et al.*, 2003 ; Traoré *et al.*, 2008b). Ces individus adultes fournissent des diaspores viables qui sont piégées sur les termitières par les feuilles mortes qui s'y trouvent. Des semences viables également pourraient avoir été transportées et déposées dans les cavités des termitières par d'autres organismes vivants comme Alexandre (2002) a rapporté pour les rats dans le cas des semis de *Tamarindus indica*. Ces semences peuvent demeurer dans les cavités des termitières ou peuvent être disséminées autour des termitières par les termites ouvriers. Les semences occasionnellement localisées dans les termitières bénéficient des conditions environnementales favorables à leur germination et à l'établissement des semis.

Les espèces telles que *Acacia erythrocalyx* et *Feretia apodanthera* sur les termitières, *Combretum nigricans*, *A. macrostachya* et *A. erythrocalyx* dans le milieu adjacent exhibent les plus fortes densités tandis que la majorité des espèces sont représentées par quelques individus seulement. Ce fait peut être lié à une préférence de biotope par les espèces ligneuses, par exemple les espèces *Acacia* spp. (Denslow *et al.*, 2006), à la capacité d'adaptation des différentes espèces ligneuses aux températures élevées pendant les périodes sèches (Lieberman & Li, 1992), à l'habilité de certaines espèces ligneuses à former des associations mycorhiziennes dans les sols enrichis avec les échantillons de termitières (Duponnois *et al.*, 2005) et l'abondance de pieds mères de ces espèces dans chacun des microhabitats (Traoré *et al.*, 2008b).

Les termitières enregistrent de forts taux de mortalité de plantules par rapport au milieu adjacent et des taux de mortalité plus élevés en période pluvieuse qu'en période sèche. Ces taux de mortalité des plantules sont densité dépendants. En général, la mortalité des plantules est causée, soit par des stress abiotiques tels que l'ombrage des individus adultes, une forte intensité de lumière, la chaleur, la sécheresse ou l'inondation, soit par des agents biotiques tels que les herbivores et les agents

pathogènes, soit par les deux types de facteurs selon Kitajima & Fenner (2000). Selon nos observations, la mortalité des plantules constatée en période sèche peut être due aux fortes températures et à la sécheresse dans cet environnement semi-aride tandis que la mortalité en période pluvieuse peut être liée à une prédation des semis. La mortalité en période pluvieuse est profondément densité-dépendante. Ceci suggère que les prédateurs de semis ont répondu à une large disponibilité de nourriture. Nos résultats sont conformes à ceux obtenus dans certaines forêts sèches. Par exemple, Teketay (1997) a montré que la défoliation des plantules par des insectes est une cause apparente de leur mortalité dans la forêt sèche d'Afromontane. Gerhardt (1998) a observé que la défoliation des plantules au-delà de 50% et en combinaison avec la sécheresse, explique une mortalité accrue des espèces ligneuses dans deux forêts secondaires néotropicales. Engelbrecht *et al.* (2005) ont également attribué la forte mortalité des plantules de l'espèce *Andira inermis* sur les parcelles sèches et humides à l'herbivorie des Coléoptères. Zida *et al.* (2008) attribuent la mortalité des semis de *Pterocarpus erinaceus* sur des parcelles irriguées aux herbivores.

La forte mortalité des plantules sur les termitières serait probablement due à une croissance de la population des prédateurs en réponse à la disponibilité de ressources nutritives pendant la saison des pluies et sous les effets de l'ombrage. La forte densité des individus adultes sur les termitières y fournit manifestement des conditions de sous-bois par rapport au milieu adjacent. L'ombrage des ligneux adultes induirait indirectement une mortalité croissante des plantules par une intensification des attaques fongiques à travers une humidité accrue ou une dissimulation de l'action destructrice des rongeurs, des fourmis, des sauterelles et des mollusques sur les plantules (Augspurger, 1984 ; Hanley *et al.*, 1996 ; Sherman, 2002 ; Moles & Westoby, 2004). En outre, les plantules peuvent mourir sous l'effet de dommages physiques causés par le piétinement des animaux selon Stave *et al.* (2006). Ceci peut encore être corroboré par le fait que la majorité des plantules enregistrée dans cette étude apparaît dans les classes inférieures de hauteur.

## 5- Conclusion

Les résultats de la présente étude montrent que les termitières épigées des termites *Macrotermes* constituent un site sécurisé pour le recrutement des espèces ligneuses dans la savane soudanienne de Tiogo. La mortalité des plantules y est densité-dépendante et est relativement plus élevée que dans le milieu adjacent. Cependant, la mortalité globale des plantules y est en deçà de 50 %. Les termitières constituent donc un microhabitat favorable au recrutement et à l'établissement des plantules.

## DISCUSSION GENERALE

Nous avons évalué l'influence de la pâture du cheptel et du feu précoce annuel sur les populations de termites constructeurs de nids et leurs activités vitales à travers la diversité, la densité des termitières, le volume de sol remonté et la quantité de matières organique et minérale incorporées. Selon nos résultats, l'activité de construction des nids n'est pas perturbée par le passage des animaux. La variation de volume des termitières qui a été notée dans les parcelles non clôturées est provoquée par la population humaine locale. Au cours de nos inventaires en période hivernale, les pasteurs abandonnaient les animaux pour la recherche de tubercules sauvages, notamment l'espèce *Dioscorea dumetorum* sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus*. Les brèches effectuées pendant l'extraction des tubercules sont en retour réparées par les termites par la remontée de nouveaux matériaux si les termitières sont habitées. Cette opération entraîne l'accroissement de volume des termitières. Pour les termitières abandonnées, ces ouvertures non réparées accélèrent leur affaissement, donc leur dégradation. On assiste également à un élargissement de la base cône par dépôt de matériaux.

Le prélèvement de termites par certains paysans dans les parcelles ouvertes cause un accroissement de la proportion de termitières abandonnées. Les termites sont prélevés pour la nutrition des volailles et le couple royal pour la consommation humaine.

Au cours des activités de réparation des nids, les termites par apport de nouveaux matériaux, renouvellent au même moment la fertilité des sols (Tano, 1993), améliorent la porosité et le drainage du sol (Konaté *et al.*, 1999). Les termites accumulent ainsi de fines particules, des cations, de fortes teneurs en carbone et azote indispensables dans la productivité des plantes, de fortes quantités de matières organiques qui sont stockées dans de petits volumes de sol que constituent les termitières. Il en résulte une hétérogénéité spatiale dans la disponibilité des nutriments dans la savane qui altère la dynamique et les interactions entre les organismes animaux et végétaux. Des observations similaires ont été effectuées par Salick *et al.* (1983) en milieu aride et semi-aride. Les termitières et leur périphérie délimitent des microhabitats dans les paysages dont ils altèrent le fonctionnement. Trois types de microhabitats ont ainsi été délimités avec une nouvelle réorganisation du paysage. Des îlots de végétation ligneuse sont constitués sur des termitières actives ou abandonnées de *Macrotermes subhyalinus* tandis que les individus ligneux sont rares à la périphérie comparativement au reste de l'environnement. Chacun de ces microhabitats se caractérise par une richesse spécifique et une structure particulières des ligneux adultes et juvéniles. Ces différences nettes dans la composition spécifique et la structure de la végétation ligneuse résultent de la qualité physique et chimique du sol et de l'impact du feu annuel sur chaque microhabitat. De telle réorganisation du paysage a été rapportée par Belsky (1983), Denslow

(1985), Wiens (1985), Coughenour & Ellis (1993), Montana *et al.* (1990) et Montana (1992) en zone aride et semi-aride.

La végétation des termitières présente des traits écologiques caractéristiques dont la xérophilie et l'eutrophie. La xérophilie traduit l'adaptabilité des ligneux au substrat argileux et l'eutrophie à la richesse en substances nutritives des sols de termitières.

Les différentes densités de plantules observées, constituent une conséquence notable des quantités de diaspores disponibles dans chacun des microhabitats. La distribution spatiale des plantules apparaît associée à celle des individus adultes. Cependant, les plantules de certaines espèces dont les propagules sont largement dispersées peuvent s'établir dans un microhabitat où les pieds adultes de la même espèce sont absents. De tel fait crée une dissimilarité entre les peuplements adultes et juvéniles particulièrement à la périphérie des termitières. C'est le cas de *Loeseneriella africana*, Le recrutement des plantules par voie végétative et/ou par semis principalement, joue un rôle clé dans la diversité spécifique et la dynamique des ligneux.

Les plantules sont abondamment présentes sur les termitières mais y souffrent d'une forte mortalité due certainement à leur forte densité mais également à un taux d'argiles élevé dans les termitières. Ces argiles compactent le sol des termitières qui deviennent défavorable en période sèche à la pénétration du système racinaire des plantules pendant leur émergence. Cette mortalité des plantules sur les termitières agit comme un filtre sélectif sur les espèces ligneuses dont le résultat est l'existence d'une flore particulière au stade adulte. L'aptitude de chaque espèce à coloniser et à s'établir dans un microhabitat donné selon son mécanisme de régénération est en faveur de la coexistence de nombreuses espèces dans ce microhabitat.

Rogers *et al.* (1999) expliquent la mortalité des plantules sur les termitières de *Coptotermes lacteus* par la présence d'une substance inhibitrice produite par ces termites.

La pâture des animaux n'a pas d'effet perceptible sur les plantules ligneuses et sur leur ressemblance avec les individus adultes. Cependant, le feu annuel agit sur les plantules en modifiant leur composition floristique et leur densité. En réponse au feu, les termitières se comportent comme un refuge pour les espèces ligneuses sensibles aux feux.

En conséquence, sous des conditions climatiques identiques, les termitières exhibent leur propre flore ligneuse régionale dans des écosystèmes naturels en zone tropicale.

A l'instar des chablis, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* ont un apport important dans la reconstitution du couvert végétal ligneux. Au vu de nos résultats sur la régénération, on pourrait résumer l'apport des termitières de *Macrotermes subhyalinus* sur la transformation de la dynamique de la forêt de Tiogo et d'autres formations naturelles en une séquence de 4 étapes selon la **figure 20** :



Etape 0 : La construction d'une nouvelle termitière au sein de la forêt qui est un microhabitat fertile disponible à la colonisation par les espèces ligneuses. Selon nos observations, l'activité de construction et de réparation de nid par les termites a lieu en début de saison pluvieuse avril-juin. Il y a ensuite le transport des propagules soit, par le vent, les eaux de ruissellement, les petits mammifères rongeurs (Alexandre, 2002) et granivores soit par d'autres organismes vivants disséminateurs. Ces propagules seront piégées soit à la surface, soit à la base de la termitière. Bationo (2002) a montré que les termitières épigées jouent un rôle de niche et de facilitateur dans la dissémination de semences ligneuses. Cette notion de niche a été définie par Pidwirny (2006) comme étant un espace physique dont les conditions environnementales et la disponibilité en ressource sont convenables à la reproduction et à la survie des espèces vivantes. Trouvant les conditions d'humidité favorables les termitières, les propagules viables vont germer et former ainsi une banque de plantules pionnières surtout sur les termitières abandonnées.

Etape 1 : La termitière abandonnée par l'espèce constructrice est colonisée plus tard par les espèces pionnières qui peuvent être des espèces ligneuses et/ou herbacées pendant la saison pluvieuse. Ces espèces pionnières se caractériseraient par leur capacité à produire abondamment des semences viables pour coloniser rapidement des sites vacants dont les termitières nues. En modifiant profondément l'état de surface des termitières ces espèces pionnières engendrent des conditions du milieu qui leur sont défavorables (Connell & Slatyer, 1977) donc propices à l'installation à d'autres espèces ligneuses. Les jeunes individus ligneux sont épargnés par le bétail qui préfère consommer les graminées qui sont en abondance dans le milieu adjacent. Aucune plantule n'existe sur le dôme de la termitière. C'est au niveau du dôme que se situent les cavités de logement des termites qui s'opposent à toute fixation du système racinaire des plantules. Cette partie de la termitière est également plus compacte.

Le passage du feu précoce annuel en fin novembre-début décembre pourra tuer ou endommager ces plantules ligneuses dont les survivantes vont rejeter après le feu. Cette étape pourra durer 3 à 4 ans et certaines espèces sensibles aux feux peuvent régresser tandis que des espèces résistantes prolifèrent dans le milieu adjacent aussi longtemps que durera cette étape.

En période sèche, la partie aérienne de jeunes pousses de certaines espèces ligneuses sont broutées par les animaux laissant ainsi des tiges ou des branches nues. Les espèces impropres au broutage sont épargnées et se développent pendant cette étape.

De nouveaux feuillages apparaîtront chez les plantules endommagées et les vestiges de tiges et qui repousseront à la saison pluvieuse suivante en même temps que les plantules situées sur la termitière non atteinte. La sécheresse pourrait éliminer certaines plantules sur le cône de la termitière.

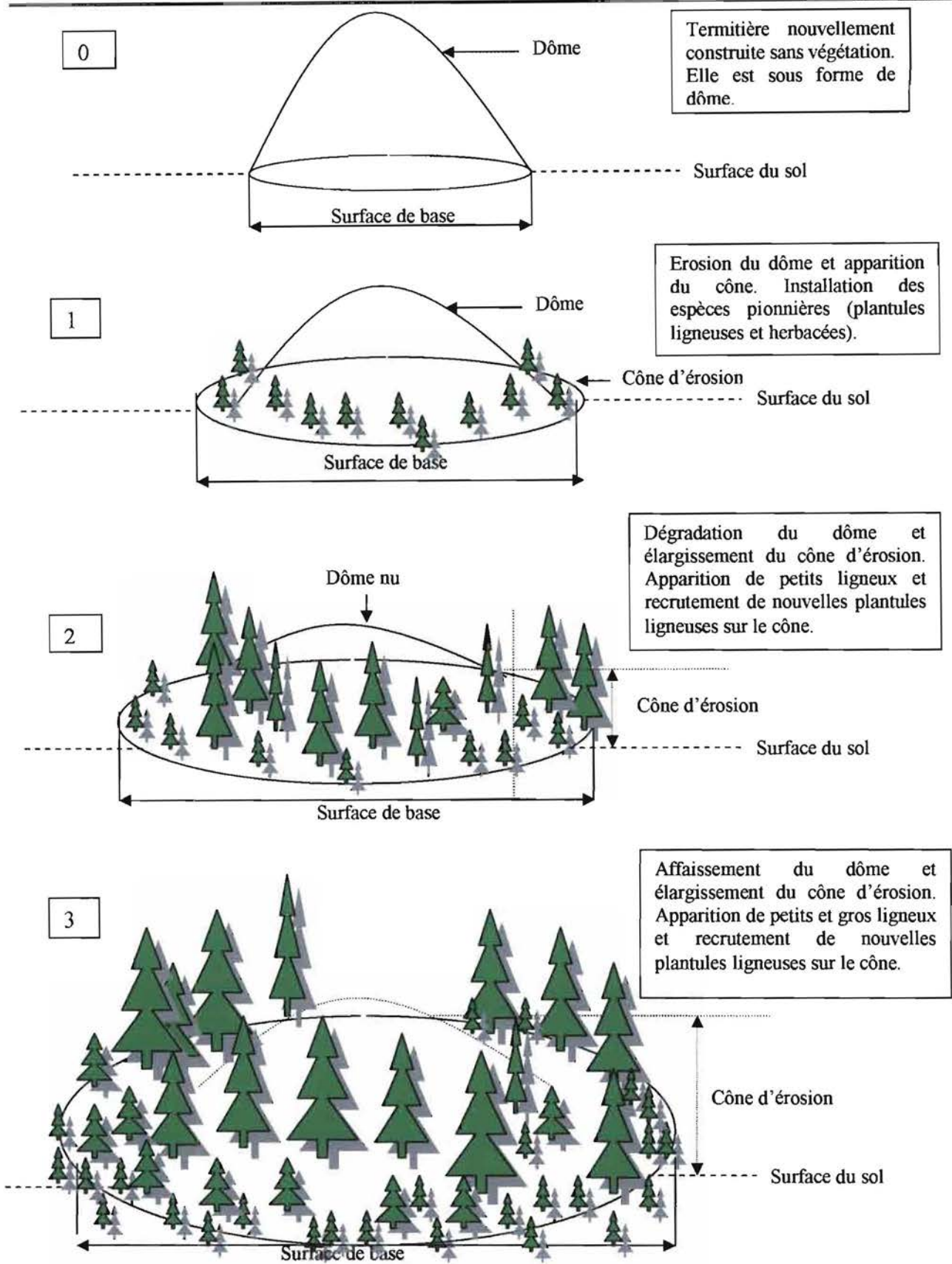
Etape 2 : Les espèces ligneuses s'affranchissent en arbres et en arbustes et se développent soit, en un îlot soit en buisson sur les termitières. Le cône d'érosion s'élargit suite au lessivage du dôme et du dépôt de matériaux à la base de la termitière. Les nutriments organiques et minéraux par exemple sont rendus disponibles pour les arbustes et les arbres sur le cône par le lessivage également du dôme comparativement au milieu adjacent.

La croissance des plantules dont la partie aérienne a été agressée est retardée mais non tuées par le broutage des animaux dans le milieu adjacent. Les espèces impropres au broutage peuvent se développer au détriment de celles qui sont broutées. Cependant, certaines espèces développent une spinescence comme une forme d'adaptation aux agressions des animaux. Le bétail contourne les termitières pendant leur activité de pâturage. Le feu annuel brûle les graminées et certaines plantules dans le milieu adjacent et contourne également la termitière où pousse une végétation plus ou moins fermée. La propagation du feu est limitée à cause de la discontinuité du tapis herbacé. Au cours de cette étape, la hauteur et le diamètre à la base des ligneux augmentent et on assiste à leur maturation, à la production de semences qui tombent à l'extérieur du bosquet. Ces nouvelles semences germent en saison favorable pour donner de nouvelles plantules sur le cône. Cette étape apparaît favorable au développement des plantules d'une espèce à proximité des adultes de la même espèce.

Les eaux de ruissellement également peuvent entraîner certaines semences notamment les hydrochores à la limite du bosquet tandis que certaines semences zoochores sont apportées par les oiseaux et les chauves-souris.

Etape 3 : Pendant cette étape, interviennent l'affaissement et la disparition du dôme. Le cône s'élargit ainsi que le bosquet avec des cimes jointives des individus ligneux. Le bosquet devient impénétrable pour la pâture du bétail et le feu annuel. Le centre de bosquet reste nu et ombragé. Cette partie pourrait être favorable à l'installation des espèces de sous bois et qui seront protégées contre le pâturage et le feu annuel. La disponibilité en ressource, la richesse spécifique des semences et l'aptitude de chaque espèce à puiser les ressources nécessaires à son développement sont déterminantes dans la composition spécifique des ligneux (Tilman, 1985) sur les termitières. Il s'en suit un accroissement du nombre d'espèces et de la densité des ligneux adultes et juvéniles. C'est surtout à cette étape que nous avons enregistré cette grande densité des espèces ligneuses adultes et plantules.

Plus le bosquet est large plus il renferme de grands ligneux alors que la surface de base du cône demeure inférieure à la superficie du milieu adjacent. Ramener à la même unité c'est à dire le nombre de pieds aux 100 m<sup>2</sup> de surface de milieu, la densité des adultes et des plantules est plus élevée sur les termitières comparativement au milieu adjacent.



**Figure 20 :** Modèle conceptuel de la transformation de la dynamique de la végétation ligneuse par les termitières de *Macrotermes subhyalinus* dans la forêt classée de Tiogo

## CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

La présente analyse montre que les outils d'aménagement des formations végétales tels que le feu et la pâture du bétail ont un impact sur la population des termites constructeurs de nids épigés à travers la diversité et l'abondance des termitières. Dans la savane soudanienne de Tiogo, les changements ou variations dans les groupes de termites devraient être pris en compte dans le cadre des aménagements des écosystèmes boisés. L'intensité modérée de pâturage induit un accroissement du volume du matériau remonté par les termites. Des variations d'autres paramètres relatifs aux termitières, pourraient être observées en cas de surpâturage.

Cependant, les propriétés physico-chimiques des sols de termitières ne sont pas modifiées par les feux et la pâture du bétail comme outils d'aménagement de milieu. Le sol des termitières demeure plus riche en ressources nutritives comparativement au milieu adjacent. Par conséquent, ces termitières constituent de petits volumes de sols fertiles distribués à l'intérieur de la savane dont l'érosion au fil du temps améliorerait le statut nutritionnel par dépôt de matériaux sur le sol adjacent. La modification de la composition physique et chimique, la redistribution des éléments fins dans le sol adjacent confirment que les termites sont des ingénieurs de sols.

D'importantes interactions liées à l'organisation spatiale du paysage apparaissent en réponse à la présence des termitières épigées de *Macrotermes* dans la forêt de Tiogo. Les termitières renforcent l'hétérogénéité spatiale et se comportent comme des zones tampons dans un paysage déjà hétérogène : (i) les termitières contribuent aux réserves de ressources nutritives disponibles dans les sols pour le recrutement des plantes ; (ii) elles dissipent le risque d'extinction pour certaines espèces ligneuses en leur servant de refuge contre les feux de brousse, le broutage et le piétinement par le bétail ; (iii) la présence des termitières de *Macrotermes* favorise la coexistence de nombreuses espèces d'écologie différente sur un même substrat. De plus, la présence d'espèces d'écologie différente qui contraste avec le milieu adjacent contribue à l'accroissement et au maintien de la phytodiversité sous les différents modes de gestion des formations végétales. La densité et la surface terrière élevées de la végétation ligneuse sur les termitières modifient la structure de la végétation en place. Les îlots formés par l'association ligneux-grandes termitières qui abritent une flore particulière constituent des réservoirs locaux pour certaines espèces. Ces réservoirs pourraient être considérés comme une voie de conservation à long terme de la biodiversité dans la forêt de Tiogo et à l'échelle de la zone phytogéographique.

Ainsi, ces îlots peuvent être pris en compte dans les stratégies globales de gestion et de conservation de la biodiversité.

En outre, l'étude de la régénération indique que les termitières de *Macrotermes subhyalinus* sont importantes pour le recrutement des plantules et par conséquent pour la régénération des

ligneux dans les écosystèmes naturels. En tant que sites de régénération des ligneux, ces termitières créent une mosaïque de microhabitats qui influencent profondément et maintiennent la diversité, la répartition et la dynamique des plantules. Elles jouent un rôle de banque de plantules ligneuses. Les différentes espèces observées sur les termitières résultent d'une pression sélective de l'hétérogénéité environnementale. En réponse à cette hétérogénéité, les espèces ligneuses développent des mécanismes de régénération et d'adaptation au milieu. L'existence de la régénération séminale et végétative sur les termitières constitue un avantage pour la coexistence des espèces ligneuses d'écologie différente.

Il apparaît évident que l'impact des différents outils de gestion de la forêt et l'activité des termites peuvent être complémentaires dans une certaine mesure. En protégeant les plantules contre les feux et le bétail, les termitières de *Macrotermes subhyalinus* assurent le renouvellement des stocks de plantules dans les formations végétales.

Les résultats de la présente investigation constituent des outils pour une gestion convenable des ressources naturelles tels que les nutriments des sols, les réservoirs de plantules et donc de propagules et des interactions microhabitats et végétation ligneuse.

Ces outils devront permettre une gestion intégrée des ressources basée sur les activités anthropiques et la diversité biologique (ligneux et termites).

Une étude de la distribution des espèces termitophiles devrait être menée au plan national en vue d'établir un spectre phytogéographique. Le spectre phytogéographique permettra de montrer si les termitières ont une flore régionale particulière ou si la flore des termitières répond à une pression sélective environnementale. Cette étude pourrait permettre également de situer la contribution des termitières épigées dans la conservation et l'utilisation durables de la phytodiversité.

Le spectre ainsi établi pourrait également servir de base pour de nombreuses investigations sur la régénération des formations végétales naturelles et du statut de la richesse spécifique selon des gradients climatiques.

La régénération naturelle ou assistée de tout écosystème est tributaire de la disponibilité et l'abondance de propagules sexuelles ou végétatives et de leur viabilité. Il serait nécessaire que des investigations soient menées sur les banques de semences des sols de termitières. L'étude de la diversité et la densité de ces semences pourrait renseigner sur leur provenance géographique et leurs caractères écologiques.

Au regard de la mortalité des plantules qui a été révélée, des études approfondies sont nécessaires pour identifier les agents responsables de la mortalité des plantules sur les termitières afin de rehausser l'utilité de ces microhabitats dans la restauration de la végétation naturelle dans les environnements semi-arides.

La symbiose mycorhizienne constitue un processus dans la capacité d'un sol à permettre une production végétale ou le développement abondant d'une espèce ligneuse donnée. Une étude du potentiel mycorhizien des sols des termitières des *Macrotermes* s'avère nécessaire pour mieux apprécier les relations termitière-ligneux au sein des écosystèmes naturels. Comme hypothèse, les espèces végétales s'installent dans les écosystèmes naturels à la faveur des monticules de sol ou termitières car elles ne supportent pas le milieu squelettique que constitue le sol adjacent. Une analyse biologique de la microflore des sols de termitières permettrait de déterminer s'il existe des relations de symbiose entre les espèces végétales et les sols de termitières.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbadie L., 1990. Aspect fonctionnel du cycle de l'azote dans la strate herbacée de la savane de Lamto, Côte d'Ivoire. 158 p.
- Abbadie L., Lepage M., 1989. The role of subterranean fungus-comb chambers (Isoptera, Macrotermitinae) in soil nitrogen cycling in a preforest savanna (Côte d'Ivoire). *Soil Biology and Biochemistry* 21: 1067-1071.
- Abbadie L., Lepage M., Le Roux X., 1992. Soil fauna at the forest-savanna boundary: role of termite mounds in nutrient cycling. In: Furley P.A., Proctor J. & Ratter J.A. (Eds.), *Nature and dynamics of forest-savanna boundaries*. Chapman & Hall, pp. 473-484.
- Alexandre D. Y., 2002. Initiation à l'agroforesterie en zone sahélienne: Les arbres des champs du plateau central au Burkina Faso. IRD Editions, Karthala. 218 p.
- Anderson M. J., Ellingen K. E., McArdle B. H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683-693.
- Anonyme, 1989. Mémento du forestier: Techniques rurales en Afrique. 3<sup>e</sup> éd. Centre Technique Forestier Tropical, Paris. 1266 p.
- Arbonnier, M. (Ed.), 2000. Arbres, arbustes et lianes des zones sèches de l'Afrique de l'Ouest. CIRAD, MNHN, UICN, Montpellier, France. 1<sup>ère</sup> Ed. 241 p.
- Archibold O. W., 1995. Ecology of world vegetation. 1<sup>ère</sup> Ed. Chapman & Hall, London. 510 p.
- Arshad M. A., 1982. Influence of termite *Macrotermes michaelseni* (Sjöst) on soil fertility and vegetation in semi-arid savannah ecosystem. *Agro-Ecosystems* 8: 47-58.
- Asbjornsen H., Ashton M. S., Vogt D. J., Palacios S., 2004. Effects of habitat fragmentation on the buffering capacity of edge environments in a seasonally dry tropical oak forest ecosystem in Oaxaca, Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103: 481-495.
- Atlas Jeune Afrique, 2001. Les Atlas de l'Afrique : Atlas du Burkina Faso. Les éditions J.A. aux éditions du jaguar, Paris, 4<sup>e</sup> éd. 62 p.
- Attignon S. E., Lachat T., Sinsin B., Nagel P., Peveling R., 2005. Termite assemblages in a West-African semi-deciduous forest and teak plantations. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 110: 318-326.
- Augspurger C. K., Kelly C. K., 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- Bachelet D., Lenihan. J. M., Daly C., Neilson R. P., 2000. Interactions between fire, grazing and climate change at Wind Cave National Park, SD. *Ecological Modelling* 134: 229-244.

- Bachelier G., 1978. La faune des sols : Son écologie et son action. Initiations – Documentations techniques n° 38. O.R.S.T.O.M. Paris. 400p.
- Balay C., Delecolle R., Guinot J. P., Kontongomé H., 1982. Etude des vents au sol en Haute Volta: Quelques conséquences économiques pour la région soudano-sahélienne en Afrique de l'ouest. WHO/OMM. Conférence technique sur le Climat-Afrique Arusha, Tanzania. 8 p.
- Banerjee S. P., Mohan S. C., 1976. Some characteristics of termite soils in relation to their surroundings in New Forest Estate, Dehra Dun. *Indian Forester* 502:257-263.
- Barral H., 1968. Tiogo, étude géographique d'un terroir léla. (Haute Volta). Atlas des structures agraires au sud du Sahara. ORSTOM Paris, Mouton et Co., La Haye. 72 p.
- Barros E., Pashanasi B., Constantino R., Lavelle P., 2002. Effects of land-use system on the soil macrofauna in western Brazilian Amazonia. *Biology and Fertility of Soils* 35: 338-347.
- Bartolome J. W., McClaran M. P., Allen-Diaz B. H., Dunne J., Ford L. D., Standiford R. B., McDougald N. K., Forero L. C., 2002. Effects of fire and browsing on regeneration of blue Oak. Fifth symposium on Oak woodlands: Oaks in California's changing landscape, October 22-25, 2001. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-184, San Diego, California. pp. 281-286.
- Bationo B., 2002. *Régénération naturelle et fonctionnement de cinq (5) espèces ligneuses e la forêt classée du Nazinon (Burkina Faso) : Detarium microcarpum* Guill. et Per, *Azelia africana* Sm, *Isobertia doka* Caib. et Stapf., *Piliostigma thonningii* (Sch.) Miln.-Redh., et *Terminalia avicennioides* Guill. et Per. Thèse de Doctorat unique, Université de Ouagadougou. 164p.
- Bationo B. A., Ouédraogo S. J., Guinko S., 2001. Stratégies de régénération naturelle de *Detarium microcarpum* Guill. et Perr. dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso). *Fruits* 56 271-285.
- Battaglia L. L., Foré S. A., Sharitz R. R., 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *The Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- Beckage B., Clark J., 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Bellefontaine R., 1997. Synthèse des espèces des domaines sahélien et soudanien qui se multiplient naturellement par voie végétative. In: d'Herbès J. M., Ambouta J. M. K. & Peltier R. (Eds.), *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*. John Libbey Eurotext, Paris, Niamey, Niger. pp. 95 -104.
- Bellefontaine R., 2005. Pour de nombreux ligneux, la reproduction sexuée n'est pas la seule voie : analyse de 875 cas - Texte introductif, tableau et bibliographie. *Secheresse* 1E: 315-317.



- Bellefontaine R., Bouhari A., Edelin C., Coates-Palgrave M., Sabir M., 2003. Plaidoyer pour le drageonnage et le marcottage en zone tropicale sèche et méditerranéenne à certains moments de l'année, dans certains sites, et avec certaines espèces! Trees, Agroforestry and Climate Change in Dryland Africa (TACCDA). Atelier International VITRI / ETFRN / IUFRO-SPDC, 29 Juin–4 Juillet 2003. Hyytiälä, Finlande. 18 p.
- Bellefontaine R., Monteuis O., 2002. Le drageonnage des arbres hors forêt : un moyen pour revégétaliser partiellement les zones arides et semi-arides sahéliennes? In : Verger M. (Ed.), *Multiplication végétative des ligneux forestiers, fruitiers et ornementaux*. Cirad-INRA, Montpellier, France. pp. 135-148.
- Belsky A. J., 1983. Small-scale pattern in grassland communities in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetation* 55 141-151.
- Belsky A. J., Blumenthal D. M., 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology* 11: 315-327.
- Ben-Shahar R., 1998. Changes in structure of savanna woodlands in northern Botswana following the impacts of elephants and fire. *Plant Ecology* 136: 189-194.
- Black H. I. J., Okwakol M. J. N. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of termites. *Applied Soil Ecology* 6: 37-53.
- Bosch, C. H., Siemonsma, J. S., Lemmens, R. H. M. J., Oyen, L. P. A., 2002. Plant resources of tropical Africa. Wageningen, the Netherlands. 341 p.
- Buckland S. T., Magurran A. E., Green R. E., Fewster R. M., 2005. Monitoring change in biodiversity through composite indices. *Philosophical Transactions of the Royal Society Belgium* 360: 243-254.
- Bunasols, 1987. Méthodes d'analyse physique et chimique des sols, eaux et plantes. Document technique n°3. 159 p.
- Bunasols, 2003. Etude morphopédologique de la province du Sanguié. Echelle 1/100 000. Ministère de l'agriculture, de l'hydraulique et des ressources halieutiques, Ouagadougou. 56 p.
- Butler B. J., Chadzon L. R., 1998. Species richness, spatial variation, and abundance of the soil seed bank of a secondary tropical rain forest. *Biotropica* 30: 214-222.
- Buxton R., 1979. *The role of termites in the ecology of Tsavo National Park, Kenya*. Ph D Thesis, University of Oxford, UK. 224 p.
- Canham C. D., Marks P. L., 1985. The response of woody plants to disturbance: Patterns of establishment and growth. In: Pickett S. T. A. & White P. S. (Eds.), *The ecology of natural distance and patch dynamics*. Academic Press, Inc, London. pp. 197-216.
- Casenave A., Valentin C., 1989. Les états de surface de la zone sahélienne : Influence sur l'infiltration. ORSTOM, Paris. 230 p.

- Chadzon L. R., Colwell R. K., Denslow J. S., Guariguata M. R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. In: Dallmeier F. & Comiskey J. A. (Eds.), *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and old world case studies*. Parthnon, Paris. pp. 285-308.
- Chao A., Chazdon R. L., Colwell R. K., Shen T. J., 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8: 148-159.
- Chao A., Chazdon R. L., Colwell R. K., Shen T. J., 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics* 62: 361-371.
- Chèvremont P., Donzeau M., Le Métour J., Koté S., Ouédraogo I., Egal E., Kaboré B. E., Bila M., Zida B., Castaing C., 2003. Carte géologique du Burkina Faso à 1/200 000, Feuille ND-30-IV Koudougou. 1<sup>ère</sup> Ed., BRGM, Orléans.
- Chiarucci A., Enright N. J., Perry G. L. W., Miller B. P., Lamont B. B., 2003. Performance of nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. *Diversity & Distributions* 9: 283-295.
- Collins B. S., Battaglia L. L., 2002. Microenvironmental heterogeneity and *Quercus michauxii* regeneration in experimental gaps. *Forest Ecology and Management* 155: 279-290.
- Colwell R. K., 2006. *EstimateS* 8.00 for PC: Statistical estimation of species richness and shared species from samples Storrs, USA. <<http://purl.oclc.org/estimates>> or <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>.
- Colwell R. K., Mao C. X., Chang J., 2004. Intrapolating, extrapolating and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 84: 2717-2727.
- Condit R., Hubbell S. P., Foster R. B., 1995. Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439
- Connell H. J., Slatyer O. R., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Coughenour M. B., Ellis J. E., 1993. Changing patterns in time and space/Landscape and climatic control of woody vegetation in a dry tropical ecosystem, Turkana district, Kenya. *Journal of Biogeography* 20: 383-398.
- Couteron P., Kokou K., 1997. Woody vegetation spatial patterns in a semi-arid savanna of Burkina Faso, West Africa. *Plant Ecology* 132: 211-227.
- Couteron P., Mahamane A., Ouédraogo P., Seghieri J., 2000. Differences between banded thickets (tiger bush) at two sites in West Africa. *Journal of Vegetation Science* 11: 321-328.

- Dangerfield J. M., McCarthy T. S., Ellery W. N., 1998. The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology* 14: 507-520.
- Davies R. G., 1997. Termite species richness in fire-prone and fire-protected dry deciduous dipterocarp forest in Doi Suthep-Pui National Park, northern Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 13: 153-160.
- Davies R. G., Eggleton P., Jones D. T., Gathorne-Hardy F. J., Hernandez L. M., 2003. Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. *Journal of Biogeography* 30: 847-877.
- Denslow J. S., Uowolo A. L., Hughes F. R., 2006. Limitations to seedling establishment in a mesic Hawaiian forest. *Oecologia* 1: 1-11.
- Denslow J. S., 1985. Distribution-mediated coexistence of species. In: Pickett S. T. A. & White P. S. (Eds.), *The ecology of natural distance and patch dynamics*. Academic Press, London. pp 307-321.
- Devineau J. L., 1984. *Structure et dynamique de quelques forêts tropicales de l'ouest africain (C.I.)*. Travaux des chercheurs de Lamto. ORSTOM. 229 p.
- Diggle, P. J., 1983. *Statistical analysis of spatial point pattern*. Academic London.
- Dobson A. J., 1990. *An introduction to Generalized Linear Models*. 1<sup>ère</sup> Ed., Chapman & Hall, London, Great Britain. 167 p.
- Duboisset A., 2003. *L'importance agricole des termitières épigées dans le nord du Cameroun: l'exemple des nids de Macrotermes subhyalinus et d'Odontotermes magdalenae*. Thèse de Ph D. Université Paris XII-Val De Marne, Paris. 479 p.
- Duponnois R., Paugy M., Thioulouse J., Masse D., Lepage M., 2005. Functional diversity of soil microbial community, rock phosphate dissolution and growth of *Acacia seyal* as influenced by grass-, litter- and soil-feeding termite nest structure amendments. *Geoderma* 124: 349-361.
- Eggleton P., Bignell D. E., Hauser S., Dibog L., Norgrove L., Madonge B., 2002. Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 90: 189-202.
- Ekundayo E. O., Aghatise V. O., 1997. Soil properties of termite mounds under different land use types in a typic paleudult of Midwestern Nigeria. *Environmental Monitoring and Assessment* 45: 1-7.
- Emberger L., Godron M., 1968. *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu : principes et transcription sur cartes perforées*. Thèse de Doctorat, CNRS, Paris VII. 292 p.
- Engelbrecht B. M. J., Kursar T. A., Tyree M. T., 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* 19: 312-321.
- Fanshawe D. B., 1968. The vegetation of Zambian termitaria. *Kirkia* 6: 169-179.

- FAO, 2001. Evaluation des ressources forestières mondiales 2000, No. 140. Étude FAO Forêts, Rome. 140 p.
- FAO, 2003. Etude prospective du secteur forestier en Afrique (FOSA): Rapport sous-régional-Afrique de l'Ouest. 74 p.
- FAO, 2006. FRA 2005: Evaluation des ressources forestières mondiales 2005. FAO, Rome. 351 p.
- Fenner M., 1987. Seedlings. *New Phytologist* 106: 35-47.
- Fernández-Palacios J. M., Arévalo J. R., 1998. Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology* 137: 21-29.
- Fleming P. A., Loveridge J. P., 2003. Miombo woodland termite mounds: resource islands for small vertebrates? *Journal of Zoology* 259: 161-168.
- Fontès J., Guinko S., 1995. Carte de la végétation et de l'occupation du sol du Burkina Faso/ Notice explicative. Laboratoire d'Ecologie Terrestre, Institut de la Carte Internationale de la Végétation. CNRS, Université de Toulouse III (France)/Institut du Développement Rural, Faculté des Sciences et Techniques, Université de Ouagadougou (Burkina Faso). 67 p.
- Fowler N. L., 1986. Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *American Midland Naturalist* 115: 131-145.
- Fries J., 1995. Research on management of natural forests in semi-arid areas of West Africa. In: Isaksson N.-I. & Toborn K. (Eds.), *Forestry and Development*. IDRCurrents, IDRC Swedish University of Agricultural, Uppsala, pp. 24-27.
- Frost P. G. H., Robertson F., 1985. The ecological effects of fire in savannas In: Walker B. H. (Ed.), *Determinants of tropical savannas*. IRL Press, Oxford, The International Union of Biological Sciences, IUBS Monograph Series, Harare, Zimbabwe. pp. 93-140.
- Fuhlendorf S. D., Smeins F. E., 1998. The influence of soil depth on plant species response to grazing within a semi-arid savanna. *Plant Ecology* 138: 89-96.
- Fulé P. Z., Coker A. E., Heinlein T. A., Covington W. W., 2004. Effects of an intense prescribed forest fire: Is It ecological restoration? *Restoration Ecology* 12: 220-230.
- Garnier P., Néel C., Aita C., Rescou S., Lafolie F., Mary B., 2003. Modelling carbon and nitrogen dynamics in a bare soil with and without straw incorporation. *European Journal of Soil Science* 54: 555-568.
- Getachew T., Teketay D., Fetene M., 2002. Regeneration of fourteen tree species in Harena forest, southeastern Ethiopia. *Flora* 197: 461-475.
- Gerhardt K., Jonsson K., Rosander E. E., 1998. Sustainable dry forest management. Evaluation report of Sida-supported collaborative research project between Burkina Faso and Sweden N° 25. Sida/SAREC, Stockholm. 44 p.

- Gignoux J., Clobert J., Menaut J. C., 1997. Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110: 576-583.
- Gillison A. N., Jones D. T., Susilo F. X., Bignell D. E., 2003. Vegetation indicates diversity of soil macroinvertebrates: a case study with termites along a land-use intensification gradient in lowland Sumatra. *Organisms Diversity and Evolution* 3:111-126.
- Gillman L. R., Jefferies M. K., Richards G. N., 1972. Non-soil constituents of termite (*Coptotermes acinaciformes*) mounds. *Australian Journal of Biology* 25:1055-1063.
- Glitzenstein J. S., Platt W. J., Streng D. R., 1995. Effects of fire regime and habitat on tree dynamics in north Florida longleaf pine savannas. *Ecological Monographs* 65: 441-476.
- Glover P. E., Trump E. C., Wateridge L. E. D., 1964. Termitaria and vegetation patterns on Loita plains of Kenya. *Journal of Ecology* 52: 367-375
- Gómez-Aparicio L., Valladares F., Zamora R., Quero J. L., 2005. Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28: 757-768.
- Goudet J. P., 1985. Equilibre du milieu naturel en Afrique tropicale sèche : végétation ligneuse et désertification. *Bois et Forêts des Tropiques* 207: 3-16.
- Gould K. A., Fredericksen T. S., Morales F., Kennard D., Putz F. E., Mostacedo B., Toledo M., 2002. Post-fire tree regeneration in lowland Bolivia: implications for fire management. *Forest Ecology and Management* 165: 225-234.
- Grassé P.-P., 1950. Termites et Sols tropicaux. *Revue Internationale de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale* 337-338: 449-554.
- Grassé P.-P., Noirot C., 1961. Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des termites champignonnistes du genre *Bellicosutermes* Emerson. *Insectes Sociaux* 8: 311-359.
- Greig N., 1993. Regeneration mode in Neotropical Piper: Habitat and species comparisons. *Ecology* 74: 2125-2135.
- Grouzis M., 1988. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi), Paris. 336 p.
- Gufu O., 1998. Effects of excluding goat herbivory on *Acacia tortilis* woodland around pastoralist settlements in northwest Kenya. *Acta Oecologica* 19: 395-494.
- Guinko S. 1984. *Végétation de la Haute Volta*. Thèse de Doctorat d'Etat. Université de Bordeaux III, Bordeaux. 302 p.
- Hägberg S., Gomgnimbou M., Somé B. D., 1996. Forêts classées et terres des ancêtres : Etude exploratoire sur l'utilisation des produits forestiers dans les villages riverains des forêts classées de Tiogo et de Laba au Burkina Faso. Université d'Uppsala, Institut des Sciences des Sociétés, Centre National de Recherches Scientifique et Technologie. 69 p.

- Hanley M. E., Fenner M., Edwards P. J., 1996. Mollusk grazing and seedling survivorship of four common grassland plant species: the role of gap size, species and season. *Acta Oecologia* 17:331-341.
- Harris W. V., 1966. The role of termites in tropical forestry. *Insectes Sociaux* 13: 255-266.
- Hauser P., 1976. *L'action des termites en milieu de savane sèche*. Mémoire de D.E.A. Université Paris VII, Paris. 229 p.
- Hesse P. R., 1955. A chemical and physical study of the soils of termite mounds in East Africa. *The Journal of Ecology* 43: 449-461.
- Hiernaux P., 1998. Effects of grazing on plant species composition and spatial distribution in rangelands of the Sahel. *Plant Ecology* 138: 191-202.
- Hoffmann W. A., 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a Neotropical savanna: Matrix model projections. *Ecology* 80: 1354-1369.
- Holt J. A., Lepage M., 2000. Termites and soil properties. In: Abe T., Bignell D. E., Higashi M. (Eds.), *Termites: Evolution, sociability, symbioses, ecology*. Kluwer Academic Publishing, Dordrecht, pp. 389-407.
- Hutchinson T. F., Sutherland E. K., Yaussy D. A., 2005. Effects of repeated prescribed fires on the structure, composition, and regeneration of mixed-oak forests in Ohio. *Forest Ecology and Management* 218: 210-228.
- INSD, 2007. Recensement général de la population et de l'habitation de 2006 : résultats préliminaires. Ministère de l'Economie et du Développement, Ouagadougou. 51p.
- International Plant Names Index, 2004. Online Plant Database. <http://www.ipni.org>. Cité le 4 avril 2006.
- Jayasingam T., 1998. Transformation dynamic of the Damana grasslands, Sri Lanka: field study and a model synthesis. *The Sri Lanka Forester* 23. 17 p.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M., 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1956.
- Jouquet P., Dauber J., Lagerlöf J., Lavelle P., Lepage M., 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32: 153-164.
- Jouquet P., Lepage M., Velde B., 2002. Termite soil preferences and particle selections: strategies related to ecological requirements. *Insectes Sociaux* 49: 1-7.

- Jouquet P., Tessier D., Lepage M., 2004. The soil structural stability of termite nests: role of clays in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mound soils. *European Journal of Soil Biology* 40: 23-29.
- Keeley J. E., Fotheringham C. J., 2000. Role of fire in regeneration from seed. In: Fenner M. (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, pp. 311-330.
- Kimberly G. A., Hik D. S., 2004. Plant animal interactions: Survival, growth, and escape from herbivory are determined by habitat and herbivore species for three Australian woodland plants. *Oecologia* 138: 231-241.
- Kitajima K., Fenner M., 2000. Ecology of seedling regeneration. In: Fenner M. (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, pp. 331-359.
- Konaté S., Le Roux X., Tessier D., Lepage M., 1999. Influence of large termitaria on soil characteristics, soil water regime and tree leaf shedding pattern in a West African savanna. *Plant and Soil* 206: 47-60.
- Konaté S., Yéo K., Yoboué L., Alonso L. E., Kouassi K., 2005. Evaluation rapide de la diversité des insectes des forêts classées de la Haute Dodo et du Cavally, Côte d'Ivoire. In: Alonso, L. E., Lauginie F. & Rondeau G. (Eds.), *Une évaluation biologique de deux forêts classées du sud-ouest de la Côte d'Ivoire*. Bulletin RAP d'Évaluation Rapide 34. Conservation International, Washington, D.C. pp. 39-49.
- Korb J, Linsenmair K. E., 2001. The causes of spatial patterning of mounds of a fungus cultivating termites/results from nearest-neighbour analysis and ecological studies. *Oecologia* 127: 324-333.
- Krebs C. J., 1999. *Ecological Methodology*. 2<sup>e</sup> éd. Benjamin/Cummings, Menlo Park, California, USA. 607 p.
- Ky-Dembele C., Tigabu M., Bayala J., Ouédraogo S. J., Odén P. C., 2007. The relative importance of different regeneration mechanisms in a selectively cut savanna-woodland in Burkina Faso, West Africa. *Forest Ecology and Management* 243: 28-38.
- Ladd P. G., Crosti R., Pignatti S., 2005. Vegetative and seedling regeneration after fire in planted Sardinian pinewood compared with that in other areas of Mediterranean-type climate. *Journal of Biogeography* 32: 85-98.
- Larwanou M., 1998. Rapport technique d'activités. Institut National de la Recherche Agronomique du Niger, Niamey. 58 p.
- Larwanou M., Saadou M., 2005. Biodiversity of ligneous species in semi-arid to arid zones of southwestern Niger according to anthropogenic and natural factors. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 267-271.

- Lee K. E., 1983. Soil animals and pedological processes. Soils, an Australian viewpoint. CSIRO/Academic Press, Melbourne. pp. 629-644.
- Lee K. E., Wood T. G., 1971a. Termites and soils. Academic Press Inc., London and New York. 227 p.
- Lee K. E., Wood T. G., 1971b. Physical and chemical effects on soils of some Australian termites, and their pedological significance. *Pedobiologia* 11: 376-409.
- Lepage M., 1972. Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : données préliminaires sur l'écologie des termites. *La Terre et la Vie* 26: 383-409.
- Lepage M., 1974. Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional (Sénégal) : influence de la sécheresse sur le peuplement en termites. *La Terre et la Vie* 28: 76-94.
- Lepage M., 1981. The impact of foraging populations of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera: Macrotermitinae) in a semi arid ecosystem (Kajiado-Kenya). II Food offtake, comparison with large herbivores. *Insectes Sociaux* 28: 309-320.
- Lepage M., 1984. Distribution, density and evolution of *Macrotermes bellicosus* nests (Isoptera: Macrotermitinae) in the north-east of Ivory Coast. *Journal of Animal Ecology* 53: 107-117.
- Lepage M., Darlington J. P. E. C., 2000. Population dynamics of termites. In: Abe T., Bignell D. E. & Higarhi M. (Eds.), *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Kluwer Academic Publication Dordrecht, pp. 333-361.
- Lieberman D., Li M., 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 375-382.
- Logan J. W. M., 1992. Termites (Isoptera): a pest or resource for small farmers in Africa. *Tropical Science* 32: 71-79.
- López-Hernández D., 2001. Nutrient dynamics (C, N and P) in termite mounds of *Nasutitermes ephratae* from savannas of the Orinoco Llanos (Venezuela). *Soil Biology & Biochemistry* 33: 747-753.
- Loupe D., Oliver R., Ouattara N. K., Fortier M., 2001. Impacts des feux répétés sur les sols de savanes du centre de la Côte d'Ivoire. In : Savadogo P. D. (Ed.), *Aménagement intégré des forêts naturelles des zones tropicales sèches de l'Afrique de l'ouest*. Actes du séminaire international, 16 -20 novembre 1998, CNRST, Ouagadougou, (Burkina Faso). 14 p.
- Loveridge J. P., Moe S. R., 2004. Termitaria as browsing hotspots for African megaherbivores in Miombo woodland. *Journal of Tropical Ecology* 20: 337-343.
- Lykke A. M., 2000. Local perceptions of vegetation change and priorities for conservation of woody-savanna vegetation in Senegal. *Journal of Environmental Management*: 59: 107-120.



- Lykke A. M., Fog B., Madsen J. E., 1999. Woody vegetation changes in the Sahel of Burkina Faso assessed by means of local knowledge, aerial photos, and botanical investigations. *Danish Journal of Geography*: 57-68.
- Maduakor H. O., Okere A. N., Onyeunuforo C. C., 1995. Termite mounds in relation to the surrounding soil in the forest and derived savanna zones of southeastern Nigeria. *Biology and Fertility of Soils* 20: 157-162.
- Magurran A. E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. University Press, Princeton, New Jersey. 179 p.
- Magurran A. E., 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Science Ltd, Malden, U.S.A. 256 p.
- Magurran A. E., Phillip D. A. T., 2001. Implications of species loss in freshwater fish assemblages. *Ecography* 24: 645-650.
- Malaisse F., Anastassiou-Socquet F., 1977. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo) : Phytogéographie des hautes termitières du Shaba méridional (Zaire). *Bulletin de la Société Royale de la Botanique de Belgique* 110: 85-95.
- Malaka S. L., 1977. A note on the bulk density of termite mounds. *Australian Journal of Soil Research* 15: 93-94.
- Mando A., 1997. Termites for land rehabilitation. Wisp'r archive 15 (2): URL: <http://www.wau.nl/wub/w9715.htm>.
- Mando A., Brussaard L., Stroosnijder L., Brown G. G., 1997. Managing termites and organic resources to improve soil productivity in the Sahel: Case study A2. <http://library.wur.nl/wda>.
- Menaut J. C., Lepage M., Abbadie L., 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. In: Bullock S. H., Mooney H.A., Medina E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. University Press, Cambridge, pp. 64-92.
- Meyer V. W., Crewe R. M., Braack L. E. O., Groeneveld H. T., Van der Linde M. J., 2000. Intracolony demography of the mound-building termite *Macrotermes natalensis* (Haviland) (Isoptera, Termitidae) in the northern Kruger National Park, South Africa. *Insectes Sociaux* 47: 390-397.
- Miedema R. A., Van Vuure W., 1977. The morphological, physical and chemical properties of two mounds of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman) compared with surrounding soils in Sierra Leone. *Journal of Soil Science* 28: 112-124.
- Miller P. M., Kauffman J. B., 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 103: 191-201.
- M.A.H.R.H., 2006. Résultats définitifs de la campagne agricole 2004-2005. 80 p.

- M.E.E., 1999. Monographie nationale sur la diversité biologique du Burkina Faso. Rapport du Secrétariat Permanent du Conseil National pour la Gestion de l'Environnement et le Comité Technique de la Convention sur la Diversité Biologique. Ouagadougou. 180 p.
- M.E.E., 2002. Carte d'occupation des terres de la forêt de Tiogo et des terroirs riverains (éd. Adouabou B. A.). Direction Générale des Eaux et Forêts, Ouagadougou. Mission IGB 00177-B du 19/01/2001.
- Mobæk R, Narmo A. K., Moe S. R., 2005. Termitaria are focal feeding sites for large ungulates in Lake Mburo National Park, Uganda. *Journal of Zoology* 267: 97-102.
- Moles A. T., Westoby M., 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193-199.
- Monnier Y., 1990. Paysage, dynamique des formations végétales et stratégies des sociétés en Afrique de l'Ouest. La poussière et la cendre. ACCT/CF. 264 p.
- Montana C., 1992. The colonization of bare areas in two-phase mosaics of an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 80: 315-327.
- Montana C., Lopez-Portillo J., Mauchamp A., 1990. The response of two woody species to the conditions created by a shifting ecotone in an arid ecosystem. *Journal of Ecology* 78: 789-798.
- Moreno J. M., Oechel W. C., 1991. Fire intensity and herbivory effects on postfire resprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. *Oecologia* 85: 429-433.
- Muoghalu J. I., 2007. Tree species population dynamics in a secondary forest at Ile-Ife, Nigeria after a ground fire. *African Journal of Ecology* 45: 62-71.
- Murray J. M., 1938. An investigation of the interrelationships of the vegetation, soils and termites. *South Africa Journal of science* 35: 288-297.
- Nicotra A. B., Chazdon L. R., Iriarte B. S. V., 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nikolov H., 1996. Dictionary of plant names in Latin, German, English and French. der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Berlin. 926 p.
- Nouvellet Y., Sawadogo L., 1995. Recherches sur l'aménagement des formations naturelles dans la région de centre-ouest du Burkina Faso. Ouédraogo, M. Pallo F. & Gomgnimbou M. (Eds.), IRBET, SUAS, CIRAD-Forêt, Ouagadougou. 88 p.
- Olf H., Ritchie M. E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Otterstrom S. M., Schwartz M. W., 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38: 592-598.

- Ouédraogo P., 1990. *Rôle des termitières dans la dynamique d'un faciès de brousse tigrée soudano-sahélienne: Cas de la région de Bidi au nord Yatenga (Burkina Faso)*. Mémoire de D.E.A. Université Pierre et Marie Curie, Paris. 49 p.
- Ouédraogo P., 1997. *Rôle des termites dans la structure et la dynamique d'une brousse tigrée soudano sahélienne*. Thèse de Ph D. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI. 282 p.
- Ouédraogo P, Lepage M., 1997. *Macrotermes subhyalinus* Rambur dans une brousse tigrée (Yatenga, Burkina Faso). In: d'Herbes J. M., Ambouta J. M. K. & Peltier R. (Eds.), *Fonctionnement et gestion des écosystèmes forestiers contractés sahéliens*. John Libbey Eurotext Paris, Niamey, Niger. pp. 81–94.
- Pallant J., 2001. *SPSS Survival manual: A step by step guide to data analysis using SPSS for Windows up to Version 11*. Open University Press, Maidenhead, Philadelphia. 286 p.
- Pallo F., 2000. *Rapport d'activités de recherche: campagne 1999*. DPF/INERA/CNRST, Ouagadougou. 38 p.
- Parrota J. A., Turnbull J. W., Norman J., 1997. Catalyzing native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 1-7.
- Pearce M. J., 1997. *Termites: biology and pest management*. CAB International, Wallingford. 172p.
- Pendleton R. L., 1941. Some results of termite activity in Thailand soils. *Thailand Science Bulletin* 3: 29-53.
- Peterson C. J., Campbell J. E., 1993. Microsite differences and temporal change in plant communities of treefall pits and mounds in an old-growth forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120: 451-460.
- Pidwirny M., 2006. "Concept of ecological niche". *Fundamentals of physical geography*. 2<sup>nd</sup> Ed. <http://www.physicalgeography.net/fundamentals/9g.html>.
- Pielou E. C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13:131-144.
- Pomeroy D. E., 1977. The Distribution and abundance of large termite mounds in Uganda. *The Journal of Applied Ecology* 14 465-475.
- Pomeroy D. E., 1983. Some effects of mound-building termites on the soils of a semi-arid area of Kenya. *Journal of Soil Science* 34: 555-570.
- Poupon H., 1980. *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal*. Travaux et documents de l'O.R.S.T.O.M. n°115. Paris-Sud, Centre d'Orsay, France. 359 p.
- Rambo J. L., Faeth S. H., 1999. Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conservation Biology* 13: 1047-1054.

- Razanamandranto S., Tigabu M., Neya S., Odén P. C., 2004. Effects of gut treatment on recovery and germinability of bovine and ovine ingested seeds of four woody species from the Sudanian savanna in West Africa. *Flora* 199: 389-397.
- Ripley B. D., 1981. *Spatial Statistics* John Wiley & Sons, New York.
- Robert D., 2006. Formulaire mathématiques "Géométrie" Date d'accès, 22/04/2006. URL: [http://perso.orange.fr/daniel.robert9/Formulaires\\_mathematiques.html](http://perso.orange.fr/daniel.robert9/Formulaires_mathematiques.html).
- Rogers L. K. R., French J. R. J., Elgar M. A., 1999. Suppression of plant growth on the mounds of termite *Coptotermes lacteus* Froggatt (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 46: 366-371.
- Roose E. J., 1978. *Pédogénèse actuelle d'un sol ferrugineux issu de granite sous une savane arborée du plateau mossi (Haute Volta) : Gonsé*. ORSTOM, Paris. 121 p.
- Salick J., Herrera R., Jordan C. F., 1983. Termitaria: nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. *Biotropica* 15: 1-7.
- Savadogo P., Zida D., Sawadogo L., Tiveau D., Tigabu M., Odén P. C., 2007a. Fuel and fire characteristics in a savanna-woodland of West Africa in relation to grazing and dominant grass type. *International Journal of Wildland Fire* 16: 531-539.
- Savadogo P., Sawadogo L., Tiveau D., 2007b. Effects of grazing intensity and prescribed fire on soil physical and hydrological properties and pasture yield in the savanna woodlands of Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 118: 80-92.
- Sawadogo L., 1996. *Evaluation des potentialités pastorales d'une forêt classée soudanienne du Burkina Faso: Cas de la forêt classée de Tiogo*. Thèse de Doctorat 3<sup>e</sup> cycle. Université de Ouagadougou, Burkina Faso. 127 p.
- Sawadogo L., Nygård R., Pallo F., 2002. Effects of livestock and prescribed fire on coppice growth after selective cutting of Sudanian savannah in Burkina Faso. *Annales des Sciences Forestières* 59: 185-195.
- Sawadogo L., Tiveau D., Nygård R., 2005. Influence of selective tree cutting, livestock and prescribed fire on herbaceous biomass in the savannah woodlands of Burkina Faso, West Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 335-345.
- Schelin M., 2002. *Reproductive strategy of two valuable woody species, Balanites aegyptiaca and Acacia macrostachya, from the savanna woodlands in Burkina Faso, West Africa*. MSc Thesis. SLU, Umeå, Sweden. 52 p.
- Schlesinger W. H., Raikes J. A., Hartley A. E., Cross A. F., 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-374.
- Setterfield S. A., 2002. Seedling establishment in an Australian tropical savanna: effects of seed supply, soil disturbance and fire. *Journal of Applied Ecology* 39: 949-959.

- Sheil D., 1999. Tropical forest diversity, environmental change and species augmentation: after intermediate disturbance hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 10: 851-860.
- Sherman P. M., 2002. Effects of land crabs on seedling densities and distributions in a mainland Neotropical rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 18: 67-89.
- Silvertown J., Bullock J. M., 2003. Do seedlings in gaps interact? A field test of assumptions in ESS seed size models. *Oikos* 101: 499-504.
- Simioni G., Gignoux J., Le Roux X., 2003. Tree layer spatial structure can affect savanna production and water budget: Results of a 3-D model. *Ecology* 84: 1879-1894.
- Spain A. V., McIvor J. G., 1988. The nature of herbaceous vegetation associated with termitaria in North-eastern Australia. *The Journal of Ecology* 76: 181-191.
- Stave J., Oba G., Nordal I., Stenseth N. C., 2006. Seedling establishment of *Acacia tortilis* and *Hyphaene compressa* in the Turkwel riverine forest, Kenya. *African Journal of Ecology* 44: 178-185.
- Swaine M. D., Hawthorne W. D., Orgle T. K., 1992. The effects of fire exclusion on savanna vegetation at Kpong, Ghana. *Biotropica* 24: 166-172.
- Takenaka A., 2006. Dynamics of seedling populations and tree species coexistence in a forest: a simulation study. *Ecological Research* 21: 356-363.
- Tano Y., 1993. *Les termitières épigées d'un bassin versant en savane soudanienne: Répartition et dynamique des nids, rôle sur les sols et la végétation*. Thèse de Ph D. Université Nationale d'Abidjan, Côte d'Ivoire. 239 p.
- Tano Y., Lepage M., 1993. Les termites: Dynamique des nids épigés et interactions avec les composantes du milieu In: Etudes et Thèses (Ed.), Structure et fonctionnement d'un petit bassin versant de savane humide. ORSTOM. pp. 105-116.
- Teketay D., 1997. Seedling populations and regeneration of woody species in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 98: 149-165.
- Tesfaye G., Teketay D., Fetene M., 2002. Regeneration of fourteen tree species in Hareenna forest, southeastern Ethiopia. *Flora* 197: 461-474.
- Tetsushi I., Pisoot V., Abe T., 1997. Mound structure of the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* in Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 13: 115-125.
- Thompson D. B., Walker L. R., Landau F. H., Stark L. R., 2005. The influence of elevation, shrub species, and biological soil crust on fertile islands in the Mojave Desert, USA. *Journal of Arid Environments* 61: 609-629.
- Tilman D., 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist* 125: 827-852.

- Timberlake J. R., Childes S. L., 2004. Soil fauna of the four corners area. Biodiversity of the Four Corners Area: Technical Reviews. Harare, Biodiversity Foundation for Africa. *Bulawayo/Zambezi Society* 2: 411-420.
- Toniato Z. T. M., Oliveira-Filho A. T., 2004. Variations in tree community composition and structure in a fragment of tropical semideciduous forest in southeastern Brazil related to different human disturbance histories. *Forest Ecology and Management* 198: 319-339.
- Tracy K., N., Golden D. M., Cristw T. O., 1998. The spatial distribution of termite activity in grazed and ungrazed Chihuahuan desert grassland. *Journal of Arid Environments* 40: 77-89.
- Traoré S., Lepage M., 2008. Effects of controlled livestock grazing and annual prescribed fire on epigeal termite mounds in a savannah woodland in Burkina Faso. *Insectes Sociaux* 55: 183-189.
- Traoré S., Tigabu M., Ouédraogo, S. J. Boussim, J. I., Guinko S., Lepage M., 2008a. *Macrotermes* mounds as sites for tree regeneration in a Sudanian woodland (Burkina Faso). *Plant Ecology*, 198: 285–295.
- Traoré S., Nygård R., Guinko S., Lepage M., 2008b. Impact of *Macrotermes* termitaria as a source of heterogeneity on tree diversity and structure in a Sudanian savannah under controlled grazing and annual prescribed fire (Burkina Faso). *Forest Ecology and Management* 255: 2337-2346.
- Trapnell C. G., Friend M. T., Chamberlain G. T., Birch H. F., 1976. The effects of fire and termites on a Zambian woodland soil. *Journal of Ecology* 64: 577-588.
- Underwood A. J. 2002. Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance. University Press, Cambridge, UK. 504 p.
- Vesk, P.A., Westoby M., 2001. Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology* 38, 897-909.
- Walker B. H., 1980. A review of browse and its role in livestock production in Southern Africa. In: Le Houérou H. N. (Ed.), The international Symposium on Browse in Africa, 8-12 April. Addis Ababa, Ethiopia, pp. 7-23.
- White F., 1983. The vegetation of Africa, a descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO. *Natural Resources Research* 20: 1-356.
- White P. S., Pickett S. T. A., 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In White P. S. & S. T. A. Pickett (Eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics Academic Press, London. pp. 3-13.

- Wiens J. A., 1985. Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semi arid ecosystems. In: Pickett S. T. A. & White P. S. (Eds.), *The ecology of natural distance and patch dynamics*. Academic Press, London. pp. 153-168.
- Wild H., 1952. The vegetation of Southern Rhodesian Termitaria. *Rhodesia Agricultural Journal* 49: 280-292.
- Wood T.G., 1996. The agricultural importance of termites in the tropics. *Agricultural Zoology Reviews*. 7, 117-155.
- Yelkouni M., 2002. Evaluation of natural resources: the case of Tiogo forest in Burkina Faso. CSAE 5<sup>th</sup> Annual Conference: "Understanding poverty and growth in Sub-Saharan Africa", St Catherine's College, Oxford, UK. Proceedings. 24 p.
- Zar J. H., 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall International, Inc, New Jersey. 663 p.
- Zida D., Sawadogo L., Tigabu M., Tiveau D., Oden P. C., 2007. Dynamics of sapling population in savanna woodlands of Burkina Faso subjected to grazing, early fire and selective tree cutting for a decade. *Forest Ecology and Management* 243: 102-115.
- Zida D., Tigabu M., Sawadogo L., Odén P. C., 2008. Initial seedling morphological characteristics and field performance of two Sudanian savanna species in relation to nursery production period and watering regimes. *Forest Ecology and Management* 255: 2151-2162.

**ANNEXES**



**I. LISTES DES PUBLICATIONS TIREES DE LA THESE**

**Saran Traoré**, Michel Lepage, 2008. Diversity, distribution and abundance of epigeal termite mounds in response to controlled grazing and annual prescribed fire in a savannah woodland in Burkina Faso. *Insectes Sociaux*, 55 (2): 183-189. DOI: 10.1007/s00040-008-0998-1.

**Saran Traoré**, Robert Nygård, Sita Guinko, Michel Lepage, 2008. Impact of *Macrotermes* termitaria as a source of heterogeneity on tree diversity and structure in a Sudanian savannah under controlled grazing and annual prescribed fire (Burkina Faso). *Forest Ecology and Management*, 255 (7): 2337-2346. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.12.045.

**Saran Traoré**, Mulualem Tigabu, Sibiri J. Ouédraogo, Joseph I. Boussim, Sita Guinko, Michel Lepage, 2008. *Macrotermes* mounds as site for tree regeneration in a Sudanian woodland (Burkina Faso). *Plant Ecology*, 198: 285–295. DOI: 10.1007/s11258-008-9404-3.

## **II. TABLEAUX DES ESPECES VEGETALES ET DE TERMITES**

**Tableau I :** Liste complète des espèces ligneuses rencontrées sur les sous-parcelles d'étude de la forêt classée de Tiogo

Espèce	Totale occurrence		Fréquence d'occurrence %		Totale	
	Non Pâturées	Pâturées	Non Pâturées	Pâturées	Occurrence	Fréquence%
<i>Acacia dudgeoni</i>	11	6	13,92	6,74	17	10,12
<i>Acacia erythrocalyx</i>	45	47	56,96	52,81	92	54,76
<i>Acacia macrostachya</i>	39	62	49,37	69,66	101	60,12
<i>Acacia polyacantha</i>	5	0	6,33	0,00	5	2,98
<i>Acacia seyal</i>	18	10	22,78	11,24	28	16,67
<i>Adansonia digitata</i>	3	3	3,80	3,37	6	3,57
<i>Azelia africana</i>	0	1	0,00	1,12	1	0,60
<i>Albizia chevaleri</i>	27	16	34,18	17,98	43	25,60
<i>Allophyllus africanus</i>	23	24	29,11	26,97	47	27,98
<i>Annona senegalensis</i>	6	7	7,59	7,87	13	7,74
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	55	60	69,62	67,42	115	68,45
<i>Azadirachta indica</i>	1	4	1,27	4,49	5	2,98
<i>Baissea multiflora</i>	2	1	2,53	1,12	3	1,79
<i>Balanites aegyptiaca</i>	33	32	41,77	35,96	65	38,69
<i>Bombax costatum</i>	12	13	15,19	14,61	25	14,88
<i>Boscia senegalensis</i>	37	21	46,84	23,60	58	34,52
<i>Boswellia dalzielii</i>	0	1	0,00	1,12	1	0,60
<i>Bridelia ferruginea</i>	7	9	8,86	10,11	16	9,52
<i>Cadaba farinosa</i>	32	27	40,51	30,34	59	35,12
<i>Capparis sepiaria</i>	65	58	82,28	65,17	123	73,21
<i>Cassia sieberiana</i>	14	32	17,72	35,96	46	27,38
<i>Combretum adenogonium</i>	22	20	27,85	22,47	42	25,00
<i>Combretum glutinosum</i>	27	22	34,18	24,72	49	29,17
<i>Combretum micranthum</i>	63	54	79,75	60,67	117	69,64

**Tableau I (suite) :** Liste complète des espèces ligneuses rencontrées sur les sous-parcelles d'étude de la forêt classée de Tiogo

Espèce	Totale occurrence		Fréquence d'occurrence %		Totale	
	Non Pâturées	Pâturées	Non Pâturées	Pâturées	Occurrence	Fréquence%
<i>Combretum nigricans</i>	46	58	58,23	65,17	104	61,90
<i>Crossopterix febrifuga</i>	1	8	1,27	8,99	9	5,36
<i>Detarium microcarpum</i>	9	19	11,39	21,35	28	16,67
<i>Dicrostachys cinerea</i>	44	34	55,70	38,20	78	46,43
<i>Diospyros mespiliformis</i>	27	24	34,18	26,97	51	30,36
<i>Entada africana</i>	21	35	26,58	39,33	56	33,33
<i>Feretia apodanthera</i>	68	67	86,08	75,28	135	80,36
<i>Ficus thonningii</i>	1	0	1,27	0,00	1	0,60
<i>Flueggea virosa</i>	22	38	27,85	42,70	60	35,71
<i>Gardenia sokotensis</i>	10	13	12,66	14,61	23	13,69
<i>Gardenia ternifolia</i>	13	14	16,46	15,73	27	16,07
<i>Grewia bicolor</i>	66	48	83,54	53,93	114	67,86
<i>Grewia flavescens</i>	49	39	62,03	43,82	88	52,38
<i>Grewia lasiodiscus</i>	0	2	0,00	2,25	2	1,19
<i>Grewia venusta</i>	42	52	53,16	58,43	94	55,95
<i>Guiera senegalensis</i>	10	12	12,66	13,48	22	13,10
<i>Khaya senegalensis</i>	0	2	0,00	2,25	2	1,19
<i>Lannea acida</i>	42	53	53,16	59,55	95	56,55
<i>Lannea microcarpa</i>	6	19	7,59	21,35	25	14,88
<i>Lannea velutina</i>	9	10	11,39	11,24	19	11,31
<i>Loeseneriella africana</i>	17	7	21,52	7,87	24	14,29
<i>Lonchocarpus laxiflora</i>	1	3	1,27	3,37	4	2,38
<i>Maerua angolensis</i>	16	27	20,25	30,34	43	25,60
<i>Maytenus senegalensis</i>	0	1	0,00	1,12	1	0,60

**Tableau I (suite) :** Liste complète des espèces ligneuses rencontrées sur les sous-parcelles d'étude de la forêt classée de Tiogo

Espèce	Totale occurrence		Fréquence d'occurrence %		Totale	
	Non Pâturées	Pâturées	Non Pâturées	Pâturées	Occurrence	Fréquence%
<i>Mitragyna inermis</i>	8	1	10,13	1,12	9	5,36
<i>Opilia celtidifolia</i>	9	15	11,39	16,85	24	14,29
<i>Ozoroa insignis</i>	2	0	2,53	0,00	2	1,19
<i>Parkia biglobosa</i>	3	2	3,80	2,25	5	2,98
<i>Piliostigma reticulatum</i>	2	3	2,53	3,37	5	2,98
<i>Piliostigma thonningii</i>	5	17	6,33	19,10	22	13,10
<i>Prosopis africana</i>	2	9	2,53	10,11	11	6,55
<i>Pteleopsis suberosa</i>	2	1	2,53	1,12	3	1,79
<i>Pterocarpus erinaceus</i>	39	61	49,37	68,54	100	59,52
<i>Saba senegalensis</i>	12	12	15,19	13,48	24	14,29
<i>Sclerocarya birrea</i>	47	42	59,49	47,19	89	52,98
<i>Securidaga longepedunculata</i>	0	1	0,00	1,12	1	0,60
<i>Senna singueana</i>	1	6	1,27	6,74	7	4,17
<i>Sterculia setigera</i>	13	19	16,46	21,35	32	19,05
<i>Stereospermum kunthianum</i>	33	41	41,77	46,07	74	44,05
<i>Tamarindus indica</i>	51	58	64,56	65,17	109	64,88
<i>Terminalia avicennioides</i>	5	13	6,33	14,61	18	10,71
<i>Terminalia laxiflora</i>	3	5	3,80	5,62	8	4,76
<i>Terminalia macroptera</i>	4	7	5,06	7,87	11	6,55
<i>Vitellaria paradoxa</i>	35	51	44,30	57,30	86	51,19
<i>Xeroderris stuhlmannii</i>	4	3	5,06	3,37	7	4,17
<i>Ximenia americana</i>	40	46	50,63	51,69	86	51,19
<i>Ziziphus mauritiana</i>	1	0	1,27	0,00	1	0,60
<i>Ziziphus mucronata</i>	1	1	1,27	1,12	2	1,19

**Tableau II :** Densité des espèces ligneuses adultes (hauteur  $\geq 1,50$  m) présentes sur les termitières et les milieux adjacents dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Espèce	Nombre de pieds (N)			Densité (N/100m <sup>2</sup> )		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Combretum micranthum</i>	882	12	363	43,07	0,21	1,13
<i>Feretia apodanthera</i>	554	24	94	27,05	0,42	0,29
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	395	91	364	19,29	1,59	1,13
<i>Grewia bicolor</i>	197	4	55	9,62	0,07	0,17
<i>Grewia flavescens</i>	197	4	16	9,62	0,07	0,05
<i>Acacia erythrocalyx</i>	157	9	26	7,67	0,16	0,08
<i>Capparis sepiaria</i>	126	0	4	6,15	0,00	0,01
<i>Combretum nigricans</i>	106	29	210	5,18	0,51	0,65
<i>Balanites aegyptiaca</i>	93	4	46	4,54	0,07	0,14
<i>Tamarindus indica</i>	85	0	34	4,15	0,00	0,11
<i>Diospyros mespiliformis</i>	57	0	18	2,78	0,00	0,06
<i>Ximenia americana</i>	57	52	152	2,78	0,91	0,47
<i>Vitellaria paradoxa</i>	53	35	126	2,59	0,61	0,39
<i>Grewia venusta</i>	52	9	32	2,54	0,16	0,10
<i>Allophylus africanus</i>	47	0	1	2,30	0,00	0,00
<i>Acacia macrostachya</i>	46	63	264	2,25	1,10	0,82
<i>Lannea acida</i>	45	32	114	2,20	0,56	0,35
<i>Dicrostachys cinerea</i>	44	9	12	2,15	0,16	0,04
<i>Flueggea virosa</i>	43	8	0	2,10	0,14	0,00
<i>Sclerocarya birrea</i>	41	7	18	2,00	0,12	0,06
<i>Stereospermum kunthianum</i>	27	6	21	1,32	0,10	0,07
<i>Acacia dudgeoni</i>	24	16	21	1,17	0,28	0,07
<i>Maerua angolensis</i>	21	0	2	1,03	0,00	0,01
<i>Opilia celtidifolia</i>	19	0	18	0,93	0,00	0,06
<i>Cassia sieberiana</i>	17	5	28	0,83	0,09	0,09
<i>Pterocarpus erinaceus</i>	16	4	17	0,78	0,07	0,05
<i>Entada africana</i>	15	29	370	0,73	0,51	1,15
<i>Sterculia setigera</i>	15	2	6	0,73	0,03	0,02
<i>Boscia senegalensis</i>	14	0	0	0,68	0,00	0,00
<i>Cadaba farinosa</i>	13	0	8	0,63	0,00	0,02
<i>Albizia chevaleri</i>	13	1	7	0,63	0,02	0,02
<b>Total</b>	<b>3471</b>	<b>455</b>	<b>2447</b>	<b>169,49</b>	<b>7,96</b>	<b>7,61</b>

**Tableau II (suite) :** Densité des espèces ligneuses adultes (hauteur  $\geq 1, 50$  m) présentes sur les termitières et les milieux adjacents dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Espèce	Nombre de pieds (N)			Densité (N/100m <sup>2</sup> )		
	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2	Termitières	Adjacent 1	Adjacent 2
<i>Combretum glutinosum</i>	11	13	68	0,54	0,23	0,21
<i>Detarium microcarpum</i>	10	15	162	0,49	0,26	0,50
<i>Gardenia sokotensis</i>	10	0	0	0,49	0,00	0,00
<i>Grewia lasiodiscus</i>	8	0	0	0,39	0,00	0,00
<i>Lansea velutina</i>	7	7	40	0,34	0,12	0,12
<i>Bridelia ferruginea</i>	7	1	4	0,34	0,02	0,01
<i>Piliostigma thonningii</i>	6	7	196	0,29	0,12	0,61
<i>Saba senegalensis</i>	5	0	1	0,24	0,00	0,00
<i>Bombax costatum</i>	5	2	4	0,24	0,03	0,01
<i>Guiera senegalensis</i>	4	3	13	0,20	0,05	0,04
<i>Parkia biglobosa</i>	4	0	3	0,20	0,00	0,01
<i>Mitragyna inermis</i>	4	1	19	0,20	0,02	0,06
<i>Senna singueana</i>	3	1	2	0,15	0,02	0,01
<i>Combretum adenogonium</i>	3	7	66	0,15	0,12	0,20
<i>Lansea microcarpa</i>	2	1	9	0,10	0,02	0,03
<i>Baissea multiflora</i>	2	0	0	0,10	0,00	0,00
<i>Terminalia laxiflora</i>	2	11	7	0,10	0,19	0,02
<i>Terminalia macroptera</i>	2	5	71	0,10	0,09	0,22
<i>Gardenia ternifolia</i>	2	6	19	0,10	0,10	0,06
<i>Piliostigma reticulatum</i>	1	0	15	0,05	0,00	0,05
<i>Acacia seyal</i>	1	1	7	0,05	0,02	0,02
<i>Prosopis africana</i>	1	3	36	0,05	0,05	0,11
<i>Crossopterix febrifuga</i>	1	3	71	0,05	0,05	0,22
<i>Annona senegalensis</i>	0	3	32	0,00	0,05	0,10
<i>Pteleopsis suberosa</i>	0	0	4	0,00	0,00	0,01
<i>Terminalia avicennioides</i>	0	12	195	0,00	0,21	0,60
<i>Lonchocarpus laxiflora</i>	0	1	1	0,00	0,02	0,00
<i>Xeroderris stuhlmannii</i>	0	1	5	0,00	0,02	0,02
<i>Pseudocedrela kotschyii</i>	0	0	1	0,00	0,00	0,00
<i>Ziziphus mauritiana</i>	0	0	2	0,00	0,00	0,01
<b>Total</b>	<b>101</b>	<b>104</b>	<b>1053</b>	<b>4,96</b>	<b>1,81</b>	<b>3,25</b>



**Tableau III :** Tableau comparatif de la densité (N/100m<sup>2</sup>) des plantules sur les termitières et leur périphérie en 2003 et 2005 dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt classée de Tiogo

Espèce	Famille	Termitières		Adjacent 1	
		2003	2005	2003	2005
<i>Albizia chevaleri</i>	Mimosaceae	1,03	0,66	0,09	0,28
<i>Acacia dudgeoni</i>	Mimosaceae	3,76	2,08	0,07	6,91
<i>Adansonia digitata</i>	Bombacaceae	0,05	0,05	-	0,02
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	Combretaceae	9,52	61,73	1,80	52,28
<i>Allophyllus africanus</i>	Sapindaceae	4,83	7,37	0,10	0,49
<i>Acacia macrostachya</i>	Mimosaceae	10,69	12,86	3,69	22,97
<i>Acacia erythrocalyx</i>	Mimosaceae	37,02	127,81	0,17	11,82
<i>Acacia seyal</i>	Mimosaceae	0,05	-	0,03	0,08
<i>Annona senegalensis</i>	Annonaceae	0,73	0,33	0,79	1,78
<i>Azadirachta indica</i>	Meliaceae	0,10	0,24	-	-
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Balanitaceae	1,51	3,21	0,07	0,43
<i>Baissea multiflora</i>	Apocynaceae	0,34	0,09	0,02	-
<i>Bombax costatum</i>	Bombacaceae	0,29	0,33	-	0,26
<i>Boscia senegalensis</i>	Capparaceae	3,32	2,13	0,07	-
<i>Bridelia ferruginea</i>	Euphorbiaceae	0,20	0,24	0,02	0,23
<i>Cadaba farinosa</i>	Capparaceae	2,30	1,84	0,03	-
<i>Capparis sepiaria</i>	Capparaceae	18,22	30,01	0,24	1,47
<i>Combretum adenogonium</i>	Combretaceae	1,07	0,38	0,44	1,70
<i>Combretum glutinosum</i>	Combretaceae	1,42	1,51	0,49	6,80
<i>Combretum micranthum</i>	Combretaceae	30,86	28,12	0,89	8,59
<i>Combretum nigricans</i>	Combretaceae	15,24	28,64	1,70	26,55
<i>Crossopterix febrifuga</i>	Rubiaceae	0,15	0,19	0,23	1,11
<i>Cassia sieberiana</i>	Caesalpiniaceae	1,81	0,85	0,17	0,72
<i>Senna singueana</i>	Caesalpiniaceae	0,20	0,24	-	0,08
<i>Dicrostachys cinerea</i>	Mimosaceae	14,26	5,15	0,16	5,93
<i>Diospyros mespiliformis</i>	Ebenaceae	2,78	4,30	-	0,42
<i>Detarium microcarpum</i>	Caesalpiniaceae	1,81	0,71	0,33	6,80
<i>Entada africana</i>	Mimosaceae	1,37	1,37	0,73	3,23
<i>Feretia apodanthera</i>	Rubiaceae	85,31	149,41	1,01	17,53
<i>Gardenia sokotensis</i>	Rubiaceae	1,22	0,71	0,02	0,13
<i>Gardenia ternifolia</i>	Rubiaceae	1,61	1,23	0,47	4,36
<i>Grewia bicolor</i>	Tiliaceae	9,23	13,33	0,16	0,98
<i>Grewia flavescens</i>	Tiliaceae	20,85	5,91	0,17	0,21
<i>Grewia lasiodiscus</i>	Tiliaceae	-	-	-	0,02
<i>Grewia venusta</i>	Tiliaceae	4,20	15,13	0,35	3,42
<b>Total</b>		<b>287,34</b>	<b>508,17</b>	<b>14,53</b>	<b>187,60</b>

**Tableau III (suite) :** Tableau comparatif de la densité (N/100m<sup>2</sup>) des espèces plantules sur les termitières et leur périphérie en 2003 et 2005 dans les sous-parcelles d'étude dans la forêt de Tiogo

Espèce	Famille	Termitières		Adjacent 1	
		2003	2005	2003	2005
<i>Guiera senegalensis</i>	Combretaceae	0,24	0,19	0,17	1,59
<i>Hymenocardia acida</i>	Hymenocardiaceae	-	0,05	-	-
<i>Holarrhena floribunda</i>	Apocynaceae	-	-	-	0,02
<i>Lannea acida</i>	Anacardiaceae	31,30	10,49	0,44	4,04
<i>Lannea microcarpa</i>	Anacardiaceae	5,47	0,09	-	0,17
<i>Loeseneriella africana</i>	Hypnocrataceae	-	4,82	-	0,08
<i>Lonchocarpus laxiflora</i>	Fabaceae	0,29	0,19	0,02	0,23
<i>Lannea velutina</i>	Anacardiaceae	0,49	0,14	0,49	0,72
<i>Maerua angolensis</i>	Capparaceae	0,83	0,95	-	0,02
<i>Mitragyna inermis</i>	Rubiaceae	-	-	-	0,04
<i>Maytenus senegalensis</i>	Celastraceae	0,05	0,05	-	-
<i>Opilia celtidifolia</i>	Opiliaceae	1,90	4,07	0,21	0,08
<i>Xeroderris stuhlmannii</i>	Fabaceae	0,05	0,14	0,02	0,21
<i>Parkia biglobosa</i>	Mimosaceae	-	0,09	-	-
<i>Piliostigma reticulatum</i>	Caesalpiniaceae	0,20	0,14	0,02	1,32
<i>Piliostigma thonningii</i>	Caesalpiniaceae	0,15	0,28	0,31	2,04
<i>Prosopis africana</i>	Mimosaceae	0,05	-	0,03	0,13
<i>Pteleopsis suberosa</i>	Combretaceae	0,10	-	0,58	1,06
<i>Pterocarpus erinaceus</i>	Fabaceae	19,83	19,24	1,47	38,74
<i>Sclerocarya birrea</i>	Anacardiaceae	2,49	1,18	0,30	1,49
<i>Securidaga longepedunculata</i>	Polygalaceae	0,05	0,05	-	-
<i>Saba senegalensis</i>	Apocynaceae	0,29	0,47	-	-
<i>Sterculia setigera</i>	Sterculiaceae	0,49	0,24	0,09	0,11
<i>Stereospermum kunthianum</i>	Bignoniaceae	2,73	4,92	0,61	4,97
<i>Flueggea virosa</i>	Euphorbiacés	3,03	3,50	0,24	2,15
<i>Terminalia avicennioides</i>	Combretaceae	0,78	1,42	0,75	11,86
<i>Tamarindus indica</i>	Caesalpiniaceae	3,66	8,60	0,07	0,25
<i>Terminalia laxiflora</i>	Combretaceae	-	-	-	0,19
<i>Terminalia macroptera</i>	Combretaceae	1,95	1,09	0,87	4,44
<i>Vitellaria paradoxa</i>	Sapotaceae	75,89	58,90	7,10	49,35
<i>Ximenia americana</i>	Olacaceae	2,20	7,23	0,33	7,29
<i>Zizuphys mucronata</i>	Rhamnaceae	0,05	-	-	0,04
<b>Total</b>		<b>154,56</b>	<b>128,52</b>	<b>14,13</b>	<b>132,60</b>

**Tableau IV** : Liste complète des espèces ligneuses citées

<b>Nom scientifique</b>
<i>Acacia ataxacantha</i> DC
<i>Acacia dudgeoni</i> Craib ex Hall.
<i>Acacia erythrocalyx</i> Brenan
<i>Acacia macrostachya</i> Reichenb. ex DC
<i>Acacia polyacantha</i> Willd.
<i>Acacia seyal</i> Del.
<i>Adansonia digitata</i> L.
<i>Azelia africana</i> Persoon
<i>Albizia chevaleri</i> Harms
<i>Allophyllus africanus</i> P. Beauv.
<i>Annona senegalensis</i> Pers.
<i>Anogeissus leiocarpus</i> (DC.) Guill. & Perr.
<i>Azadirachta indica</i> A.Juss.
<i>Baissea multiflora</i> A. DC.
<i>Balanites aegyptiaca</i> (L.) Del.
<i>Berlinia grandiflora</i> Hutch. & Dalziel
<i>Bombax costatum</i> Pellegr. & Vuillet
<i>Boscia senegalensis</i> (Pers.) Lam. ex Poir.
<i>Boswellia dalziellii</i> Hutch.
<i>Bridelia ferruginea</i> Benth.
<i>Burkea africana</i> Hook
<i>Cadaba farinosa</i> Forssk.
<i>Capparis sepiaria</i> L.
<i>Cassia sieberiana</i> DC.
<i>Combretum adenogonium</i> Steud. ex A.Rich.
<i>Combretum glutinosum</i> Perr. ex DC.
<i>Combretum micranthum</i> G. Don
<i>Combretum nigricans</i> Lepr. ex Guill & Perr.
<i>Crossopterix febrifuga</i> (Afzel. ex G. Don) Benth.
<i>Detarium microcarpum</i> Guill. & Perr.
<i>Dicrostachys cinerea</i> (L.) Wight & Arn.
<i>Diospyros mespiliformis</i> Hochst. ex A. Rich.
<i>Entada africana</i> Guill. & Perr.
<i>Faidherbia albida</i> , (Delile) A.Chev.
<i>Feretia apodanthera</i> Del.
<i>Ficus thonningii</i> Blume
<i>Flueggea virosa</i> (Roxb. ex Willd.) Voigt
<i>Gardenia sokotensis</i> Hutch.
<i>Gardenia ternifolia</i> Schumach. & Thonn.

**Tableau IV (suite) : Liste complète des espèces ligneuses citées**

<b>Nom scientifique</b>
<i>Grewia bicolor</i> Juss.
<i>Grewia flavescens</i> Juss.
<i>Grewia lasiodiscus</i> K. Schum.
<i>Grewia venusta</i> Fresen.
<i>Guiera senegalensis</i> J.F. Gmel.
<i>Isobertinia doka</i> Craib & Stapf
<i>Khaya senegalensis</i> A.Juss.
<i>Lannea acida</i> A. Rich.
<i>Lannea microcarpa</i> Engl. & K. Krause
<i>Lannea velutina</i> A. Rich.
<i>Loeseneriella africana</i> (Willd.) R. Wilczek
<i>Lonchocarpus laxiflorus</i> Guill. & Perr.
<i>Maerua angolensis</i> DC.
<i>Maytenus senegalensis</i> (Lam.) Exell
<i>Mitragyna inermis</i> (Willd.) Kuntze
<i>Opilia celtidifolia</i> (Guill. & Perr.) Endl.ex Walp.
<i>Ozoroa insignis</i> Delile
<i>Parkia biglobosa</i> (Jacq) R. Br. ex G. Don
<i>Piliostigma reticulatum</i> (DC.) Hochst.
<i>Piliostigma thonningii</i> (Schumach.) Milne-Redh.
<i>Prosopis africana</i> (Guill. & Perr.) Taub.
<i>Pteleopsis suberosa</i> Engl. & Diels
<i>Pterocarpus erinaceus</i> Poir.
<i>Pterocarpus lucens</i> Lepr. ex Guill. & Perr.
<i>Pterocarpus santalinoides</i> DC.
<i>Saba senegalensis</i> (A. DC) Pichon
<i>Sclerocarya birrea</i> (A. Rich.) Hochst.
<i>Securidaga longepedunculata</i> Fres.
<i>Senna singueana</i> (Del.) Lock
<i>Sterculia setigera</i> Del.
<i>Stereospermum kunthianum</i> Cham.
<i>Tamarindus indica</i> L.
<i>Terminalia avicennioides</i> Guill. & Perr.
<i>Terminalia laxiflora</i> Engl.
<i>Terminalia macroptera</i> Guill. & Perr.
<i>Vitellaria paradoxa</i> var. <i>paradoxa</i> Gaertn.
<i>Xeroderris stuhlmannii</i> (Taub) Mendonça & E.P. Sousa
<i>Ximenia americana</i> L.
<i>Ziziphus mauritiana</i> Lam.
<i>Ziziphus mucronata</i> Willd.

**Tableau V : Liste complète des espèces herbacées citées**

---

<b>Nom scientifique</b>
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex. DC
<i>Andropogon gayanus</i> Kunth.
<i>Andropogon pseudapricus</i> Stapf.
<i>Borreria</i> sp.
<i>Brachiaria lata</i> (Schumach.) C.E. Hubb.
<i>Chamaerops humilis</i> L.
<i>Cissus</i> sp.
<i>Cochlospermum planchonii</i> Hook. F.,
<i>Dioscorea dumetorum</i> (Kunth) Pax
<i>Loudetia togoensis</i> (Pilg.) C. E. Hubb.
<i>Pistacia lentiscus</i> L.
<i>Sarcostemma viminale</i> (L.) R.Br.
<i>Setaria pallide-fusca</i> (Schumach.) C.E.Hubb.
<i>Wissadula amplissima</i> (L.) R. E. Fr.

---

**Tableau VI** : Liste complète des espèces/genres de termites cités

Nom scientifique
<i>Amitermes</i> spp.
<i>Anacanthotermes</i> spp.
<i>Coptotermes lacteus</i> Froggatt
<i>Cubitermes</i> spp.
<i>Drepanotermes</i> spp.
<i>Macrotermes bellicosus</i> Smeathman
<i>Macrotermes subhyalinus</i> Rambur
<i>Nasutitermes</i> spp.
<i>Reticulitermes</i> spp.
<i>Trinervitermes</i> spp.
<i>Tumulitermes</i> spp.

**Tableau VI : Liste complète des espèces/genres de termites cités**

<b>Nom scientifique</b>
<i>Amitermes</i> spp.
<i>Anacanthotermes</i> spp.
<i>Coptotermes lacteus</i> Froggatt
<i>Cubitermes</i> spp.
<i>Drepanotermes</i> spp.
<i>Macrotermes bellicosus</i> Smeathman
<i>Macrotermes subhyalinus</i> Rambur
<i>Nasutitermes</i> spp.
<i>Reticulitermes</i> spp.
<i>Trinervitermes</i> spp.
<i>Tumulitermes</i> spp.

## ABSTRACT

*Theme: Impacts of epigeal termite mounds on the regeneration and dynamic of savanna ecosystems: Case of Tiogo State forest, Burkina Faso.*

Epigeal termitaria are major source of spatial heterogeneity in Sudanian and Sahelian ecosystems of West Africa. The present study aimed at analyzing the impact of these epigeal termitaria on the dynamic and regeneration of ligneous species in the gazetted forest of Tiogo submitted to controlled livestock grazing and prescribed annual early fire in the Sudanian zone, Centre West of Burkina Faso. A comparative inventory was carried out during the rainy season 2002, 2003, 2004 and 2005 in a split-plot experiment with 16 subplots of 2500 m<sup>2</sup> of which 8 are subjected to a regime of controlled grazing and fire, and 8 exposed to grazing and early annual prescribed fire since 1992. The impact of termites in this savannah was assessed through epigeal termitaria diversity, abundance, the basal area and above-ground volume modified material, and also the fertility status of mound and adjacent soils.

All ligneous individuals were recorded both on *Macrotermes subhyalinus* termitaria and outside and their basal area at stump level was measured. The mechanisms of regeneration and plantlet mortality were also determined.

A mean density of 698 mounds ha<sup>-1</sup> was recorded with an abundance of small termitaria while *Macrotermes* termitaria dominated the community in terms of basal area and above-ground volume. *Macrotermes* termitaria were clayed-soils with a high rate of C, N, organic matter and exchangeable cations which are positively correlated to clay and silt.

A total of 72 observed ligneous species were recorded on mounds and adjacent area grouped into 26 families and 55 genera of which Mimosaceae, Combretaceae and Caesalpiniaceae were predominance. The specific and individual density and tree basal area were higher on termitaria than adjacent area. The plantlets resulted either or both from direct seed germination (abundant on mounds), sprouts (abundant on adjacent areas) and root suckers. Plantlet density was positively correlated to tree density while plantlet mortality was significantly related to the density of the live plantlets.

*Macrotermes* termitaria acted as a refuge for tree vegetation and also are favourable sites for tree species regeneration. The density and dynamic of *Macrotermes* termitaria should therefore be taken into account in the global strategy of the forest resources management and conservation.

**Keywords:** Biodiversity; Burkina Faso; Heterogeneity; Savannah-woodland; Termitaria; Tiogo.



## RÉSUMÉ

Les termitières épigées sont des sources majeures de l'hétérogénéité spatiale dans les écosystèmes soudano-sahéliens de l'Afrique de l'ouest. La présente étude avait pour objectif d'analyser l'impact de ces termitières épigées sur la dynamique et la régénération naturelle des espèces ligneuses dans la forêt classée de Tiogo soumise à un régime de feu précoce annuel et du pâturage contrôlé, en zone soudanienne au centre ouest du Burkina Faso. Un inventaire comparatif a été effectué pendant la saison pluvieuse en 2002, 2003, 2004 et 2005 sur un dispositif expérimental de type split-plot avec 16 sous-parcelles de 0,25 ha dont 8 sont soumises à un régime contrôlé de pâturage et de feu précoce annuel et 8 protégées du pâturage et du feu depuis 1992. L'impact des termites a été évalué à travers la diversité, l'abondance, la surface basale et le volume de matériaux remontés des termitières épigées et la fertilité du sol des termitières comparativement à celle du sol adjacent. Tous les individus ligneux ont été recensés par espèces sur les termitières de *Macrotermes subhyalinus* et hors termitières, leur densité et leur surface terrière à 20 cm au dessus du sol ont été évaluées. Le mécanisme de régénération des espèces ligneuses et la mortalité des plantules ont été déterminés.

Une densité moyenne de 698 termitières ha<sup>-1</sup> a été enregistrée avec une abondance des petites termitières tandis que les termitières de *Macrotermes* dominent en termes de surface basale et de volume. Les sols de termitières de *Macrotermes* montrent une texture argileuse et une concentration élevée en C, N, en matières organiques et en cations échangeables qui sont positivement corrélés à l'argile. Au total, 72 espèces ligneuses ont été identifiées sur les termitières et hors termitières et regroupées en 26 familles et 55 genres avec la prédominance des Mimosaceae, des Combretaceae et des Caesalpinaceae. La densité spécifique et la densité des individus et leur surface terrière sont plus élevées sur les termitières par rapport au milieu adjacent. Les plantules sont soit issues de semis directs, de rejets d'anciennes tiges soit des drageons de racines superficielles. La densité des plantules est corrélée à celle des individus adultes et la mortalité des plantules est significativement liée à la densité des plantules vivantes travers les microhabitats.

Les termitières de *Macrotermes* agissent comme des refuges pour la végétation ligneuse et aussi constituent des sites favorables à sa reconstitution. La densité et la dynamique des termitières de *Macrotermes* devraient être prises en compte dans la stratégie globale de gestion de biodiversité et de conservation des ressources forestières.

**Mots clés :** Biodiversité ; Burkina Faso ; Hétérogénéité ; Savane-boisée ; Termitières ; Tiogo.