

Phénologie comparée d'*Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara

M. DIOUF
M. S. ZAAFOURI



Résumé

Des observations relatives à la phénologie d'*Acacia raddiana* ont été réalisées dans deux stations du Sénégal et de la Tunisie, afin de caractériser la variabilité d'amplitude et de position dans le temps des phénophases de ce taxon en fonction des conditions édapho-climatiques.

Au Sénégal, malgré l'importance de variations intersites et interannuelles pour un même site, les résultats obtenus ont montré que le cycle phénologique de cette espèce est centré sur la saison des pluies. Il semble être en rapport étroit avec les réserves hydriques du sol, à l'exception de l'installation de la phase de feuillaison qui serait liée à un phénomène d'ajustement osmotique.

En Tunisie, la réalisation des phases, notamment la floraison et la fructification, s'effectue en période sèche d'été. L'espèce semble garder ici un cycle à caractère tropical, qui serait imputable à un rythme endogène à déterminisme thermique. En effet, le bas niveau des réserves hydriques au cours de la période estivale et l'important déséquilibre observé entre le sol et la plante ne plaident pas en faveur de l'influence des réserves hydriques du sol. Un enracinement profond de cette espèce permettant l'accès à la nappe phréatique a toutefois été évoqué. Par ailleurs, une précocité significative des populations nord-sahariennes pour les phases de floraison et de fructification a été mise en évidence.

Mots-clés :

PHÉNOPHASE, FEUILLAISSON, FLORAISON, FRUCTIFICATION, HUMIDITÉ RELATIVE, TEMPÉRATURE, PLUVIOSITÉ, RÉSERVE HYDRIQUE DU SOL.

Abstract

Observations on the phenology of *Acacia raddiana* have been conducted in two stations in Tunisia (North Sahara) and Senegal (South Sahara) in order to characterize this taxon's variability of range and localisation in phenophase period according to edapho-climatic conditions among factors influencing plant phenology.

Despite the importance of the intersite and inter-annual variations for the same site, our results show that the phenological cycle of this Senegalese species focuses on the rainy season. There appears to be some close links with the soil water reserves, except for the coming of the leafing stage which would be related to some osmotic adjustment phenomenon. In Tunisia, the completion of the flowering and fruit-bearing stages in particular, takes place during the dry summer period. The species seems here to keep a tropical type feature which might be attributed to an endogenous thermo-determinism rhythm. Indeed, the low-level of the water reserves during the summer period and the significant imbalance noticed between the soil and the plant do not speak for the influence of water reserves in the soil. The deep roots of the species which help access to underground water have been nevertheless referred to.

Besides, we have highlighted a significant precociousness of north-Sahara populations for the flowering and fruit-bearing stages.

Keywords:

PHENOPHASE, LEAFING, FLOWERING, FRUIT-BEARING PERIOD, RELATIVE MOISTURE, TEMPERATURE, RAINFALL, SOIL WATER RESERVES.

Introduction

Dans les zones semi-arides, la végétation spontanée constitue la base de l'alimentation des troupeaux. Les espèces ligneuses vivaces présentent une phase végétative plus longue que celle des espèces annuelles. Par ailleurs, les espèces ligneuses ont pour l'alimentation animale un intérêt majeur en raison de la quantité (LE HOUÉROU, 1980) et de la qualité fourragère de leur production (BILLE, 1977 ; LE HOUÉROU, 1980).

Au Sénégal, GROUZIS *et al.* (1997) ont montré en ce qui concerne les légumineuses que les herbacées pérennes dominent dans les zones méridionales, où les conditions hydriques sont les plus favorables. Dans les zones plus sèches du Nord, ce sont les phanérophytes microphylles qui sont les plus fréquents avec notamment les espèces du genre *Acacia*.

Pour la zone tropicale sèche surtout, les travaux sur la phénologie de ces espèces ligneuses sont encore peu nombreux (POUPON, 1979, 1980 ; AKPO, 1993 ; DIOUF, 1996 pour le Sénégal, TRAORÉ, 1978 ; NEBOUT *et* TOUTAIN, 1978 ; GROUZIS *et* SICOT, 1980 ; GROUZIS, 1993 pour le Burkina Faso).

La présente étude comparative menée conjointement en Tunisie (Nord-Sahara) et au Sénégal (Sud-Sahara) concerne *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, légumineuse ligneuse arborée commune aux deux zones et dont l'intérêt pour les populations n'est plus à démontrer (Le Floc'h et Grouzis, cet ouvrage)¹. Signalons seulement qu'elle fournit des ressources appréciables à l'économie rurale du fait de ses multiples usages : fourrage d'appoint, arbre de couverture, amélioration de la fertilité du sol par fixation biologique de l'azote. Si certaines caractéristiques sont connues, par exemple le fait que *Acacia raddiana* est une espèce à feuillage partiellement ou complètement caduque au cours de l'année, il faut cependant reconnaître que peu de travaux ont été consacrés à l'étude détaillée du cycle biologique annuel de ce taxon. Les guides et monographies réalisés pour les diverses espèces d'*Acacia* (MILTON, 1987 ; ROSS, 1979) ne fournissent que des informations fragmentaires à propos de leur cycle biologique.

AUBRÉVILLE (1950) puis HALEVY et ORSHAN (1973) ont donné des indications sommaires, situant l'apparition des premières feuilles juste avant les premières pluies. HALEVY et ORSHAN (1973) rapportent qu'en Israël (déserts du Sinai et du Négev), et contrairement au Sahel africain d'où elle serait originaire, le cycle biologique de cette espèce n'est pas en harmonie avec les conditions climatiques. Ils soulignent notamment une perte partielle de 40 à 50 % du feuillage au mois de juillet de chaque année, indépendamment des conditions d'alimentation hydrique. Les mêmes auteurs situent la feuillaison dans la période de fin juillet à novembre, et le début de la fructification fin octobre-début novembre. Ces auteurs suggèrent aussi l'existence d'un rythme endogène de développement qui serait relique des conditions climatiques de l'aire africaine d'origine de ce taxon. Ils pensent que ce rythme est d'ailleurs tempéré par la pluviométrie annuelle et les autres facteurs du site. D'après des études de NONGONIERMA (1979) dans le Nord-Sénégal, la feuillaison de ce taxon débute en mars et une défeuillaison a lieu au mois de février de chaque année ; alors que la floraison débute en avril et la fructification en novembre.

Le présent travail a pour objectif de caractériser la variabilité d'amplitude et de position dans le temps des diverses étapes du développement (phénophases) de ce taxon en relation avec les conditions environnementales très contrastées du Sénégal et de la Tunisie.

Matériel et méthodes

Cadre de l'étude

Cette étude a été réalisée dans les stations de Souilène (16° 21' N, 15° 26' W) et Dahra (15° 21' N, 15° 26' W) pour le Sénégal, toutes deux situées sous climat

1. « *Acacia raddiana*, un arbre des zones arides à usages multiples ». In Grouzis M., Le Floc'h E., éd. : *Un arbre au désert*, *Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 21-58.

tropical sec (LE HOUÉROU, 1989) caractérisé par deux saisons bien distinctes : une saison humide avec des pluies concentrées sur une période de trois à quatre mois, et une saison sèche de huit à neuf mois. La pluviosité annuelle moyenne est respectivement de 280 mm et 445 mm à Souilène et Dahra.

En Tunisie, la station de Haddej (9° 38' N, 34° 30' E) est située dans la portion dite de Réserve Haddej du Parc national du Bou Hedma. Le site de Belkhir est implanté un peu plus au sud et se trouve séparé de Haddej par la barrière montagneuse du Chamsi-Belkhir. Les deux sites sont ici sous climat méditerranéen aride inférieur (100 à 200 mm de pluviométrie annuelle) à hivers froids à doux. Les principales caractéristiques écologiques des sites d'étude ont déjà été indiquées (Pontanier et al., cet ouvrage)².

Méthodes de suivi et d'échantillonnage

Le principe du suivi phénologique est de déterminer, pour un site donné et caractérisé, le déroulement temporel moyen de développement (apparition, épanouissement, déclin) des individus du taxon, par des observations à diverses dates. Ces observations concernent plus spécialement le développement d'organes tels que feuilles, fleurs et fruits.

Dans nos situations, un échantillonnage stratifié a été réalisé à partir de l'établissement de la structure démographique de la population des différentes stations en fonction des classes de diamètre. Cet échantillonnage a été effectué selon la méthode de GROUZIS (1993), en tenant compte des exigences de FRANKIE et al. (1974). Sur la base des structures reconnues de chacune des populations décrites dans Pontanier et al. (cf. note 2), un échantillon composé de vingt (20), de quarante-deux (42) et de trente-deux (32) individus a été choisi respectivement dans les deux stations du Nord, le site de Souilène et celui de Dahra.

Fréquence des observations et caractérisation phénologique

Les observations ont été effectuées en moyenne tous les 15 jours en saison pluvieuse et tous les mois en saison sèche. Pour la caractérisation phénologique, les stades repères retenus sont ceux proposés par GROUZIS et SICOT (1980).

- Pour la phase feuillaison :
 - V1 : gonflement des bourgeons, pas de feuilles développées ;
 - V2 : bourgeons foliaires + feuilles épanouies (plus de 10 % et moins de 50 % des rameaux de l'individu) ;
 - V3 : feuilles en majorité épanouies ;
 - V4 : feuilles vertes + feuilles sèches ou ayant changé de couleur (plus de 10 % et moins de 50 %) ;

2. « Écologie et régime hydrique de deux formations à *Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara (Tunisie, Sénégal) ». In Grouzis M., Le Floch E., éd. : *Un arbre au désert, Acacia raddiana*. Paris, IRD Éditions, 2003 : 79-101.

–V5 : plus de 50 % des rameaux de l'individu ont des feuilles sèches ; chute des feuilles. Ce stade est difficile à situer parce que selon l'espèce, il peut couvrir plusieurs mois.

• Pour la phase floraison :

- f1 : bourgeons floraux uniquement ;
- f2 : bourgeons floraux et fleurs épanouies (plus de 10 % et moins de 50 %) ;
- f3 : plus de 50 % des rameaux portent des fleurs épanouies ;
- f4 : fleurs épanouies + fleurs sèches (plus de 10 % et moins de 50 %) ;
- f5 : fleurs sèches en majorité ; chute des pièces florales.

• Pour la phase fructification :

- F1 : nouaison ;
- F2 : phase d'évolution du fruit jusqu'à sa taille normale ;
- F3 : maturité du fruit ;
- F4 : fruit mûr + début de dissémination (ouverture des gousses, ou chute des fruits) ;
- F5 : fruit entièrement sec et chute.

Le spectre phénologique est construit par calcul pour chaque date d'observation des fréquences au sein de la population, des individus en phase de feuillaison (V %), de floraison (f %) et de fructification (F %) (GROUZIS et SICOT, 1980). La relation suivante a été utilisée :

$$P (\%) = (n/N) * 100$$

dans laquelle P (%) indique le pourcentage d'individus d'un site présents aux diverses phases de feuillaison (V), de floraison (f) ou de fructification (F), n le nombre d'individus présents à chacune des phases et N l'effectif de la population.

Une phase de développement est considérée comme étant atteinte pour un individu lorsqu'il présente l'un des 3 stades suivants : 2, 3 et 4. Les stades 1 et 5 marquent respectivement l'installation et la fin des phases. C'est sur cette base que le spectre phénologique d'*Acacia raddiana* pour les différentes stations nord et sud a été établi.

Les observations ont été réalisées pendant les périodes respectives de juin 1993 à juillet 1994 pour les sites tunisiens et de juin 1993 à octobre 1994 pour les stations sénégalaises.

Suivi des paramètres édapho-climatiques

Les paramètres microclimatiques (pluviosité, humidité relative de l'air, vitesse du vent, température de l'air et du sol, rayonnement global) ont été suivis à l'aide de stations météorologiques automatisées.

L'humidité volumique du sol a été déterminée périodiquement par la méthode neutronique selon le protocole décrit par Pontanier *et al.* (cf. note 2)

Résultats

Évolution de la phénologie au sud du Sahara

Les figures 1 et 2 présentent les spectres phénologiques en relation avec les variations de certains facteurs du milieu (réserve hydrique du sol, température et humidité relative de l'air, pluviométrie).

Au niveau de la station de Dahra, des totaux pluviométriques de 303 mm et 250 mm ont été enregistrés respectivement en 1993 et 1994, avec une répartition unimodale. Il apparaît également que les variations de l'humidité relative décadaire moyenne sont corrélées aux variations saisonnières de la pluviosité (fig. 1a). On peut noter que les humidités relatives maximales (80 % en moyenne) sont obtenues à la mi-septembre alors que les minimales (20 %) sont atteintes entre mi-décembre et mi-mai.

Par ailleurs, les fluctuations de la réserve hydrique du sol (fig. 1c) reflètent bien les variations des précipitations. Ainsi, en 1993, on enregistre une augmentation du stock hydrique du sol à partir du 27 août, ce qui correspond à 38 % (115 mm) de précipitations effectives. Le maximum de la réserve hydrique du sol est atteint vers le 9 septembre et un retour à la réserve minimale de saison sèche est observé dès le 5 novembre. À la mi-août 1994, la réserve maximale a connu son niveau le plus bas de la période d'observation et ce en raison de la pluviosité (250 mm) plus faible que les autres années.

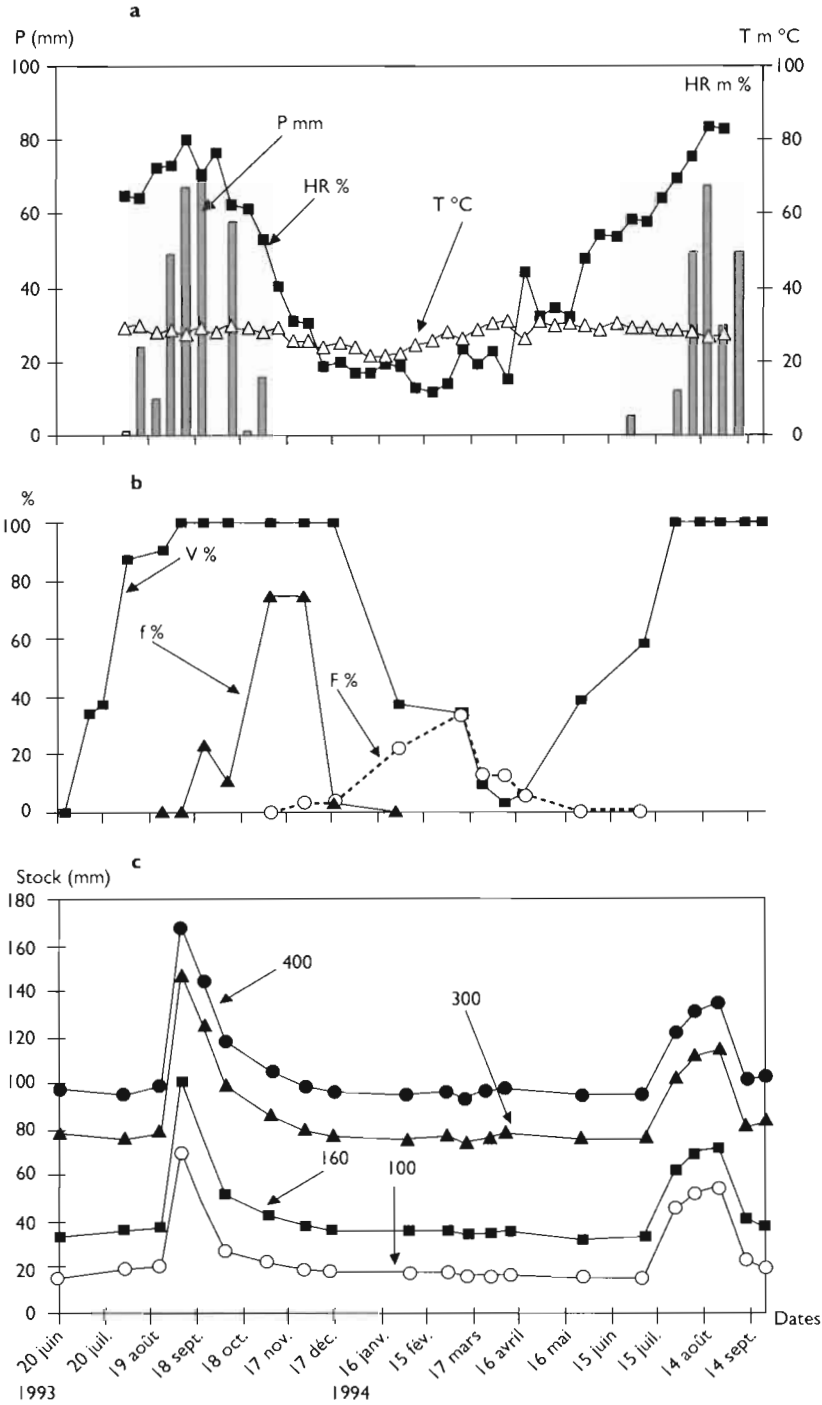
L'observation du spectre phénologique à Dahra (fig. 2b) permet de situer l'installation de la phase de feuillaison entre la 3^e décennie de juin (22/06) et la 1^{re} décennie de juillet (8/07). La feuillaison a atteint son maximum au cours de la 1^{re} décennie de septembre (7/09) avec un maintien jusqu'à la mi-décembre et au cours de la 3^e décennie de juillet (27/07) respectivement en 1993 et en 1994.

On note une période de chute partielle des feuilles à partir de la 1^{re} décennie de janvier. Cette défeuillaison se poursuit jusqu'à la 2^e décennie d'avril, date à laquelle moins de 5 % des individus de la population portent encore leurs feuilles. En 1994, la mise en place de la nouvelle feuillaison a eu lieu en saison sèche avec un taux de feuillaison de 40 % dès la mi-mai. L'apparition des nouvelles feuilles a donc été plus hâtive en 1994 qu'en 1993, où les premières feuilles ne sont apparues qu'à partir de la 1^{re} décennie de juillet.

La floraison qui présente un certain décalage par rapport à la feuillaison a eu lieu, en 1993, à partir de la 2^e décennie de septembre et n'avait toujours pas débuté au cours de la 2^e décennie de septembre en 1994. Le maximum de 75 % de floraison obtenu à partir de la 1^{re} décennie de novembre se maintient jusqu'à la 2^e décennie de décembre 1993, date à partir de laquelle elle retombe rapidement à zéro. Cette phase a ainsi duré 114 jours en 1993. On peut également signaler une coulure survenue suite à la phase sèche (déficit pluviométrique) enregistrée pendant la 2^e décennie de septembre, et qui s'est traduite par une importante chute de fleurs.

Pour la fructification, il ressort que l'apparition des premiers fruits, qui se situe vers la mi-novembre, coïncide avec le pic de la floraison. Le pic de fructification (mais

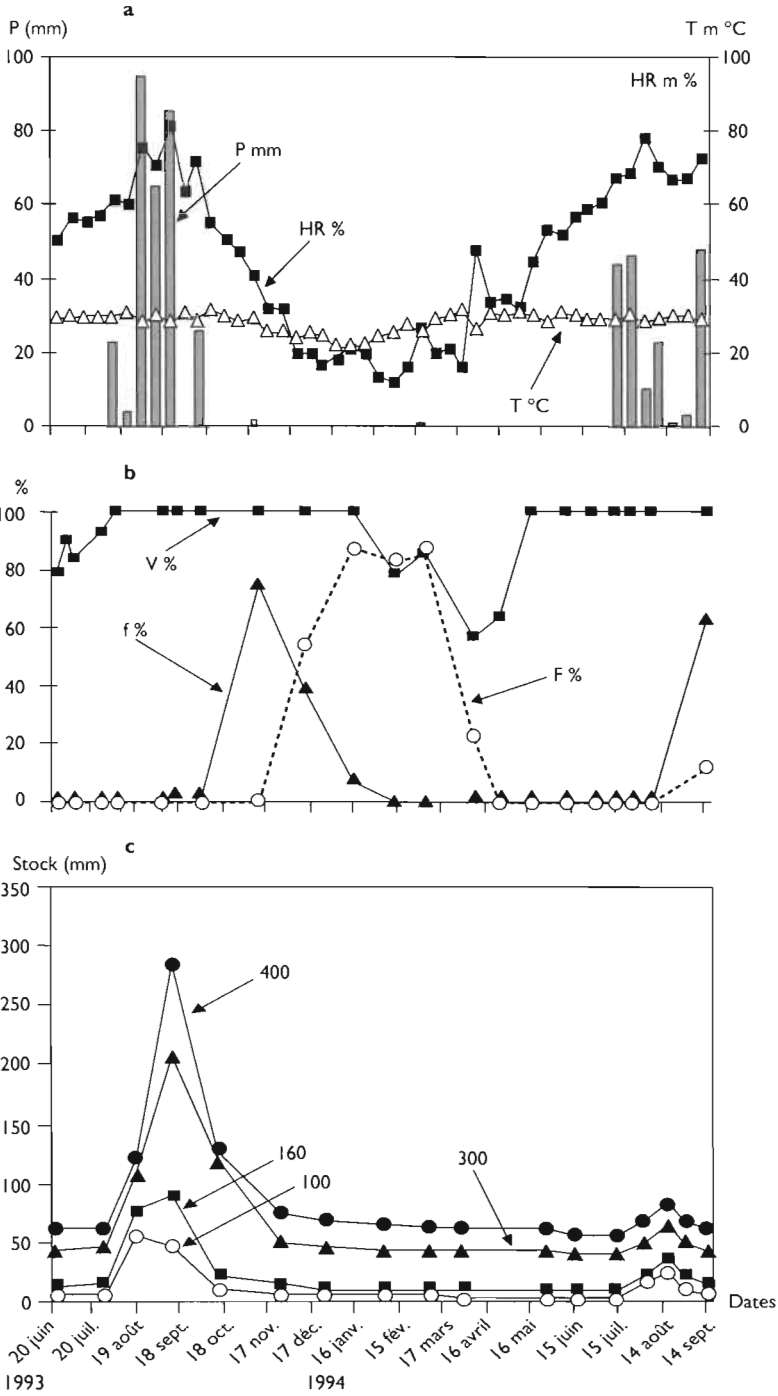
Phénologie comparée d'*Acacia raddiana*
au nord et au sud du Sahara



▽ Fig. 1

Spectre phénologique d'*Acacia raddiana* à Dahra et variations de certains facteurs du milieu.
Moyenne décadaire de l'humidité relative (HR %) et de la température (Tm °C) ;
précipitations décadaires (P mm) ; réserve hydrique pour différentes tranches de sol (mm).

Un arbre au désert,
Acacia raddiana



▽ Fig. 2

Spectre phénologique d'Acacia raddiana à Souilène et variations de certains facteurs du milieu.
Moyenne décadaire de l'humidité relative (HR %) et de la température (Tm °C) ;
précipitations décadaires (P mm) ; réserve hydrique pour différentes tranches de sol (mm).

avec seulement 34 % des individus portant des fruits) se situe vers la 3^e décade de mars 1994. La chute des fruits interviendra à partir de la 2^e décade de mai 1994 et la phase aura duré 174 jours.

Au niveau de la station de Souilène, il a été enregistré 297 mm en 1993 et seulement 175 mm (soit près de moitié moins) en 1994. De plus, au cours de l'année 1994, les pluies ont été concentrées dans la période s'étendant entre la 3^e décade de juillet et septembre (fig. 2a).

L'évolution de la réserve hydrique du sol dans cette station reflète également les variations des précipitations (fig. 2c). En 1993, elle augmente à compter de la 3^e décade de juillet (29/07) pour atteindre son optimum pendant la 2^e décade de septembre (14/09), et retrouver son niveau minimum de saison sèche pratiquement à partir de la 3^e décade de décembre (29/12) et ce jusqu'à la 2^e décade de juillet (12/07) de l'année 1994. La reconstitution de la réserve ne s'est pas faite pendant cette année 1994.

Dans cette station, *Acacia raddiana* est resté feuillé pendant pratiquement toute l'année (fig. 2b) avec cependant un minimum observé en mai, où 53 % des individus portaient encore des feuilles.

La floraison a débuté pendant la 2^e décade de septembre (18/09) et atteint son maximum (76 %) pendant la 3^e décade de novembre. Cette phase a duré 154 jours.

La fructification, qui a été très importante (87 % des individus en fruits) a débuté pendant la 2^e décade de décembre et a duré 153 jours.

Les spectres phénologiques d'*Acacia raddiana*, dans les stations de Dahra et de Souilène sont comparés d'après les résultats consignés dans le tableau I.

▽ Tableau I – Valeurs caractéristiques des stades phénologiques déduites des courbes de fréquence.

Stade	Floraison		Fructification	
	Dahra	Souilène	Dahra	Souilène
Début	14/9	18/9	15/11	11/12
Durée	114 j	154 j	174 j	153 j
Importance	(23 % ; 75 %)	(76 %)	(34 %)	(85 %)

Ils révèlent une variabilité intersite relativement importante des comportements de l'espèce. Feuillaison et défeuillaison sont plus précoces à Dahra qu'à Souilène (situé plus au nord), où d'ailleurs plus de la moitié des individus de la population sont restés feuillés, la nouvelle feuillaison démarrant avant la chute complète des feuilles de l'année précédente. À Dahra, le débourrement tardif en 1993 par rapport à 1994 pourrait s'expliquer par la pluviométrie très faible en 1992 (175 mm) par rapport à 1993 (303 mm). Cette déduction selon laquelle la pluviométrie influe sur la durée des phases phénologiques vient corroborer les

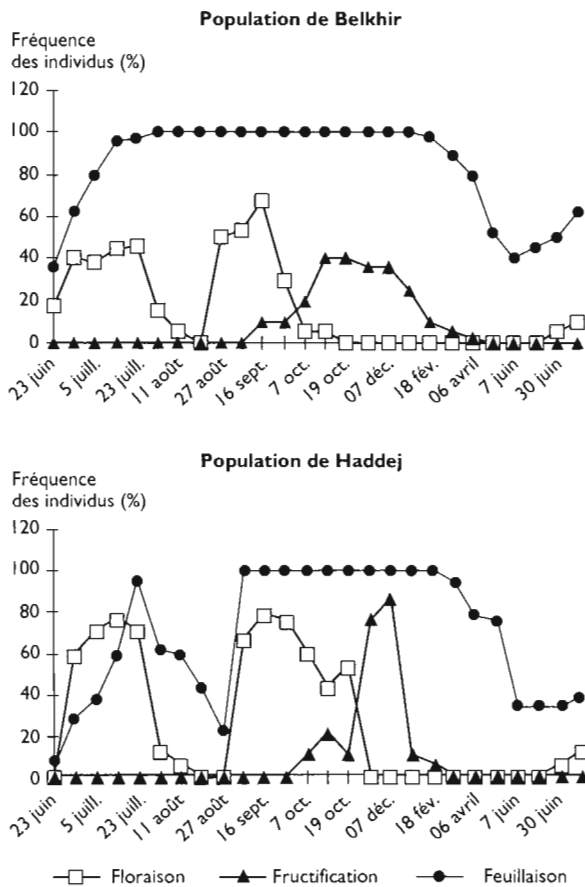
propos de WALKER et al. (1995) qui rapportent que la variabilité climatique affecte beaucoup la phénologie de la plante.

La date de démarrage de la floraison est similaire à Dahra et à Souilène. Il en est de même de l'intensité relative de cette phase dont la durée est cependant plus longue à Souilène. Par contre, le niveau de fructification est largement à l'avantage de la station de Souilène (87 % contre seulement 34 % pour Dahra).

Évolution de la phénologie au nord du Sahara

Au niveau du site de Belkhir, pour une année donnée, la feuillaison débute vers la 2^e décade du mois de juin (fig. 3). La chute des feuilles commence dès février de l'année suivante et s'intensifie avec l'apparition des nouvelles feuilles. Plus de 40 % des individus restent feuillés.

Lors de notre cycle d'observation, une première période de floraison a eu lieu avec la feuillaison (2^e décade de juin), mais plus de 90 % des fleurs sont tombées



▽ Fig. 3

Spectre phénologique d'Acacia raddiana dans les deux stations tunisiennes.

à la fin du mois de juillet suite à une attaque de chenilles. Une seconde période de floraison a débuté à la fin de la 3^e décennie d'août et s'est poursuivie jusqu'à la fin de la 1^{re} décennie d'octobre.

La fructification, qui a concerné les fleurs émises au cours de la seconde période de floraison, a démarré à partir du début de la 2^e décennie de septembre et la formation des gousses est achevée vers la fin du mois de novembre.

Au niveau du site de Haddej, la phase de feuillaison a, lors de notre cycle d'observation, débuté vers la 3^e décennie de juin (fig. 3). Une invasion de chenilles a cependant provoqué la disparition de la majorité des feuilles (plus de 80 %) pour la fin de la 3^e décennie de juillet. Une nouvelle phase de feuillaison a débuté à la 1^{re} décennie de septembre et comme à Belkhir la chute des feuilles a démarré vers février. Cette chute s'est intensifiée avec l'apparition des nouvelles feuilles, vers la fin de la 2^e décennie de mai. Près de 40 % des individus sont restés feuillés.

La première phase de floraison a eu lieu en même temps que la feuillaison (3^e décennie de juin) et s'est achevée lors de l'attaque de chenilles qui aura duré deux semaines. Vers la fin de la 1^{re} décennie de septembre, une nouvelle génération de fleurs apparaissait.

La fructification, à partir de la seconde génération de fleurs, débutée vers la 1^{re} décennie d'octobre, s'est poursuivie jusqu'au mois de décembre.

Entre les individus d'une même population, le décalage entre les différentes phénophases peut atteindre une semaine. En revanche, entre les deux populations étudiées, un décalage de 5 à 21 jours entre les différentes phénophases a été observé. La population de Belkhir se caractérise par rapport à celle de Haddej, par une certaine précocité des phénophases feuillaison et fructification.

Discussion

Comparaison entre stations du Nord et entre stations du Sud

La variabilité de comportement notée entre les populations d'*Acacia raddiana* des stations de Dahra et de Souilène est à mettre globalement en relation, tout au moins pour l'année 1993, avec les différences de réserves hydriques des sols, bien que les précipitations aient été de même ordre d'importance (303 mm et 297 mm). Les conditions de sols étant similaires, cette différence pourrait s'expliquer notamment par des phénomènes de ruissellement constatés dans la station de Souilène. Toutefois, les données illustrées par les figures 1 et 2 ne permettent pas d'attester d'une influence de cette réserve hydrique sur l'installation de la phase de feuillaison (premières pousses). Cette mise en place, aussi bien à Dahra qu'à Souilène, se manifeste bien avant la reconstitution des réserves hydriques du sol, donc avant l'arrivée des premières pluies. Ce débournement

serait probablement plus lié à un phénomène d'ajustement osmotique dû à la libération des solutés osmotiquement actifs dans les vaisseaux du xylème, comme le suggèrent les travaux de FOURNIER (1995), DIOUF (1996) et BERGER *et al.*, (1996). Ces auteurs ont en effet observé des remontées de la tension de sève de base en pleine saison sèche suite à la défoliation. Par contre, la phase de défoliation s'accorde bien, d'une part, avec le déficit pluviométrique et surtout avec le retour au niveau minimum de saison sèche de la réserve hydrique du sol et, d'autre part, avec les températures élevées qui selon ULLMANN (1985) pourraient favoriser la chute des feuilles.

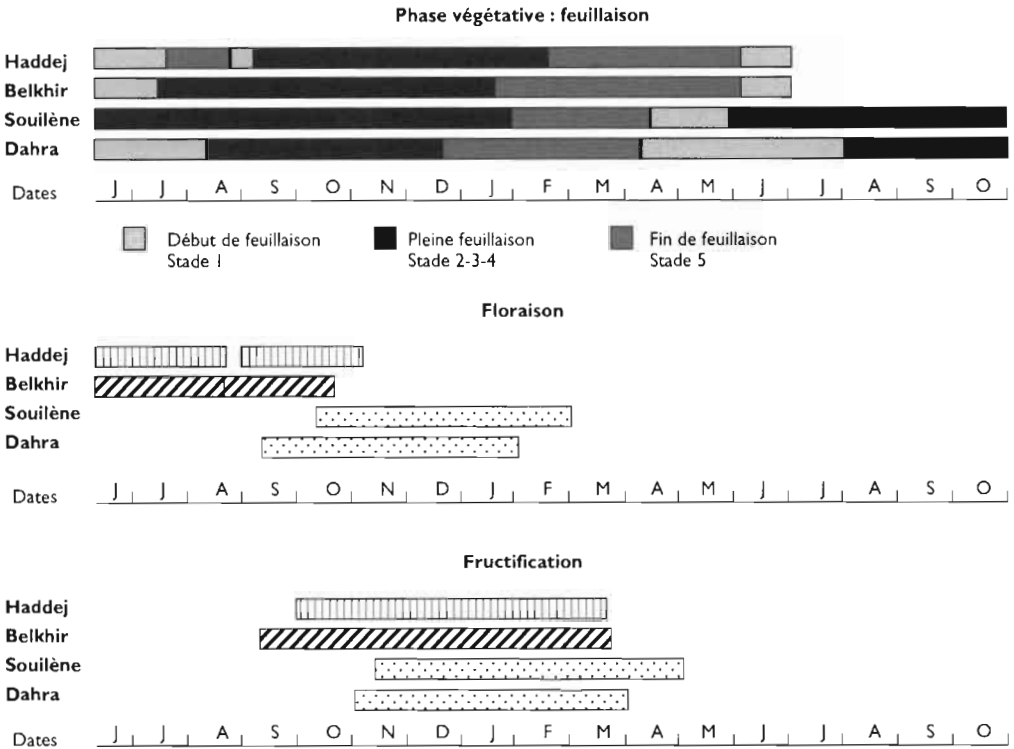
Ces résultats obtenus dans cette partie sud du Sahara corroborent ceux de GROUZIS et SICOT (1980), qui ont révélé un effet prépondérant de la réserve hydrique du sol sur le déterminisme des phases phénologiques de certains ligneux sahéliens. Par ailleurs, BORCHERT (1994) a noté une bonne corrélation entre les phénophases (défoliation, floraison, développement des bourgeons) et la tension de sève qui caractérise l'état hydrique interne des plantes. En fait, comme l'ont souligné REICH et BORCHERT (1984), c'est moins la pluviométrie que son influence sur la teneur en eau du sol qui détermine l'état hydrique de la plante et contrôle sa phénologie. Ces auteurs précisent d'autre part que la réduction des pertes d'eau par transpiration pendant la phase de chute des feuilles favorise l'utilisation de l'eau résiduelle de la plante, permet d'assurer une réhydratation des tissus et, par conséquent, le débourrement observé en période sèche. Ces auteurs concluent que l'état hydrique interne de la plante apparaît comme étant le principal facteur déterminant de son comportement phénologique.

En Tunisie, la précocité révélée pour la population de Belkhir par rapport à celle de Haddej peut s'expliquer par des différences de caractéristiques édaphiques. En effet, le site de Belkhir est un glaciaire calcaire exposé au sud-est, alors que celui de Haddej est localisé dans une cuvette à sol sablo-limoneux, par conséquent en situation plus fraîche. Toutefois, il faut préciser qu'une des caractéristiques essentielles du cycle de vie d'*Acacia raddiana* en Tunisie est son indépendance vis-à-vis des précipitations et donc de la dynamique de la réserve hydrique du sol. En fait, le déroulement des différentes phénophases, en particulier la feuillaison et la floraison, se réalise en saison estivale qui, en climat méditerranéen, est sèche. Pendant cette saison, les réserves hydriques sont à leur niveau minimum. Par ailleurs, dans ces stations, un important déséquilibre entre le sol et la plante a été révélé à partir de mesures de la tension de sève de base et du potentiel matriciel du sol ; il est dès lors possible de suggérer un enracinement profond de cette espèce et un accès potentiel à une nappe phréatique.

Comparaison Nord-Sud

Les caractéristiques phénologiques des différentes populations étudiées sont illustrées par la figure 4.

Concernant la phase végétative (feuillaison), il n'apparaît pas de différences fondamentales entre les populations du Nord et du Sud. En effet, la variabilité



▽ Fig. 4
Phénologie comparée des populations nord- et sud-sahariennes
d'*Acacia raddiana*.

intersite déjà signalée par GROUZIS et SICOT (1980) et MILTON (1987) est aussi importante que la variabilité régionale. Dans les deux régions, la phase de pleine feuillaison se situe entre juin et mi-février de l'année suivante.

Les différences régionales sont par contre très marquées pour les phases de reproduction, avec une précocité significative pour les populations tunisiennes :

- floraison entre juin et octobre pour la Tunisie, et entre septembre et février pour le Sénégal ;
- fructification entre septembre et mars pour la Tunisie, et entre novembre et avril pour le Sénégal.

Globalement, la réalisation des phases s'effectue en été (période sèche) en Tunisie. Ainsi que l'avaient déjà évoqué HALEVY et ORSHAN (1973), l'espèce paraît « désaisonnée », ayant semble-t-il gardé un cycle biologique adapté à une situation tropicale. Ce caractère suggère la prédominance d'un rythme endogène sur les paramètres liés aux fluctuations des réserves en eau du sol, sauf éventualité d'un accès des individus à une nappe phréatique plus ou moins profonde. Le déterminisme en serait thermique.

Au Sénégal, le cycle biologique de cette espèce est centré sur la saison des pluies. Si les réserves hydriques du sol ne semblent pas importantes pour le déclenchement de la phase feuillaison, elles sont cependant déterminantes à la fois pour la vitesse d'exécution de la phase (obtention de la pleine feuillaison) et sa durée.

Ces différences de comportement traduiraient par ailleurs une certaine hétérogénéité génétique des populations (HALEVY et ORSHAN, 1973).

Conclusion

Les travaux réalisés dans le cadre de cette étude en Tunisie (Nord-Sahara) et au Sénégal (Sud-Sahara) ont permis de préciser et de compléter, en rapport avec les conditions édapho-climatiques des sites respectifs, les indications partielles relatives à la phénologie de cette espèce.

Nos résultats confirment l'importance des variations intersites et interannuelles pour un même site. Par ailleurs, des différences marquées ont été observées entre les populations nord- et sud-sahariennes pour les phases de floraison et de fructification : les populations tunisiennes se caractérisent par une précocité significative. Certaines de ces variations ont été mises en rapport avec les fluctuations de la réserve hydrique du sol qui, en jouant sur l'état hydrique interne de la plante, constitue un facteur déterminant. Un rythme endogène avec un déterminisme thermique a été évoqué pour les populations tunisiennes. On doit cependant noter qu'il est difficile de situer les limites entre l'influence des facteurs exogènes et celle des facteurs génotypiques.

Auteurs

M. Diouf
CERAAS, BP 3320,
Thiès Escale, Sénégal

M. S. Zaafouri
Pôle régional de recherche agricole, IRESA,
9100 Sidi Bouzid, Tunisie

Références bibliographiques

AKPO L. E.,
1993 – *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques.* Paris, Orstom, TDM n° 93, 174 p.

AUBRÉVILLE A.,
1950 – « Les Acacia ».
In : Flore forestière soudano-guinéenne,
Société d'Éditions Géographiques :
250-288.

BERGER A., GROUZIS M., FOURNIER C.,
1996 – The water status of six woody species coexisting in the Sahel (Ferlo, Senegal). *Journal of Tropical Ecology*, 12 : 607-627.

BILLE J. C.,
1977 – *Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien*. Paris, Orstom, Trav. Doc., n° 65, 82 p.

BORCHERT R.,
1994 – Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75 (5) : 437-449.

DIOUF M.,
1996 – *Étude du fonctionnement hydrique et des réponses à l'aridité des ligneux sahéliens. Cas de Acacia tortilis (Forssk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan*. Thèse doct., UCAD Dakar, 172 p.

FOURNIER Ch.,
1995 – *Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahélienne (Région du Ferlo, Nord-Sénégal)*. Orstom, TDM, 165 p.

FRANKIE G. W., BAKER H. G., OPLER P. A.,
1974 – « Tropical plant phenology: application in studies in community ecology ». In Lieth H., ed. : *Phenology and seasonality modelling*. Berlin, Springer-Verlag : 287-298.

GROUZIS M., SICOT M.,
1980 – « Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : influence de quelques facteurs écologiques ». In Le Houérou H. N., éd. : *Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances*, Addis-Abeba, CIPEA : 231-237.

GROUZIS M.,
1993 – « Phénologie de deux espèces ligneuses sahéliennes : aspects méthodologiques et influence des facteurs du milieu ». In Riedacker A., Dreyer E., Pafadman C., Joly H., Bory G., éd. : *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*, Paris, Groupe d'Étude de l'arbre : 145-153.

GROUZIS M., DIÉDHIU I., ROCHETEAU A.,
1997 – Legumes diversity and root symbioses on an aridity gradient in Senegal. *African Journal of Ecology*, 36 : 129-139.

HALEVY G., ORSHAN G.,
1973 – Ecological studies on *Acacia* species in the Negev and Sinai. II. Phenology of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerrardii* ssp. *negevensis*. *Israel Journal of Botany*, 22 : 120-138.

LE HOUÉROU H.-N.,
1980 – « Chemical composition and nutritive value of browse in tropical West Africa ». In Le Houérou H.-N., ed. : *Browse in Africa. The current state of knowledge*, Addis-Abeba, ILCA : 261-289.

LE HOUÉROU H.-N.,
1989 – *The grazing land ecosystems of the African Sahel*. Berlin, Springer-Verlag, Ecological Studies, n° 75, 282 p.

MILTON S. J.,
1987 – Phenology of seven *Acacia* species in South Africa. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 17 (1) : 1-6.

NEBOUT J. P., TOUTAIN B.,
1978 – *Étude sur les arbres fourragers dans la zone sahélienne (Oudalan voltaïque)*. Maisons-Alfort, CTFT-IEMVT, 119 p.

NONGONIERMA A.,
1979 – Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. X. Phénologie en culture et dans la nature, types biologiques, nombres chromosomiques. *Bull. IFAN*, sér. A, 41 (4) : 723-760.

POUPON H.,
1979 – Étude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bull. IFAN*, sér. A, 41 (1) : 44-85.

POUPON H.,
1980 – *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne du Nord-Sénégal*. Paris, Orstom, Travaux et Documents, n° 115, 351 p.

Un arbre au désert,
Acacia raddiana

REICH P. B., BORCHERT R.,

1984 – Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*, 72 : 61-74.

ROSS J. H.,

1979 – A conspectus of the African *acacia* species. *Mem. Bot. Surv. South Africa*, 44 : 111-114.

TRAORÉ B.,

1978 – *Observations sur la phénologie de quelques espèces herbacées et ligneuses sahéliennes.* Rapp. multigr., ACC-LAT (Haute-Volta), DGRST/Orstom/ISP, Ouagadougou, 74 p.

ULLMANN I.,

1985 – Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of Sahelian and Saharian *Acacia* in the dry season. *Flora*, 176 : 383-409.

WALKER M.D.,

INGERSOLL R. C.,

WEBBER P. J.,

1995 – Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs. *Ecology*, 76 (4) : 1067-1083.