

CAPACITÉS ENVAHISSANTES DE DEUX ESPÈCES EXOTIQUES,
CHROMOLAENA ODORATA (ASTERACEAE) ET
HYPTIS SUAVEOLENS (LAMIACEAE), EN RELATION AVEC
L'EXPLOITATION DES TERRES DE LA RÉGION DE BÉTÉCOUCOU (BÉNIN)

B. A. ABOH^{1,2,*}, M. HOUINATO², M. OUMOROU^{2,3} et B. SINSIN²

¹ Institut National des Recherches Agricoles du Bénin, 01 BP 884 Cotonou, Bénin ² Laboratoire d'Ecologie Appliquée, Faculté des sciences Agronomiques, Université d'Abomey-Calavi 01 BP 526 Cotonou, Bénin ³ Ecole Polytechnique d'Abomey-Calavi, Université d'Abomey-Calavi 01 BP 526 Cotonou, Bénin

(* Auteur pour toute correspondance; e-mail: abohandre@yahoo.fr)

Reçu le 7 décembre 2007; accepté le 11 mars 2008.

RÉSUMÉ. — Les effets du type d'exploitation agricole sur les capacités d'invasion des espèces exotiques sont rarement étudiés. La présente étude a pour objectif d'analyser les capacités d'invasion de deux espèces exotiques, *Chromolaena odorata* et *Hyptis suaveolens*, en relation avec l'exploitation des terres dans la zone de transition guinéo-congolaise/soudanaise du Bénin. Les résultats indiquent que la production annuelle des graines de *C. odorata* (45 151 graines/individu) est plus élevée que celle de *H. suaveolens* (1 782 graines/individu). En revanche, le taux de germination de *H. suaveolens* (70%) est plus élevé que celui de *C. odorata* (30%). La production de graines et la densité des individus de *C. odorata* sont plus élevées dans les jachères et les savanes arbustives-arborées pâturées que dans les savanes déboisées et champs de culture. Celles de *H. suaveolens* sont plus élevées dans les jachères et les savanes déboisées. Le feu de végétation a contribué au ralentissement du développement de leurs plants et à la réduction de leur production de graines et de leur taux de germination. L'étude révèle que le degré d'invasion est lié aux perturbations anthropiques des types de formations végétales. *Hyptis suaveolens* présente une capacité d'invasion plus élevée que *C. odorata*. Les deux plantes exotiques modifient la structure des formations végétales dans un sens défavorable à l'élevage en induisant l'installation des espèces non appréciées par le bétail.

MOTS CLÉS. — Bénin, feu de végétation, formations végétales, invasion biologique, perturbations anthropiques.

ABSTRACT. — Very few studies have been conducted on the effects of farming systems on the invasive capacity of exotic species. This study fills this gap by analysing the invasive capacity of two exotic species, *Chromolaena odorata* and *Hyptis suaveolens*, in farming systems in the Guineo-Congolian/Sudanian transition zone of Benin. The findings show that the annual seed yield of *C. odorata* (45151 seeds/plant) is significantly higher than that of *H. suaveolens* (1782 seeds/plant). On the other hand, seed germination rate of *H. suaveolens* (70%) was higher than that of *C. odorata* (30%). Seed production and population density of *C. odorata* were higher in fallows and tree-savannah than in deforested savannah and croplands. *H. suaveolens* seed production and population density were higher in fallows and degraded savannahs. Bush fire reduced plant growth, the amount of seeds annually produced, and the

seed germination rate. This study shows that the invasion intensity is related to the farming system. These two exotic species unfavourably altered the vegetation structure available to livestock by favouring the establishment non-forage species.

KEY WORDS. — Benin, biological invasion, bush fire, human disturbance, vegetation.

INTRODUCTION

La diversité biologique est confrontée aujourd'hui à de nombreuses menaces partout dans le monde. Une des causes majeures de l'érosion de la biodiversité indigène est la prolifération des espèces exotiques envahissantes (VITOUSEK 1988, WILCOVE *et al.* 1998). Leur impact planétaire a été reconnu par la Convention sur la Biodiversité, encourageant à surveiller et contenir l'expansion des espèces exotiques susceptibles de modifier les écosystèmes et réduire le nombre des espèces indigènes (IUCN 2000). En effet, les impacts des espèces exotiques envahissantes sont insidieux et généralement irréversibles. A l'échelle mondiale, elles tendent à homogénéiser la composition spécifique (IUCN 2000, VITOUSEK *et al.* 1996). Les changements climatiques, les perturbations naturelles et anthropiques sont les facteurs principaux qui facilitent l'établissement et la propagation des espèces exotiques envahissantes (HOBBS & HUENNEKE 1992, LOZON & MACISAAC 1997, D'ANTONIO *et al.* 1999). Toutefois, parmi les études s'intéressant au rôle des facteurs anthropiques, peu montrent de manière concrète l'effet du type d'exploitation agricole sur les capacités d'invasion des espèces exotiques.

Dans notre étude nous avons testé cet effet sur deux espèces exotiques envahissantes. Les pâturages de la région de Bétécoucou (Bénin) sont en effet depuis quelques années sujets à des invasions de plantes exotiques telles que *Chromolaena odorata* (L.) R. M. King et H. Robinson (Asteraceae) et *Hyptis suaveolens* Poit. (Lamiaceae). *C. odorata*, originaire des Antilles et d'Amérique équatoriale, a été introduite comme plante de couverture en Afrique entre 1920 et 1940 (LAVABRE 1988). Son apparition au Bénin se situe vers 1976 (YÉHOÛENOU 1992). Quant à

H. suaveolens, elle est originaire d'Amérique tropicale, et est aujourd'hui répandue en Afrique tropicale et en Asie (HUTCHINSON & DAZIEL 1963, RANDALL 1999). Elle a été signalée comme espèce envahissante dans le Pacifique (PIER 2004), en Afrique (CAB INTERNATIONAL 2004) et au Nepal (PALLEWATA *et al.* 2003). Actuellement, aucune donnée n'existe sur son invasion en terme de densité de population et de production de graines au Bénin.

Ces deux espèces exotiques ont été ciblées parce qu'elles ne sont pas consommées par les herbivores domestiques et leur établissement entraîne une réduction de l'herbage disponible pour les troupeaux (WITKOWSKI 2002, ABOH 2003). Les moyens de contrôle des deux espèces sont basés sur les méthodes physiques telles que le fauchage à la machette, l'essouchement au moyen d'une houe et les feux. Les contrôles chimiques contre *H. suaveolens* et *C. odorata* sont efficaces (SINSIN *et al.* 1996), mais cette forme de contrôle n'est pas encore répandue pour des raisons de coût et de risque d'engendrer la disparition d'autres espèces. L'objectif de notre étude est de mettre en évidence l'effet de différents types d'exploitations des terres sur les capacités d'invasion de ces deux espèces exotiques. Pour ce faire, nous allons répondre aux questions suivantes: (1) les cycles biologiques de *C. odorata* et de *H. suaveolens* varient-ils significativement en fonction des saisons et des feux de végétation provoqués? (2) Les densités des populations de *C. odorata* et de *H. suaveolens* évoluent-elles en fonction de l'écologie des espèces, des feux et/ou du type de végétation exploitée? (3) La richesse spécifique des parcours varie-t-elle en fonction du degré d'invasion? (4) L'expansion de *C. odorata* et de *H. suaveolens* est-elle liée au type de végétation exploitée?

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MILIEU D'ÉTUDE

L'étude a été conduite au Bénin dans la région de Bétécoucou, comprise entre 2°20' et 2°28' de longitude Est et 7°45' et 7°52' de latitude Nord (Fig. 1). Elle couvre une superficie de 11127 ha. La température moyenne annuelle est de 27,4°C. Elle chute à 20,5°C pendant l'harmattan, un vent relativement froid et sec qui souffle de novembre à mars de direction Nord-Est. L'avènement de ce vent en fin de saison sèche augmente sensiblement le déficit de saturation de l'hygrométrie et accélère l'assèchement des points d'eau. On distingue une longue saison de pluie de mars à octobre avec un minimum de pluie en août et une saison sèche de novembre à mars. La pluviosité moyenne est de 1121 mm/an.

Les principaux sols du site expérimental sont des luvisols ferriques du plateau, qui sont sablo-limoneux et, par endroits, fortement chargés de gravillons, de latérite ou de quartzite; ainsi que des vertisols eutriques et des gleysols eutriques, qui sont des sols hydromorphes localisés dans des dépressions (FAO, ISRIC & AISS 1999, IGUÉ 2000).

L'emprise humaine a fortement marqué les formations végétales et plusieurs faciès sont plutôt anthropogènes. A chaque saison sèche, l'utilisation des feux comme moyen d'aménagement de ces parcours naturels est courante. L'élevage constitue la principale composante des systèmes de production de la région qui reçoit des troupeaux transhumants.

CYCLE BIOLOGIQUE DE *C. ODORATA* ET DE *H. SUAVEOLENS*

Le cycle de reproduction de *C. odorata* et de *H. suaveolens* a été suivi du 1^{er} avril 2004 au 30 avril 2005 afin de comprendre leur biologie. Des observations *in situ* hebdomadaires ont été effectuées pour suivre la germination des graines. Pour la floraison, la présence des fleurs a été observée tous les 15 jours. Dix lots de chaque espèce contenant chacun 10 individus de *C. odorata* et 10 individus de *H. suaveolens* choisis au hasard ont été suivis. A partir de la floraison, la fructification a été observée une fois par semaine. En dehors des lots expérimentaux, des fruits ont été prélevés pour évaluer la part des graines mûres et non mûres et déterminer la date de maturité des graines. Les pratiques des éleveurs et agriculteurs ont été suivies sur le terrain tous les 7 jours, du 15 novembre 2004 au 30 avril 2005 lors de l'allumage des feux de végétation.

ANALYSES PÉDOLOGIQUES ET RELEVÉS FLORISTIQUES

Le site expérimental est caractérisé par une toposéquence formée de plateaux et de dépressions. Les échantillons de sol ont été prélevés dans 33 placettes (20 m × 20 m) au sein des formations végétales étudiées. Trois stades d'invasion ont été définis en fonction du degré d'invasion exprimé en pourcentage de recouvrement de sol de la plante envahissante au sein de la formation végétale. Le stade 1 correspond au stade de contamination ou non envahi; stade durant lequel la plante envahissante a un recouvrement variant de 0 à 10%. Le stade 2 correspond au stade d'établissement de la plante envahissante, c'est-à-dire le début de l'invasion; stade durant lequel la plante envahissante a un recouvrement variant de 10 à 40%. Le stade 3 est atteint lorsque la plante envahissante est devenue abondante et dominante en présentant un recouvrement supérieur à 40%. Des placettes par type de formation envahie ont été installées et se répartissent comme suit: 6 placettes non envahies par *C. odorata* ou *H. suaveolens* dans la dépression, 9 placettes non envahies (témoins) sur la terre ferme de plateau, 9 placettes envahies par *C. odorata* (dont 6 au stade 2 d'invasion) sur la terre ferme de plateau et 9 placettes envahies par *H. suaveolens* (dont 6 au stade 2 d'invasion) sur la terre ferme de plateau. Chaque échantillon de sol a été prélevé à une profondeur comprise entre 0 et 20 cm. Les prélèvements dans chaque placette ont été réalisés en neuf points différents sur les diagonales du carré. Ils ont été ensuite mélangés dans un sachet pédologique. Tous les échantillons ont été étalés et séchés à l'abri des poussières dans une salle à l'air ambiant pendant une semaine. Ces analyses ont concerné la granulométrie, le carbone, le pH, la teneur en azote, le phosphore, la détermination des bases échangeables (K, Mg, Ca) et la capacité d'échange cationique (CEC). Toutefois, l'azote se trouvant sous forme de nitrate ou de nitrite est perdu suite à leur transformation au cours de la digestion (DEWIS & FREITAS 1984). Les analyses de sols ont été réalisées suivant les méthodes standards (SINSIN 1993).

Des relevés floristiques de la strate herbacée (espèces non ligneuses et espèces ligneuses juvéniles < 50 cm de hauteur) ont été effectués dans chaque placette (évaluation sur l'échelle de BRAUN-BLANQUET 1932). La richesse spécifique est définie comme le nombre total d'espèces recensées au sein d'une formation végétale.



Fig. 1. Carte du Bénin montrant le site d'étude.

ÉVALUATION DE LA DENSITÉ DE *C. ODORATA* ET DE *H. SUAVEOLENS* DANS DIFFÉRENTS TYPES DE FORMATIONS VÉGÉTALES EXPLOITÉES PAR L'HOMME

L'expérimentation a été réalisée dans les différents types de formations végétales envahies par chacune des deux espèces exotiques. Pour chaque plante exotique, le dispositif expérimental est constitué de 24 placettes de 20 m × 20 m dont 12 sans protection, parcourues par les feux de végétation précoces (feux allumés à 50% de biomasse verte) et les 12 autres protégées contre les feux. Les placettes ont été installées dans 4 types de végétations exploitées envahies par *C. odorata* ou par *H. suaveolens*: 1) des savanes arbustives-arborées pâturées par les bovins, 2) des savanes déboisées (savanes dont les arbres et arbustes ont été abattus au bulldozer depuis 2001 à des fins agro-pastorales), 3) des champs de maïs en deuxième année de production après les jachères âgées de 5 ans, et 4) des jachères âgées de cinq ans. Douze placettes ont été installées dans chaque type de végétation. Ainsi, 48 placettes ont été installées dans les différents types de végétations. Les savanes arbustives-arborées envahies concernées sont des formations à *Andropogon tectorum* et à *Heteropogon contortus*.

La densité de *C. odorata*, de *H. suaveolens* et d'individus d'espèces indigènes a été déterminée par comptage de leur nombre d'individus à l'intérieur de 3 placettes de 1 m² disposées au hasard dans chacune des placettes (20 m × 20 m) au cours de deux années consécutives (2004 et 2005).

ÉVALUATION DE LA PRODUCTION ET DE LA CAPACITÉ DE GERMINATION DES GRAINES DE *C. ODORATA* ET *H. SUAVEOLENS* EN FONCTION DE LA GESTION PAR LE FEU DANS LES DIFFÉRENTES FORMATIONS VÉGÉTALES

Pour l'évaluation de la fécondité (production de graines) de ces espèces exotiques, un dispositif expérimental similaire à celui de l'évaluation de la densité a été utilisé. La totalité des fruits de *C. odorata* et de *H. suaveolens* a été récoltée à leur maturité sur les individus présents au niveau des placettes. Ces fruits ont été étalés et séchés au soleil pendant deux semaines, décortiqués et pesés. Le nombre total de graines a été compté. Le poids de 100 graines a été déterminé. La formule du nombre de graines/m² (Ng) est:

$$Ng = (Pp/Pc) \times (100 \times Np),$$

où Pp = poids moyen des graines par individu, Pc = Poids de 100 graines, Np = nombre moyen d'individus par m².

Des tests de germination ont été réalisés au laboratoire. Un lot de 200 graines de *C. odorata* et de 200

graines de *H. suaveolens* provenant des formations végétales protégées contre le feu et 200 graines de chacune des mêmes espèces provenant des formations végétales ayant subi le feu précoce ont été utilisées. Les graines ont été mises dans des boîtes de pétri (20 graines par boîte) contenant un papier filtre Whatman N° 1 humidifié. L'humidité a été maintenue constante. La luminosité du laboratoire a été maintenue de 8h à 19h par des ampoules néons durant la journée. La germination a été suivie pendant 30 jours. Le pourcentage de graines germées a été calculé.

ÉVALUATION DE LA DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE *C. ODORATA* ET DE *H. SUAVEOLENS* DANS LES DIFFÉRENTES FORMATIONS VÉGÉTALES

La propagation de *C. odorata* et de *H. suaveolens* a été évaluée dans les formations végétales au stade de contamination de la dynamique invasive. Le dispositif expérimental est constitué de 18 plantes mères de *C. odorata* et de 18 plantes mères de *H. suaveolens*, échantillonnées dans chacune des formations végétales à l'exception de la dernière formation (à *Brachiaria falcifera*) qui ne comptait que 3 et 0 individus de *H. suaveolens* et de *C. odorata* respectivement. Il s'agit des savanes arbustives-arborées à *Andropogon tectorum*, *Heteropogon contortus*, et *Hyparrhenia involu-crata* sur terre ferme de plateau et les formations à *Andropogon schirensis* et à *Brachiaria falcifera* sur sol hydromorphe. Chaque plante mère retenue était isolée des autres par une distance variant de 10 à 17 m. Chaque plante mère a été marquée avec un piquet métallique en première année de l'étude. Son point central a été repéré à l'aide du Global Positioning System (GPS). Chaque plante fille a été marquée avec un piquet métallique dont la tête a été badigeonnée en jaune. Ensuite, la méthode d'évaluation a porté sur 3 points (HABER 1997): 1) la distance d'expansion annuelle (en mètre/an), mesurée à l'aide d'un ruban métrique entre le pied de la plante mère et le pied de la plante fille la plus éloignée; 2) l'aire totale d'expansion annuelle (en m²/an) a été calculée par la formule suivante: aire = πr^2 , où r = rayon d'expansion linéaire totale (en mètres) mesuré à partir du centroïde original vers l'extérieur; 3) l'abondance des espèces envahissantes, estimée par comptage du nombre de plantes filles dans les environs immédiats de la plante mère.

ANALYSES STATISTIQUES

La densité moyenne et la production de graines moyenne sur les trois placettes de 1 m² ont d'abord été calculées pour chaque placette de 20 m × 20 m. Une

Concernant les données pédologiques, les valeurs moyennes et leur écart-type ont été calculés. L'analyse de variance a été aussi utilisée pour comparer les

RÉSULTATS

CYCLE DE RÉPRODUCTION DE *C. ODORATA* ET
DE *H. SUAVEOLENS*

La germination de *H. suaveolens* a été observée après les premières pluies (7 à 10 jours de pluie, fin avril). Elle s'est poursuivie tout au long de la saison des pluies jusqu'en novembre en bénéficiant de l'humidité du sol (Fig. 2). La floraison de *H. suaveolens* s'est étalée de la fin du mois d'août à mi-décembre, avec un pic en septembre (90% des individus étaient en fleurs). S'agissant

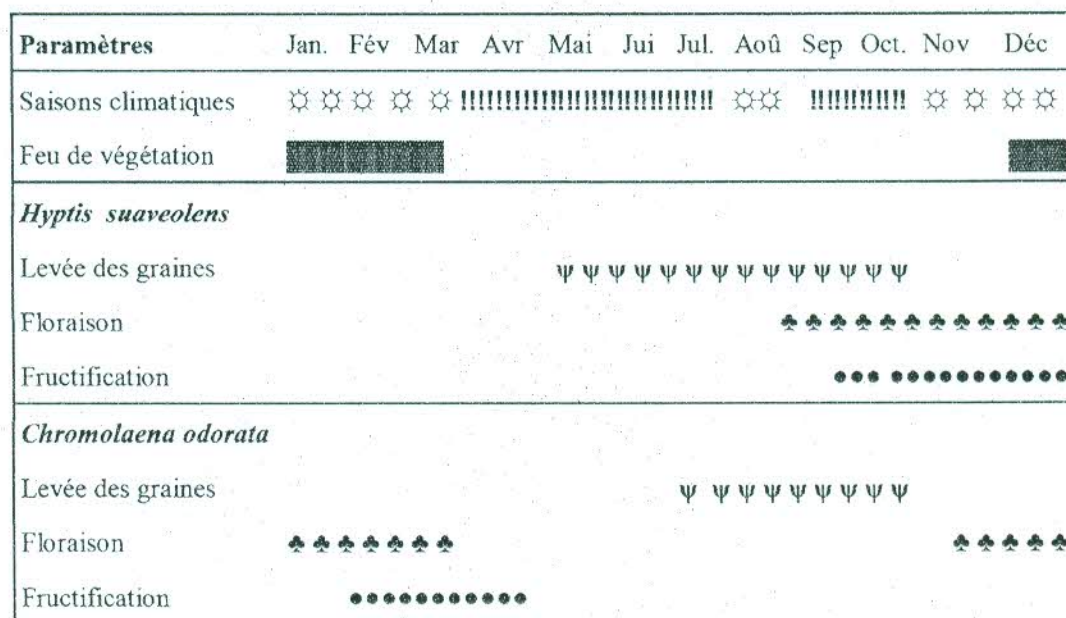


Fig. 2. Cycle de reproduction de *Hyptis suaveolens* et de *Chromolaena odorata* en relation avec les saisons climatiques et les pratiques de feux de végétation. ■■■■■■ = feu de végétation; ☀☀☀☀☀ = saison sèche, !!!!!!! = saison pluvieuse, ψψψψ = levée des graines, ♣♣♣♣♣ = floraison, = fructification.

de la fructification de *H. suaveolens*, elle s'est déroulée de la fin du mois de septembre à décembre. La maturité physiologique des graines a été atteinte en octobre et a concerné 90% des individus de l'espèce. Ainsi, l'espèce boucle son cycle biologique en fin de saison pluvieuse. A la fructification, il a été observé le dessèchement des feuilles et la mort des plantes.

La germination de *C. odorata* a été observée lorsque la pluie s'est bien installée (juin). L'espèce a fleuri de novembre à mars. En janvier, 90% des individus de cette espèce portaient des fleurs. Sa fructification a eu lieu au cours de la période allant de février à avril. En mars, la maturité physiologique des graines a été atteinte pour 90% des individus de *C. odorata*. Ainsi, l'espèce a bouclé son cycle biologique en saison sèche. A la fructification, les feuilles se sont desséchées et sont tombées.

RICHESSE SPÉCIFIQUE DES FORMATIONS VÉGÉTALES ET ASPECT ÉCOLOGIQUE DE L'INVASION DE *H. SUAVEOLENS* ET DE *C. ODORATA*

La richesse spécifique varie en fonction du degré d'invasion (Tableau 1). Le nombre d'espèces est élevé dans les formations au stade de contamination, suivies de celles au stade d'établissement. L'effectif des espèces est plus faible dans les formations au stade d'invasion.

L'invasion de *C. odorata* et de *H. suaveolens* était importante sur les luvisols ferriques du plateau (Tableau 2). Alors que *H. suaveolens* et *C. odorata*

ont germé parfois sur les vertisols eutriques et les gleysols eutriques de la dépression, ces espèces ne se sont pas établies sur ces sols. Par ailleurs, le degré d'invasion était élevé sur les sols de plateau bien drainés. Ces sols des formations envahies (c'est-à-dire aux stades d'établissement et d'invasion) présentaient un pH neutre, contre un pH acide pour les sols des formations non envahies. Les sols des formations envahies par *C. odorata* présentaient des teneurs élevées en bases échangeables, en CEC, en N, en argile et en limon, et des teneurs faibles de ces mêmes éléments pour les sols des formations non envahies. La teneur en azote était plus élevée pour les sols des formations envahies par *H. suaveolens*, et faible pour les sols des formations non envahies. Mais, les teneurs de tous les autres éléments chimiques étaient similaires pour les sols des formations envahies par *H. suaveolens* et les sols des formations non envahies.

EFFET DE FEU DE VÉGÉTATION SUR LA PRODUCTION ET LA CAPACITÉ DE GERMINATION DES GRAINES DE *C. ODORATA* ET DE *H. SUAVEOLENS* EN FONCTION DES FORMATIONS VÉGÉTALES EXPLOITÉES

Le feu de végétation et les types de formations végétales ont significativement ($P < 0,001$) influencé la production de graines des deux espèces envahissantes (Tableau 3). Le nombre de graines produites par *H. suaveolens* est élevé dans les jachères et dans les savanes déboisées. La plus faible production de graines a été obtenue dans les savanes arbustives-arborées.

Tableau 1. Richesse spécifique (nombre total d'espèces recensées au sein d'une formation végétale) de la strate herbacée des formations végétales exploitées en fonction de stade d'invasion.

formations végétales	stade d'invasion	richesse spécifique
savane arbustive-arborée de dépression non envahie	contamination	45
savane arbustive-arborée de plateau non envahie	contamination	122
savane arbustive-arborée de plateau envahie par <i>H. suaveolens</i>	établissement	104
savane arbustive-arborée de plateau envahie par <i>C. odorata</i>	établissement	93
champs de culture envahis par <i>H. suaveolens</i>	établissement	15
savane déboisée envahie par <i>H. suaveolens</i>	invasion	16
jachère envahie par <i>C. odorata</i>	invasion	12
jachère envahie par <i>H. suaveolens</i>	invasion	15

Tableau 2. Valeur moyenne ($\pm$ écart-type) des composantes pédologiques des sols en fonction du stade d'invasion.

Paramètres	sols de savane non envahie (stade de contamination)		luvisols de savane et de jachère de plateau envahies (stade d'établissement et d'invasion)	
	vertisol/gleysol	luvisol	<i>C. odorata</i>	<i>H. suaveolens</i>
argile	18,016 $\pm$ 18,31	4,52 $\pm$ 1,09 b ¹	7,845 $\pm$ 3,36 a	3,433 $\pm$ 0,36 b
limon	17,897 $\pm$ 7,25	10,94 $\pm$ 4,22 ab	13,447 $\pm$ 5,63 a	7,068 $\pm$ 3,03 b
sable	61,588 $\pm$ 26,46	83,30 $\pm$ 5,60 a	76,268 $\pm$ 9,82 b	88,301 $\pm$ 3,89 a
%C	1,903 $\pm$ 1,49	1,38 $\pm$ 0,19 a	1,874 $\pm$ 0,21 a	2,053 $\pm$ 0,8 a
%N	0,113 $\pm$ 0,06	0,09 $\pm$ 0,02 c	0,136 $\pm$ 0,02 ab	0,145 $\pm$ 0,05 a
C/N	14,526 $\pm$ 4,92	15,25 $\pm$ 1,97 a	13,887 $\pm$ 0,80 a	14,224 $\pm$ 1,41 a
%M. O.	3,025 $\pm$ 2,22	2,39 $\pm$ 0,39 a	3,276 $\pm$ 0,37 a	3,491 $\pm$ 1,26 a
pH eau (1/2,5)	6,350 $\pm$ 0,53	6,79 $\pm$ 0,39 a	7,122 $\pm$ 0,48 a	7,111 $\pm$ 0,22 a
Ca ⁺⁺ éch. (még/100g)	12,350 $\pm$ 10,08	5,66 $\pm$ 0,45 b	7,467 $\pm$ 1,11 a	6,345 $\pm$ 1,27 b
Mg ⁺⁺ éch. (még/100g)	9,875 $\pm$ 7,86	4,51 $\pm$ 0,56 b	5,945 $\pm$ 1,12 a	4,422 $\pm$ 0,69 b
K ⁺ éch. (még/100g)	0,185 $\pm$ 0,20	0,13 $\pm$ 0,06 b	0,339 $\pm$ 0,22 a	0,177 $\pm$ 0,07 b
somme cations (még/100g)	22,410 $\pm$ 18,14	10,30 $\pm$ 0,94 b	13,750 $\pm$ 2,19 a	10,999 $\pm$ 1,91 b
CEC (még/100g)	39,200 $\pm$ 36,81	8,68 $\pm$ 1,02 b	12,311 $\pm$ 2,69 a	9,189 $\pm$ 0,42 b
P assimilable (ppm)	19,100 $\pm$ 17,31	8,89 $\pm$ 3,70 a	9,733 $\pm$ 1,09 a	10,944 $\pm$ 4,52 a

Note. Pour chaque paramètre, les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes selon le test de Student-Newman-Keuls au seuil de probabilité de 5%.

La production de graines de *C. odorata* est plus élevée dans les jachères et dans les savanes arbustives-arborées. La plus faible production a été obtenue dans les champs de culture de maïs. A l'exception des champs de culture, la production de graines est significativement plus élevée ($P < 0,0001$) chez *C. odorata* que chez *H. suaveolens*. Le feu a réduit le nombre de graines de *C. odorata* de l'ordre de 81% à 100% et de 19% à 24% chez *H. suaveolens*.

Les graines de *H. suaveolens* et de *C. odorata* provenant des formations végétales protégées contre les feux ont montré des taux de germination respectifs de 69,6% et de 30,4%. Les graines provenant de la végétation brûlée ont présenté des taux de germination plus faibles, respectifs de 57,5% et de 10%. L'utilisation de feu a réduit le taux de germination de *C. odorata* et de *H. suaveolens* respectivement de 67% et 17,4%. En général, les taux de germination sont significativement plus élevés ($P < 0,0001$) pour *H. suaveolens* que pour *C. odorata*.

Les changements de densité de *H. suaveolens* et de *C. odorata* sont présentés dans le Tableau 4.

L'interaction entre les années et les types de végétations exploitées est significative ($P < 0,05$) pour *C. odorata* et hautement significative ($P < 0,001$) pour *H. suaveolens*.

La densité de *C. odorata* est plus élevée dans les jachères et les savanes arbustives-arborées (4 individus/m²) que dans les savanes déboisées et les champs de culture (1,2 à 2,2 individus/m²). La densité a diminué en deuxième année par rapport à la première année. Cette diminution de la densité a varié de 45,1% à 54,9%. Les plantules de *C. odorata* ayant germé sous les plantes mères ont un développement lent induisant la destruction des plantules par le feu.

La densité de *H. suaveolens* (20 à 24 individus/m²) est plus élevée dans les jachères et les savanes déboisées que dans les savanes arbustives-arborées et les champs de cultures. La densité a augmenté en deuxième année. Toutefois, la proportion d'accroissement de cette densité a varié suivant la densité initiale de *H. suaveolens*. Cette progression est de 2% à 6% dans les formations végétales à forte densité initiale (jachères et savanes déboisées) alors qu'elle a varié de 33% à

Tableau 3. Variation du nombre de graines produites par *C. odorata* et *H. suaveolens* dans les formations végétales exploitées gérées par les feux.

Type de végétation	sans feux		avec feux	
	<i>C. odorata</i>	<i>H. suaveolens</i>	<i>C. odorata</i>	<i>H. suaveolens</i>
	graines/individu			
jachère	98 475	2 712	21 520	761
savane déboisée	24 604	2 558	1 878	787
savane arbustive-arborée	57 481	559	4 619	215
champ de culture	46	1 299	0	623
Sources de variation ¹	<i>ddl</i>	<i>P</i>		
(1)	3	****		
(2)	1	****		
(3)	1	****		
(1) × (2)	3	****		
(1) × (3)	3	****		
(2) × (3)	1	****		
(1) × (2) × (3)	3	****		
	graines/m ²			
jachère	231 395	62 372	43 039	18 077
savane déboisée	35 214	60 895	1 878	15 629
savane arborée	146 850	5 030	9 239	1 466
champ de culture	46	13 549	0	4 184
Sources de variation ¹	<i>ddl</i>	<i>P</i>		
(1)	3	****		
(2)	1	****		
(3)	1	****		
(1) × (2)	3	****		
(1) × (3)	3	****		
(2) × (3)	1	****		
(1) × (2) × (3)	3	****		

Notes. ¹ANOVA à trois critères: (1) = végétation exploitée, (2) = espèce envahissante, (3) = type de feu. **** = $P < 0,0001$.

40% dans les formations végétales à faible densité initiale. Dans toutes les placettes, la densité de *H. suaveolens* est plus élevée que celle de *C. odorata*.

S'agissant des espèces indigènes, leur densité dans les formations envahies par les deux plantes exotiques est plus élevée dans les savanes arbustives-arborées et les champs de culture (Tableau 5). La variation inter-annuelle de la densité ne montre pas une diminution des populations des espèces indigènes.

DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE *C. ODORATA* ET *H. SUAVEOLENS* DANS LES DIFFÉRENTES FORMATIONS VÉGÉTALES

Les résultats révèlent que le nombre moyen de plantes filles de *C. odorata* et de *H. suaveolens* est significativement plus élevé ($P < 0,001$) au niveau des formations végétales à *H. contortus* et à *A. tectorum* (Fig. 3). Par ailleurs, le nombre moyen de plantes filles de *H. suaveolens* est plus élevé ($P < 0,001$) que celui de *C. odorata*. Ces

Tableau 4. Changement de densité de population (individus/m²) de *C. odorata* et de *H. suaveolens* en fonction du type de végétation exploitée.

Type de végétation	<i>C. odorata</i>		<i>H. suaveolens</i>	
	2004	2005	2004	2005
jachère	4,33	2	24	24,56
savane arbustive-arborée	4,56	2	6,67	10
savane déboisée	2,22	1	19,78	21,11
champ de culture	1,22	0,67	7	11,78
Sources de variation ¹	<i>ddl</i>	<i>P</i>		<i>P</i>
type de végétation	3	****		****
année	1	****		****
année × type de végétation	3	*		***

Note. ¹ANOVA à deux critères. **** = $P < 0,0001$; *** = $P < 0,001$; * = $P < 0,05$.

Tableau 5. Changement de densité de population (individus/m²) des herbacées indigènes en fonction de l'invasion par *C. odorata* et de *H. suaveolens* et des types de végétations.

Type de végétation	<i>C. odorata</i>		<i>H. suaveolens</i>	
	2004	2005	2004	2005
jachère	0,3 d	0,2 d	0,5 c	0,4 c
savane arbustive-arborée	7,3 a	6,8 a	7,4 a	7,6 a
savane déboisée	4,0 c	3,7 c	1,3 c	1,2 c
champ de culture	5,6 b	5,1 b	4,8 b	4,4 b
Sources de variation ¹	<i>ddl</i>	<i>P</i>		<i>P</i>
type de végétation	3	****		****
année	1	ns		ns
année × type de végétation	3	ns		ns

Notes. ¹ANOVA à deux critères de classification; **** = $P < 0,0001$, ns = non significatif. Pour chaque colonne, les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes selon le test de Student-Newman-Keuls au seuil de probabilité de 5%.

deux espèces envahissantes sont absentes au niveau de la formation végétale à *B. falcifera*.

En prenant en compte tout l'effectif des plantes filles dans l'ensemble des placettes, *H. suaveolens* s'est propagé plus rapidement ($P < 0,05$) que *C. odorata* en terme de distance et d'aire d'expansion moyennes par an (Fig. 4). Les distances maximales annuelles d'expansion de *C. odorata* et de *H. suaveolens* sont respectivement de 3,65 m et 4,35 m. Les aires maximales d'expansion annuelle sont respectivement de 5,22 m² et 5,57 m² pour *C. odorata* et pour *H. suaveolens*.

Concernant l'effet de la formation végétale, les distances et les aires moyennes d'expansion

des plantes filles des deux espèces sont plus élevées au niveau des formations végétales à *H. contortus* et à *A. tectorum* (Tableau 6). L'expansion est plus faible au niveau des formations végétales à *H. involucrata* et à *A. schirensis*.

DISCUSSION

PRODUCTION DE GRAINES ET CAPACITÉS DE GERMINATION DE *C. ODORATA* ET *H. SUAVEOLENS*

Chacune des deux espèces exotiques envahissantes produit un nombre important de graines fertiles, faciles à disperser par le vent et capables

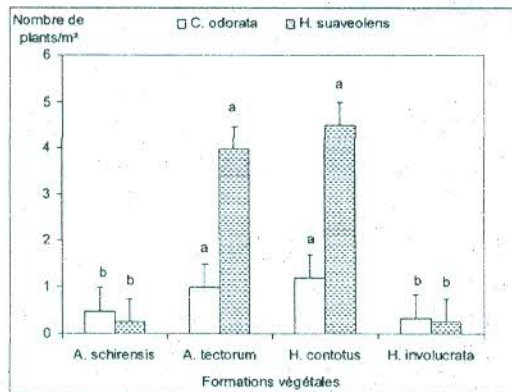


Fig. 3. Nombre moyen annuel de plantes filles ($\pm$ écart-type) de *C. odorata* et de *H. suaveolens* en relation avec les formations végétales. Pour chacune des deux espèces, les moyennes accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes selon le test de Student-Newman-Keuls au seuil de probabilité de 5%.

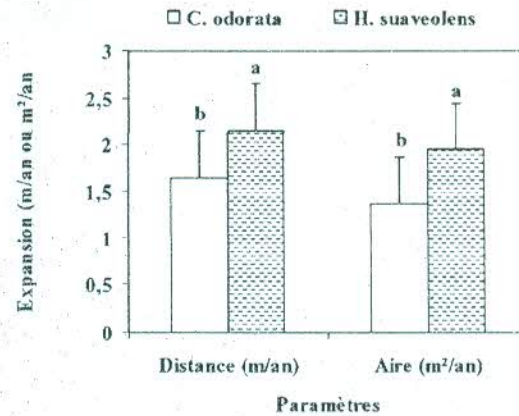


Fig. 4. Distances (en m/an) et aires (en m²/an) d'expansion moyennes annuelles ($\pm$ écart type) de *H. suaveolens* et de *C. odorata*. Pour chaque paramètre, les moyennes accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes selon le test de Student-Newman-Keuls au seuil de probabilité de 5%.

Tableau 6. Distance et aire d'expansion annuelle moyennes de *C. odorata* et de *H. suaveolens* au sein des formations végétales.

Formations végétales	distance (m/an)	aire (m²/an)
<i>H. Contortus</i>	2,47 a	2,36 a
<i>A. tectorum</i>	2,04 ab	2,07 a
<i>A. schirensis</i>	1,76 ab	1,70 a
<i>H. involucrata</i>	1,33 b	0,47 b
<i>B. falcifera</i>	0,00 c	0,00 c
<i>p</i> ¹	<0,01	<0,01

Notes. ¹ANOVA à un critère. Pour chaque colonne, les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes selon le test de Student-Newman-Keuls au seuil de probabilité de 5%.

de coloniser rapidement les habitats ouverts ou de s'adapter à des paysages changeants, ce qui est une des caractéristiques principales des plantes exotiques envahissantes (LONSDALE 1999).

Plusieurs facteurs environnementaux tels que l'intensité lumineuse, l'humidité du sol, l'humidité relative de l'air et le paillis influencent la germination de *C. odorata* (AMBIKA 2002). L'exigence en humidité du sol est de 90 à 100% pour une bonne germination de cette espèce (AMBIKA 2002) et expliquerait le début de la germination in situ des graines une fois que la pluie s'est bien installée.

La production de graines obtenue dans les jachères de 5 ans et les savanes arbustives-arborées envahies (2 000 à 260 000 graines/m²) est de l'ordre de celle obtenue en Afrique du Sud sur des plants âgés de 2 à 10 ans exposés au soleil, situés dans une zone ayant les mêmes conditions climatiques (WITKOWSKI & WILSON 2001). Malgré la production élevée en graines de *C. odorata*, son taux de germination reste faible dans la zone d'étude et confirme les résultats déjà obtenus en Afrique du Sud, soit un taux de 20 à 46% diminuant avec l'âge des individus, particulièrement après 15 ans (WITKOWSKI & WILSON 2001).

Hyptis suaveolens débute son développement *via* des graines viables qui proviennent de la banque de graines fraîches ou de la banque de graines persistantes du sol (PIER 2004, RAIZADA 2006) qui germent juste après les premières pluies, impliquant une forte compétition entre les plantules. Par la suite, la population envahissante s'accroît et couvre les plantes autochtones qui se trouvent plus ou moins privées de lumière. La croissance des plantes indigènes est alors freinée et leur floraison inhibée. Il s'agit d'une des caractéristiques qui permet à *H. suaveolens* d'envahir avec succès la végétation indigène.

La production plus élevée en graines de *H. suaveolens* dans les milieux les plus perturbés (les jachères, les savanes déboisées et les champs de culture) serait liée à l'intensité lumineuse qui stimule le développement des plantes mais aussi favorise une forte densité des plantes (6 à 24 individus/m²). Les travaux réalisés en Australie indiquent une production de plus de 2 000 graines/m² (PIER 2004). La différence pourrait être liée à la variabilité des conditions locales, surtout concernant la lumière, plutôt qu'à une différence intercontinentale.

Concernant les variations de densité des individus, le feu de végétation participe à la réduction de la régénération naturelle des populations de *C. odorata* à partir des graines produites l'année précédente. En effet, le passage des feux précoces et tardifs pendant la floraison et la fructification de *C. odorata* (décembre-février) provoque l'avortement des fleurs et réduit par conséquent la quantité de graines produites de l'ordre de 87% à 100%. En terme de qualité des graines formées, une baisse du taux de germination de l'ordre de 68% à 100% est enregistrée. Ce résultat confirme l'hypothèse émise: le feu de végétation détruit la banque de graines du sol (GAUTIER 1994). Cela expliquerait en partie la faible abondance de l'espèce dans les différentes formations végétales de la zone d'étude où l'allumage de feux précoces est courant. Par ailleurs, le feu détruit les plantules et les rejets du plant adulte avec pour conséquence le ralentissement de la prolifération de l'espèce. Ces résultats sont similaires à ceux d'autres auteurs qui ont rapporté qu'en Afrique du Sud, les savanes brûlées régulièrement sont moins envahies par les

plantes exotiques, y compris *C. odorata* (MCDONALD & FRANCE 1988). La survie des plantules de *C. odorata* dépend du volume de la litière des formations végétales et de l'intensité de feu. Les investigations révèlent que *C. odorata* repousse à partir de sa base en émettant et en développant 1 à 10 rejets selon l'âge du plant adulte brûlé qui forme de denses fourrés. La propagation de *C. odorata* se poursuit dans d'autres formations végétales à partir des graines disséminées puis stockées dans le sol. Ce mode d'invasion et de persistance est lié à la biologie de l'espèce qui est une herbacée pérenne semi-lignifiée.

Les graines de *C. odorata* situées à une profondeur supérieure à 5 cm ont une germination inférieure à 0,1% (WITKOWSKI 2002). Dans la zone d'étude, la faible densité de *C. odorata* dans les champs de maïs serait liée aux labours successifs et aux sarclages qui enfouiraient profondément les graines avec comme conséquence une réduction de la chance de germination. Des résultats similaires ont été rapportés dans les plantations de canne à sucre en Afrique du Sud (FELEKE 2003).

Concernant *H. suaveolens*, l'étude révèle que le feu précoce est appliqué après la maturité des graines de cette espèce, ce qui explique que le feu affecte faiblement (19% à 24%) la quantité de graines produites par an. De même, son effet sur la réduction du taux de germination de graines est faible (17%) comparativement à celui de *C. odorata* (67%). En comparant la quantité de graines de *H. suaveolens* produite et la proportion ayant germé, il apparaît que toutes les graines tombées au sol après le passage de feu n'ont pas germé et par conséquent se sont accumulées dans la banque de graines du sol ou sont non viables. Mais, des études ont montré que la banque de graines du sol persiste pendant au moins deux ans (PIER 2004).

Le déboisement des savanes en prévision de l'installation des agro-éleveurs, les ouvertures de voies de circulation et le labour du sol créés par les engins lourds ont favorisé l'installation et l'invasion de *H. suaveolens*. Ces aménagements ont éliminé les graminées en diminuant leur stock semencier du sol. Les espaces sans végétation sont ainsi envahis par les espèces à pouvoir colonisateur

élevé comme *H. suaveolens* et *C. odorata*. Les résultats sont similaires à ceux d'autres auteurs qui ont rapporté que les aménagements offrent des opportunités de propagation des plantes envahissantes (ORIAN 1986, D'ANTONIO *et al.* 1999, PAIRON *et al.* 2006).

EFFET DE L'INVASION SUR LES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES, LE SOL ET LA GESTION DES ÉCOSYSTÈMES

Les résultats indiquent qu'au stade d'invasion, *C. odorata* et *H. suaveolens* définissent à elles seules la physionomie de la strate herbacée. L'ombre créée par le feuillage des plantes envahissantes pourrait être l'une des raisons majeures de la réduction du nombre d'espèces dans les écosystèmes. Cette situation serait combinée avec le broutage excessif des espèces indigènes, qui génère un milieu perméable aux espèces invasives comme *C. odorata* et *H. suaveolens*, non consommées par les herbivores. Le cortège floristique des formations aux premiers stades d'invasion contient un nombre important d'espèces rudérales ou/et post-culturales peu ou pas consommées telles que: *Indigofera hirsuta*, *I. dendroidea*, *Triumffeta rhomboidea*, *Waltheria indica*, *Tephrosia* sp., *Sporobolus pyramidalis*, *Sida acuta*, *Adenodolichos paniculatus*, *Flueggea virosa* et *Imperata cylindrica*. Les formations non envahies sont plus riches en graminées vivaces telles que: *Andropogon tectorum*, *A. schirensis*, *A. gayanus*, *Heteropogon contortus*, *Brachiaria fal-cifera*, *Euclasta condylotricha*, et *Elymandra androphila*, qui sont bien consommées par les herbivores. La faible richesse spécifique observée dans les derniers stades du processus d'invasion confirme les résultats d'autres auteurs (DE FORESTA & SCHWARTS 1991, NGOBO *et al.* 2004, CHABRERIE *et al.* 2006).

Du point de vue pédologique, les luvisols ferriques de plateau bien drainés, acides et oligotrophes induisent l'expansion de *C. odorata* et de *H. suaveolens*, alors que les vertisols eutriques et les gleysols eutriques semblent être des barrières à leur invasion. D'autres études menées ont montré que *C. odorata* et *H. suaveolens* présentent les mêmes caractéristiques pédologiques (NGOBO *et al.* 2004, M'BIANDOUN & BASSALA 2007, MURTY *et al.* 2007).

Par ailleurs, au stade d'invasion, la disponibilité des éléments trophiques dans les horizons superficiels du sol est plus élevée dans les sols des formations végétales envahies par *C. odorata*. En particulier, la disponibilité en K, Mg, Ca, CEC, N, argile et limon est significativement plus élevée dans les sols des formations envahies par *C. odorata* que dans les sols des formations non envahies. Cette différence pourrait s'expliquer par un flux plus intense d'éléments minéraux, consécutif soit à une productivité primaire plus élevée soit à une teneur plus élevée en débris organiques restitués par *C. odorata*. D'autres auteurs ont rapporté l'amélioration des propriétés chimiques des sols sous *C. odorata* notamment en Ca, pH, en Mg et en activité biologique (DE FORESTA & SCHWARTS 1991, NGOBO *et al.* 2004).

Par opposition aux résultats précédents, la disponibilité en K, Mg, Ca, CEC, Argile et limon dans les mêmes horizons des sols est similaire dans les sols des formations envahies par *H. suaveolens* et les sols des formations non envahies. Toutefois, la disponibilité de l'azote est plus élevée dans les sols des formations envahies par *H. suaveolens* que dans les sols des formations non envahies. La disponibilité de cet élément serait liée à l'enrichissement plus élevé de ces sols en déjections animales qui aurait augmenté le pH-eau. L'apport de la matière organique azotée et le piétinement des sols par les bovins auraient constitué des conditions favorables à l'invasion par *H. suaveolens* et pourraient expliquer son abondance et dominance importantes dans les communautés végétales indigènes. Ce résultat est similaire à ceux d'autres auteurs qui ont rapporté *H. suaveolens* comme une espèce nitrophile, indicatrice des sols enrichis par les déjections animales (VANDEN BERGHEN 1997) ou comme signe de fertilité des sols (M'BIANDOUN & BASSALA 2007).

DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE *C. ODORATA* ET *H. SUAVEOLENS*

Concernant la dispersion des graines des espèces envahissantes, les observations *in situ* ont permis de noter que les points de départ de la progression de *C. odorata* et de *H. suaveolens* sont

- linked to black cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) invasiveness. *Acta Oecol.* 30: 238-247.
- PALLEWATTA N., REASER J.K. & GUTIEVERZ A.T., 2003. — *Invasive alien species in South-Southeast Asia: National report and directory of resources*. Global invasive species programme, Cape Town. Disponible sur http://www.gisp.org/download-pubs/SOUTH_AN.PDF.
- PIER (Pacific Island Ecosystem at Risk), 2004. — *Hyp-tis suaveolens* (L.) Poit. Disponible sur <http://www.hear.org/pier/threats.html>.
- RAIZADA P., 2006. — Ecological and vegetative characteristics of a potent invader, *Hyp-tis suaveolens* Poit. from India. *Lyonia* 11: 115-120.
- RANDALL J., 1999. — *Import risk analysis: Importation of weed species by live animals and unprocessed fibre of sheep and goats*: 30 p. Ministry of agriculture and forestry Wellington, New Zealand.
- SAS INSTITUTE INC., 1993. — *SAS user's guide*. SAS Institute Inc., Cary, USA.
- SINSIN B., 1993. — Soil factors and grassland-types relationships in the subhumid zone of northern Benin. *Proceedings of the 17th International Grassland Congress*, pp 257-259. New Zealand.
- SINSIN B., ESSOU J.-P., SAÏDOU A., HOUMATO M., KIN-DOMIHO V., BAKO I. & TOKO I., 1996. — *Gestion des pâturages naturels de la ferme d'élevage de Bétécoucou par le feu*: 51 p. Projet de développement des productions animales, Rapport principal, LEA/UNB, Bénin.
- VANDEN BERGHE C., 1997. — La végétation des plaines alluviales et des terrasses sablonneuses de la basse-Casamance (Sénégal méridional). *Lejeunia* 154: 1-195.
- VITOUSEK P.M., 1988. — Diversity and biological invasion on oceanic islands. In: WILSON E.O. & PETER F.M. (eds.), *Biodiversity*, pp. 181-189. National Academy Press, Washington DC.
- VITOUSEK P.M., D'ANTONIO C.M., LOOPE L.L. & WEST-BROOKS R., 1996. — Biological invasion as global environmental change. *Am. Sci.* 84: 468-478.
- WILCOVE D.S., ROTHSTEIN D., DUBOW J., PHILLIPS A. & LOSOS E., 1998. — Quantifying threats to imperilled species in the United States. *BioSci.* 48: 60-615.
- WITKOWSKI E.T.F., 2002. — Invasion intensity and regeneration potential of non-native invasive plant *Chromolaena odorata* at St Lucia, South Africa. In: ZACHARIADES C., MUNIAPPAN R. & STRATHIE L.W. (eds.), *Proceedings of the 5th International Workshop on Biological Control and Management of Chromolaena odorata*, pp. 106-107. Durban, South Africa.
- WITKOWSKI E.T.F. & WILSON M., 2001. — Changes in density, biomass, seed production and soil seed banks of the non-native invasive plant, *Chromolaena odorata*, along a 15-year chronosequence. *Plant Ecol.* 152: 13-27.
- YÉHOUENOU A., 1992. — *Résultats d'enquête sur Chromolaena odorata* (L.) R.M. King & H. Robinson (= *Eupatorium odoratum*) au Bénin: 21 p. Rapport, DRA/SRCV-Ina, Bénin.