

97. Doc  
RÔLE DES OISEAUX SUR LA RÉGÉNÉRATION DU LIGNEUX  
*BOSCIA SENEGALENSIS* (PERS.) LAM. EN SAVANE SAHÉLIENNE  
AU NORD SÉNÉGAL

Bernard TRÉCA\* & Seynabou TAMBA\*\*

INTRODUCTION

En savane sahélienne, l'arbre favorise la diversité (Akpo, 1993), la phénologie (Akpo & Grouzis, 1993), et la productivité de la strate herbacée (Grouzis & Akpo, sous presse) en améliorant dans son voisinage les conditions édapho-climatiques (Akpo *et al.*, M.S.). Le couvert ligneux améliore d'une part le bilan hydrique du sol sous ombrage en réduisant les paramètres d'évaporation : température, rayonnement global, vitesse du vent (Akpo, 1993 ; Georgiadis, 1989 ; Akpo *et al.*, M.S.) et d'autre part la fertilité : dépôt de litière, aptitude de certaines espèces à fixer l'azote de l'air, apport de fertilisants par les animaux (Belsky *et al.*, 1989 ; Akpo *et al.*, M.S.). Ainsi, le couvert ligneux offre aux diaspores des conditions favorables à leur levée et à la croissance des jeunes plants (Howe & Primack, 1975 ; Théry, 1989 ; Théry *et al.*, 1992). Par ailleurs, Tréca *et al.* (1996) ont montré que les oiseaux jouent un rôle non négligeable dans la redistribution spatiale de l'azote et du phosphore, avec accumulation de ces éléments sous la couronne des arbres.

Le rôle important des animaux frugivores, en particulier des oiseaux, dans la dissémination des semences est bien connu tant en milieu tempéré (Snow, 1971 ; Mc Key, 1975 ; Van der Pijl, 1982 ; Debussche & Isenmann, 1983 ; Debussche *et al.*, 1985 ; Snow & Snow, 1988 ; Guitian & Fuentes, 1992 ; Jordano, 1992 ; Hernandez, 1993a) qu'en milieu tropical (Gautier-Hion *et al.*, 1985 ; Dowsett-Lemaire, 1988). Au cours de leurs déplacements, et même de la migration (Hernandez, 1993b), les disséminateurs restituent, par régurgitation ou défécation, des semences intactes et aptes à germer (Janzen, 1981 ; Théry & Larpin, 1993). Les semences sont donc éloignées du pied mère (Lieberman & Lieberman, 1986 ; Erard & Théry, 1994) où la mortalité est plus sévère (Lemen, 1981 ; Puig *et al.*, 1989). Sous le semencier, il existe en effet des phénomènes de compétition entre plantules et d'inhibition par la plante mère (Augspurger, 1983a ; Murray *et al.*, 1994). Sous les arbres parents, moisissures, parasites ou insectes peuvent pulluler et détruire une forte proportion des graines ou des jeunes plantules (Augspurger,

\* Laboratoire d'ornithologie, ORSTOM, B.P. 1386, Dakar, Sénégal

\*\* Université Cheikh Anta Diop, Faculté des Sciences (Biologie animale), Dakar, Sénégal



1983b ; Howe *et al.*, 1985 ; Puig *et al.*, 1989 ; Anonyme, 1991). L'éloignement des graines favorise donc les levées, sans préjuger du devenir des plantules (Augsburger, 1984 ; Erard *et al.*, 1989).

L'effet de l'ingestion du fruit par les vertébrés sur la germination des graines est très variable selon les espèces végétales (Hladik & Hladik, 1967 ; Murray, 1988 ; Barnea *et al.*, 1990, 1991 ; Bustamante *et al.*, 1992). Chez les oiseaux, le passage du fruit dans le tube digestif n'est pas toujours favorable à la germination des graines (Debussche, 1985 ; Izhaki & Safriel, 1990). Il peut même parfois en réduire les potentialités (Livingston, 1972 ; Smith, 1975). Cependant, dans de nombreux cas, le passage de la graine dans le tube digestif des oiseaux favorise la germination (Midya & Brahmachary, 1991 ; Figueiredo & Perin, 1995). Des résultats similaires ont été obtenus avec d'autres animaux, comme les primates (Hladik & Hladik, 1969) ou les chauves-souris (Dos-Reis & Guillaumet, 1983 ; Figueiredo, 1993). Lebreton (1993) a même montré que ce passage par le tractus digestif des oiseaux est obligatoire pour la graine du Gui, *Viscum album*, qui représente un cas typique de coévolution.

Dans le Ferlo, nord Sénégal, Akpo (1993) a recensé 7 fois plus de levées de ligneux sous couvert qu'hors ombrage, et a montré que *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. était l'espèce la plus favorisée. Il a aussi supposé que les oiseaux jouaient un rôle important sur la dispersion des semences de cette espèce. Un certain nombre d'espèces d'oiseaux consomment en effet de grandes quantités de graines de ligneux : entre 9 et 27 kg par hectare et par an en zone sahélo-soudanienne selon Gillon *et al.* (1983). De plus Morel (1968) et Poupon (1980) ont montré que les ruminants et les rongeurs ne consomment pratiquement pas les fruits de *Boscia senegalensis*. L'absence de chauves-souris frugivores dans la zone d'étude (Poulet, 1972) permet donc de supposer que ce sont les oiseaux qui jouent un rôle primordial dans la dispersion des graines de *Boscia senegalensis*.

Dans la présente étude, nous nous proposons d'évaluer le rôle que peuvent jouer les oiseaux sur la régénération de *Boscia senegalensis*, leur impact éventuel pouvant être dû à plusieurs facteurs, en particulier le transport des fruits dans le bec ou dans le tube digestif dans un site favorable et la levée d'inhibition de la germination.

Il s'agissait donc de déterminer les espèces d'oiseaux consommatrices de fruits présentes sur le site d'étude, les modalités de cette consommation (pulpe seulement ou ingestion du fruit entier, transport éventuel du fruit dans le bec, etc.), l'impact sur la dissémination et les propriétés germinatives des graines (dans quel site, effet du passage éventuel dans le tube digestif, partiel avec régurgitation ou complet avec défécation).

## SITE ET MATÉRIEL D'ÉTUDE

### LE SITE

Cette étude a été réalisée dans le Ferlo sénégalais, au niveau de la station de Souilène (16° 20' N et 15° 25' W) en limite nord de la zone sylvo-pastorale dite des Six Forages, sur une parcelle expérimentale d'un hectare, protégée du bétail et des humains par une clôture grillagée à grandes mailles, et dans un cercle de 5 km de rayon autour de cette parcelle.

La région est caractérisée par un climat tropical sec de type sahélien à sahélo-soudanien (Le Houérou, 1989). La saison des pluies s'étend du mois de juillet au mois d'octobre. Les précipitations annuelles, de l'ordre de 300 mm, réparties en 13-25 jours de pluies, tombent essentiellement en juillet, août et septembre. En 1993, lors de la présente étude, il est ainsi tombé 299 mm, répartis en 21 jours de pluies (d'après Rocheteau, 1994).

La végétation est constituée par des formations mixtes associant plantes ligneuses généralement épineuses et plantes herbacées annuelles dominées par les graminées. A Souilène, sur la zone de référence établie sur sols ferrugineux de l'erg récent, la végétation ligneuse est caractérisée par (Tréca *et al.*, 1996) : *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. (38 individus/ha, recouvrement : 12,5 %), *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi.) Brenan (27 individus/ha, recouvrement : 23,5 %), *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. (54 individus/ha, recouvrement : 1,6 %). Les autres ligneux, *Ziziphus mauritiana* Lam. (2 individus/ha), *Acacia senegal* (L.) Willd. (2 individus/ha) et *Combretum glutinosum* Perr. ex DC. (1 individu/ha) ont un recouvrement inférieur à 1 %. Quelques baobabs, *Adansonia digitata* L., sont aussi présents dans la zone (1 pour 12,5 ha). La densité d'arbres à l'hectare est en moyenne de 124 individus, ce qui représente un recouvrement de 38 %. Le rayon moyen de la couronne d'un arbre est de 3,6 m.

La strate herbacée, variée, comprend (Akpo, 1993) des espèces caractéristiques de biotopes sous couvert ligneux (16), hors couvert (7) et indifférentes (42). Citons parmi les plus importantes : *Chloris prieurii*, *Aristida mutabilis*, *Eragrostis tremula*, *Leptothrium senegalense*, *Tragus berteronianus*, *Alysicarpus ovalifolius* et *Zornia glochidiata*.

#### CARACTÉRISTIQUES DES PLANTES DONT LES FRUITS SONT CONSOMMÉS PAR LES OISEAUX

Les fruits charnus consommés par les oiseaux dans la zone d'étude (Tab. I) sont donc de couleur jaune ou rougeâtre quand ils sont mûrs. La période pendant laquelle ils sont disponibles pour les oiseaux peut être centrée sur la saison des pluies, en débordant avant et après pour *Boscia senegalensis*, *Balanites aegyptiaca* et *Momordica balsamina*, ou être la saison sèche (*Ziziphus mauritiana* et *Tinospora bakis*). Enfin *Tapinanthus bangwensis* porte des fruits toute l'année, mais nous n'en avons pas trouvé de mûrs chaque mois dans la zone d'étude.

#### L'ESPÈCE VÉGÉTALE ÉTUDIÉE

*Boscia senegalensis* est un arbuste multicaule de 2 à 3 m de hauteur, appartenant à la famille des Capparidaceae. Sa résistance extraordinaire à la sécheresse (Becker, 1983) et sa tolérance aux hautes températures lui ont permis une très large distribution géographique dans toute les zones arides du Sahel (Salih, 1991).

*Boscia senegalensis* porte des feuilles épaisses, coriaces, toute l'année. Le limbe elliptique, long de 7 à 10 cm et large de 3 à 5 cm, à 7 ou 8 nervures blanches saillantes, est porté par un pétiole court (Berhaut, 1954). La feuillaison débute en fin de saison des pluies (septembre-octobre), alors que les anciennes feuilles ne sont pas encore tombées, d'où une superposition de deux générations de feuilles (Poupon, 1979). Celles-ci tombent individuellement et leur chute est étalée de

TABLEAU I

Caractères des végétaux portant des fruits charnus dans la zone d'étude.

	Famille	type de plante	type et taille du fruit (mm)	couleur du fruit mûr	maturation des fruits	nombre de graines/fruit
<i>Boscia senegalensis</i>	Capparidaceae	arbuste multicaule	baie sphérique 10-5	jaune	mai-septembre	1-4
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Zygophyllaceae	arbre très épineux	drupe ellipsoïde 30-40	jaune	octobre-décembre	1
<i>Momordica balsamina</i>	Cucurbitaceae	plante grimpante	baie ovoïde 40 × 24	rouge-orangé	juillet-octobre	8-17
<i>Tapinanthus bangwensis</i>	Loranthaceae	plante parasite	baies ellipsoïdales ≅ 8	rougeâtre (mais aussi mangé vert par les oiseaux)	toute l'année	plusieurs
<i>Tinospora bakis</i>	Menispermaceae	liane	baie allongée ≅ 8	rouge	décembre-janvier	1
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Rhamnaceae	arbre épineux	baie sphérique ≅ 12	rougeâtre	janvier *	1

\* les fruits ont été récoltés sur les arbres par les villageois fin janvier

début octobre à janvier. C'est à cette même période (octobre à janvier) qu'a lieu la floraison qui dure 87 jours (Poupon, 1979). Les fleurs verdâtres sont disposées en petits corymbes (Berhaut, 1954).

Les fruits poussent en grappes à partir de novembre. De verts avant leur maturité, ils deviennent jaunes quand ils sont mûrs, entre avril-mai et septembre. Les oiseaux peuvent donc consommer ces fruits de *Boscia* sur une longue période puisque leur maturation est lente et progressive, de janvier à août, voire plus tard, selon les années (Poupon, 1980). Pendant l'étude, nous avons encore trouvé des fruits sur l'arbuste jusqu'en novembre. Les fruits sont des baies de forme sphérique, diamètre généralement compris entre 12 et 15 mm. Chaque fruit comporte une enveloppe externe dure, l'épicarpe, sorte de croûte verruqueuse qui ne sera pas avalée par les oiseaux. En pressant avec le bec, ceux-ci font sortir de la croûte l'intérieur du fruit composé de pulpe visqueuse, translucide, à l'intérieur de laquelle on trouve de 1 à 4 graines blanchâtres de la taille d'un petit pois. Sur 910 fruits examinés, 68,8 % ne contenaient qu'une seule graine, 23,2 % en contenaient deux, 5,5 % trois et 1,5 % quatre.

La production de fruits de *Boscia*, variable selon les années, a été estimée par Morel (1968) à 14 700 fruits par hectare, produisant 9 200 g de pulpe à l'hectare. Pour comparaison, citons les chiffres donnés par le même auteur pour *Balanites aegyptiaca* : 120 fruits/ha, 205 g de pulpe et pour *Ziziphus mauritiana* : 3 100 fruits/ha, 1 800 g de pulpe. Les fruits de *Boscia* pèsent, à leur maturité, entre 60 et 120 mg (d'après Morel, 1968 ; Poupon & Bille, 1974) et sont la proie des parasites ou des oiseaux (Poupon, 1980).

Le fruit entier ou la graine seule (par exemple après transport dans le tube digestif d'un oiseau et digestion de la pulpe) peuvent germer lors de la saison des pluies. La toute jeune plantule est déjà bien reconnaissable puisque la forme et l'aspect des feuilles de la plante adulte se retrouvent déjà dès la première feuille qui apparaît. En février, la végétation herbacée a presque entièrement disparu et on peut alors facilement compter les jeunes plantules de *Boscia*, bien visibles sur le sol sablonneux, même si à cette époque elles n'ont que 3 à 6 feuilles et quelques centimètres de haut. Les levées ayant plus d'un an sont plus grandes (> 20 cm) et ont davantage de feuilles. On peut également à cette époque repérer les plantules mortes.

## LES OISEAUX FRUGIVORES

Au cours du cycle annuel complet, 118 espèces d'oiseaux ont été observées dans la zone dont 11 consommant des fruits devant les observateurs. Ces espèces frugivores, au moins occasionnellement, allaient du petit *Lybius vieilloti* (15 cm de long) au grand *Tockus nasutus* (50 cm). Le tableau II donne, par espèce, les nombres d'oiseaux observés consommant des fruits pour chacune des espèces végétales.

Les oiseaux vus consommant des fruits dans la zone de Souilène ont exploité principalement *Boscia senegalensis*, commun dans le site d'étude, qui a été beaucoup plus visité par les oiseaux recherchant des fruits que les autres végétaux porteurs de fruits charnus. Pendant l'année d'étude, les *Boscia senegalensis* ont porté des fruits mûrs consommables par les oiseaux de mai à septembre-octobre (il en restait encore quelques uns en novembre), alors que cette phase fut beaucoup plus courte pour *Ziziphus mauritiana* par exemple, dont les fruits arrivant à maturité ont été rapidement récoltés par les villageois.

TABLEAU II

Nombres d'oiseaux observés en train de manger les fruits charnus de cinq espèces végétales.  
Un même individu peut manger plusieurs fruits.

Espèces d'oiseaux	Nombres d'individus observés sur				
	<i>Boscia senegalensis</i>	<i>Ziziphus mauritiana</i>	<i>Balanites aegyptiaca</i>	<i>Tapinanthus bangwensis</i>	<i>Momordica balsamina</i>
<i>Bubalornis albirostris</i>	38	—	—	—	—
<i>Colius macrorhous</i>	41	40	15	—	—
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	67	—	—	—	—
<i>Lybius vieilloti</i>	3	—	—	14	—
<i>Phoeniculus purpureus</i>	1	—	—	—	—
<i>Pocephalus senegalus</i>	4	—	—	—	—
<i>Psittacula krameri</i>	8	5	—	—	—
<i>Pycnonotus barbatus</i>	1	—	—	—	—
<i>Spreo pitcher</i>	168	—	—	—	—
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	8	—	—	—	1
<i>Tockus nasutus</i>	15	—	—	—	—
Total/espèce végétale	298	45	15	14	1

Le tableau III donne les caractéristiques des principaux consommateurs de fruits de *Boscia senegalensis*. *Spreo pulcher* et *Colius macrourus* ont été fréquemment observés sur les *Boscia* au début de la phase de maturation des fruits (mai-juin) et plus rarement ensuite (juillet à octobre). Les nombres de *Spreo* ont augmenté à nouveau en novembre quand ils cherchaient les derniers fruits encore sur l'arbre. *Lamprotornis chalybaeus* a exploité les *Boscia* tant qu'il y a eu abondance de fruits mûrs (de mai à septembre). *Bubalornis albirostris* a été plus fréquent sur cette espèce en juillet-août-septembre. C'est d'ailleurs à cette époque (saison des pluies) qu'il niche en colonies sur la parcelle expérimentale et aux environs.

TABLEAU III

*Caractéristiques des principaux oiseaux consommateurs de fruits.*

	Poids (g) *	taille (cm) **	taille du bec (mm) ***	forme du bec	régime *
<i>Colius macrourus</i>	50	38	♂ ♀ 13-14	un peu crochu	végétarien
<i>Bubalornis albirostris</i>	64	23	♂ 23-24 ♀ 21-22	gros, conique	polyphage
<i>Spreo pulcher</i>	65	19	♂ 17-19 ♀ 15-17	moyen	polyphage
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	100	25 ♀ 21	♂ ♀ 18-21	moyen	polyphage
<i>Psittacula krameri</i>	105	38	♂ 19-21 ♀ 18-21	fort et court	végétarien
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	150	45	♂ 75-85 ♀ 62-73	fort, long recourbé	polyphage
<i>Tockus nasutus</i>	160	50	♂ 86-100 ♀ 56-76	fort, long recourbé	polyphage

\* d'après Morel (1968)

\*\* longueur du corps + queue, d'après Serle & Morel (1988)

\*\*\* d'après Bannerman (1931-1949)

## MÉTHODES D'ÉTUDE

### OBSERVATION DES OISEAUX

Deux méthodes complémentaires ont été utilisées pour étudier l'activité des oiseaux frugivores. La première consistait pour deux observateurs ensemble, suivant à pied approximativement des rayons de 5 kms à partir de la parcelle expérimentale de Souilène, à recenser à l'aide de jumelles (10 × 40) les oiseaux

qui consommait des fruits et leur comportement au niveau des végétaux à fruits charnus. Les deux observateurs entrecoupaient leurs parcours d'arrêts d'1/2 h quand ils se trouvaient près d'un arbre portant des fruits (deuxième méthode). Tout oiseau repéré en train de manger un fruit était identifié, comptabilisé. On notait s'il sortait le fruit de son enveloppe (en pinçant celle-ci avec son bec), l'avalait sur place, ou s'il le décortiquait pour ne consommer que la pulpe. On notait aussi éventuellement la distance à laquelle l'oiseau transportait le fruit dans son bec et l'espèce ligneuse sur laquelle il se perchait après avoir quitté la plante porteuse de fruits.

Ces observations ont été effectuées 3 jours par mois, de juin 1993 à mai 1994, de 8 h à 12 h et de 15 h à 19 h (au total, 288 h d'observation). La période entre le lever du jour (6 h 30 environ) et 8 h était consacrée au comptage des oiseaux sur la parcelle expérimentale et à la récolte de leurs déjections (voir Tréca *et al.*, 1996). Cependant des observations complémentaires ont été effectuées de 6 h 30 à 8 h et de 12 h à 15 h, un jour par mois entre mai et novembre, quand les *Boscia* portent des fruits, afin de déterminer les rythmes d'activité des principales espèces d'oiseaux se nourrissant de fruits de *Boscia senegalensis* (Fig. 1).

#### TESTS DE GERMINATION DES GRAINES DE *BOSCIA SENEGALENSIS*

L'effet de la consommation des fruits par les oiseaux sur la germination des graines a été testé chez *Boscia senegalensis*, en comparant des lots :

- de fruits témoins : 30 fruits mûrs intacts, récoltés sur les mêmes arbres où se nourrissaient les oiseaux,
- de graines témoins : 30 fruits mûrs dont on a enlevé épicarpe et mésocarpe, c'est-à-dire l'enveloppe externe et la pulpe,
- et de graines provenant de fruits consommés par les oiseaux recueillies sur le terrain peu après qu'elles aient été régurgitées ou déféquées. Cette catégorie comprenait un lot de 30 graines régurgitées après digestion de la pulpe dans le gésier par *Lamprolornis chalybaeus*, un lot de 24 graines rejetées dans les excréments par *Colius macrourus* et un lot de 27 graines provenant de fruits consommés sans ingestion des graines par *Psittacula krameri*.

La taille des échantillons est faible en raison de la difficulté de recueillir des graines de fruits consommés par des oiseaux identifiés.

Toutes les semences testées ont été récoltées sur le terrain dans la deuxième quinzaine du mois de juillet. Séchées au soleil pendant une semaine, elles ont été mises dans des sachets en plastique ouverts et conservées à la température du laboratoire (25-30°C) avant les expériences de germination.

Les tests de germination ont été réalisés dans une étuve à germination, à 30°C et sous une photopériode de 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité, pendant 20 jours. Les semences furent mises en incubation sur du papier filtre imbibé d'eau à saturation, en boîtes de Pétri, au nombre maximum de 5 par boîte. Le suivi de la germination a été effectué quotidiennement.

Trois indices ont été utilisés pour comparer les résultats de germination (Côme, 1970 ; Debussche, 1985 ; Grouzis, 1988), en considérant une graine comme germée quand la pointe de la radicule perce les téguments :

- la *capacité de germination* : pourcentage de semences capables de germer dans les conditions de l'expérience,

- le *décal de germination* : temps nécessaire à la manifestation de la germination,
- la *vitesse de germination* : temps mis pour atteindre la germination de 50 % des graines testées.

Le test G et le test de Kolmogorov-Smirnov (Scherrer, 1984) ont été utilisés pour comparer les capacités et les vitesses de germination.

## RÉSULTATS

### MESURE DE LA RÉGÉNÉRATION DE *BOSCIA SENEGALENSIS* DANS LA PARCELLE EXPÉRIMENTALE

Un recensement en février 1994 (en saison sèche, quand les herbes se sont raréfiées) des levées de *Boscia senegalensis* dans la parcelle expérimentale de Souilène (1 ha enclos, donc sans influence du bétail) a donné les résultats suivants : 56 jeunes plants vivants (3-6 feuilles), dont 34 sous *Acacia raddiana*, 19 sous *Balanites aegyptiaca*, 0 sous *Boscia senegalensis* et 3 hors couvert des arbres. De plus 5 jeunes *Boscia* morts ont également été comptabilisés, 3 sous *Acacia* et 2 sous *Balanites*.

### PLACE DES FRUITS DE *BOSCIA* DANS LE RÉGIME ALIMENTAIRE DES OISEAUX

Parmi les espèces d'oiseaux qui se sont nourries de fruits de *Boscia senegalensis* assez régulièrement, les seules vraies frugivores sont :

1. — *Lybius vieilloti* (peu abondant dans la zone) qui ne se nourrit des fruits de *Boscia* que lorsque ceux de *Tapinanthus bangwensis* ne sont pas disponibles,
2. — *Psittacula krameri* qui mange des fruits de *Boscia senegalensis* et de *Ziziphus mauritiana* et des fleurs d'*Adansonia digitata*,
3. — *Colius macrourus* qui ingère les fruits de *Boscia senegalensis*, mais les délaisse dès que les premiers *Balanites aegyptiaca* mûrissent en juillet. A ce moment, *Colius* consomme aussi des fleurs de *Maerua crassifolia* et des bourgeons de *Balanites aegyptiaca*. La majorité des *Balanites* mûrissent cependant d'octobre à décembre, quand les fruits mûrs de *Boscia* sont en voie d'épuisement. *Colius macrourus* se nourrit alors sur les fruits de *Balanites* dont il consomme la pulpe uniquement. En janvier, il fait grande consommation de fruits de *Ziziphus mauritiana*, sans avaler les fruits entiers, pourtant de petite taille.

La plupart des autres oiseaux que nous avons vu consommer des fruits de *Boscia* sont des polyphages qui consomment également des Arthropodes et des graines diverses. *Spreo pulcher*, *Bubalornis albirostris* et *Lamprotornis chalybaeus* après avoir avalé quelques fruits, descendent au sol où ils chassent les insectes, puis retournent sur un *Boscia*. *Tockus nasutus* et *Tockus erythrorhynchus* se nourrissent aussi d'insectes (chenilles, criquets) qu'ils capturent sur le sol nu ou dans les herbes, parfois dans les arbres. Si *Spreo pulcher* se nourrit surtout au sol de graines de plantes herbacées en juin-juillet, il consomme aussi beaucoup des

fruits de *Boscia senegalensis* en mai-juin, un peu de juillet à septembre et davantage en novembre quand il recherche activement les derniers fruits.

#### RYTHMES D'ACTIVITÉ DES CONSOMMATEURS

La figure 1 montre les rythmes journaliers d'activités au niveau des *Boscia senegalensis*, déterminés pour 4 espèces d'oiseaux.

La fréquentation des *Boscia senegalensis* varie selon les heures de la journée, différemment selon les espèces d'oiseaux qui viennent consommer des fruits. Ainsi, *Colius macrourus* vient se nourrir de fruits de *Boscia* tôt le matin. Au contraire *Bubalornis albirostris* vient au milieu de la journée et tard le soir. *Lamprotornis chalybaeus* a un pic d'activité sur les *Boscia* en fin de matinée et *Spreo pulcher* y est présent toute la journée.

#### DISSÉMINATION DES GRAINES

Aucun des oiseaux que nous avons observés en train de consommer des fruits ne détruit les graines de *Boscia*. Lorsqu'un oiseau prend un fruit dans son bec, l'enveloppe (épicarpe) se rompt et le fruit qui n'est plus attaché à la branche peut être directement ingéré entier ou par petits morceaux de pulpe, ou encore transporté plus loin dans le bec. Les graines tombent sur le sol, après consommation de la pulpe du fruit, sur place ou après transport du fruit dans le bec à quelque distance. En cas d'ingestion, après digestion de la pulpe et transit partiel ou complet dans le tractus digestif des oiseaux, les graines seront régurgitées ou déféquées et tomberont également sur le sol, en principe loin du semencier puisque les oiseaux se sont déplacés entre temps. Le tableau IV quantifie les différents types de consommation des fruits de *Boscia* par les 7 espèces d'oiseaux qui en ont mangé le plus.

Parmi les principaux consommateurs de fruits de *Boscia*, certains consomment sur place la pulpe des fruits, par fragments, sans ingérer les graines qu'ils laissent tomber sous la couronne de la plante mère (23,8 % des observations). Il s'agit de *Bubalornis albirostris*, *Psittacula krameri* et *Spreo pulcher*. Ces espèces peuvent transporter à quelque distance le fruit dans le bec avant de consommer la pulpe (11,9 % des cas). D'autres ingèrent sur place (54,7 % des observations) ou après transport dans le bec (8,4 %) le fruit entier, les graines étant rejetées par la suite, soit par régurgitation (*Lamprotornis chalybaeus*, *Tockus nasutus* et *Tockus erythrorhynchus*), soit par défécation (*Colius macrourus*). Les 1,1 % restant concernent des fruits transportés dans le bec hors de vue des observateurs et qui ont donc pu être consommés soit par ingestion de la pulpe seulement, soit par ingestion du fruit entier.

En période de nidification, les *Tockus* peuvent aussi transporter dans le bec les fruits de *Boscia senegalensis* jusqu'à leur nid pour nourrir leur femelle ou leurs jeunes. Sous un nid de *Tockus erythrorhynchus* dans un baobab, nous avons ainsi compté 167 graines de *Boscia*, certaines ayant commencé à germer, sur une superficie inférieure à 0,5 m<sup>2</sup>.

On peut constater sur le tableau V qu'après avoir consommé des fruits de *Boscia senegalensis*, les oiseaux se posent environ 1,5 fois plus souvent sur les *Acacia* que sur les autres arbres. Les *Acacia* sont pourtant moins nombreux dans la zone d'étude que les *Balanites aegyptiaca* ou les *Boscia senegalensis* (27, 38 et

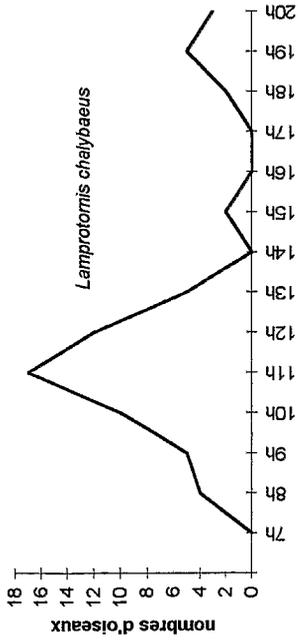
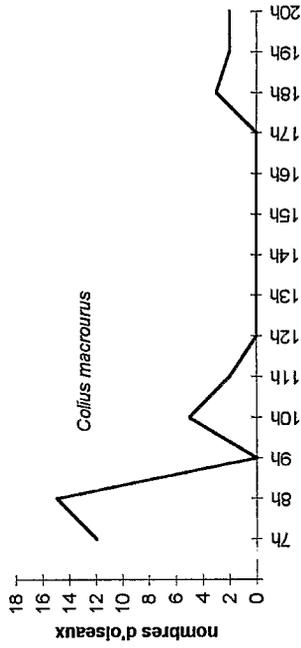
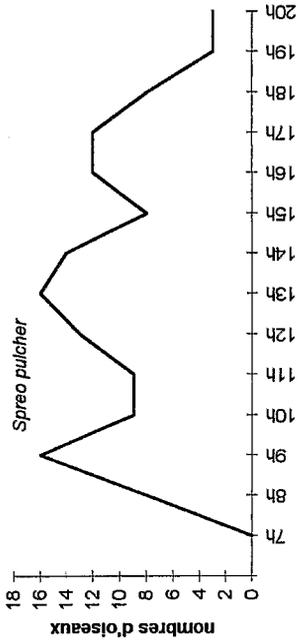


Figure 1. — Rythmes d'activités de 4 espèces d'oiseaux au niveau des *Boscia senegalensis* (moyennes des observations de mai à novembre).

TABLEAU IV

*Modalités de consommation des fruits de Boscia selon les espèces d'oiseaux. Nombre de fruits consommés, avec ou sans ingestion sur place ou transportés plus loin. La distance moyenne de transport ne concerne que les fruits transportés dans le bec à une distance visible (jusqu'à 120 m environ).*

	Pas d'ingestion, les graines tombent sur le sol			transport dans le bec hors de vue (>120 m)	ingestion		nombre moyen de fruits ingérés /oiseau /visite sur un <i>Boscia</i>	Nombre d'oiseaux ayant mangé des fruits
	sur place	après transport 1 à 120 m	distance moyenne de transport		sur place	après transport 1 à 120 m		
<i>Spreo pulcher</i>	64	30	28,5	4	46	21	1,2	168
<i>Colius macrourus</i>	0	0	—	0	56	1	3,9	41
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	0	1	20 m	0	93	12	4,0	67
<i>Bubalornis albirostris</i>	33	22	7,5 m	0	0	0	—	38
<i>Tockus nasutus</i>	0	0	—	0	33	3	3,6	15
<i>Psittacula krameri</i>	11	1	20 m	0	0	0	—	8
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	0	0	—	1	20	1	4,1	8
Pourcentages	23,8 %	11,9 %	—	1,1 %	54,7 %	8,4 %	—	—

TABLEAU V

*Fréquence d'utilisation des arbres sur lesquels les oiseaux vont se poser après avoir quitté le Boscia dont ils ont consommé des fruits.*

Oiseaux Arbres	<i>Acacia raddiana</i>	<i>Boscia senegalensis</i>	<i>Balanites aegyptiaca</i>	<i>Ziziphus mauritiana</i>	<i>Adansonia digitata</i>	<i>Maerua crassifolia</i>
<i>Spreo pulcher</i>	11	9	2	1	—	—
<i>Colius macrourus</i>	2	—	2	—	—	1
<i>Lamprotornis chalybaeus</i>	13	—	—	—	—	—
<i>Bubalornis albirostris</i>	1	5	—	—	—	—
<i>Tockus nasutus</i>	2	—	—	—	—	—
<i>Psittacula krameri</i>	1	—	—	—	1	—
<i>Tockus erythrorhynchus</i>	1	—	—	—	—	—
Total	31	14	4	1	1	1

54 individus/ha respectivement), mais sont plus grands et ont un meilleur recouvrement au sol (23,5 %, 12,5 % et 1,6 % respectivement). Il ne semble donc pas y avoir de préférence pour les *Acacia*, mais une utilisation par les oiseaux qui correspond à la disponibilité des branches d'*Acacia* comme perchoirs.

#### EFFET DE LA CONSOMMATION DES FRUITS DE *BOSCIA* SUR LA GERMINATION DES GRAINES

La figure 2 présente les courbes de germination des différents lots de semences de *Boscia senegalensis* lors de leur passage à l'étuve à germination. Les valeurs caractéristiques sont consignées dans le tableau VI.

Seulement 28 % des fruits témoins germent après un délai de 15 jours. Les graines témoins (fruits dont on a enlevé l'épicarpe et la pulpe) ont une capacité de germination de 73,3 % ; le délai de germination est court (3 jours). *Psittacula krameri* qui consomme une partie de la pulpe des fruits et laisse tomber les graines n'améliore pas significativement la capacité de germination (29,6 %) mais réduit le délai de germination qui n'est plus que de quatre jours.

*Colius macrourus*, chez qui les graines de *Boscia* effectuent un transit intestinal complet puisqu'elles seront finalement déféquées, augmente leur capacité de germination : 54,2 % des graines germent contre 28 % pour les fruits

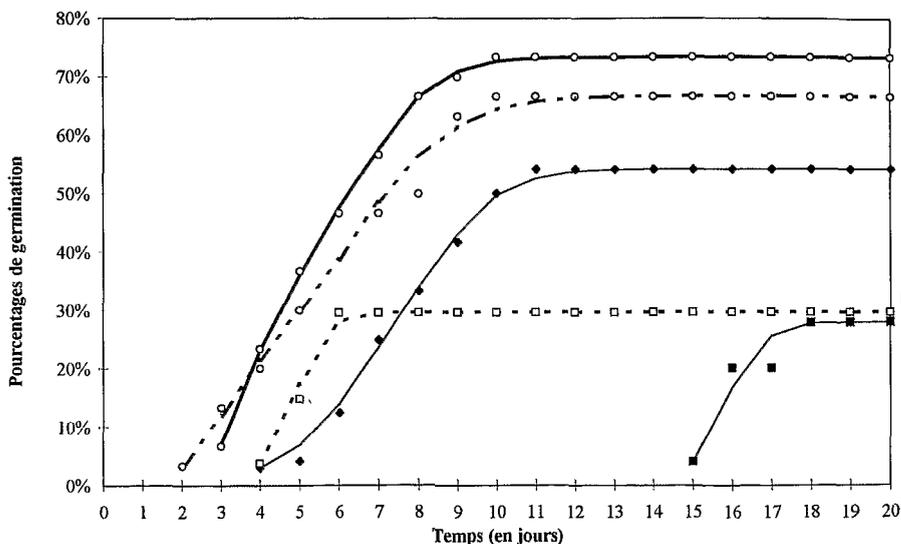


Figure 2. — Pourcentages de germination en fonction du temps des différents lots de semences de *Boscia senegalensis* et courbes d'ajustement.

a, fruits témoins (mûrs intacts, avec enveloppe) ; b, graines de fruits consommés par *Psittacula krameri* (ingestion d'une partie de la pulpe) ; c, graines ingérées et déféquées par *Colius macrourus* ; d, graines ingérées et régurgitées par *Lamprotornis chalybaeus* ; e, graines témoins (fruits mûrs dont on a enlevé l'épicarpe et pulpe).

TABLEAU VI

Capacité, vitesse et délai de germination des lots de semences de *Boscia senegalensis* provenant de fruits témoins, de fruits consommés par les oiseaux et de fruits dont on a retiré épicarpe et pulpe (graines témoins).

	fruits témoins (mûrs, intacts)	fruits décortiqués par <i>Psittacula krameri</i>	fruits ingérés et déféqués par <i>Colius macrourus</i>	fruits ingérés et régurgités par <i>Lamprotornis chalybaeus</i>	graines témoins (épicarpe et pulpe du fruit retirés manuellement)
Capacité de germination	28 %	29,6 %	54,2 %	66,7 %	73,3 %
Vitesse de germination	16 j	5 j	7,4 j	5,4 j	5,3 j
Délai de germination	15 j	4 j	4 j	2 j	3 j
Nombre de graines testées	30	27	24	30	30

témoins ( $P < 0,05$ ) ; de plus le délai de germination est raccourci puisqu'il passe de 15 j à 4 j ; la vitesse de germination est doublée par rapport aux fruits témoins.

*Lamprotornis chalybaeus* qui ingère et régurgite les graines de *Boscia* augmente encore plus la capacité de germination : 66,7 % contre 28 % des fruits témoins (différence significative,  $P < 0,005$ ). La capacité de germination des graines "traitées" par *Lamprotornis chalybaeus* atteint presque celle des graines témoins (73,3 %) ; la vitesse de germination est triplée par rapport aux fruits témoins (différence significative,  $P < 0,05$ ) et le délai de germination est raccourci à 2 jours seulement.

## DISCUSSION

Les savanes recouvrent environ 33 % du continent africain. La compréhension du fonctionnement de cet écosystème est donc d'une grande importance. Akpo (1993) a montré l'influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien et sur la régénération des ligneux. Il a calculé que 57,2 % des *Boscia senegalensis* se trouvaient sous le couvert d'*Acacia raddiana*. Il ajoute d'ailleurs que c'est *Acacia raddiana* qui offre le couvert le plus favorable à la régénération des ligneux, l'espèce la plus favorisée étant *Boscia senegalensis*. Enfin cet auteur note que l'on assiste au cours de l'évolution récente des savanes sahéliennes à l'extension de certaines espèces (*Balanites*, *Boscia*, *Calotropis*) aux dépens d'autres (*Acacia senegal*, *Commiphora africana*...). Notons avec Morel (1968) que les fruits de ces dernières espèces sont dédaignés par les oiseaux qui consomment au contraire les fruits de *Balanites* et de *Boscia*. Ceci ne sous-entend pas que les oiseaux soient les seuls acteurs du changement des paysages : les éléphants et les dromadaires, maintenant absents de

la zone, les bovins, ovins et caprins sont connus pour consommer les fruits d'*Acacia* et de *Balanites* dont ils disséminent les graines ou noyaux (Aubréville, 1950). L'homme exploite aussi, en particulier pour le bois, les grands arbres, souvent des *Acacia*. De plus *Boscia senegalensis* est une espèce pyrophile, donc résistante aux feux de brousse qui parcourent régulièrement les savanes africaines, et également bien adaptée aux conditions d'aridité qui se font de plus en plus contraignantes pour d'autres espèces ligneuses (Poupon & Bille, 1974).

Dans la présente étude, nous avons choisi *Boscia senegalensis*, espèce abondante aux fruits largement consommés par les oiseaux, mais très peu par les mammifères (Morel, 1968), pour approfondir le rôle que l'avifaune peut jouer sur la régénération d'une espèce ligneuse.

Les oiseaux ayant consommé des fruits de *Boscia* se perchent, après avoir quitté le semencier, 1,5 fois plus souvent sur un *Acacia* que sur tous les autres arbres réunis. Ce fait peut expliquer l'importance des levées de *Boscia* sous les *Acacia* : 34 sur 56 levées observées sur 1 ha enclos, soit 1,5 fois plus sous *Acacia* que sous tous les autres arbres ou même le sol hors couvert ligneux réunis. Mais on ne peut dire que les oiseaux frugivores en général préfèrent les *Acacia* comme perchoirs, puisque ceux-ci ont un recouvrement au sol 1,6 fois plus important que celui de tous les autres arbres réunis. *Colius macrourus*, par exemple, n'est pas gêné par les longues épines des *Balanites aegyptiaca* dont il aime consommer les fruits.

Ces recensements de levées de *Boscia* ont été effectués sur une parcelle protégée par une clôture grillagée pour éviter toute intervention des hommes ou de leur bétail. cependant même en dehors de la parcelle, le bétail n'a que très peu d'influence sur la dissémination des graines de *Boscia senegalensis*, car ne consommant pratiquement pas de fruits de cette espèce (Morel, 1968). Seuls quelques veaux mâchouillent parfois les feuilles ou les graines que les oiseaux ont laissé tomber. La pulpe des fruits de *Boscia* est pourtant très riche : 1 415 KJ contre 565 KJ pour les fruits de *Ziziphus mauritiana* ou 1 129 KJ pour la pulpe des fruits de *Balanites aegyptiaca*. Ils sont parfois consommés par les Peulhs (ethnie nomade du Sahel), en période de disette, mais après les avoir fait cuire deux fois et jeté l'eau de cuisson pour éliminer des substances toxiques ou amères (Poupon & Bille, 1974 ; Becker, 1983). Au Soudan également, les graines préparées par plusieurs cuissons ou trempage une semaine, avec changement de l'eau chaque jour, sont consommées par une grande partie de la population en cas de famine (Salih *et al.*, 1991).

*Boscia senegalensis* est considérée comme une espèce à caractère xérophile et héliophile (Berger *et al.*, sous presse). L'importance de la régénération sous couvert ligneux ne préjuge pas du devenir des plantules qui peuvent ensuite souffrir d'une mortalité importante (Herrera, 1985 ; Chapman & Chapman, 1996). Pourtant, si, à l'état adulte, cette espèce est plus fréquente hors couvert, Akpo (1993) a montré que la structure de la population suit une répartition bimodale, le deuxième mode (40 à 50 cm de circonférence à 30 cm du sol) représentant des spécimens sous ombrage, en majorité des individus âgés.

Ainsi les oiseaux jouent un rôle important dans la dissémination des semences de *Boscia senegalensis*. Par les fientes riches en azote et en phosphore qu'ils déposent préférentiellement sous les arbres (500 fois plus qu'hors couvert, Tréca *et al.*, 1996) et en particulier sous les *Acacia* (3 fois plus que sous *Balanites aegyptiaca*), les oiseaux de toutes espèces modifient les conditions édaphiques que rencontreront les graines disséminées et jouent donc également un rôle sur les

levées et leur devenir. Sur des sols sahéliens pauvres en azote et en phosphore (Penning de Vries & Djitèye, 1982), le dépôt des graines préférentiellement dans ces sites enrichis en fertilisants n'est donc peut-être pas autant le fait du hasard que ce que pensait Herrera (1985), mais plutôt d'un flux de graines orienté (Charles-Dominique, 1995). On ne peut cependant dans notre cas parler de coévolution, ou alors de coévolution diffuse au sens que lui donnent Herrera (1982), Wheelwright (1988), Erard *et al.* (1989) et Dorst (1995), puisque les graines de *Boscia* sont dispersées par des oiseaux polyphages principalement, le seul frugivore strict étant *Colius macrourus* qui préfère les fruits de *Balanites aegyptiaca*. De plus, les sites de dépôt des graines sont enrichis par de nombreuses espèces d'oiseaux et non seulement par celles qui disséminent les fruits.

Cependant, dans les conditions du nord Sénégal actuel, les graines de *Boscia* ne sont pas disséminées par les mammifères qui n'en consomment pas les fruits (ni par les grands mammifères ou le bétail, ni par les rongeurs, ni par les chauve-souris frugivores absentes de la zone), mais seulement par les oiseaux. Qu'en est-il ailleurs qu'au Sénégal ? Qu'en était-il autrefois au Sénégal puisque *Boscia senegalensis* fait partie des espèces qui prennent actuellement de l'importance dans les savanes sahéliennes, selon Akpo (1993) ? Gillon *et al.*, (1983) notaient qu'à Bandia, au centre Sénégal, les oiseaux ne consommaient pas (ou peu) de fruits de *Boscia senegalensis*. L'abondance autrefois d'autres fruits peut-être plus appétés pourrait être une explication. Morel (1968) note que de nombreux indices témoignent d'une végétation arborée bien plus riche dans un passé récent. La désertisation due à la sécheresse prolongée qui a sévi au Sahel ces vingt dernières années a modifié l'importance et la structure du peuplement ligneux : mortalité très élevée pour de nombreuses espèces ligneuses, mais seulement 20 % pour *Acacia senegal* réputé pour sa résistance aux conditions arides et moins de 3 % pour *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* (Rouchouse, 1996). La déforestation suite aux activités humaines (coupe d'arbres pour le bois, impact du bétail sur les jeunes plants, chèvres et moutons surtout) a également fortement réduit les nombres de grands arbres, donc de semenciers et de fruits, et les oiseaux peuvent avoir été contraints de consommer en plus grands nombres qu'auparavant les fruits de *Boscia senegalensis*. Mais d'autres hypothèses sont possibles. En particulier, on peut supposer qu'il faut une certaine abondance de fruits d'une espèce végétale (*Boscia senegalensis* en l'occurrence), pour qu'il soit rentable pour les oiseaux de les rechercher. Dans ce cas, l'impact des oiseaux sur le paysage se serait accéléré au fur et à mesure de l'augmentation du nombre de *Boscia* adultes.

Par ailleurs, il est possible que les oiseaux effectuent un choix dans la taille des fruits qu'ils ingèrent et disséminent au loin, comme l'ont montré pour d'autres espèces Herrera (1981), Wheelwright (1985) ou Barnea *et al.* (1992). Nous n'avons pas étudié s'il existait une différence dans les pourcentages de fruits consommés entre ceux qui n'ont qu'une seule graine et ceux qui en ont 3 ou 4. Cependant, les premiers *Boscia* à produire des fruits ont attiré davantage d'oiseaux que ceux, plus nombreux, qui se sont mis à produire par la suite : en moyenne, au cours d'observations devant un *Boscia* couvert de fruits, nous avons recensé 15 oiseaux par heure début mai, contre seulement 5 oiseaux par heure à la mi-juin. La taille du fruit doit être un obstacle à la consommation par les petites espèces : *Lybius vieilloti* laisse tomber tous les gros fruits de *Boscia* qu'il tente d'avaler. Un *Spreo pulcher* a aussi regurgité un fruit dans la seconde qui suivait son ingestion.

Mais le rôle des oiseaux ne s'arrête pas là puisque nous avons montré par des expériences de germination en laboratoire que la consommation par *Psittacula*

*krameri* de la pulpe du fruit de *Boscia* raccourcit le délai de germination de 15 à 4 jours. L'ingestion des fruits par *Colius macrourus* (transit complet avec défécation des graines) et *Lamprotornis chalybaeus* (transit partiel avec régurgitation) augmente significativement la capacité de germination des graines : 54 % et 67 % respectivement, contre 28 % pour les fruits témoins, et raccourcit significativement le délai de germination : 4 jours et 2 jours respectivement pour *Colius macrourus* et *Lamprotornis chalybaeus*, contre 15 jours pour les fruits témoins. Le raccourcissement du délai de germination peut être d'une grande importance dans une région où les pluies sont peu abondantes et peu fréquentes.

On peut enfin se poser la question de savoir, parmi les onze espèces d'oiseaux observées en train de consommer des fruits, si certaines d'entre elles peuvent jouer un rôle plus important que les autres sur la régénération de *Boscia senegalensis*. Au cours de nos observations, sur l'ensemble des fruits de *Boscia* consommés, *Lamprotornis chalybaeus* en a avalé 105. Ces fruits ingérés sont bien évidemment transportés loin de la plante mère, le temps de la digestion de la pulpe. *Spreo pulcher* a consommé davantage de fruits, mais souvent sur place. Il en a néanmoins ingéré 71 dont les graines seront donc disséminées au loin. *Colius macrourus* a ingéré 57 fruits. Par contre, *Psittacula krameri* a consommé sur place, sans ingestion, plus de 90 % des fruits de *Boscia*. Un seul a été transporté dans le bec à une vingtaine de mètres. Les données sont insuffisantes pour les autres espèces.

*Lamprotornis chalybaeus*, bien qu'ayant un régime polyphage et non frugivore strict, paraît donc être le disperseur le plus efficace. De plus, nous avons vu que ce sont les graines ayant effectué un transit partiel dans le tractus digestif de cet oiseau qui germent le mieux et le plus rapidement au laboratoire. Enfin, après avoir consommé des fruits de *Boscia*, cet oiseau allait toujours se percher sur un *Acacia*. S'il se perche également pour la nuit sur un *Acacia* dont le port de branches semble mieux lui convenir que celui de *Balanites* par exemple, il augmente encore les chances de levées et de survie des jeunes plants de *Boscia*, puisque les graines régurgitées tomberont en majorité sous cet arbre. *Spreo pulcher* est probablement un disséminateur non négligeable, car il ingère assez souvent les fruits de *Boscia*, mais nous n'avons pu trouver en juillet, lors de la récolte pour les expériences de germination en laboratoire, suffisamment de graines régurgitées par cet oiseau pour effectuer les tests de germination. Pour *Tockus erythrorhynchus*, la découverte de nombreuses graines dont certaines germaient ou étaient déjà au stade de plantules, juste sous un nid placé dans une cavité de baobab, prouve également l'importance de cette espèce sur la régénération de *Boscia senegalensis*.

## CONCLUSION

Les oiseaux jouent un rôle non négligeable dans la dissémination des graines de *Boscia senegalensis*, la régénération et même l'extension de cette espèce en savane sahélienne. L'impact des oiseaux consiste d'abord en une dissémination des graines plus ou moins lointaine selon les espèces d'oiseaux, par transport des fruits dans le bec ou par ingestion. La dissémination des graines à différentes distances de l'arbre parent permet à l'espèce végétale de se maintenir dans son secteur où les conditions de sa croissance sont réunies (mais en évitant la compétition directe avec le semencier) et, d'autre part, de tenter de coloniser des sites éloignés non encore occupés par l'espèce (hypothèses d'évitement et de colonisation, Howe & Smallwood, 1982).

Le comportement des oiseaux permet ensuite le dépôt des graines dans un site favorable à leur germination et à la survie des plantules, sous *Acacia* par exemple, qu'ils ont de plus enrichis en fertilisants par leurs fientes. Enfin la consommation de la pulpe du fruit par les oiseaux ou la digestion au cours d'un transit partiel ou total dans le tractus digestif entraîne une amélioration des indices de germination : raccourcissement des délais, augmentation de la capacité et de la vitesse de germination.

Les espèces d'oiseaux les plus efficaces sont des espèces à régime polyphage : *Lamprotornis chalybaeus*, *Spreo pulcher* et *Tockus erythrorhynchus*, et une espèce à régime végétarien, principalement frugivore, *Colius macrourus*.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Michel Grouzis, éco-physiologiste à l'ORSTOM, pour avoir mis à notre disposition sa station de terrain de Souilène et son étuve à germination, Gaston Pichon, bio-modélisateur à l'ORSTOM, pour ses conseils dans l'interprétation mathématique des données de germination, Christian Erard, et 2 « referees » anonymes pour leurs commentaires pertinents sur le manuscrit, ainsi que Mamadou Sakho et Papa Samba, techniciens de l'ORSTOM, pour leur précieuse aide au cours des observations de terrain.

## RÉSUMÉ

En savane sahélienne, *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. est l'espèce ligneuse qui se régénère le mieux, surtout sous le couvert des *Acacia*. Les oiseaux, mais pas les mammifères, consomment abondamment ses fruits et, sauf quand ils mangent la pulpe sur place, dispersent les graines soit par transport du fruit dans le bec soit par ingestion. Les graines sont alors régurgitées ou déféquées après digestion de la pulpe, sous le couvert des arbres où perchent les oiseaux, des *Acacia* dans 2/3 des cas, sites au préalable enrichis en fertilisants par les déjections de nombreux oiseaux.

Les expériences de germination en conditions contrôlées de différents lots de graines de *Boscia senegalensis* ont montré que le transit par le tractus digestif des oiseaux accroît la capacité et la vitesse de germination. *Lamprotornis chalybaeus* favorise plus la régénération de cette espèce que les autres oiseaux ayant consommé des fruits, en raison (1) d'un fort taux de consommation des fruits tout au long de la saison de fructification, (2) d'une dissémination des graines à plus grande distance, et (3) du fait que les graines régurgitées par cet oiseau bénéficient d'une plus grande augmentation de leurs capacité et vitesse de germination et d'un délai de germination plus court que celui des fruits consommés par les autres espèces d'oiseaux.

Parmi les autres espèces qui peuvent jouer un rôle important dans la régénération de *Boscia*, citons *Spreo pulcher*, *Tockus erythrorhynchus* et *Colius macrourus*

## SUMMARY

In a sahelian savana, *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. has the best regeneration level among ligneous species, specially under *Acacia* trees. Birds, but not

mammals, eat many fruits of *Boscia* and, excepted when eating the pulp on the spot, are efficient dispersers either by fruit transportation in the bill or by swallowing the whole fruit. The seeds will be regurgitated or defecated later on after the pulp has been digested, under cover of the trees where birds are roosting, of which 2/3 are *Acacia* trees. These deposition sites have already been enriched by birds' droppings.

Controlled germination tests of different sets of *Boscia senegalensis* seeds showed that passing through a bird digestive tract increases germination capacity and speed. *Lamprotornis chalybaeus* is more efficient than any other observed bird species, since it eats many *Boscia* fruits through the whole fructification season, disperses the seeds more away from parent trees and has the best results on increasing germination capacity and speed and shortening germination delay.

Other important species regarding *Boscia* regeneration are *Spreo pulcher*, *Tockus erythrorhynchus* and *Colius macrorourus*.

Key words : *Boscia senegalensis*, birds seed dispersal and germination, *Lamprotornis chalybaeus*, Ferlo, Sahel, Sénégal.

## RÉFÉRENCES

- AKPO, L.E. (1993). — *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien*. ORSTOM Ed., TDM, 93 F2, 174 p.
- AKPO, L.E. & GROUZIS, M. (1993). — Etude comparée de la phénologie de la végétation herbacée sous et hors couvert ligneux en milieu sahélien. *Whebbia*, 47 : 1-15.
- AKPO, L.E., GROUZIS, M. & LE HOUEROU H.N. (M.S.). — Effects of tree shelter on environmental factors in a sahelian savanna of West Africa (Ferlo, Senegal). *Agroforestry Systems*, (soumis).
- ANONYME (1991). — Les oiseaux disséminateurs, ils sont les acteurs du changement des paysages. *Pour la Science*, 170 : 34-35.
- AUBRÉVILLE, A. (1950). — *Flore forestière soudano guinéenne*, AOF-Cameroun-AEF. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, 523 p.
- AUGSPURGER, C.K. (1983a). — Offspring recruitment around tropical trees : changes in cohort distance with time. *Oikos*, 40 : 189-196.
- AUGSPURGER, C.K. (1983b). — Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*, 71 : 759-771.
- AUGSPURGER, C.K. (1984). — Seedling survival of tropical tree species : interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65 : 1705-1712.
- BANNERMAN, D.A. (1931-1949). — *The Birds of Tropical West Africa*. The Crown Agents for the Colonies, London. 1931, vol II, 428 p., 1933, vol III, 487 p., 1948, vol. VI, 364 p., 1949, vol VII, 413 p.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1990). — Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, 57 : 222-228.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1991). — Does ingestion by birds affect seed germination ? *Func. Ecol.*, 5 : 394-402.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1992). — Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica*, 13 : 209-219.
- BECKER, B. (1983). — The contribution of wild plants to human nutrition in the Ferlo (Northern Senegal). *Agroforestry Systems*, 1 : 257-267.
- BELSKY, A.J., AMUNDSON, R.G., DUXBURY, J.M., RIHA, S.J., ALI, A.R. & MWONGA, S.M. (1989). — The effects of trees on their physical-chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology*, 26 : 1005-1024.
- BERGER A., GROUZIS M. & FOURNIER C. (sous presse). — The water status of six woody species coexisting in the Sahel (Ferlo, Senegal) *Journal of Tropical Ecology*.
- BERHAUT, J. (1954). — *Flore du Sénégal. Brousse et Jardins (Savanes de l'Afrique occidentale)*. Clairafrique, Dakar. 300 p.

- BUSTAMANTE, R.O., SIMONETTI, J.A. & MELLA, J.E. (1992). — Are foxes legitimate and efficient seed dispersers ? A field test. *Acta Oecol. Oecol. Plant.*, 13 : 203-208.
- CHAPMAN, C.A. & CHAPMAN, L.J. (1996). — Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of Tropical Ecology*, 12 : 491-504.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1995). — Interactions plantes-animaux frugivores, conséquences sur la dissémination des graines et la régénération forestière. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 50 : 223-235.
- CÔME, D. (1970). — *Les obstacles à la germination*. Monographie de Physiologie Végétale, (6), Paris, Masson et Cie, 162 p.
- DEBUSSCHE, M. (1985). — Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecol. Oecol. Plant.*, 6 : 365-374.
- DEBUSSCHE, M. & ISENMANN, P. (1983). — Consommation des fruits chez quelques espèces de Fauvettes méditerranéennes (*Sylvia melanocephala*, *S. cantillans*, *S. hortensis*, *S. undata*). *Alda*, 51 : 302-308.
- DEBUSSCHE, M., LEPART, J. & MOLINA, J. (1985). — La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux : rôle de la structure de la végétation et l'impact sur la succession méditerranéenne. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.*, 6 : 65-80.
- DORST, J. (1985). — *Les oiseaux ne sont pas tombés du Ciel*. Ed. Jean-Pierre de Monza, Paris, 376 p.
- DOS-REIS, N.R. & GUILLAUMET, J.-L. (1983). — Les chauves-souris frugivores de la région de Manaus et leur rôle dans la dissémination des espèces végétales. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 38 : 147-169.
- DOWSETT-LEMAIRE, F. (1988). — Fruit choice and seed dissemination by birds and animals in the evergreen forests of upland Malawi. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 43 : 251-281.
- ERARD, C. & THÉRY, M. (1994). — Frugivorie et ornithochorie en forêt guyanaise : l'exemple des grands oiseaux terrestres et de la Pénélope marail. *Alda*, 62 : 27-31.
- ERARD, C., THÉRY, M. & SABATIER, D. (1989). — Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane française. Relations avec la frugivorie et la zoochorie. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44 : 47-74.
- FIGUEIREDO, R.A. DE (1993). — Ingestion of *Ficus enormis* seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil : effects on seed germination. *Journal of Tropical Ecology*, 9 : 541-543.
- FIGUEIREDO, R.A. DE & PERIN, E. (1995). — Germination ecology of *Ficus luschnathiana* drupelets after bird and bat ingestion. *Acta Oecologica*, 16 : 71-75.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.M., EMMONS, L., FEER, F., HECKESTWEILLER, P., MOUNGASI, A., QURIS, R. & SOURD, C. (1985). — Coadaptation entre rythme de fructification et frugivorie en forêt tropicale humide du Gabon : mythe ou réalité ? *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 40 : 405-429.
- GAUTIER-HION, A., DUPLANTIER, J.-M., QURIS, R., FEER, F., SOURD, C., DECOUX, J.-P., DUBOST, G., EMMONS, L., ERARD, C., HECKESTWEILLER, P., MOUNGASI, A., ROUSSILHON, C. & THIOLLAY, J.-M. (1985). — Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65 : 324-337.
- GEORGIADIS, N.J. (1989). — Microhabitat variation in an African savanna : effects of woody cover and herbivores in Kenya. *Journal of Tropical Ecology*, 5 : 93-108.
- GILLON, D., ADAM, F., HUBERT, B. & KAHLEM, G. (1983). — Production et consommation de graines en milieu sahélo-soudanien au Sénégal : bilan général. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 38 : 3-35.
- GROUZIS, M. (1988). — *Structure, productivité et dynamique des écosystèmes écologiques sahéliens (Mare d'Ousi, Burkina Fasso)* Etudes et thèses. ORSTOM, ed. : 336 p.
- GROUZIS, M. & AKPO, L.E. (sous presse). — The influence of tree cover on herbaceous above- and below-ground phytomass in the Sahelian zone of Senegal. *Journal of Arid Environments*.
- GUITIAN, J. & FUENTES, M. (1992). — Reproductive biology of *Crataegus monogyna* in northwestern Spain. *Acta Oecologica*, 13 : 3-11.
- HERNANDEZ, A. (1993a). — The role of birds and mammals in the dispersal ecology of *Rhamnus alpinus* (Rhamnaceae) in the Cantabrian Mountains. *Folia Zoologica*, 42 : 105-109.
- HERNANDEZ, A. (1993b). — Variación temporal en el consumo de frutos de arraclan (*Frangula almus*) por aves en el valle del río torio (Cordillera Cantábrica, no de España). *Ardeola*, 40 : 21-26.
- HERRERA, C.M. (1982). — Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants avian dispersers. *Ecology*, 63 : 773-795.
- HERRERA, C.M. (1985). — Fruit variation and competition for dispersers in natural population of *Smilax aspera*. *Oikos*, 36 : 51-58.
- HERRERA, C.M. (1985). — Determinants of plant-animal coevolution : the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 44 : 132-141.
- HLADIK, A. & HLADIK, C.M. (1969). — Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Terre et Vie*, 23 : 25-117.
- HOWE, H.F. & PRIMACK, R.B. (1975). — Differential seed dispersal by bird of the tree *Casuarina nitida* (Flacourthiaceae). *Biotropica*, 7 : 278-283.

- HOWE, H.F., SCHUPP, E.W. & WESTLEY, L.C. (1985). — Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66 : 781-791.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 201-228.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U.N. (1990). — The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology*, 78 : 56-65.
- JANZEN, D.H., (1981). — *Ficus ovalis* seed predation by an orange-chinned parakeet (*Brotoeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk*, 98 : 841-844.
- JORDANO, P. (1992). — Fruits and frugivory, p. 105-156, in M. FENNER (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- LEBRETON, P. (1993). — Avifaunes séminifères en milieu ligneux subméditerranéen. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 118 : 277-286.
- LE HOUEROU, H.N. (1989). — *The grazing land ecosystems of the African Sahel*. Ecological Studies 75, Springer-Verlag, Berlin, 282 p.
- LEMEN, C. (1981). — Elm trees and elm leaf beetles : patterns of herbivory. *Oikos*, 36 : 65-67.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. (1986). — An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, 2 : 113-126.
- LIVINGSTON, R.B. (1972). — Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology*, 53 : 1141-1147.
- MC KEY, D. (1975). — The ecology of coevolved dispersal systems. p. 159-191. In L.E. GILBERT & P.H. RAVEN (eds). *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin.
- MIDYA, S. & BRAHMACHARY, R.L. (1991). — The effect of birds upon germination of banyan (*Ficus bengalensis*) seeds. *Journal of Tropical Ecology*, 7 : 537-538.
- MOREL, G.J. (1968). — *Contribution à la synécologie des oiseaux du Sahel sénégalais*, Mémoire ORSTOM (29), 179 p.
- MURRAY, K.G. (1988). — Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 58 : 271-298.
- MURRAY, K.G., RUSSELL, S., PICONE, C.M., WINNETT-MURRAY, K., SHERWOOD, W. & KUHLMANN, M.L. (1994). — Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores : consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 75 : 989-994.
- PENNING DE VRIES, F.W. T. & DJITÈRE, M.A. (1982). — *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, 525 p.
- POULET, A.R. (1972). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : les mammifères. *Terre et Vie*, 26 : 440-472.
- POUPON, H. (1979). — Etude de la phénologie de la strate ligneuse de Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bull. IFAN*, 41 (A) : 43-85 + 6 p. annexes.
- POUPON, H. (1980). — *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal*. Travaux et Documents, ORSTOM, 351 p.
- POUPON, H. & BILLE J.C. (1974). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la strate ligneuse. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 28 : 49-75.
- PUIG, H., FORGET, P.M. & SIST, P. (1989). — Dissémination et régénération de quelques arbres en forêt tropicale guyanaise. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 136, *Actual. bot.*, (3/4) : 119-131.
- ROCHETEAU, A. (1994). — *Données météorologiques-Saison 1993-1994 - Station de Souilène*. Rapp. multigr., Orstom Ecologie, Dakar.
- ROUCHOUSE, C. (1996). — La zone aride : de la rigueur géographique à une recherche performante. *Sécheresse*, 7 : 4-5.
- SALIH, O.M., NOUR, A.M. & HARPER, D.B. (1991). — Chemical and Nutritional Composition of Two Famine Food Sources Used in Sudan, Mukheit (*Boscia senegalensis*) and Maikah (*Dobera roxburghi*). *J. Sci. Food Agric.*, 57 : 367-377.
- SCHERRER, B. (1984). — *Biostatistiques*. Gaëtan Morin, Québec, 850 p.
- SERLE, W. & MOREL, G.J. (1988). — *Les Oiseaux de l'ouest africain*. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 331 p.
- SMITH, A. (1975). — Invasion and cecis of birds-disseminated woody plants in a temperate forest sere. *Ecology*, 56 : 19-34.
- SNOW, D.W. (1971). — Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113 : 194-202.
- SNOW, B.K. & SNOW, D.W. (1988). — *Birds and berries*, Poyser, Calton, UK.

- THÉRY, M. (1989). — Consommation des fruits et dissémination des graines par le Merle noir (*Turdus merula* L.) en zone périurbaine sous climat tempéré. *Acta Oecologica. Oecol. Applic.*, 10 : 271-285.
- THÉRY, M., ERARD, C. & SABATIER, D. (1992). — Les fruits dans le régime alimentaire de *Penelope marail* (Aves, Cracidae) en forêt guyanaise : frugivorie stricte et sélective ? *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 47 : 383-401.
- THÉRY, M. & LARPIN, D. (1993). — Seed dispersal and vegetation dynamics at a cock-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 9 : 109-116.
- TRÉCA, B., TAMBA, S., AKPO, L.E. & GROUZIS, M. (1996). — Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du nord Sénégal. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 51 : 359-373.
- VAN DER PIJL, L. (1982). — *Principles of dispersal in higher plants*. Springer, Berlin-Heidelberg, New York.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1985). — Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, 66 (3) : 808-818.
- WHEELWRIGHT, N.T. (1988). — Four constraints in coevolution between fruit-eating birds and fruiting plants : a tropical case history. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 19 : 827-845.