

SEMINAIRE

"PHYSIOLOGIE DES ARBRES ET DES ARBUSTES DES ZONES ARIDES"

NANCY - FRANCE
27 mars - 6 avril 1990

PHENOLOGIE DES LIGNEUX SAHELIENS
Aspects méthodologiques et influence des facteurs
du milieu

GROUZIS M.

Laboratoire d'ECOLOGIE VEGETALE
ORSTOM BP. 1386
DAKAR - SENEGAL

=====

=====
=====
=====
=====
=====

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 31.539 exp 1

Cote : B

M Phg

19 MARS 1991

INTRODUCTION

Les travaux sur la phénologie en milieu tropical notamment sahélien sont relativement peu nombreux, voire rares. Certains travaux (GRANIER et CABANIS 1975, DURANTON 1978) traitent des groupements herbacés avec des méthodes non adaptées à la strate ligneuse (échantillonnage, surface de relevé, effectif..). En milieu sahélien, les études les plus complètes sur la phénologie ont été réalisées au Ferlo (Sénégal) par POUPON (1979, 1980). Des observations ont aussi été conduites au niveau de la Mare d'Oursi (Burkina Faso) par PIOT *et al.*, 1980, et TRAORE (1978).

A ces études stationnelles, caractérisées par une relative précision des observations s'ajoutent des données fournies par certaines Flores et Florules ou collectées par des auteurs intéressés par des espèces à intérêt économique (GIFFARD 1974, KERHARO et ADAM 1974). Ces résultats sont généralement incomplets car ils relèvent souvent de notations ponctuelles.

L'étude de la phénologie des ligneux sahéliens a pourtant toute son importance pour des raisons d'une part d'ordre fondamental :

- nécessité de connaître précisément les périodes d'activité de la végétation pour les mesures de productivité ;
 - caractérisation des relations liant la périodicité de la végétation aux facteurs du milieu, en vue de déterminer les facteurs discriminants du comportement phénologique des espèces et de prévoir leurs réactions aux fluctuations des variables écologiques,
- et d'autre part pour des raisons d'ordre appliqué :
- rôle joué par les espèces ligneuses dans l'alimentation animale (LE HOUEROU 1980) ;
 - utilisation potentielle en apiculture.

Dans le cadre de l'étude pluridisciplinaire entreprise à la Mare d'Oursi sur l'inventaire des ressources des milieux physiques et biologiques, leur exploitation par l'homme et leur évolution en fonction des facteurs du milieu, nous avons suivi la phénologie de quelques espèces ligneuses.

Le but de cet article n'est pas de rapporter le détail du cycles phénologiques des espèces observées mais plutôt de discuter de la méthode utilisée et de son application à l'étude de l'influence des facteurs écologiques.

1. Méthodologie

1.1. L'échantillonnage

La méthode utilisée essaie de réunir les conditions idéales exposées par FRANKIE *et al.*, (1974) pour une étude phénologique, c'est-à-dire : station non perturbée, effectif élevé, observations sur plusieurs années. Elle a pour principal caractère de s'adresser à la population de l'espèce dans la station considérée. L'effectif de l'échantillon est au moins égal à 30 individus de chaque espèce. Un échantillonnage stratifié sur la base de la structure démographique de la population est effectué lorsque l'effectif de l'hectare de référence est très élevé.

1.2. Nature, critères et fréquence des observations

1.2.1. Nature et critères

Les observations ont porté sur les phases de feuillaison, de floraison et de fructification. Pour caractériser morphologiquement les différents stades phénologiques nous nous sommes inspirés des travaux de LE FLOC'H (1969).

Les stades suivants ont été retenus pour la 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%) ;
 V5 : plus de 50% des rameaux de l'individu ont des feuilles sèches ; chute des feuilles. C'est un stade difficile à noter car suivant les espèces, il peut s'étaler sur plusieurs mois (*Guiera senegalensis* par exemple).

Nous avons noté pour la floraison les stades suivants :

f1 : bourgeons floraux uniquement ;
 f2 : bourgeons floraux + 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.

La fructification a été caractérisée par les stades suivants :

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 stade 1 correspond à l'installation et le stade 5 à la disparition de la phase. Les stades 2, 3, 4 représentent pour un individu une phase déterminée.

1.2.2. Fréquence des observations

Les observations sont réalisées toutes les décades au cours de la saison de végétation et tous les mois en saison sèche.

1.2.3. Présentation des résultats

Les variations de la fréquence des différentes phases (feuillaison, floraison, fructification) en fonction du temps sont représentées (MOONEY *et al.*, 1974) plutôt que les phénogrammes classiques.

1.2.4. Relevé des facteurs du milieu

Les données climatiques classiques sont repérées sous abri normalisé (CHEVALLIER *et al.*, 1985). Les précipitations sont recueillies dans un pluviomètre totalisateur (diamètre 15 cm), situé à 1 m du sol, au milieu de l'hectare de référence (GROUZIS 1988). La réserve hydrique du sol sur 1,5 m a été mesurée à l'aide d'un humidimètre à neutrons. La méthodologie détaillée et les résultats sont exposés par SICOT (1982).

1.3. Avantages du mode de représentation

Les phénogrammes classiques de 10 individus d'*Acacia adansonii* (Guill. et Perr.) O. Ktze sont représentés sur la figure 1a. Les dix individus sélectionnés appartiennent à la classe modale de l'histogramme de structure et peuvent donc être considérés comme individus moyens, puisque la distribution des effectifs par classe de diamètre est de type normal pour cette espèce (GROUZIS 1988).

Le phénogramme moyen (1b) de l'échantillon (n = 35) et le spectre phénologique (1c) de ce même échantillon sont tracés sur la figure 1.

L'examen des phénogrammes des différents individus (a) fait apparaître une grande variabilité dans les différentes phases. La durée du stade d'apparition des feuilles par exemple varie de 10 jours (345) à 30 jours (245), et celle des fleurs de 10 jours (518) à 20 jours (1). De même la durée de la floraison est de 40 jours (95) à 110 jours (378). Quant à la fructification, on constate que seulement quatre individus sur les dix observés ont fructifié. Cette variabilité intrapopulation qui peut être la réponse de l'organisme, dans les limites fixées par son génotype, aux fluctuations

des facteurs du milieu (hétérogénéité spatiale du substrat édaphique par exemple) montre qu'il est nécessaire de suivre un grand nombre d'individus pour compenser cette variabilité individuelle, reflet de l'ajustement des espèces aux conditions écologiques contrastées.

Le spectre phénologique (fig.1c) offre les mêmes caractéristiques que le phénogramme classique (fig.1b) quant à l'apparition des phases et leur durée. L'intérêt de la présentation par la méthode retenue réside :

- dans le fait que les observations sont quantifiées par la fréquence, ce qui permet de les mettre en relation avec d'autres données quantitatives (eau du sol, précipitations ..);
- elle donne une idée de l'amplitude des phénomènes, quantifiable par l'intégration de la courbe de fréquence ;
- elle permet de rendre compte du recouvrement des stades (stade d'inactivité photosynthétique (V0) et de feuillaison (V, fig.1c) ;
- elle peut faire apparaître des irrégularités dans les courbes de fréquence des différentes phases (floraison dans notre exemple) et donc de mesurer l'action de certains facteurs écologiques (déficit en eau, ou encore des prédateurs : GROUZIS et SICOT 1980).

2. Application à l'étude de l'influence des facteurs écologiques sur la phénologie.

Les spectres phénologiques de *Combretum aculeatum* Vent. et d' *Acacia adansonii* (cycles 1977 à 1981), ainsi que les variations de certains facteurs du milieu pour les mêmes périodes sont représentés sur les figures 2 et 3.

L'analyse des graphiques relatifs à *Combretum aculeatum* montre que la feuillaison apparaît au mois de juin (1980 : 1ère décade, 1981 : 3ème décade), au mois de juillet (1978 : 1ère décade) et à la première décade de mai en 1979. Cette année là 90% de la population est déjà pourvu de feuilles à la première décade de juin.

Chez *Acacia adansonii*, les feuilles apparaissent en général plus tard (2ème et 3ème décade de juin en 1980 et 1981; 1ère décade de juillet en 1978) et vers la 3ème décade de mai en 1979.

Les tableaux 1 et 2 rassemblent les valeurs caractéristiques des courbes de fréquence de la floraison des deux espèces. Une grande variabilité interannuelle s'observe entre les dates d'apparition, les durées, les amplitudes de la floraison d'une année sur l'autre. L'amplitude de variation pour la date d'apparition de la floraison est plus faible chez *Acacia adansonii* que chez *Combretum aculeatum*. Pour la durée de la floraison c'est l'inverse qui se produit.

Remarquons enfin que l'étendue de variation de la date d'apparition des fruits et celle de l'amplitude de la fructification sont aussi élevées.

Nous avons essayé d'interpréter ces fluctuations interannuelles par la hauteur des précipitations annuelles. Le graphique 4 où sont reportées les intégrales des courbes de fréquence de feuillaison, de floraison et de fructification des deux espèces montre qu'on ne peut corrélérer ces deux paramètres.

Ces différences interannuelles s'expliquent en grande partie par les conditions écologiques qui ont présidé au déroulement des cycles de végétation étudiés.

Les facteurs macroclimatiques ne jouent apparemment pas un rôle déterminant sur la phénologie des deux espèces (fig.2 et 3). En effet l'augmentation sensible de l'humidité de l'air (25-30% à 50-60%), les variations actuelles de la température, et les premières précipitations ne semblent pas intervenir directement sur l'apparition des phénophases.

L'étroite relation entre les variations de la réserve hydrique du sol pour les années où elle a été suivie et celles des fréquences de feuillaison suggère par contre l'importance du facteur hydrique pour la phénologie de ces taxons. Ce caractère n'est d'ailleurs pas étonnant dans ce type de sol à fort pouvoir de rétention (sol brun subaride vertique) où, en début de saison des pluies

s'établit une sévère compétition entre la plante et le sol. Ces résultats corroborent ceux d'ACKERMAN *et al.*, (1974), DAUBENMIRE (1972) et SAUER (1976).

Remarquons que l'absence de relevés phénologiques du 5.5 au 5.6.1979 ne permet pas d'affirmer le rôle déterminant de ce facteur sur l'installation des feuilles de *Combretum aculeatum* en 1979. En effet, étant donné la répartition groupée des pluies, il est difficile de dissocier l'action des différents facteurs. Compte-tenu du léger décalage entre les deux espèces le rôle de la réserve hydrique est par contre confirmé par les résultats relatifs à *Acacia adansonii* (fig.3).

Dans l'ensemble, le stade de disparition des feuilles s'accorde avec la diminution de l'humidité de l'air. Cette caractéristique est surtout manifeste pour *Combretum aculeatum* pour laquelle les variations de la fréquence de feuillaison ont pu être ajustées à l'humidité par une fonction logarithmique ($r^2 = 0,62$, fig.5). Pour *Acacia adansonii* la corrélation n'a pas été calculée car la chute trop brutale des feuilles empêche d'avoir des couples de données suffisants.

L'effet de l'eau du sol se manifeste nettement sur la floraison, et ce pour deux raisons essentielles :

- durée de vie limitée des fleurs,
- grande sensibilité de la plante au déficit au cours de cette phase.

Les variations au cours des cycles 1978,1979 et 1980 montrent que l'évolution de la floraison de *Combretum aculeatum* est fortement corrélée aux fluctuations de la réserve hydrique: chaque vague de floraison correspond pratiquement à un pic de la réserve hydrique du sol. Pour *Combretum aculeatum* (fig.2) l'absence de la deuxième vague de floraison en 1978 peut s'expliquer par des conditions hydriques très favorables provoquant en un temps très court une véritable explosion de la floraison conduisant à une fructification abondante. On observe des résultats similaires pour *Acacia adansonii*, mais il y a un léger décalage entre les fluctuations de la réserve hydrique et leur répercussion au niveau de la floraison;

Remarquons enfin que les deux espèces étudiées présentent un léger décalage dans leur cycle phénologique : *Combretum aculeatum* est plus précoce que *Acacia adansonii*. Cette observation peut s'interpréter de deux manières :

- *Acacia adansonii* est plus exigeante en eau et nécessite une réserve hydrique plus importante pour se manifester ?
- ces deux espèces exploitent différentes tranches de sol: *C.aculeatum* les supérieures et *A. adansonii* les couches inférieures ? Des tels faits ont été mis en évidence par DAVIS et MOONEY (1986)

Ces deux espèces se distinguent par ailleurs par l'évolution opposée de leur capacité reproductive : celle de *Combretum aculeatum* augmente : elle conserve son volume de fructification ; celle d'*Acacia adansonii* diminue : elle perd sa capacité de reproduction. Là encore des phénomènes de compétition interspécifique peuvent être évoqués.

CONCLUSION

Cette étude sur la phénologie de deux populations d'espèces ligneuses sahéliennes réalisée à la Mare d'Oursi (Burkina Faso) montre tout d'abord l'importance de la variabilité intrapopulation et interannuelle, dont il faut tenir compte si l'on veut caractériser avec précision les cycles phénologiques des taxons.

La variabilité observée notamment interannuelle s'explique en grande partie par les fluctuations des facteurs écologiques.

Bien que le photopériodisme ait été considéré comme responsable de certains phénomènes (NJOKU, 1963), il semble que son action soit secondaire dans cette étude en particulier pour la floraison. En effet des décalages énormes existent dans la manifestation de cette phase sans variation notable de ce facteur.

De même les variations actuelles de la température ne semblent pas déterminants. On doit cependant admettre que l'influence des sommes de température n'a pas été recherchée.

L'accent a été mis sur l'alimentation en eau, qui constitue le facteur limitant le plus impératif dans cette zone semi-aride. La réserve hydrique du sol joue un rôle prépondérant sur le déterminisme des phases. Certaines années la simultanéité d'action des précipitations et de l'eau du sol ne permet pas d'attribuer à ce dernier un rôle exclusif.

Contrairement à certaines espèces relativement peu sensibles aux variations des conditions écologiques (*Guiera senegalensis*, *Ziziphus mauritiana*, *Boscia senegalensis*) les espèces étudiées calquent leurs comportements aux fluctuations des conditions du milieu, notamment à celles de la réserve hydrique du sol. Ce type de comportement qui mérite d'être suivi par d'autres méthodologies permettant de suivre la contrainte hydrique interne, constitue une adaptation particulière à la pluviométrie erratique de ces régions. Il faut cependant reconnaître que l'on sait peu de choses sur ces espèces sur la périodicité induite par les facteurs du milieu et celle dite indépendante ou génotypique

Références bibliographiques

- ACKERMAN T.L., BAMBERG S.A., 1974. Phenological studies in the Mojave desert at Rock Valley (Nevada test site), in "Phenology and seasonality modelling", H. LIETH Ed., BERLIN, Springer-Verlag, 215-226.
- CHEVALLIER P., CLAUDE J., POUYAUD B., BERNARD A., 1985. Pluies et crues au Sahel : hydrologie de la Mare d'Oursi (Burkina Faso, 1976-1981), Tr. et Doc., ORSTOM, PARIS, n° 190, 251 p.
- DAVIS S.D., MOONEY H.A., 1986. Water use patterns of co-occurring chaparral shrubs. Oecologia, 70, 172-177.
- DURANTON J.F., 1978. Etude phénologique de groupements herbeux en zone tropicale semi-aride. Adansonia, sér.2, 18 (2), 183-197.
- FRANKIE G. W. et al., 1974. Tropical plant phenology : application in studies in community ecology, in "Phenology and seasonality modelling", H. LIETH Ed., BERLIN, Springer-Verlag, 287-298.
- GIFFARD P.L., 1974. L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche. Dakar, CTFT, 452p.
- GRANIER P., CABANIS Y., 1975. Note sur la phénologie des graminées de savane. Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop., 28, (1), 79-82.
- GROUZIS M., 1988. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso), Etudes et Thèses, ORSTOM, PARIS, 336 p.
- GROUZIS M. SICOT M., 1980. A method for the phenological study of browse populations in the Sahel : the influence of some ecological factors, in "Browse in Africa, the current state of knowledge", LE HOUEROU Ed., ILCA, Addis Ababa, 233-243.
- KERHARO J., ADAM J.G., 1974. La pharmacopée sénégalaise traditionnelle. Vigot Frères Ed., PARIS, 1011 p.
- LE FLOC'H E., 1969. Caractérisation morphologique des stades et des phases phénologiques dans les communautés végétales, CEPE/CNRS Ed., MONTPELLIER, Doc. 45.
- LE HOUEROU H.N., 1980. The role of browse in the sahelian and sudanian zones, in "Browse in Africa, the current state of knowledge", LE HOUEROU Ed., ILCA, Addis Ababa, 83-100.
- MOONEY H.A., PARSONS D.J., 1974. Plant development in Mediterranean climates, in "Phenology and seasonality modelling", H. LIETH Ed., BERLIN, Springer-Verlag, 255-268.
- NJOKU E., 1963. Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria, J. Ecology, 51, 617-624.
- PIOT J., NEBOUT J.P., NANOT R., TOUTAIN B., 1980. Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques. CTFT/IEMVT, OUAGADOUGOU, Rapp. multigr.
- POUPON H. 1979. Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété Olé de 1971 à 1977. Bull. IFAN, 41, sér. A (1), 44-91.

- POUPON H. 1980. Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal, Tr. et Doc. ORSTOM, Paris, 351 p.
- SAUER R.H., URESK D.W., 1976. Phenology of steppe plants in wet and dry years, North West Sci., 50, (3), 133-139
- SICOT M., 1982. Cycle de l'eau et bilan hydrique annuel des sols. Rapport de synthèse à l'échelle du bassin versant de la Mare d'Oursi, ORSTOM, OUAGADOUGOU, Rapp. multigr., 22 p. + ann.
- TRAORE B. 1978. Observations sur la phénologie de quelques espèces herbacées et ligneuses sahéliennes. ACC Lutte contre l'Aridité dans l'Oudalan (Haute-Volta), DGRST/ORSTOM/ISP, Ouagadougou, Rapp. multigr.

Tableau 1. Valeurs caractéristiques de la floraison de *Combretum aculeatum* (NO = non observé)

Nature	Année	Valeur	Variation
Début	1977	2ème juillet	
	1978	3ème juillet	*
	1979	2ème juin ant. NO	* = 40 j
	1980	2ème juin	
	1981	3ème juin	
Durée	1977	97	
	1978	68	*
	1979	99 au moins	
	1980	107	* = 39
	1981	78	
Formes et Amplitu- de	1977	2 vagues : 22, 40%	
	1978	1 vague : 77%	
	1979	3 vagues : 20, 66, 80%	
	1980	3 vagues : 22, 47, 64%	
	1981	3 vagues : 28, 62, 87%	

Tableau 2. Valeurs caractéristiques de la floraison d'*Acacia adansonii*

Nature	Année	Valeur	Variation
Début	1977	3ème juillet	*
	1978	1er août	* = 10 j
	1979	1er août	
	1980	3ème juillet	
	1981	1er août	
Durée	1977	127	*
	1978	108	
	1979	93	
	1980	77	
	1981	68	* = 59 j
Formes et Amplitu- des	1977	1 vague : 92%	
	1978	2 vagues : 94, 86%	
	1979	2 vagues : 71, 97%	
	1980	1 vague : 94%	
	1981	1 vague : 97%	

Résumé :

La phénologie de deux espèces ligneuses sahéliennes *Acacia adansonii* (Guill. et Perr.) O. Ktze et *Combretum aculeatum* Vent. a été étudiée de 1977 à 1981 au niveau de la Mare d'Oursi (nord du Burkina Faso) par la méthode des fréquences, et reliée aux fluctuations des facteurs écologiques (humidité et température de l'air, précipitations, réserve hydrique du sol).

Les résultats montrent tout d'abord qu'il est nécessaire de suivre un grand nombre d'individus pour compenser la variabilité individuelle élevée, reflet de l'accomodation des espèces aux conditions écologiques contrastées. Par ailleurs les cycles phénologiques se caractérisent par une grande variabilité interannuelle due aux fluctuations des facteurs écologiques, notamment la réserve hydrique du sol qui joue un rôle prépondérant sur le déterminisme des phases.

Abstract :

The phenology of two browses *Acacia adansonii* (Guill. et Perr.) O. Ktze and *Combretum aculeatum* Vent. was studied since 1977 to 1981 around Oursi Pond in the north of Burkina Faso. The frequencies of the phenophases are related to variations of ecological factors such as : air humidity, air temperature, annual rainfall, soil water balance.

First, the results show that there is a high intrapopulation variability ; therefore it is necessary to observe a lot of samples. Futhermore, phenological cycles are caracterised by a high interannual variability which is defined by ecological factors fluctuations, mainly by the soil water balance. This last one plays an essential role over the phenophase determinism.

Légendes des figures

Fig.1.- *Acacia adansonii* (Guill. et Perr.) O. Ktze. Phénogrammes de quelques individus (a), phénogramme moyen (b), et spectre phénologique de la population (c) au cours du cycle 1978. La flèche au niveau des phénogrammes des individus 282, 246, et 245 indique que le stade f1 a été observé.

V, f, F : fréquence de feuillaison, floraison et fructification

VO : phase d'inactivité photosynthétique

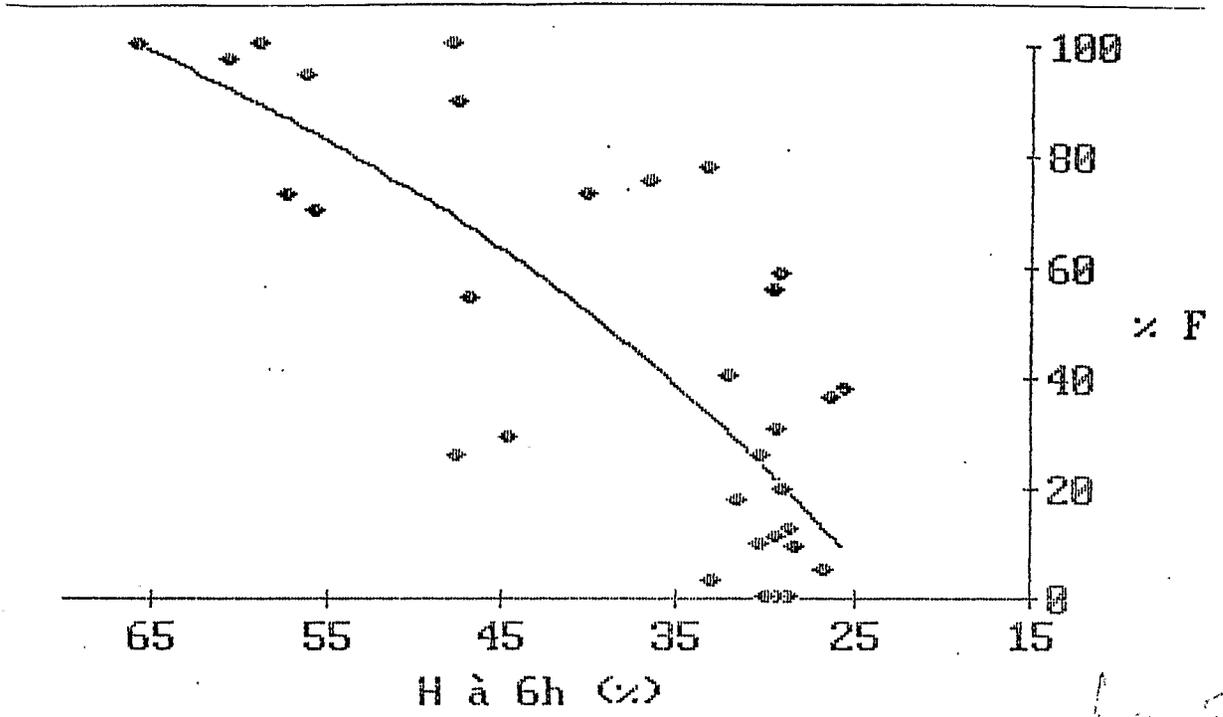
Fig.2.- Variabilité interannuelle de la phénologie de *Combretum aculeatum* Vent., en relation avec les facteurs écologiques dans un glacis de bas de pente à sol brun subaride vertique (Winde Tiuluki).

Fig.3.- Variabilité interannuelle de la phénologie d'*Acacia adansonii* (Guill. et Perr.) O. Ktze, en relation avec les facteurs écologiques dans un glacis de bas de pente à sol brun subaride vertique (Winde Tiuluki).

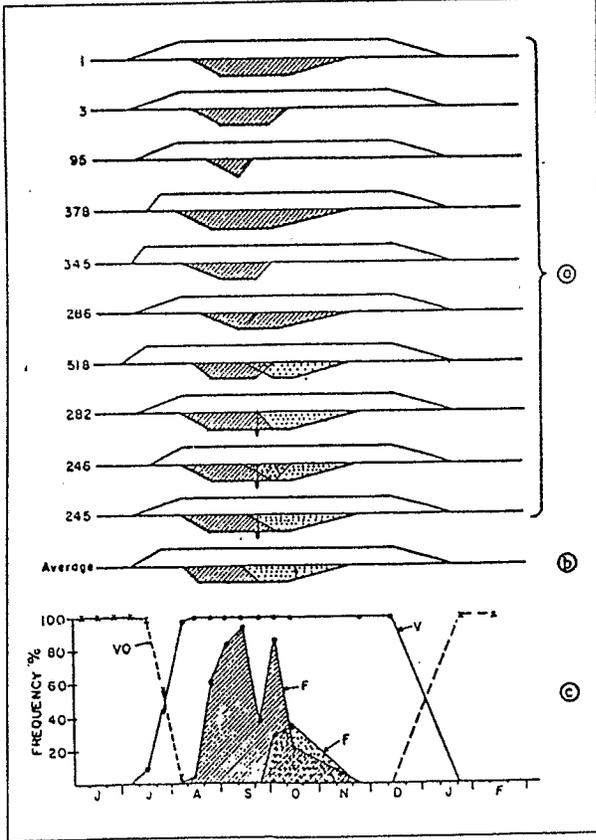
Fig.4.- Variations de l'intégrale des courbes de feuillaison, de floraison et de fructification en fonction de la hauteur des précipitations annuelles pour *C. aculeatum* et *A. adansonii*.

Fig.5.- Déterminisme de la chute des feuilles de *C. aculeatum*.

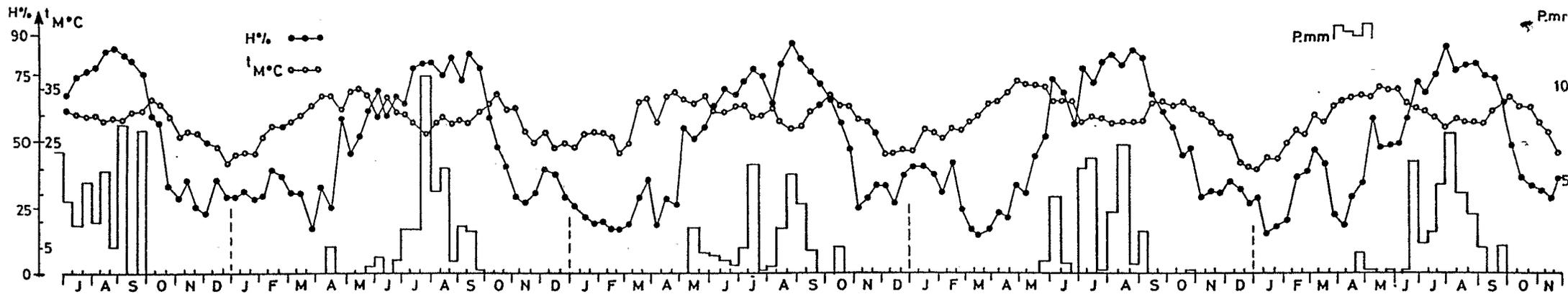
* valeurs observées ; — : ajustement logarithmique



Handwritten notes:
 A
 10.5



Handwritten notes:
 10.5



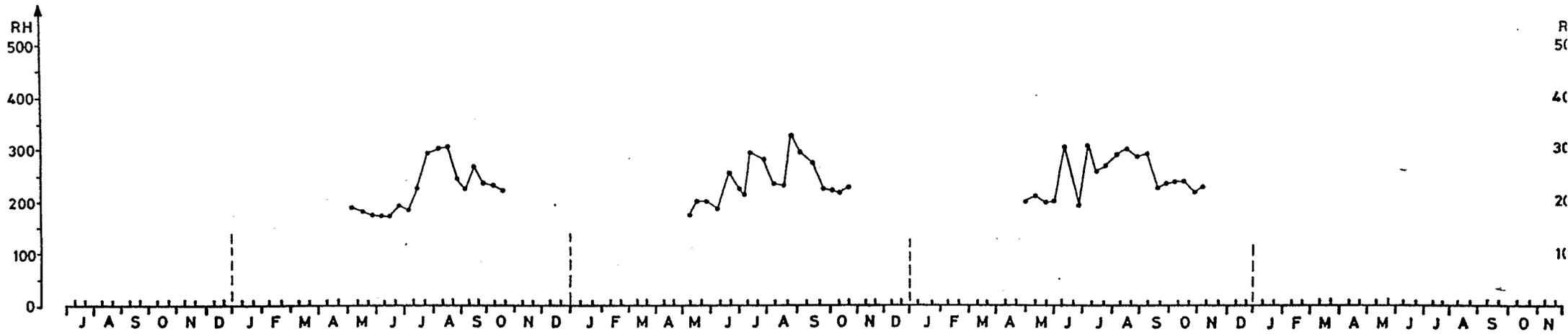
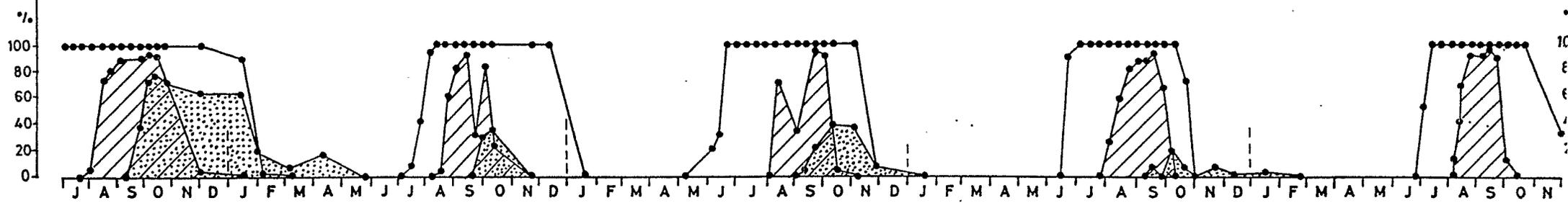
1977

1978

1979

1980

1981



f

F

Fig. 3