

Étude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977

par HENRI POUPON (1).

RÉSUMÉ

La phénologie de dix-sept espèces ligneuses a été suivie pendant six années successives dans une station expérimentale située en zone sahélienne, dans le nord du Sénégal. L'auteur dégage tout d'abord, pour chaque espèce, les caractéristiques phénologiques en soulignant les événements exceptionnels (influence de la sécheresse, passage des criquets). Il détermine, ensuite, pour chaque stade (feuillaison, floraison et fructification) des dates moyennes de départ ou d'arrêt du phénomène, et calcule sa durée moyenne, ce qui lui permet de classer les espèces les unes par rapport aux autres. Il compare, enfin, les différentes années étudiées et montre que les variations pluviométriques interannuelles (total annuel et répartition des précipitations) expliquent, dans une large mesure, les fluctuations de la phénologie de ces espèces ligneuses.

ABSTRACT

The phenology of 17 woody species has been studied in Northern Senegal in the Sahelian zone, for six years, from 1971 to 1977. First of all, the author points out, for each species, the phenological data with special reference to exceptional events (drought, grasshoppers' occurrence). Secondly, the averages dates for the beginning and the end of each stage (foliation, flowering and fructification) are given as well as their mean duration, so that it is possible to classify the species according to these results. Finally, the different years are compared and evidence is given that the rainfall variations (annual total and pattern of precipitations) can broadly explain the phenological variations of these 17 woody species.

Mots clés : Sénégal, zone sahélienne, espèces ligneuses, phénologie, feuillaison, floraison, fructification, précipitations, criquets.

(1) O. R. S. T. O. M., B. P. 1386, Dakar (Sénégal).

INTRODUCTION

Dans le cadre du Programme Biologique International (P. B. I.) une étude de l'écosystème sahélien a débuté à Fété-Olé dans le nord du Sénégal en 1969. Elle devait permettre d'évaluer la production primaire nette des strates herbacée et ligneuse.

En ce qui concerne les arbres et les arbustes, les mesures de productivité nécessitaient une connaissance approfondie des périodes d'activité de la végétation, et dans ce but une étude de phénologie a été entreprise dès 1970. Par la suite, la sécheresse survenue en 1972 apporta des modifications profondes dans le développement des ligneux, et nous incita à poursuivre nos relevés plusieurs années afin de mieux cerner la variabilité interannuelle.

Il existe peu d'études phénologiques en zones tropicales. Dans une récente revue bibliographique FRANKIE *et al.* (1974 *a*) reprennent les rares travaux effectués et montrent qu'ils concernent généralement un nombre très limité d'espèces suivies pendant de très courtes périodes.

Seules les études de Lord MEDWAY (1972) en Malaisie (61 arbres, représentant 45 espèces, observés de 1960 à 1969) ou de FRANKIE *et al.* (1974 *b*) au Costa Rica (468 arbres en forêt humide, et 1 137 en forêt sèche suivis de 1968 à 1970) sont comparables à la nôtre mais elles concernent des zones climatiques différentes. En région sahélienne, nous n'avons jamais trouvé de relevés phénologiques précis.

Après avoir succinctement présenté la zone d'étude ainsi que les méthodes de travail, nous observerons les principales caractéristiques des phénogrammes établis pour chaque espèce, de 1970 à 1977. Dans un dernier chapitre nous comparerons les espèces entre elles et nous analyserons les variations phénologiques observées en essayant de les mettre en relation avec les facteurs du milieu et plus particulièrement du climat.

I. PRÉSENTATION DE LA ZONE D'ÉTUDE

La station de Fété-Olé est située dans la « Réserve sylvo-pastorale des Six Forages » dans le nord du Sénégal et ses coordonnées géographiques sont les suivantes : 16° 14' de latitude Nord, 15° 06' de longitude Ouest.

La présentation de cette région a déjà fait l'objet de plusieurs publications décrivant soit le milieu naturel (BILLE *et al.*, 1972 *a*

et 1972 b) soit la végétation (BILLE & POUPON, 1972). Rappelons brièvement que le paysage se caractérise par un système dunaire de faible amplitude, sans orientation décelable, séparant de petites dépressions fermées. Cette disposition entraîne une répartition en mosaïque des différents milieux. Nous avons délimité un quadrat expérimental de vingt-cinq hectares, le plus représentatif possible de la région et des associations végétales reconnues.

La végétation comprend des plantes herbacées (en majorité annuelles) effectuant leur cycle en deux ou trois mois. Les arbres et arbustes, dont le nombre moyen par hectare varie de cent à plus de deux cents selon que la surface comprend ou non une dépression boisée, appartiennent pour 98 % à six espèces : *Guiera senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Acacia senegal*, *Commiphora africana*, *Grewia bicolor* et *Boscia senegalensis*.

Du point de vue climatique, une analyse des données météorologiques recueillies de 1969 à 1977 a été faite récemment (POUPON, 1978). Notre station se situe dans une région à climat subdésertique de type sahélo-saharien d'après la terminologie d'AUBREVILLE (1949). Cette zone sahélienne est beaucoup plus caractérisée par le facteur précipitation que par le facteur température.

Les températures sous abri présentent des maximums élevés d'avril à juin. Un autre maximum élevé intervient en octobre. Les températures les plus froides sont relevées en janvier, et dix mois sur douze les minimums moyens mensuels sont supérieurs à 17° C (fig. 1).

La saison des pluies (assez improprement appelée « hivernage ») est brève, irrégulière, incertaine et généralement réduite aux mois de juillet, août et septembre, au cours desquels la « mousson » amène la presque totalité des précipitations. Outre la hauteur des totaux annuels, la répartition des pluies et les dates des première et dernière averses sont importantes à considérer.

La figure 2 montre la variabilité interannuelle des précipitations. Le tableau 1 indique la répartition mensuelle des pluies par rapport au total annuel et le tableau 2 présente le nombre de jours de pluie et l'intervalle entre les première et dernière précipitations.

Nous avons remarqué (POUPON, 1978) que, de 1970 à 1977, les précipitations annuelles sont toujours inférieures (sauf en 1976) à la valeur moyenne calculée par CORNET (1976) pour Fété-Olé. Nous avons distingué dans cette période de sécheresse trois groupes d'années :

— celles à déficit pluviométrique très élevé : 1972 et 1977 ;

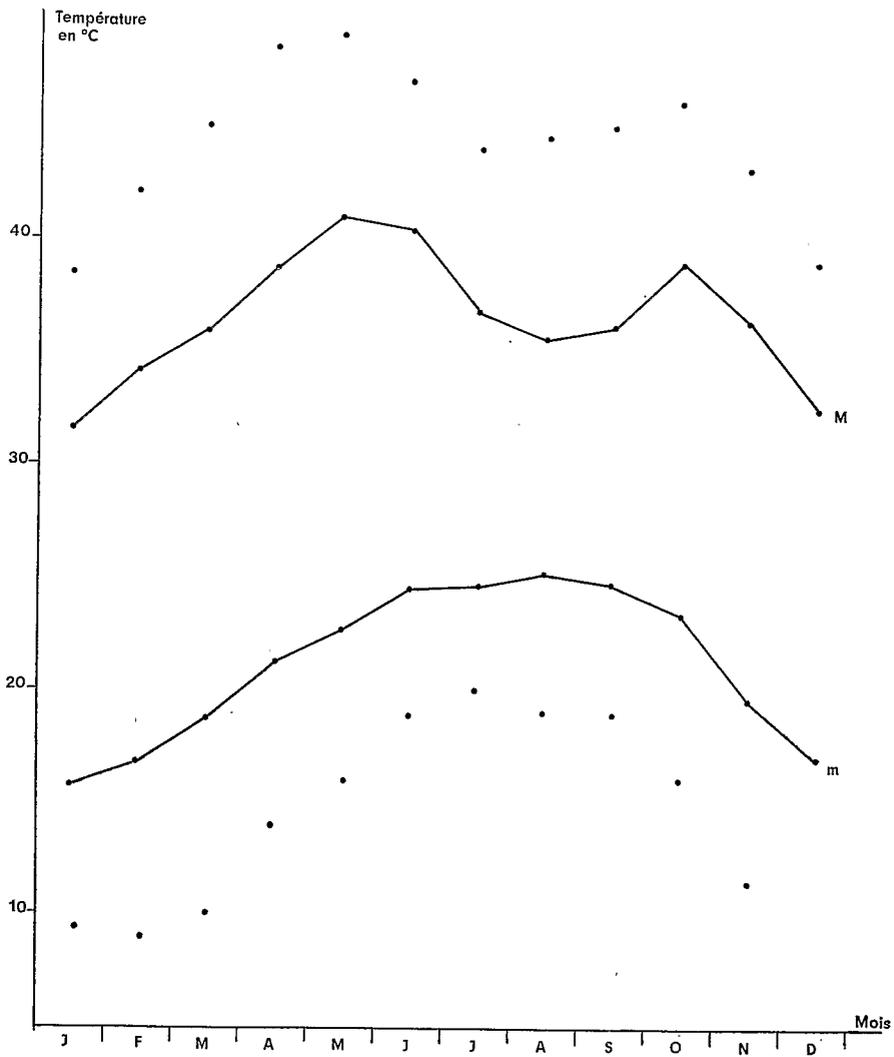


FIG. 1. — Évolution des températures maximales (M) et minimales (m) moyennes mensuelles, et valeurs des maxima et minima absolus à Fété-Olé (septembre 1969 à décembre 1977).

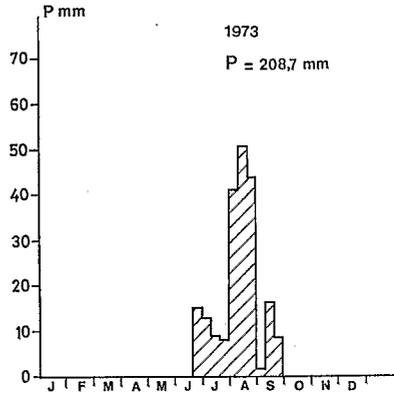
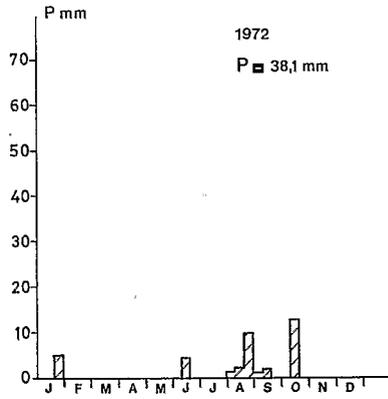
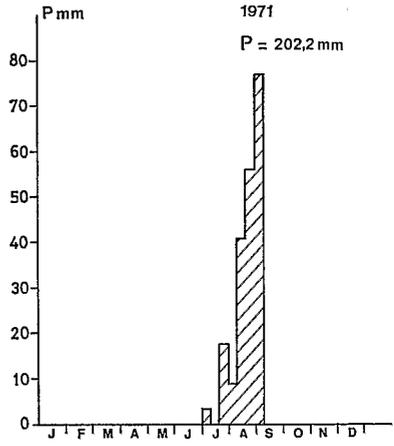
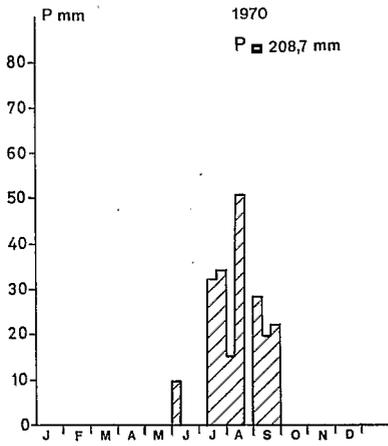


FIG. 2. — Répartition des précipitations décadaires à Fété-Olé de 1970 à 1977.

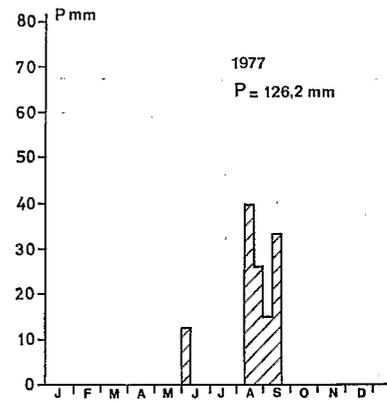
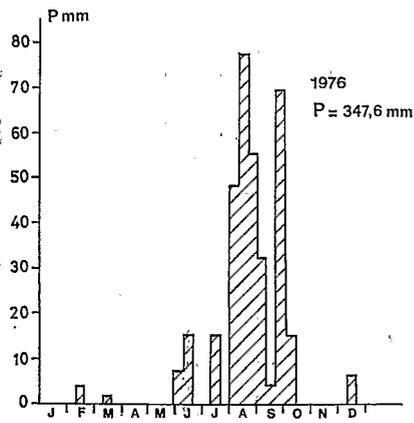
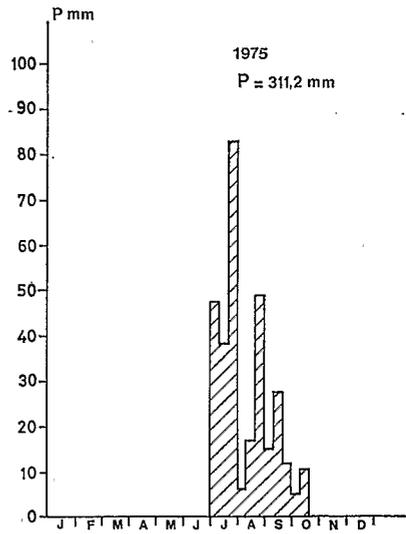
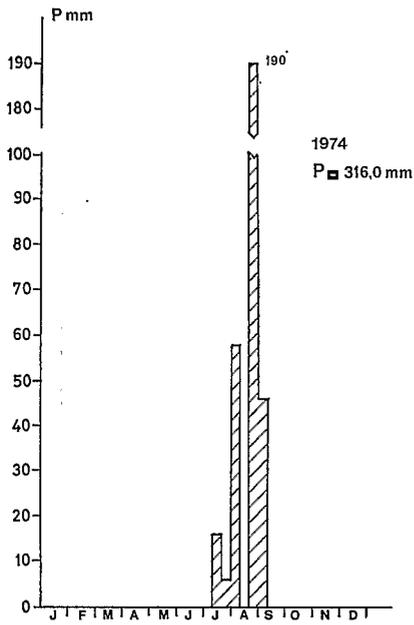


FIG. 2 (suite).

TABLEAU 1.

Répartition des pluies mensuelles (en pourcentage du total annuel)
à Fété-Olé de 1970 à 1977.

ANNÉE	JUIN	JUILLET	AOÛT	SEPTEMBRE	OCTOBRE
1970	4,3	31,3	31,2	33,2	0
1971	0	10,1	51,9	38,0	0
1972 (*)	11,8	0	34,4	7,1	34,1
1973	7,2	14,6	65,0	13,2	0
1974	0	7,0	78,5	14,5	0
1975	0	54,3	23,1	17,6	5,0
1976 (*)	6,3	4,3	51,8	30,2	4,3
1977	9,9	0,2	51,9	38,0	0

(*) Pour ces deux années, par suite de pluies de saison sèche, le total des précipitations d'hivernage est inférieur à 100.

TABLEAU 2.

Nombre de jours de pluie et intervalle entre la première et la dernière pluie
pendant « l'hivernage » à Fété-Olé.

	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	MOYENNE
Nombre de jours de pluies supérieures à 1 mm.....	13	13	6	13	12	22	16	11	13,2
Intervalle (en jours) entre la première et la dernière pluie supérieure à 1 mm.....	104	61	128	85	60	101	120	108	108,4

— celles où ce déficit voisine 40 % : 1970, 1971 et 1973 ;

— celles enfin pour lesquelles les précipitations correspondent sensiblement à la « normale » : 1974, 1975 et 1976.

Rappels également certaines caractéristiques de ces saisons des pluies.

— Août est d'une manière générale le mois le plus arrosé (à l'exception de 1975 où un fort ralentissement des précipitations est apparu provoquant l'arrêt de la croissance de nombreuses espèces herbacées et une diminution de la productivité).

— 1972 s'écarte considérablement de la répartition moyenne avec une pluie précoce en juin, suivie d'une longue période de sécheresse. L'averse la plus importante sera aussi la plus tardive en octobre.

— Le nombre de jours de pluie reste relativement équivalent d'une année à l'autre. Il est généralement peu important : 13 jours en moyenne pour la période considérée.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sur le quadrat expérimental de vingt-cinq hectares nous avons recensé dix-sept espèces ligneuses différentes appartenant à treize familles. Le tableau 3 donne la liste de ces espèces ainsi que le nombre d'individus utilisés pour les relevés phénologiques.

Nous avons vu que le peuplement ligneux était essentiellement composé de six espèces. Pour celles-ci nous avons suivi la phénologie sur vingt individus (sauf pour *Accacia senegal* dont toute la population fut observée) choisis, dans la mesure du possible, tout au long d'une toposéquence.

D'octobre 1970 à décembre 1977, nous avons dressé le calendrier phénologique des dix-sept espèces à raison d'un relevé tous les quinze jours.

Pour caractériser morphologiquement les différents stades phénologiques, nous avons retenu la nomenclature de LE FLOC'H (1969).

1) LA FEUILLAISSON.

Cette phase a été divisée en quatre stades.

a) *Début de la feuillaison* (stade 1) : « Il prend place lorsque les feuilles, une fois sorties du bourgeon, laissent apparaître leur surface supérieure, bien qu'elles ne soient pas encore complètement déployées. »

b) *Pleine feuillaison* (stade 2) : Elle s'étend du déploiement normal des feuilles jusqu'à leur changement de couleur.

c) *Changement de couleur des feuilles* (stade 3).

d) *Chute des feuilles* (stade 4) : Ce phénomène est facile à observer mais difficile à noter car il peut s'écouler un mois ou deux entre la chute des premières feuilles et le moment où l'arbre est dénudé.

2) LA FLORAISON.

Nous avons noté la floraison depuis l'éclatement des bourgeons floraux jusqu'au flétrissement des fleurs. Dans le cas de *Sclerocarya birrea*, espèce dioïque, nous n'avons observé que les fleurs femelles.

TABLEAU 3.

Liste des espèces présentes sur le quadrat de Fété-Olé
et nombre d'individus observés.

FAMILLE	ESPÈCES	NOMBRE D'INDIVIDUS OBSERVÉS
Capparidacées	<i>Boscia senegalensis</i> (PERS.) LAM.....	20
	<i>Cadaba farinosa</i> FORSK.....	3
Bombacacées	<i>Adansonia digitata</i> L.....	1
Sterculiacées	<i>Sterculia setigera</i> DEL.....	1
Tiliacées	<i>Grewia bicolor</i> JUSS.....	20
	<i>Grewia tenax</i> (FORSK.) FIORI.....	1
Euphorbiacées	<i>Euphorbia balsamifera</i> AIT.....	3
Zygophyllacées	<i>Balanites aegyptiaca</i> (L.) DEL.....	20
Burséracées	<i>Commiphora africana</i> (A. RICH.) ENGL.....	20
Anacardiacées	<i>Sclerocarya birrea</i> (A. RICH.) HOCHST.....	4
Rhamnacées	<i>Ziziphus mauritiana</i> LAM.....	3
Mimosacées	<i>Acacia senegal</i> (L.) WILLD.....	toute la population du quadrat
Combrétacées	<i>Combretum aculeatum</i> VENT.....	8
	<i>Combretum micranthum</i> G. DON.....	2
	<i>Guiera senegalensis</i> J. F. GMEL.....	20
Apocynacées	<i>Adenium obesum</i> (FORSK.) ROEM. & SCHULT.....	2
Rubiacées	<i>Feretia apodanthera</i> DEL.....	2

3) LA FRUCTIFICATION.

La fructification est la phénophasse la plus délicate à noter. Elle débute avec la nouaison des fruits mais celle-ci n'est pas toujours d'observation facile (dans le cas d'*Adenium obesum* par exemple, nous avons toujours eu quelques difficultés pour préciser le moment où le fruit apparaît). Nous déterminons également dans la mesure du possible deux autres stades :

- la maturité ;
- le début et la fin de la chute des fruits.

III. RÉSULTATS

Nous dégageons, au niveau de chaque espèce, les caractéristiques phénologiques en soulignant les événements exceptionnels. Nous donnons en annexe les phénogrammes établis pour chaque espèce d'octobre 1970 à décembre 1977.

1) CAPPARIDACÉES.

***Boscia senegalensis*.**

Les nouvelles feuilles apparaissent en fin de saison des pluies (ou début de la saison sèche), à un moment où celles de l'année précédente ne sont pas encore totalement tombées : deux générations de feuilles se chevauchent. D'un individu à l'autre, d'une année à l'autre, la date de formation de ces nouvelles feuilles varie peu (coefficient de variation de l'ordre de 3 %). Si le départ de la feuillaison est rapide (vingt jours en moyenne), la chute des feuilles s'étale sur plus de trois mois, et le stade « pleine feuillaison » ne représente que la moitié de la durée totale de la feuillaison.

Les feux de brousse en octobre 1974 sont passés au moment de l'émission des feuilles, celles-ci ont été brûlées. Une nouvelle feuillaison inhabituelle s'est alors produite au mois de février.

La floraison débute pratiquement avec la feuillaison. L'arbre se couvre de petites fleurs très odorantes pendant plus de trois mois. Les fruits apparaissent (novembre) et mûrissent (avril/mai) en saison sèche. Leur chute coïncide généralement avec celle des feuilles.

Boscia senegalensis est donc un arbuste qui ne présente pas de véritable période de repos végétatif : il porte des feuilles pendant toute l'année, et des fleurs ou des fruits dix mois sur douze. Il

semble peu sensible aux facteurs climatiques car les variations interannuelles sont faibles ; en particulier, la sécheresse n'affecte pas le rythme phénologique.

Cadaba farinosa.

Cadaba farinosa est un petit arbuste plus ou moins lianescent qui apparaît feuillé pendant toute l'année. Contrairement à ce qui se passe chez *Boscia senegalensis*, il est difficile de noter avec précision la date de formation des feuilles comme celle de leur chute : elles se forment ou tombent pratiquement toute l'année. Il nous est cependant possible d'indiquer, en fin de saison sèche, une émission importante de nouvelles feuilles. De la même façon, nous constatons à cette même époque un maximum dans la chute des feuilles qui tombent sur le sol alors qu'elles sont encore vertes : il n'y a aucun changement dans la couleur du feuillage avant la chute.

Le cycle phénologique est largement perturbé par les conditions du milieu. En 1972, année sèche, la feuillaison a été particulièrement tardive, les nouvelles feuilles ne se formant qu'en octobre. En 1974, 1975 et dans une moindre mesure en 1976, les criquets ont mangé tout le feuillage, laissant les arbustes entièrement nus pendant plusieurs mois ⁽¹⁾.

Les premières fleurs apparaissent au début de « l'hivernage » (sauf en 1972/73 où la floraison a été retardée de près de six mois, les bourgeons floraux ayant éclaté en pleine saison sèche). Les fruits sont noués deux mois plus tard. Remarquons que la floraison s'étend sur plus de cinq mois et dépasse en durée la fructification : de nombreuses fleurs ne donneront pas de fruits. Les facteurs extérieurs influent grandement sur le développement de l'appareil reproducteur : en année sèche la durée de la floraison est réduite (49 jours en 1972, contre 140 en 1977). Les criquets consomment fleurs et fruits (1974 et 1975).

A Fété-Olé, en sept années d'observations, nous ne comptons guère que trois années « sans accident ». Ces années-là, *Cadaba farinosa* est un arbuste portant des feuilles toute l'année, et des fleurs et fruits pendant de nombreux mois. Mais il est particulièrement apprécié par les criquets, ce qui modifie complètement son développement.

(1) Les criquets dont il est question dans cet article se rapportent selon toute vraisemblance à l'espèce *Anacridium melanorhodon* (WALKER), qui est la plus communément rencontrée sur la végétation ligneuse dans la région étudiée (N. D. L. R.).

2) BOMBACACÉES.

Adansonia digitata.

En fin de saison sèche, les bourgeons s'ouvrent et les feuilles se déploient, le baobab arrive en pleine feuillaison au début de « l'hivernage ». C'est une des espèces qui démarre le plus précocement après *Euphorbia balsamifera* et *Balanites aegyptiaca*. Le premier stade de développement, foliaire s'étend sur un mois et demi environ. Deux années font exception : 1972 et 1977. Au cours de la première, l'apparition des feuilles est tardive et brutale : entre deux relevés, nous passons du stade arbre dénudé au stade pleine feuillaison. Pour la seconde, au contraire, les feuilles commencent à sortir des bourgeons au mois d'avril mais elles n'atteindront leur plein déploiement qu'à la fin du mois d'août : tout se passe comme si l'arbre stoppait tout développement pendant quatre mois. Nous pouvons mettre ce phénomène en relation avec les pluies qui, cette année-là, furent tardives puisque l'hivernage ne débuta réellement que le 13 août.

L'arbre est feuillé pendant sept mois, mais cette durée est réduite de moitié en 1972 par suite des conditions climatiques défavorables. La pleine feuillaison représente la moitié environ de la feuillaison totale.

Le baobab est défeuillé à partir de décembre. La chute des feuilles débute dès la fin de la saison des pluies et s'étale sur un mois. La variabilité interannuelle du départ de la feuillaison est plus faible que celle de l'arrêt. Les feuilles jaunissent sur l'arbre et le changement de couleur précède la chute d'un mois.

Les fleurs apparaissent au début de « l'hivernage » quand l'arbre est en feuilles. La floraison est plus précoce en années humides (1975 et 1976), et n'a pas eu lieu en 1972. Elle dure quatre mois en moyenne, mais elle a été particulièrement écourtée en 1974 pour des raisons inconnues. La chute des dernières fleurs correspond souvent à celle des feuilles. Les fruits se forment pendant la saison des pluies et tombent tardivement en fin de saison sèche (juste avant la formation des nouvelles feuilles).

3) STERCULIACÉES.

Sterculia setigera.

D'une manière générale, les premières feuilles apparaissent avant la saison des pluies et la chute est complète un mois après l'hivernage. La période de vie active des feuilles coïncide donc

étroitement avec la saison pluvieuse. La feuillaison a démarré très tardivement en 1972 (année sèche) et a été de longue durée en 1976 (année humide). Le jaunissement des feuilles précède de quelques jours seulement leur chute.

La floraison arrive en même temps que la feuillaison (exception faite en 1972 où elle s'est entièrement développée sur un arbre défeuillé). Elle semble plus longue en année sèche qu'en année humide (30 jours seulement en 1976).

Nous n'avons noté de fructification qu'une seule année (1976) et encore a-t-elle été de courte durée (42 jours).

Sterculia setigera est, avec le baobab, un des plus grands arbres rencontrés à Fété-Olé. Il semble en repos végétatif une grande partie de l'année (cinq à six mois).

4) TILIACÉES.

***Grewia bicolor*.**

Concentré autour des dépressions et sur les termitières, cet arbuste porte ses premières feuilles au cours de « l'hivernage ». Si le départ de la feuillaison est assez rapide (le stade 1 ne durant qu'un mois), les feuilles jaunissent très tôt et la chute est très étalée : le stade pleine feuillaison s'étend sur trois mois et représente moins de la moitié de la feuillaison dans son ensemble. La sécheresse influe sur le développement végétatif de deux façons : feuillaison retardée et durée écourtée. Ces arbustes sont donc défeuillés pendant une grande partie de la saison sèche et le début de la saison des pluies (cinq mois environ).

Les bourgeons floraux s'ouvrent alors que les feuilles sortent (sauf en 1972 où la floraison débute plus tard). Les fruits, dont la nouaison est délicate à observer arrivent à maturité en novembre et leur chute correspond à celle des feuilles. En 1972 et 1977 la floraison n'a été suivie d'aucune fructification.

***Grewia tenax*.**

Comme l'espèce précédente, ce *Grewia* forme généralement ses feuilles au cours de « l'hivernage » et, à l'exception de 1972, la date de leur apparition varie peu d'une année à l'autre. Installé au bord d'une dépression, l'unique individu présent sur le quadrat expérimental semble particulièrement sensible à la sécheresse : en 1972, le feuillage sort tardivement en novembre, le premier stade de la feuillaison est brutal car nous passons, en quinze jours, du stade bourgeon éclaté au stade pleine feuillaison. L'arbuste est en

feuilles pendant sept mois mais cette durée est réduite des deux tiers en année peu arrosée (1972 et 1977). Les feuilles jaunissantes restent longtemps en place et leur chute est très étalée : la pleine feuillaison représente la moitié de la durée de la feuillaison complète.

Les fleurs se forment en même temps que les feuilles. Aucune floraison n'a été observée ni en 1974, ni en 1975. Aucun fruit n'est apparu en 1972 et la production, en 1977, a été faible.

5) EUPHORBIACÉES.

Euphorbia balsamifera.

Euphorbia balsamifera présente du point de vue phénologique plusieurs caractéristiques :

— C'est l'espèce qui démarre la première chaque année, en plein milieu de la saison sèche.

— Le stade 1 s'étend sur plus de deux mois.

— Depuis le début des observations la date de débourrement avance régulièrement chaque année. Notée le 21 mai en 1971, elle est observée le 14 février en 1977.

— Le stade pleine feuillaison est relativement court puisqu'il ne représente pas la moitié de la feuillaison dans son ensemble. La chute des feuilles est très différente d'une année à l'autre.

— *Euphorbia balsamifera* ne présente pas de véritable période de repos végétatif. La feuillaison est précédée de la floraison et de la fructification qui se termine alors que se forment les premières feuilles.

— Les conditions climatiques, et en particulier la sécheresse, ne semblent pas modifier le rythme phénologique de cette espèce.

6) ZYGOPHYLLACÉES.

Balanites aegyptiaca.

Cet arbre dont les feuilles apparaissent précocement, en pleine saison sèche, reste vert pratiquement toute l'année, et nous avons noté à plusieurs reprises la formation de nouvelles feuilles alors que la chute des anciennes n'était pas encore terminée. Cette superposition de deux générations de feuilles rend les observations malaisées.

En 1975 et 1976 les criquets se sont abattus sur les plus grands individus, dévorant tout le feuillage et bouleversant le cycle phénologique. En 1976, l'arbre est nu à la mi-juin, mais une nouvelle émission de feuilles se situe en août, le départ de cette feuillaison exceptionnelle est particulièrement lent.

Les feuilles ne changent pas de couleur et tombent vertes sur le sol. La chute est très étalée (plus de deux mois) et la pleine feuillaison correspond à plus de la moitié de la durée totale.

La floraison précède la nouvelle feuillaison. Elle dure trois mois. La chute des fleurs est maximale en mai-juin et il se constitue alors au pied de chaque individu un véritable tapis. Les fruits, noués avant l'hivernage, arrivent à maturité au début de la saison sèche. Ils sont souvent mangés par les oiseaux et leur chute est très étalée.

En 1972, floraison et fructification ont été écourtées. En 1976, les criquets ont également consommé les fleurs et les jeunes fruits : c'est l'année où l'arbre est exceptionnellement dénudé pendant deux mois.

Balanites aegyptiaca apparaît d'autant plus vert en toutes saisons qu'à la couleur du feuillage s'ajoutent celle des longues épines et des jeunes rameaux.

7) BURSÉRACÉES.

Commiphora africana.

Cet arbre est dépourvu de feuilles la majeure partie de l'année. Celles-ci apparaissent peu avant les premières pluies, s'épanouissent au début de « l'hivernage », jaunissent au bout de quatre mois et tombent en octobre. La feuillaison ne durant que cinq mois déborde très peu la période humide.

Cette espèce semble très sensible aux conditions climatiques :

— en 1972, le départ de la feuillaison est tardif et la chute précoce ; l'arbre est déjà nu quand se produit le 19 octobre une dernière averse ; quelques jours plus tard, nous constatons une nouvelle formation de feuilles qui resteront deux mois sur l'arbre ;

— en 1975 et 1976 où nous avons observé les précipitations les plus importantes, la durée de la période végétative s'allonge pour atteindre 200 jours environ ;

— l'arrêt de la végétation varie peu d'une année à l'autre (coefficient de variation de 8 %) et suit de près les dernières pluies.

Les fleurs ne se forment que sur des arbres défeuillés. Elles sont souvent difficiles à observer car de petite taille (5 à 6 mm) et certaines années (1974, 1976) nous les notons alors que des fruits sont déjà noués. Ceux-ci se développent pendant la saison sèche et tombent avant l'apparition des nouvelles feuilles.

A deux reprises (1972 et 1977), aucune floraison n'a été constatée. Nous avons montré (POUPON, 1977) qu'au cours d'une

année la floraison et la fructification ne concernent pas tous les individus susceptibles de fleurir.

8) ANACARDIACÉES.

Sclerocarya birrea.

La feuillaison débute en fin de saison sèche alors que l'arbre porte encore quelques fruits. Mais le premier stade de développement est très long, particulièrement en 1977 où quatre mois se sont écoulés entre l'éclatement des bourgeons et le déploiement complet des feuilles ; la pleine feuillaison se situe au cours de « l'hivernage ». Celle-ci d'ailleurs s'étend sur moins de la moitié de la feuillaison totale qui atteint neuf mois. Le jaunissement des feuilles intervient au bout de six mois. En 1972, la feuillaison apparaît tardivement en août.

Sclerocarya birrea est une espèce dioïque et nous n'avons suivi que des arbres portant des fleurs femelles. Celles-ci apparaissent au milieu de la saison sèche sur des arbres sans feuilles. La floraison s'étend sur deux mois mais les fruits sont formés au bout de quarante jours. Sur le quadrat de Fété-Olé, nous n'avons jamais pu observer leur maturation car ils sont systématiquement mangés à l'état vert par les perroquets et les perruches (*Poicephalus senegalus* et *Psittacula krameri*). En 1972, aucune fructification n'a suivi la floraison.

9) RHAMNACÉES.

Ziziphus mauritiana.

Ziziphus mauritiana est un arbre dont la végétation démarre en « hivernage » : les feuilles apparaissent tout de suite après les premières pluies. Nous retrouvons ici des phénomènes déjà constatés pour d'autres espèces :

— départ très lent en 1977 ;

— réduction de la durée foliaire en année sèche ; effet plus marqué en 1977 qu'en 1972 ;

— action des criquets, surtout en 1975 où toutes les jeunes feuilles sont consommées ; une nouvelle feuillaison se produit cinq mois plus tard.

Le premier stade du développement foliaire diffère considérablement d'une année à l'autre. S'il est très lent en 1977 comme nous l'avons mentionné plus haut, il est brutal en 1972 et 1975 où l'arbre se couvre de feuilles entre deux relevés.

Le jaunissement des feuilles précède d'un mois le début de la

chute, aussi la pleine feuillaison ne correspond qu'à la moitié de la phénophase feuillée.

La floraison (inexistante en 1972) se produit également en saison des pluies, après la feuillaison. Les fleurs sont consommées par les criquets deux années de suite (1974 et 1975). Dans ces conditions, nous n'avons observé de fructification que quatre années sur sept et celle de 1977 a été très aléatoire, ne concernant qu'un arbre sur trois : la production de fruits, très recherchés par les populations locales, a été très faible, bien inférieure à celle des autres années.

Sauf en 1975 où la feuillaison présente un caractère très exceptionnel, l'arbre se présente sans feuilles ni fruits cinq à six mois de l'année.

10) MIMOSACÉES.

Acacia senegal.

Pour cette espèce, nous avons dressé, depuis 1972, le calendrier phénologique de tous les individus présents sur le quadrat expérimental. Une étude plus détaillée sera entreprise ultérieurement mettant en relation les variations phénologiques avec l'âge de chaque arbre et sa position le long de la toposéquence.

Les bourgeons s'ouvrent au début de l'hivernage d'une façon assez systématique, sauf au cours des années sèches où les premières feuilles se forment tardivement.

La feuillaison s'étend en moyenne sur sept mois. Les criquets ont dévasté certains arbres mais dans des secteurs très localisés (pourtour des mares) et les rats ont perturbé la feuillaison, mais plus en sectionnant les jeunes rameaux qu'en s'attaquant aux feuilles elles-mêmes (POULET & POUPON, 1978).

En ce qui concerne la floraison, nous avons noté l'apparition de fleurs à deux époques de l'année :

— au début de la saison des pluies avec un léger retard sur la feuillaison ;

— en janvier et février.

Il ne s'agit pas d'une floraison très étalée dans le temps mais bien de deux époques distinctes. Nous n'avons trouvé aucune observation identique dans la bibliographie.

Les fruits apparaissent en fin « d'hivernage » et les graines sont dispersées au milieu de la saison sèche. En 1972, par suite de la sécheresse, et en 1975, année où les criquets ont mangé toutes les fleurs, il n'y a pas eu de fructification.

11) COMBRÉTACÉES.

Combretum aculeatum.

Pour cette espèce arbustive et parfois lianescente, les variations entre individus rendent délicates les notations phénologiques. Il est toujours possible de trouver des *Combretum aculeatum* à un stade ou à un autre : certains sont encore en fleurs quand d'autres situés à proximité sont en repos végétatif. Nous avons cependant tenté de dresser des phénogrammes qui se rapprochent le plus possible de la réalité en éliminant les quelques individus notoirement déphasés.

Le départ de la feuillaison, en « hivernage », comme la chute des feuilles, en saison sèche, s'étale sur un mois. La pleine feuillaison est de courte durée (deux mois et demi) et les feuilles jaunissent et sèchent sur les branches, restant en place plus de deux mois avant de tomber. En 1972 et 1977, la durée de la feuillaison a été réduite alors qu'elle fut maximale en 1974 et 1975.

Les fleurs sortent en même temps que les feuilles et restent sur l'arbre une grande partie de l'année (plus de six mois), donnant l'impression d'être initiées par poussées successives dont les dernières seraient stériles. Les fruits apparaissent en saison des pluies et la fructification dure cinq mois. En 1972, par suite de la sécheresse, et en 1975, sous l'action des criquets, les fruits furent soit inexistantes, soit rares.

Combretum micranthum.

Les deux individus suivis sont installés au bord d'une dépression, sur le flanc d'une ancienne termitière. Le départ de la feuillaison est relativement tardif intervenant alors que « l'hivernage » est bien avancé, ce qui peut expliquer que la sécheresse sévissant en 1972 ou en 1977 n'a guère bouleversé le développement de cette espèce. D'une manière générale, le démarrage est rapide et très homogène d'une année à l'autre. La durée de la feuillaison atteint pratiquement neuf mois mais le feuillage change de teinte au bout du cinquième mois prenant une couleur rouille très caractéristique permettant de remarquer de loin cette espèce. Nous ne savons pas si ce changement de coloration correspond ou non à la perte de la fonction assimilatrice des feuilles.

Par rapport à toutes les autres espèces, *Combretum micranthum* présente la plus grande homogénéité d'une année à l'autre aussi bien dans les dates de départ ou d'arrêt de la feuillaison que dans sa durée.

Au moment où se forment les premières feuilles, apparaissent les fleurs qui sont toujours de petite taille et qui restent sur l'arbre pratiquement pendant deux mois. La fructification, inexistante en 1972 et 1977, mais aussi en 1973, et de courte durée en 1976 pour des raisons inexplicées, débute à la mi-septembre et se termine avec la chute des feuilles. Il y a simultanéité étroite entre le développement des appareils foliaire et reproducteur.

Guiera senegalensis.

Pour cette espèce aussi, la variation d'un individu à l'autre est importante et, pendant huit mois de l'année, il n'est pas rare de noter des individus à tous les stades de développement.

D'une manière générale, le débourrement a lieu au début de la saison des pluies et le départ de la feuillaison s'étale sur un mois. Il est notablement retardé mais brutal en 1972. La feuillaison dure neuf mois, et les arbustes ne sont défeuillés qu'en fin de saison sèche. Les feuilles jaunissent cependant rapidement, restant sur les branches presque deux mois avant de tomber. La pleine feuillaison ne s'étend que sur quatre mois.

L'arrêt de la végétation est plus homogène que le départ. Notons cependant, en 1977, une chute particulièrement précoce des feuilles alors que les conditions climatiques de sécheresse ont été moins extrêmes qu'en 1972.

Les fleurs apparaissent sur des arbustes en pleine feuillaison. Cette floraison dure cinq mois, les premiers fruits sont noués très tôt et la période où nous notons uniquement feuilles et fleurs est limitée dans le temps. La fructification s'étale sur sept mois mais elle n'a pas eu lieu en 1972 et a été quasi inexistante en 1977. La chute des fruits coïncide avec celle des feuilles, laissant les *Guiera senegalensis* complètement nus en fin de saison sèche.

12) APOCYNACÉES.

Adenium obesum.

Les premières feuilles sortent au mois de juin, avant les pluies, mais la pleine feuillaison se développe au cours de « l'hivernage ». Il semble qu'en 1972 et 1977 le premier stade soit plus précoce mais plus étalé que les autres années. La durée de la feuillaison n'atteint pas cinq mois et se termine rapidement après « l'hivernage » : l'arbre est défeuillé une grande partie de l'année.

Dès la chute des feuilles, le « baobab des chacals » se couvre de fleurs roses pendant trois à quatre mois. Il est difficile de préciser

la date de nouaison des fruits qui ne sont véritablement visibles que quand toutes les fleurs sont fanées. Ces fruits arrivent à maturité au milieu de la saison sèche : ils s'ouvrent et libèrent leurs graines en avril ou mai.

13) RUBIACÉES.

Feretia apodanthera.

Feretia apodanthera est une espèce dont la végétation démarre pendant la saison humide et se poursuit en pleine saison sèche. La feuillaison s'étend sur plus de sept mois mais le deuxième stade représente plus de la moitié de cette durée : les feuilles sèchent sur l'arbre avant de tomber, et la chute est la plupart du temps très étalée.

Les fleurs apparaissent avec les premières feuilles et les fruits sont noués avant la fin de « l'hivernage ». Ils ne tombent qu'au bout de trois à quatre mois. L'arbre est nu en fin de saison sèche.

La sécheresse modifie sensiblement ce rythme phénologique, ce qui se traduit par :

- un départ tardif de la végétation (1972) ;
- une diminution de la durée de feuillaison (1972, 1977) ;
- une absence de fructification (1972).

Notons également l'inexistence de la floraison en 1973 et 1974, et de la fructification en 1976.

IV. DISCUSSIONS

1. COMPARAISON AVEC LES DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES.

Les études phénologiques précises sont rares et nous avons surtout relevé dans la littérature des données collectées soit par des floristes, soit par des agrostologues qui s'intéressent à l'apport que peut constituer, dans la nutrition animale, le feuillage et les fruits de la strate ligneuse.

Le tableau 4 reprend les principales indications recueillies. Plusieurs constatations s'imposent.

— Il s'agit, généralement, de notations vagues données pour toute une région, souvent très difficilement comparables aux nôtres très localisées.

— Nous n'avons trouvé aucune donnée concernant les Tiliacées, et, pour plusieurs espèces sans grand intérêt ni fourrager, ni pharmaceutique, elles sont souvent succinctes.

TABLEAU 4.

Principales données phénologiques concernant les dix-sept espèces ligneuses de Fété-Oilé.

ESPÈCES	AUBREVILLE (1950)	GIFFARD Sénégal 1966 et 1974	KERHARO & ADAM Sénégal 1974	BERHAUT Sénégal 1971-1976	IRVINE Ghana 1961	EWUSIE Ghana 1969	PRÉSENTE ÉTUDE 1970/1977
<i>Boscia senegalensis</i>	Feuilles en saison sèche. Fleurs d'octobre à janvier.						Feuilles toute l'année. Fleurs octobre à janvier.
<i>Cadaba farinosa</i>	Fleurs et fruits en fin de saison des pluies ou début de saison sèche.						Feuilles toute l'année. Fleurs et fruits apparaissent en saison humide, durent cinq mois.
<i>Adansonia digitata</i>	Défeuillé pendant 6 mois de saison sèche. Nouvelle feuillaison après floraison. Fleurs en mai.	Fleurs en juin, quelques semaines après épanouissement des feuilles.		Fleurs avant les premières pluies, avant ou avec les premières feuilles.	Fleurs en mai et juillet.	Fleurs en avril-mai. Fruits d'août à décembre. Feuilles en mars et chute d'août à février.	Feuilles pendant sept mois. Fleurs en saison des pluies avec les feuilles.
<i>Sterculia setigera</i>	Fleurs quand arbre est défeuillé. Fruits mûrs en décembre.	Arbre dépouillé de novembre à mai. Fleurs entre février et avril.					Feuilles pendant l'hivernage. Fleurs en mai/juin.
<i>Grewia bicolor</i>							Feuilles et fleurs apparaissent pendant l'hivernage. Feuilles et fruits jusqu'en février.

TABLEAU 4 (suite).

ESPÈCES	AUBRÉVILLE (1950)	GIFFARD Sénégal 1966 et 1974	KERHARO & ADAM Sénégal 1974	BERHAUT Sénégal 1971-1976	IRVINE Ghana 1961	EWUSIE Ghana 1969	PRÉSENTE ÉTUDE 1970/1977
<i>Grewia tenax</i>							Feuilles, fleurs et fruits apparaissent pendant l'hivernage.
<i>Euphorbia balsamifera</i>	Arbuste caduc en saison sèche.	Branches défeuillées en saison sèche.	Feuilles visibles pendant deux ou trois mois en saison des pluies. Fleurs en saison sèche.	Fleurs quand plante est défeuillée.			Feuilles milieu saison sèche. Fleurs sur arbre défeuillé de janvier à mars.
<i>Balanites aegyptiaca</i>	Floraison novembre à mars.	Fructification au début de la saison sèche.			Fleurs en janvier/février. Fruits en mars/avril.	Fleurs en décembre/janvier, en avril et en juillet. Fruits en janvier/février, en mai et d'août à novembre. Feuilles de décembre à février, en avril et juillet.	Feuilles pendant toute l'année. Sortie en avril/mai Fleurs d'avril à juillet. Fruits mûrs après hivernage.
<i>Commiphora africana</i>	Fleurs et fruits en saison sèche quand arbre est défeuillé.	Feuilles tombent en janvier.	Fleurs en saison sèche avant la feuillaison.	Fleurs de janvier à mai quand arbre est défeuillé.			Feuilles en saison des pluies. Fleurs en début de saison sèche.
<i>Sclerocarya birrea</i>	Arbre défeuillé en saison sèche à partir d'octobre/novembre. Floraison de janvier à avril/mai.	Floraison février à mai. Fruits mûrs en juin.		Fleurs avant la feuillaison.			Feuilles de juin à février/mars. Fleurs en mars/avril.
<i>Ziziphus mauritiana</i>	Floraison d'octobre à janvier.						Feuilles et fleurs sortent pendant l'hivernage. Fruits mûrs en novembre.

TABLEAU 4 (suite).

ESPÈCES	AUBREVILLE (1950)	GIFFARD Sénégal 1966 et 1974	KERHARO & ADAM Sénégal 1974	BERHAUT Sénégal 1971-1976	IRVINE Ghana 1961	EWUSIE Ghana 1969	PRÉSENTE ÉTUDE 1970/1977
<i>Acacia senegal</i>	Fleurs avant et pendant la saison des pluies : de mai à août, parfois jusqu'en novembre.	Feuilles quelques semaines avant les premières pluies. Chute en novembre. Floraison en saison des pluies (mai à novembre). Fruits mûrs en décembre/janvier.					Feuilles pendant hivernage. Début chute en novembre. Deux périodes de floraison. Fruits mûrs en février/mars.
<i>Combretum aculeatum</i>		Feuilles recherchées par le bétail entre juillet et février.	Fleurs souvent en saison sèche pendant défeuillaison.				Feuilles pendant hivernage en même temps que fleurs. Chute feuilles milieu saison sèche.
<i>Combretum micranthum</i>	Couleur rouille du feuillage en saison sèche.	Feuilles appréciées par les animaux jusqu'en décembre.		Fleurs quand arbre est défeuillé ou avec les premières feuilles. Feuillage roux en automne.			Feuilles pendant hivernage en même temps que fleurs. Feuillage roux en janvier. Feuilles et fruits jusqu'au milieu saison sèche.
<i>Guiera senegalensis</i>		Chameaux mangent feuilles en fin de saison sèche.					Feuilles de juillet/août à mars. Fleurs pendant hivernage. Fruits jusqu'en mars avril.

TABLEAU 4 (suite et fin).

ESPÈCES	AUBRÉVILLE (1950)	GIFFARD Sénégal 1966 et 1974	KERHARO & ADAM Sénégal 1974	BERHAUT Sénégal 1971-1976	IRVINE Ghana 1961	EWUSIE Ghana 1969	PRÉSENTE ÉTUDE 1970/1977
<i>Adenium obesum</i>	Fleurs quand arbre est défeuillé.		Feuilles en saison des pluies. Fleurs sur arbre dé- feuillé.	Décembre à mars : arbre défeuillé cou- vert de fleurs. Feuilles en saison des pluies.			Feuilles pendant hi- vernage. Fleurs au début sai- son sèche (octobre à janvier). Fruits mûrs en mars/ avril.
<i>Feretia apodanthera</i>	Fleurs avant ou en même temps que les nouvelles feuilles : d'avril à juin. Fruits mûrs d'août à octobre.		Fleurs avant ou au début de la feuil- laison.				Feuilles pendant hi- vernage jusqu'en fé- vrier. Fleurs apparaissent avec feuilles. Fruits au début sai- son sèche.

— Pour *Adansonia digitata* et *Balanites aegyptiaca* nous avons puisé dans les travaux d'IRVINE et d'EWUSIE qui ont travaillé au Ghana dans une zone climatique nettement différente.

L'étude de nos propres relevés contredit parfois nettement ces observations. C'est au niveau de la floraison que nous constatons les plus importantes. Nos observations sont faites à Fété-Olé, station très septentrionale, située dans la zone à climat subdésertique de type sahélo-saharien (POUPON, 1978). Il est probable que pour une présentation générale de chaque espèce, les auteurs se sont référés à des observations effectuées dans des régions plus méridionales (donc plus arrosées) et où les phénogrammes seraient décalés par rapport à Félé-Olé.

2. COMPARAISON ENTRE ESPÈCES.

A. La feuillaison.

Nous avons distingué quatre stades dans la feuillaison (voir p. 51). Le tableau 5 indique pour chaque espèce l'importance de chacun d'entre eux.

TABLEAU 5.

Importance de chaque stade de la feuillaison exprimé en nombre de jours (N) et en pourcentage par rapport à la durée totale de la feuillaison.

ESPÈCES	STADE 1		STADE 2		STADE 3		STADE 4	
	N	%	N	%	N	%	N	%
<i>Boscia senegalensis</i>	20	6	160	51	37	12	96	31
<i>Cadaba farinosa</i>	50	15	218	64	0	0	75	22
<i>Adansonia digitata</i>	50	23	105	49	30	14	29	14
<i>Sterculia setigera</i>	39	24	92	57	2	1	28	17
<i>Grewia bicolor</i>	26	12	94	45	13	6	75	36
— <i>tenax</i>	0	0	98	47	54	26	57	27
<i>Euphorbia balsamifera</i>	77	32	95	40	15	6	51	21
<i>Balanites aegyptiaca</i>	64	20	179	56	0	0	78	24
<i>Commiphora africana</i>	36	24	73	49	14	9	27	18
<i>Sclerocarya birrea</i>	62	23	116	43	19	7	76	28
<i>Ziziphus mauritiana</i>	26	12	117	56	30	14	36	17
<i>Acacia senegal</i>	30	14	115	55	21	10	42	20
<i>Combretum aculeatum</i>	31	12	81	33	80	32	57	23
— <i>micranthum</i>	17	6	135	52	42	16	66	25
<i>Guiera senegalensis</i>	31	12	118	45	57	22	56	21
<i>Adenium obesum</i>	33	23	79	55	12	8	19	13
<i>Feretia apodanthera</i>	21	10	134	62	19	9	41	19

a) *Départ de la feuillaison.*

Chaque année, pour chaque espèce, nous déterminons une date moyenne de départ de la végétation (fig. 3). Une analyse de variance à deux critères croisés nous permet de comparer ces moyennes (tableau 6).

TABLEAU 6.

**Comparaison et étude
de la date de moyenne de départ de la végétation
pour dix-sept espèces ligneuses pendant sept ans.**

SOURCE DE VARIATION	DEGRÉS DE LIBERTÉ	SOMME DES CARRÉS DES ÉCARTS	VARIANCE	F
Entre espèces.....	16	245 639	15 352	21,1
Entre années.....	6	107 335	17 889	24,5
Résiduelle.....	96	69 951	729	
TOTAUX.....	118	422 925		

1) A 1 % $F_{96}^{16} = 2,8$ F observé > F_{96}^{16} → facteur espèces significatif.

2) A 1 % $F_{96}^9 \simeq 4$ F observé > F_{96}^6 → facteur années significatif.

Il existe donc des différences significatives dans les dates de départ de la végétation entre les espèces que nous pouvons classer en quatre groupes (tableau 7).

En fin de saison sèche, huit espèces sont déjà en feuillaison. Il faut noter que certains individus d'*Acacia senegal*, de *Combretum aculeatum*, de *Ziziphus mauritiana* ou de *Guiera senegalensis* débourent également avant les premières pluies. Ce phénomène a souvent été observé (BOALER, 1966, en Tanzanie ; DAUBENMIRE, 1972, au Costa Rica ; HOPKINS, 1970, au Nigeria). Certains auteurs pensent avec NJOKU (1963) qu'un tel départ est sous la dépendance de la photopériode. A Fété-Olé, il peut également être lié à l'augmentation, à partir du mois de mai, de l'humidité atmosphérique (POUPON, 1978).

TABLEAU 7.

Classement des espèces selon la date moyenne de départ de la feuillaison (moyenne calculée de 1971 à 1977 et coefficient de variation).

ÉPOQUE DE DÉPART	ESPÈCES	DATE DÉPART	
		moyenne	σ/\bar{m}
Milieu de saison sèche	<i>Euphorbia balsamifera</i>	7 avril	0,34
	<i>Balanites aegyptiaca</i>	22 avril	0,28
Fin de saison sèche avant les premières pluies	<i>Adansonia digitata</i>	21 mai	0,34
	<i>Sclerocarya birrea</i>	31 mai	0,26
	<i>Sterculia setigera</i>	1 ^{er} juin	0,31
	<i>Cadaba farinosa</i>	3 juin	0,49
	<i>Commiphora africana</i>	7 juin	0,28
	<i>Adenium obesum</i>	12 juin	0,12
Saison des pluies	<i>Acacia senegal</i>	9 juillet	0,14
	<i>Combretum aculeatum</i> ...	11 juillet	0,17
	<i>Ziziphus mauritiana</i>	24 juillet	0,13
	<i>Guiera senegalensis</i>	25 juillet	0,18
	<i>Grewia bicolor</i>	2 août	0,12
	<i>Feretia apodanthera</i>	13 août	0,17
	<i>Combretum micranthum</i> ..	15 août	0,07
	<i>Grewia tenax</i>	15 août	0,17
Fin de saison des pluies	<i>Boscia senegalensis</i>	6 octobre	0,03

De la même façon, nous comparons, pour chaque espèce, et chaque année, la durée du stade 1 en faisant une analyse de variance à deux critères croisés. Nous pouvons montrer que le facteur espèces est significatif (sécurité de 99 %) ainsi que le facteur années (sécurité de 95 %).

Si nous étudions (fig. 4) l'évolution de la durée du stade 1 en fonction de la date moyenne de départ nous obtenons une excellente corrélation entre ces deux facteurs ($r = -0,91$).

Plus la date de démarrage de la feuillaison d'une espèce est tardive, plus ce départ est rapide. Nous avons déjà indiqué que pour les espèces ayant leurs premières feuilles en fin de saison des

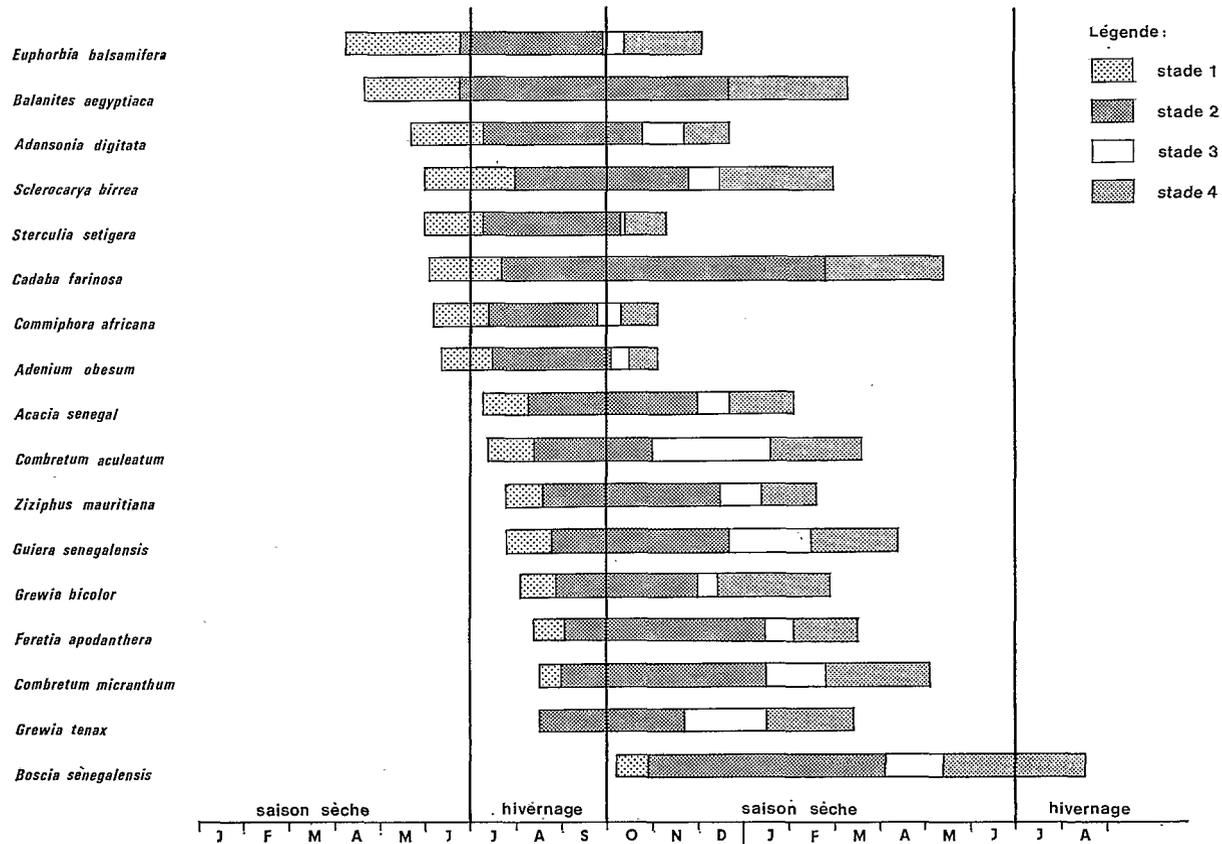


FIG. 3. — Comparaison de la feuillaison des espèces ligneuses à Fété-Olé.

pluies, nous passons souvent entre deux relevés consécutifs du stade arbre ou arbuste défeuillé au stade arbre ou arbuste en pleine feuillaison.

b) *Durée de la feuillaison.*

Une analyse de variance à deux critères croisés nous permet de comparer la durée de la feuillaison des dix-sept espèces ligneuses suivies pendant six années d'observation (tableau 8), 1977 n'étant pas pris en considération car pour certaines espèces, en mars 1978, la feuillaison n'est pas terminée.

TABLEAU 8.

**Comparaison de la durée moyenne de la feuillaison
des dix-sept espèces ligneuses pendant six ans.**

SOURCE DE VARIATION	DEGRÉ DE LIBERTÉ	SOMME DES CARRÉS DES ÉCARTS	VARIANCE	F
Entre espèces.....	16	326 061	20 379	3,58
Entre années.....	5	77 919	15 584	2,74
Résiduelle.....	80	5 688		
TOTAUX.....	101	409 668		

A 1 % $F_{80}^{16} = 3$ F observé > F_{80}^{16} → facteur espèces significatif.

A 5 % $F_{80}^5 = 2,35$ F observé > F_{80}^5 → facteur années significatif.

Nous calculons pour chaque espèce une durée moyenne de feuillaison entre 1971 et 1976. Le tableau 9 et la figure 3 mettent en évidence la variation interspécifique.

c) *Arrêt de la feuillaison.*

Pour ce caractère nous pouvons également faire une analyse de variance à deux critères croisés (tableau 10) et calculer une date moyenne d'arrêt de la végétation (tableau 11).

De la même façon, une analyse de variance à deux critères croisés montre que les facteurs espèces et années sont significatifs en ce qui concerne la durée du dernier stade de la feuillaison.

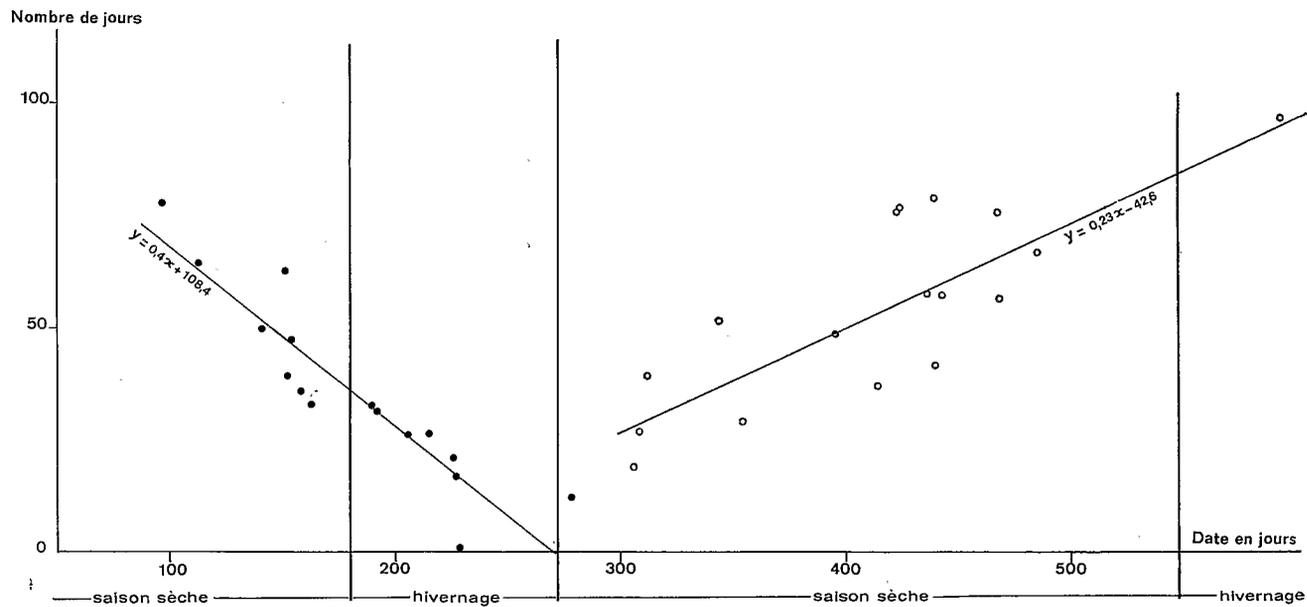


FIG. 4. — Durée des stades 1 et 4 de la feuillaison pour les espèces ligneuses de Fété-Olé. Les cercles pleins indiquent la durée du stade 1 en fonction de la date de débourrement, les cercles évidés la durée du stade 4 en fonction de la date d'arrêt de feuillaison.

TABLEAU 9.

Durée de la feuillaison
(moyenne et coefficient de variation)
pour dix-sept espèces ligneuses.

ESPÈCES	DURÉE DE FEUILLAISSON (jours)	
	moyenne	coefficient de variation σ/m
<i>Adenium obesum</i>	143,4	0,27
<i>Commiphora africana</i>	150,3	0,27
<i>Sterculia setigera</i>	160,6	0,29
<i>Grewia bicolor</i>	207,6	0,27
<i>Acacia senegal</i>	208,3	0,15
<i>Ziziphus mauritiana</i>	208,7	0,28
<i>Grewia tenax</i>	209,1	0,43
<i>Adansonia digitata</i>	213,9	0,24
<i>Feretia apodanthera</i>	215,3	0,30
<i>Euphorbia balsamifera</i>	238,3	0,26
<i>Combretum aculeatum</i>	249,4	0,24
<i>Combretum micranthum</i>	260,3	0,14
<i>Guiera senegalensis</i>	262,0	0,18
<i>Sclerocarya birrea</i>	272,7	0,26
<i>Boscia senegalensis</i>	313,2	0,47
<i>Balanites aegyptiaca</i>	321,3	0,25
<i>Cadaba farinosa</i>	342,7	0,56

TABLEAU 10.

Comparaison des dates d'arrêt de la feuillaison
pour dix-sept espèces ligneuses pendant six ans.

SOURCE DE VARIATION	DEGRÉS DE LIBERTÉ	SOMME DES CARRÉS DES ÉCARTS	VARIANCE	F
Entre espèces.....	16	537 850	33 616	6,26
Entre années.....	5	16 361	3 272	0,61
Résiduelle.....	80	429 749	5 372	
TOTAUX.....	101	983 960		

A 1 % $F_{80}^{16} = 2,7$ F observé $> F_{80}^{16}$ → facteur espèces significatif.

A 5 % $F_{80}^5 = 2,34$ F observé $< F_{80}^5$ → facteur années non significatif.

TABLEAU 11.

Date d'arrêt de la feuillaison
(moyenne et coefficient de variation).

ESPÈCES	DATE D'ARRÊT DE LA FEUILLAISSON	
	moyenne	coefficient de variation
<i>Adenium obesum</i>	2 novembre	0,07
<i>Commiphora africana</i>	4 novembre	0,08
<i>Sterculia setigera</i>	8 novembre	0,10
<i>Euphorbia balsamifera</i>	10 décembre	0,12
<i>Adansonia digitata</i>	20 décembre	0,06
<i>Acacia senegal</i>	30 janvier	0,07
<i>Ziziphus mauritiana</i>	18 février	0,14
<i>Grewia bicolor</i>	26 février	0,08
<i>Sclerocarya birrea</i>	27 février	0,12
<i>Grewia tenax</i>	12 mars	0,14
<i>Balanites aegyptiaca</i>	15 mars	0,21
<i>Feretia apodanthera</i>	16 mars	0,06
<i>Combretum aculeatum</i>	18 mars	0,13
<i>Guiera senegalensis</i>	13 avril	0,09
<i>Cadaba farinosa</i>	13 avril	0,44
<i>Combretum micranthum</i>	30 avril	0,06
<i>Boscia senegalensis</i>	16 août	0,26

Il existe une bonne corrélation ($r = 0,81$) entre la durée de ce dernier stade et la date d'arrêt de la feuillaison (fig. 4). Plus l'arrêt de la végétation est tardif, plus la chute de feuilles s'étend sur une longue période.

d) Conclusion.

Si nous dressons pour le quadrat de Fété-Olé le phénogramme global de la feuillaison (fig. 5) en portant à chaque relevé le pourcentage d'espèces ligneuses ayant des feuilles, plusieurs caractéristiques sont à souligner :

— Il y a, en toutes saisons, des espèces feuillées. Le maximum est obtenu au cours de l'hivernage où pratiquement tous les ligneux sont en feuillaison (sauf accidents tels les passages de criquets, ce qui explique que nous n'atteignons jamais 100 %). Le minimum est atteint en avril.

— L'évolution du stade 1 montre que les premiers départs se situent déjà en mars. Mais c'est en juillet, au début de la saison

des pluies, que de nombreuses espèces forment leurs feuilles. Il n'y a pratiquement que deux mois dans l'année où nous ne notons aucun ligneux à ce stade de développement (fin décembre à début février).

— La courbe représentant l'évolution du stade 2 est parallèle à celle de la feuillaison.

— La chute des feuilles apparaît maximale de décembre à février, époque où sont relevées les températures les plus basses. Elle est pratiquement nulle de juin à septembre.

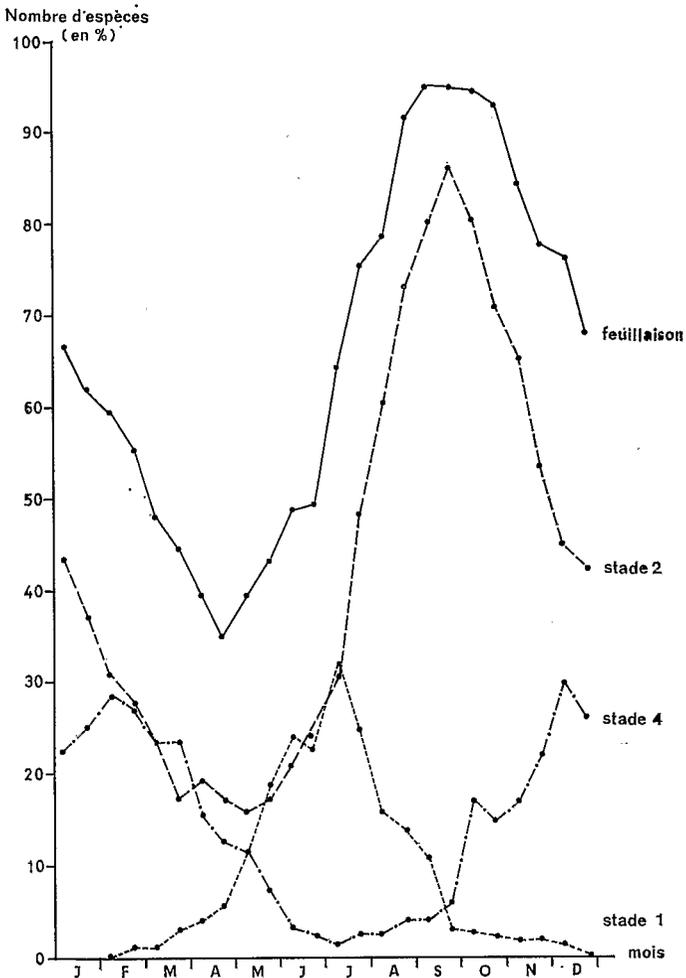


FIG. 5. — Phénogramme de feuillaison à Fété-Olé.

B. Floraison et fructification.

Si nous considérons uniquement dans un premier temps la floraison, nous pouvons classer les espèces selon trois critères différents :

a) *Date de départ de la floraison.*

Nous pouvons séparer les espèces ligneuses de Fété-Olé en deux grands groupes eux-mêmes subdivisés en trois sous-groupes (nous indiquons après chaque espèce la date moyenne d'apparition des premières fleurs).

— Espèces fleurissant pendant la saison sèche.

- Au début de la saison sèche peu de temps après les dernières pluies :
Adenium obesum (28 octobre) ;
Commiphora africana (10 novembre).
- Au milieu de la saison sèche :
Acacia senegal (seconde floraison à partir du 9 janvier) ;
Euphorbia balsamifera (15 janvier) ;
Sclerocarya birrea (16 mars) ;
Balanites aegyptiaca (5 avril).
- En fin de saison sèche :
Sterculia setigera (17 juin).

— Espèces dont la floraison débute en hivernage.

- Au début de la saison des pluies :
Cadaba farinosa (7 juillet) ;
Adansonia digitata (12 juillet) ;
Combretum aculeatum (25 juillet).
- Au milieu de la saison des pluies :
Grewia bicolor (11 août) ;
Acacia senegal (première floraison le 13 août) ;
Combretum micranthum (15 août) ;
Ziziphus mauritiana (19 août) ;
Feretia apodanthera (21 août) ;
Grewia tenax (30 août) ;
Guiera senegalensis (4 septembre).
- En fin de saison des pluies :
Boscia senegalensis (13 octobre).

La majorité des espèces commence à fleurir pendant l'hivernage. Quatre d'entre elles seulement induisent leur floraison en plein cœur de la saison sèche.

b) *Durée de la floraison.*

Nous pouvons séparer les espèces en quatre groupes selon que la floraison dure moins de deux mois, entre deux et quatre mois, de quatre à six mois, et plus de six mois. Nous donnons entre parenthèses la durée moyenne calculée sur les sept années d'observation.

• Floraison durant moins de deux mois :

- Grewia tenax* (32,0 jours) ;
- Feretia apodanthera* (32,6 j) ;
- Grewia bicolor* (47, 7 j) ;
- Combretum micranthum* (51,0 .j) ;
- Commiphora africana* (51,8 j) ;
- Ziziphus mauritiana* (54, 2 j).

• Floraison durant de deux à quatre mois :

- Sclerocarya birrea* (67, 1 j) ;
- Sterculia setigera* (69, 1 j) ;
- Euphorbia balsamifera* (80,7 j) ;
- Boscia senegalensis* (87,0 j) ;
- Balanites aegyptiaca* (94,7 j) ;
- Adenium obesum* (104,8 j) ;
- Acacia senegal* (107,3 j).

• Floraison durant de quatre à six mois :

- Adansonia digitata* (130,5 j) ;
- Guiera senegalensis* (144, 1 j) ;
- Cadaba farinosa* (161,9 j).

• Floraison durant plus de six mois :

- Combretum aculeatum* (184,3 j).

Remarquons que dans le premier groupe se situent quatre espèces souvent inféodées, à Fété-Olé, aux dépressions, et dont la floraison ne débute qu'au milieu de l'hivernage (il s'agit des deux *Grewia*, de *Combretum micranthum* et de *Feretia apodanthera*). Chez les espèces pour lesquelles la floraison est très étalée nous avons souvent constaté que les fleurs formées tardivement étaient stériles, seules celles apparaissant au début de cette phénomphase donnent naissance à des fruits.

c) *Rapport des phénophases de feuillaison et floraison.*

Nous reconnaissons quatre groupes.

- Floraison débutant avec la feuillaison :
 - Boscia senegalensis* ;
 - Combretum micranthum* ;
 - Feretia apodanthera* ;
 - Grewia bicolor* ;
 - Grewia tenax*.
- Floraison apparaissant légèrement après la feuillaison :
 - Acacia senegal* (première floraison) ;
 - Adansonia digitata* ;
 - Cadaba farinosa* ;
 - Combretum aculeatum* ;
 - Guiera senegalensis* ;
 - Sterculia setigera* ;
 - Ziziphus mauritiana*.
- Floraison sur arbre défeuillé :
 - Acacia senegal* (seconde floraison) ;
 - Adenium obesum* ;
 - Commiphora africana* ;
 - Euphorbia balsamifera* ;
 - Sclerocarya birrea*.
- Floraison débutant légèrement avant la feuillaison :
 - Balanites aegyptiaca*.

Au niveau de la fructification les relevés phénologiques perdent beaucoup de leur précision et de leur intérêt. En effet la maturité des fruits n'est pas toujours facile à apprécier. Les graines sont souvent consommées à l'intérieur des fruits par des insectes spermatophages (*Acacia senegal*, *Combretum aculeatum*), ou ce sont les fruits eux-mêmes qui disparaissent rapidement : le meilleur exemple est donné par *Sclerocarya birrea* pour lequel nous n'avons jamais observé de maturation, les perroquets prélevant les fruits très tôt. Dans ces conditions si nous pouvons toujours noter la date de nouaison, il est difficile d'évaluer, pour chaque espèce, la durée de la fructification.

Si nous suivons pour la floraison et la fructification l'évolution des phénogrammes au cours de l'année (fig. 6) nous pouvons établir les faits suivants :

— En toute saison nous trouvons des espèces en fleurs ou en fruits.

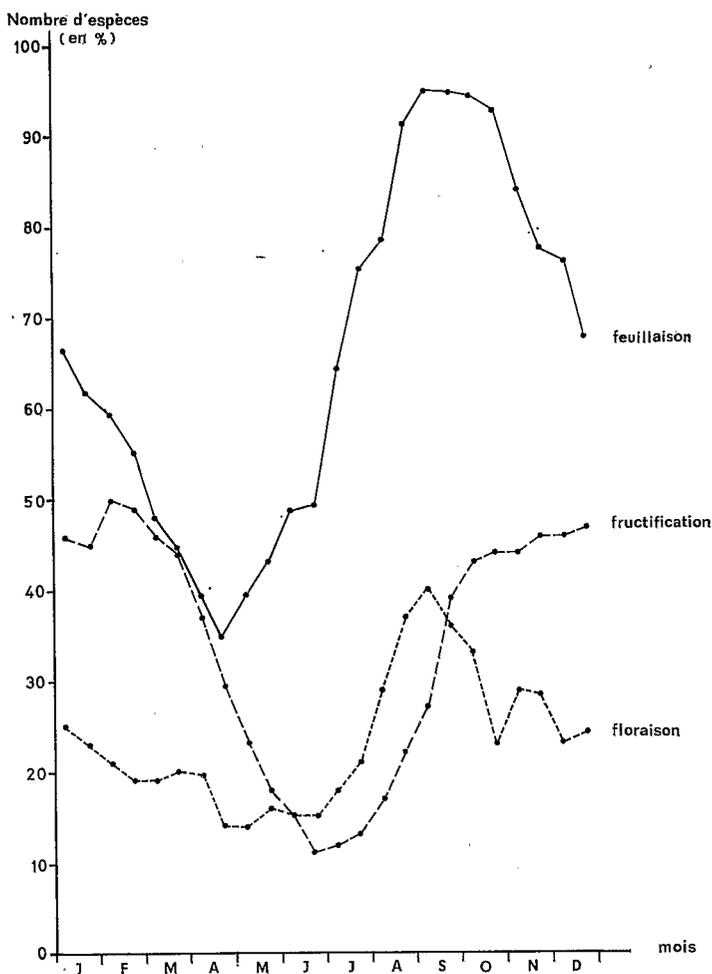


Fig. 6. — Phénogramme de feuillaison, floraison et fructification à Fété-Olé (observations de septembre 1970 à décembre 1977).

— Nous trouvons le maximum d'espèces en floraison au cours de l'hivernage, ce maximum correspond à celui de la feuillaison, mais il est bien plus faible : nous n'avons jamais plus de 40 % d'espèces en fleurs à la même époque.

— Le nombre d'espèces fleurissant est assez faible en fin de saison sèche.

— Nous trouvons une espèce sur deux avec des fruits en février et une sur dix seulement au début de l'hivernage.

3. COMPARAISON ENTRE ANNÉES.

Les analyses de variance à deux critères croisés nous ont montré que pour tous les paramètres étudiés, à l'exception de l'arrêt de la feuillaison, le facteur années était significatif : il existe donc entre les années des différences significatives, nous pouvons tenter des comparaisons interannuelles.

A. Départ de la feuillaison.

Nous distinguons, en fonction de la date moyenne de départ de la feuillaison, trois groupes d'années significativement différents.

— 1976 et 1975 : démarrage précoce en années bien arrosées.

— 1971, 1973 et 1974 : départ plus tardif. Les deux premières années reçoivent des précipitations faibles (respectivement 202 et 209 millimètres). En 1974, la répartition des pluies est trop irrégulière (deux jours de pluie seulement en juillet).

Entre ces deux premiers groupes, 1977 occupe une position intermédiaire.

— 1972 : départ tardif en année sèche.

Si nous considérons la durée de ce premier stade de la feuillaison nous mettons en évidence deux séries d'années qui diffèrent significativement.

— 1973, 1974 et 1976 où le stade 1 ne dure pas un mois.

— 1977 où la première phase de la feuillaison s'étend sur une longue période.

1972, 1971 et 1975 se situent entre ces deux groupes.

La date de départ de la feuillaison apparaît d'autant plus précoce que l'année reçoit plus de précipitations. La figure 7 montre cependant que le départ de la feuillaison n'a pas été aussi affecté que nous pouvions le croire en 1977 où il n'est tombé que 126 mm de pluie. Par contre, si nous considérons la date d'installation de la pleine feuillaison, il existe une meilleure corrélation, car en 1977 le stade 1 ayant été particulièrement long, la pleine feuillaison est tardive.

B. Durée de la feuillaison.

D'après la durée moyenne de la feuillaison nous pouvons regrouper les années en trois catégories.

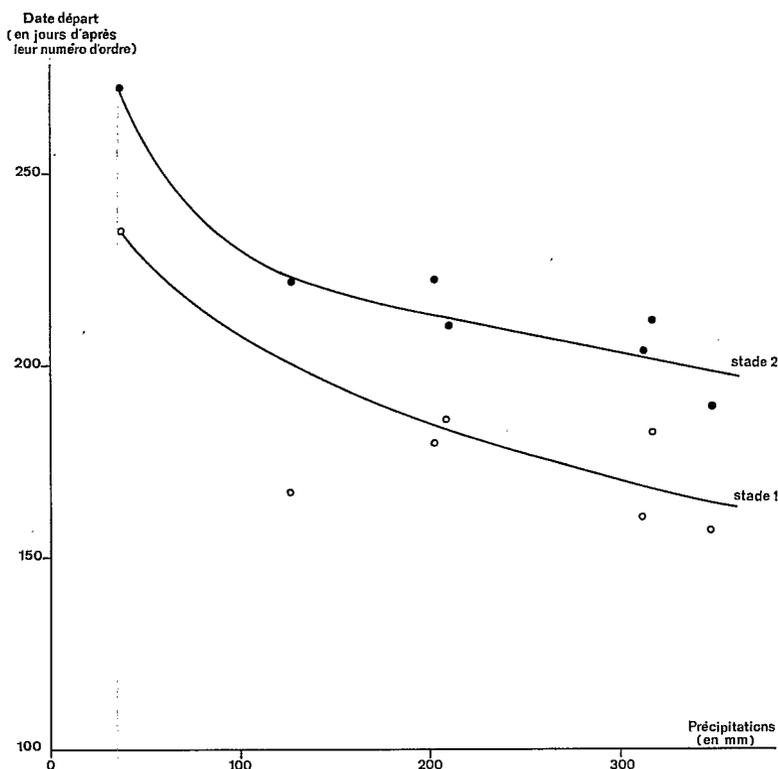


Fig. 7. — Évolution de la date d'apparition des premières feuilles (stade 1) et de pleine feuillaison (stade 2) en fonction de la pluviométrie annuelle.

- 1972 : feuillaison de courte durée.
- 1973/1974 : feuillaison de durée moyenne.
- 1971, 1975 et 1976 : feuillaison de longue durée. 1975 et 1976 ont bénéficié d'une pluviométrie élevée dont l'effet sur la végétation a été, en partie, masqué par les criquets qui ont laissé plusieurs espèces défeuillées.

C. Arrêt de la feuillaison.

La date d'arrêt de la feuillaison ne diffère pas significativement d'une année à l'autre. Par contre la durée du stade 4 varie significativement. La chute est plus étalée en 1973 et 1975 (75 jours en moyenne) qu'en 1971, 1972 et 1974 (41 jours) ; 1976 avec 52 jours occupe une position intermédiaire.

D. Floraison et fructification.

Les variations de ces phénomènes entre 1971 et 1977 peuvent être reliées à deux phénomènes : la sécheresse et les criquets.

— En année sèche (1972 et 1977) la floraison peut être soit totalement absente (*Adansonia digitata*, *Commiphora africana* ou *Ziziphus mauritiana*), soit retardée et de courte durée.

— En 1974, 1975 et 1976 les criquets se sont attaqués aux bourgeons floraux. La date de leur passage variant d'une année à l'autre, les espèces détruites ne sont pas toujours les mêmes.

La fructification n'apparaît pas chez les espèces dont les fleurs sont soit absentes soit détruites, mais elle ne se développe pas, en années sèches, sur de nombreuses espèces ayant fleuri. Le phénomène est plus marqué en 1972 qu'en 1977.

Cette comparaison interannuelle fait ressortir l'influence des précipitations sur chacune des phases phénologiques. Elle met en évidence l'importance des années sèches que nous avons déjà soulignée (POUPON & BILLE, 1974 ; POUPON, 1976) et qui a été confirmée en 1977.

CONCLUSION

Les variations pluviométriques interannuelles expliquent donc dans une large mesure les fluctuations de la phénologie des espèces ligneuses installées à Fété-Olé. La quantité annuelle des pluies mais aussi leur répartition influent sur le développement de la végétation. Cependant les années les plus arrosées, l'effet attendu est minimisé par la présence des déprédateurs du feuillage ou des fleurs.

Des études quantitatives de production de matériel caduc au cours de ces différentes années ont été entreprises ; elles permettront ultérieurement de mieux apprécier l'impact de ces variations climatiques sur la végétation.

En ce qui concerne les études de biomasse et de productivité, nous pouvons évaluer cette dernière en fonction de la durée de la feuillaison ou de la période de vie active des feuilles.

Des mesures de bilan hydrique s'avèrent nécessaires pour expliquer le fonctionnement de ces ligneux et en particulier les phénomènes de production de matériel vert au cours de la saison sèche.

BIBLIOGRAPHIE

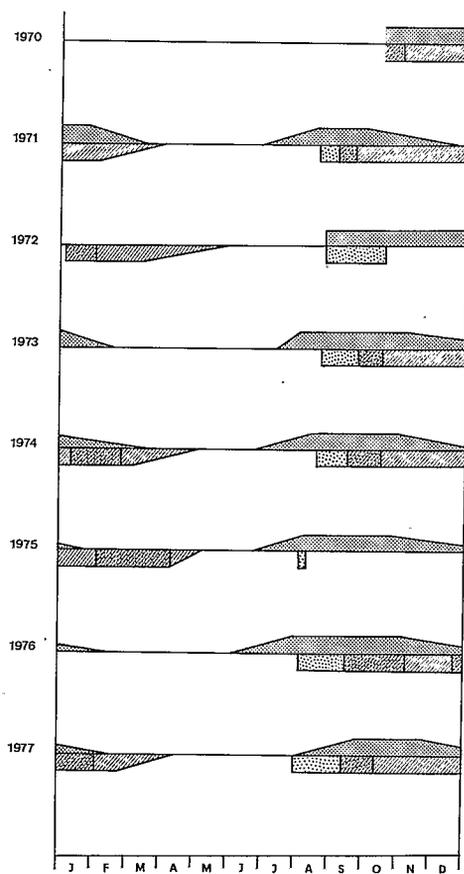
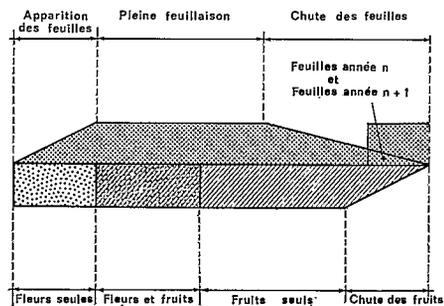
- AUBRÉVILLE, A. (1949). — Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. *Paris*, Soc. Éd. géogr. maritimes et coloniales, 351 p.
- (1950). — Flore forestière soudano-guinéenne. *Paris*, Soc. Éd. géogr. maritimes et coloniales, 523 p.
- BERHAUT, J. (1971 à 1976). — Flore illustrée du Sénégal, tome I à V. Gouvernement du Sénégal, Ministère du Développement Rural et Hydraulique, Dir. Eaux et Forêts.
- BILLE, J.-C., LEPAGE, M., MOREL, G. & POUPON, H. (1972 a). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Présentation de la région. *La Terre et la Vie*, **26**, 3, p. 332-350.
- BILLE, J.-C., LEPAGE, M. & POUPON, H. (1972 b). — Présentation de la zone d'étude de Fété-Olé (Sénégal). *Dakar*, O. R. S. T. O. M., doc. interne, 54 p. polygr.
- BILLE, J.-C. & POUPON, H. (1972 a). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Description de la végétation. *La Terre et la Vie*, **26**, 3, p. 351-365.
- (1972 b). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Biomasse végétale et production primaire nette. *La Terre et la Vie*, **26**, 3, p. 366-382.
- BOALER, S. B. (1966). — Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. II — Plant communities and seasonal variation in the vegetation. *J. Ecol.*, **54**, p. 465-479.
- CORNET, A. (1976). — Observations sur les précipitations dans la partie centrale du secteur sahélien sénégalais. *Dakar*, doc. interne, O. R. S. T. O. M., 13 p. polygr.
- DAUBENMIRE, R. (1972). — Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.*, **60**, p. 147-170.
- EWUSIE, J. Y. (1969). — Preliminary studies on the phenology of some woody species of Ghana. *Ghana J. Sci.*, **8**, 3/4, p. 126-151.
- FRANKIE, G. W., BAKER, M. G. & OPLER, P. A. (1974 a). — Tropical plant phenology : Applications for studies in community ecology. In : « Phenology and seasonality modeling », ed. by H. LIETH. *Berlin*, Springer-Verlag, p. 287-296.
- (1974 b). — Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.*, **62**, p. 881-919.
- GIFFARD, P. L. (1966). — Les gommiers : *Acacia senegal* WILLD. et *Acacia laeta* R. BR. *Bois et For. Trop.*, **105**, p. 21-31.
- (1974). — L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche. *Dakar*, C. T. F. T., 452 p. polygr.
- HOPKINS, B. (1970). — Végétation of the Olokemeji Forest Reserve, Nigeria. VI — The plants on the forest gite with special reference to their seasonal growth. *J. Ecol.*, **58**, p. 765-793.
- IRVINE, F. R. (1961). — Woody plants of Ghana. *London*, Oxford Univ. Press.
- KERHARO, J. & ADAM, J. G. (1974). — La pharmacopée sénégalaise traditionnelle. *Paris*, Éd. Vigot Frères, 1 011 p.

- LE FLOC'H, E. (1969). — Caractérisation morphologique des stades et phases phénologiques dans les communautés végétales. C. E. P. E./ C. N. R. S., doc. 45, 136 p.
- MEDWAY, Lord F. L. S. (1972). — Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, **4**, p. 117-146.
- NJOKU, E. (1963). — Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. I — Observations on mature trees. *J. Ecol.*, **51**, p. 617-624.
- POULET, A. R. & POUPON, H. (1978). — L'invasion d'*Arvicanthis niloticus* (Rodentia, Muridae) dans le milieu naturel du Sahel sénégalais en 1975-1976 et ses conséquences pour la strate ligneuse. *La Terre et la Vie*, **32**, p. 161-193.
- POUPON, H. (1976). — Influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la végétation d'une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal. In : « La Désertification au Sud du Sahara ». Colloque de Nouakchott 17-19 décembre 1973, p. 96-101. *Dakar-Abidjan*, Nouvelles Éd. Africaines.
- (1977). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Premières données sur *Commiphora africana* (RICH.) ENGL. *La Terre et la Vie*, **31**, p. 127-162.
- (1978). — Analyse des données météorologiques recueillies à Fété-Olé (Nord du Sénégal) de septembre 1969 à décembre 1977. *Dakar*, O. R. S. T. O. M., doc. intern., 21 p. polygr.
- POUPON, H. & BILLE, J.-C. (1974). — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : Influence de la sécheresse sur la strate ligneuse. *La Terre et la Vie*, **28**, 1, p. 49-75.
-

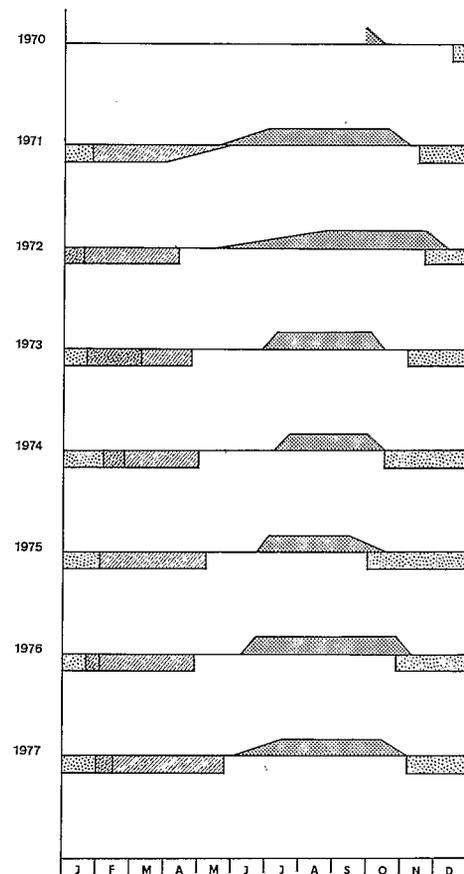
ANNEXE

Phénogrammes des 17 espèces
ligneuses de Fété-Olé pour les
années 1970 à 1977.

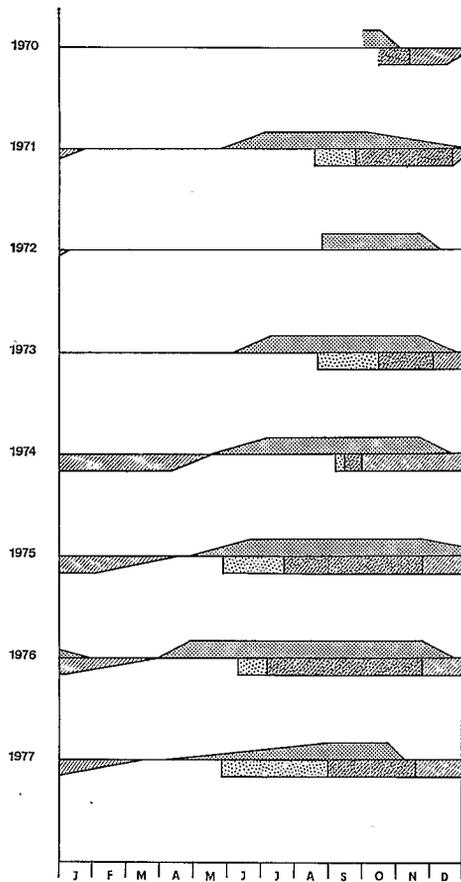
LÉGENDE DES PHÉNOGRAMMES



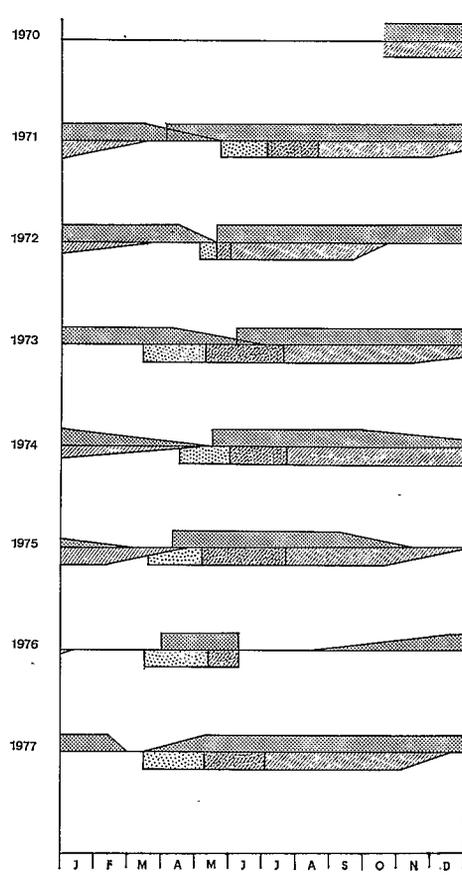
Acacia senegal



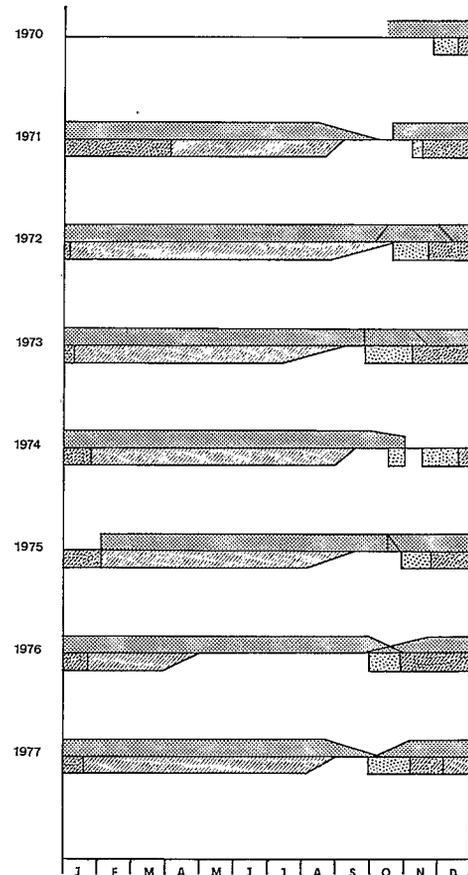
Adenium obesum



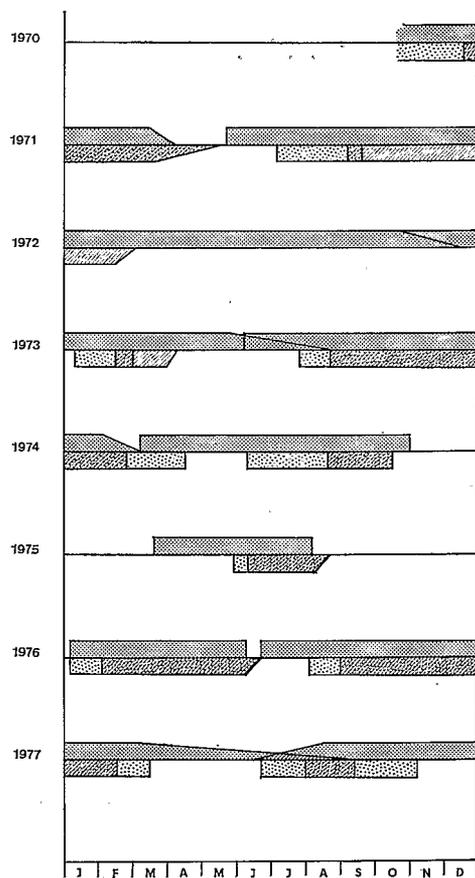
Adansonia digitata



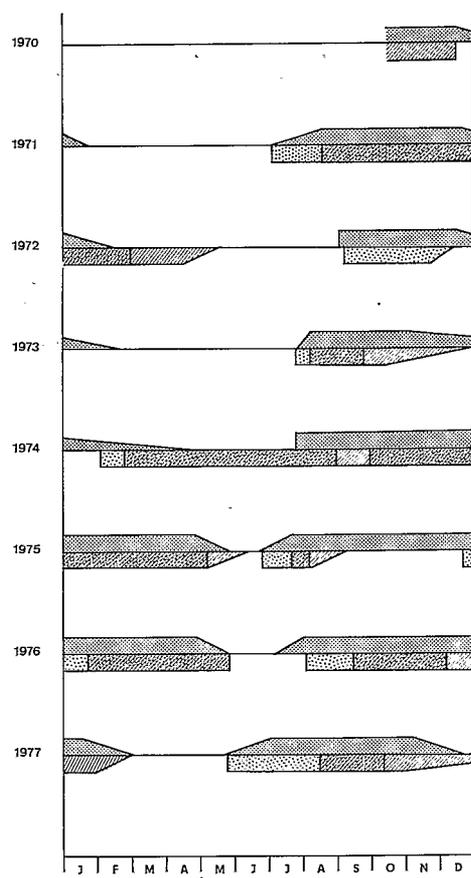
Balanites aegyptiaca



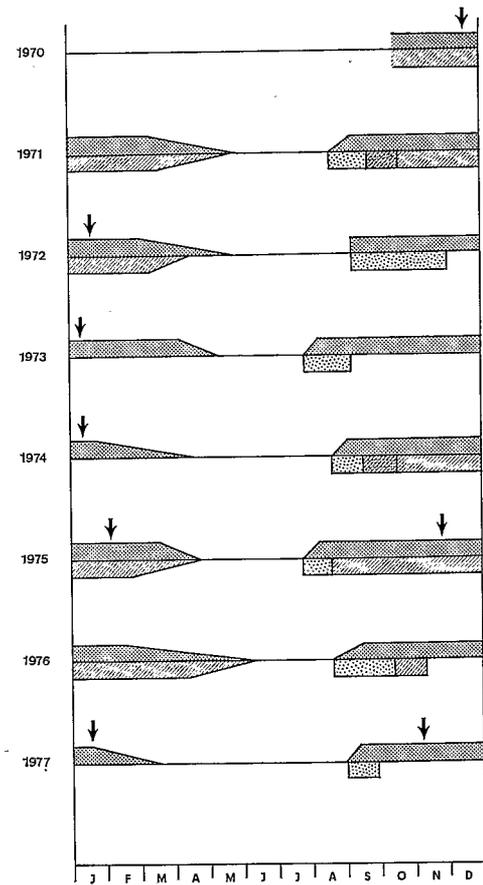
Boscia senegalensis



Cadaba farinosa

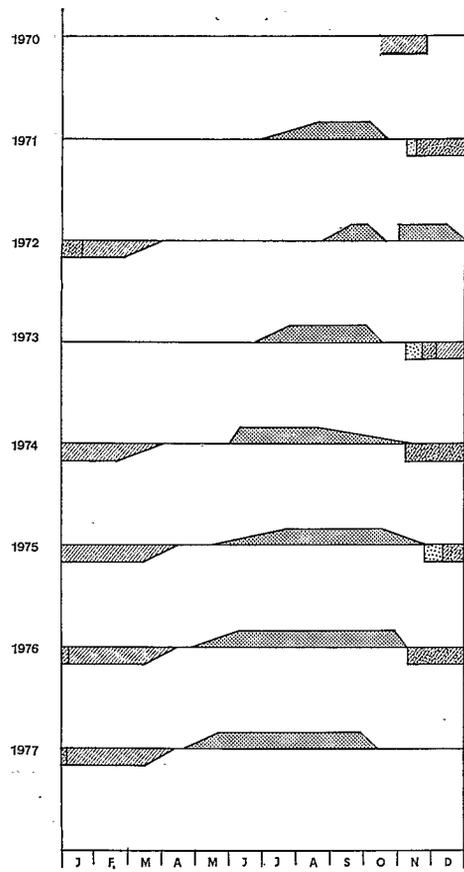


Combretum aculeatum

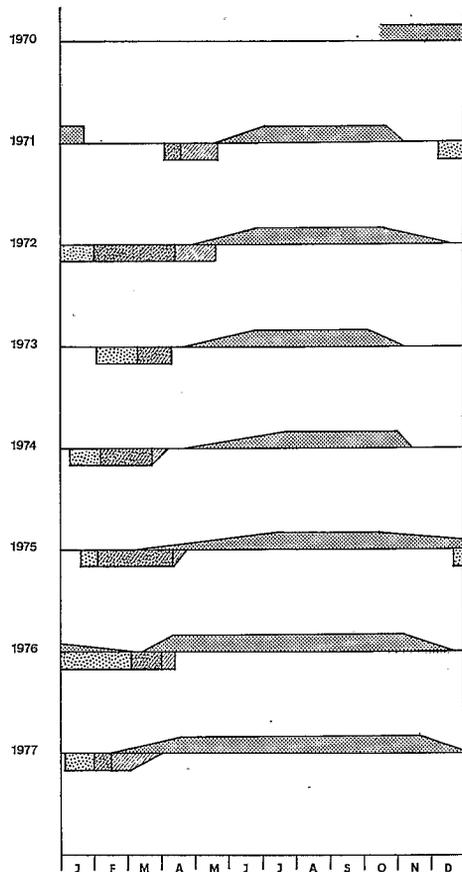


Combretum micranthum

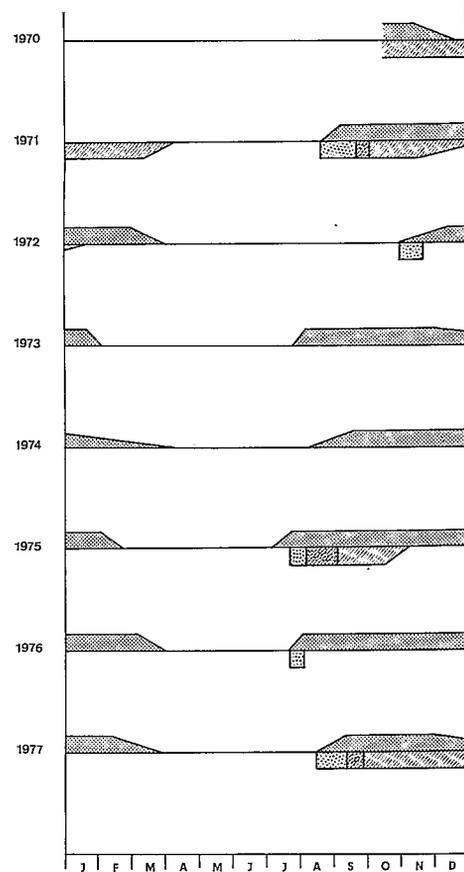
La flèche indique la date où le feuillage change de couleur et de vert devient rouille.



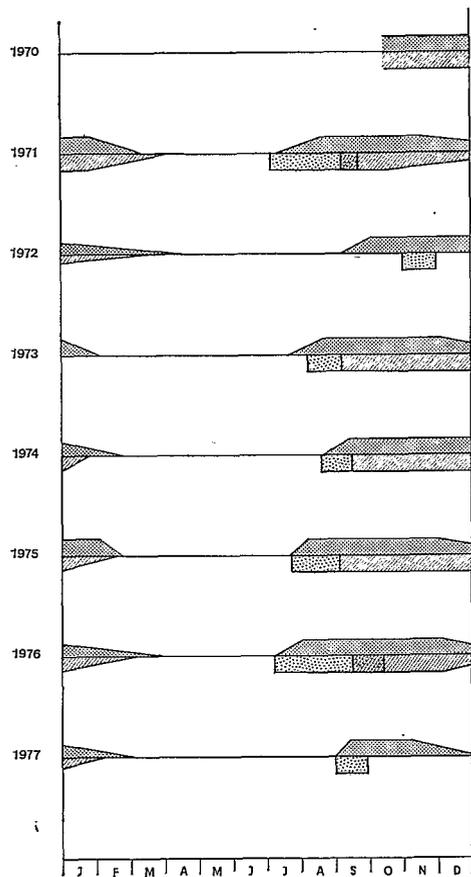
Commiphora africana



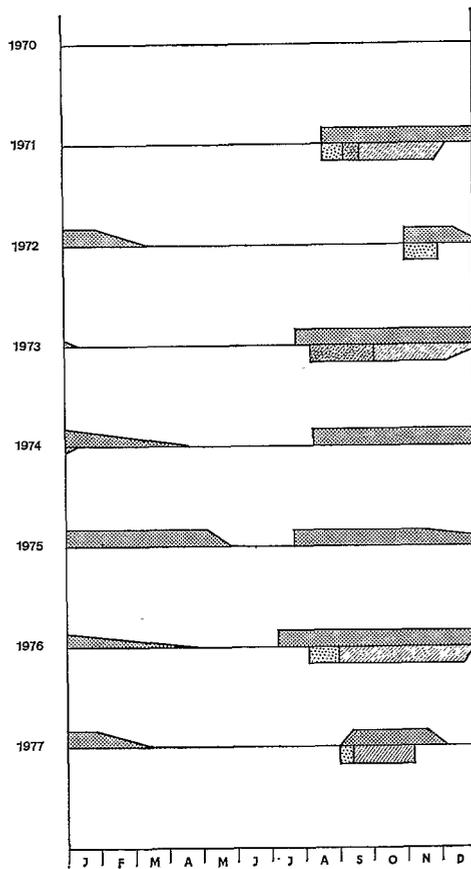
Euphorbia balsamifera



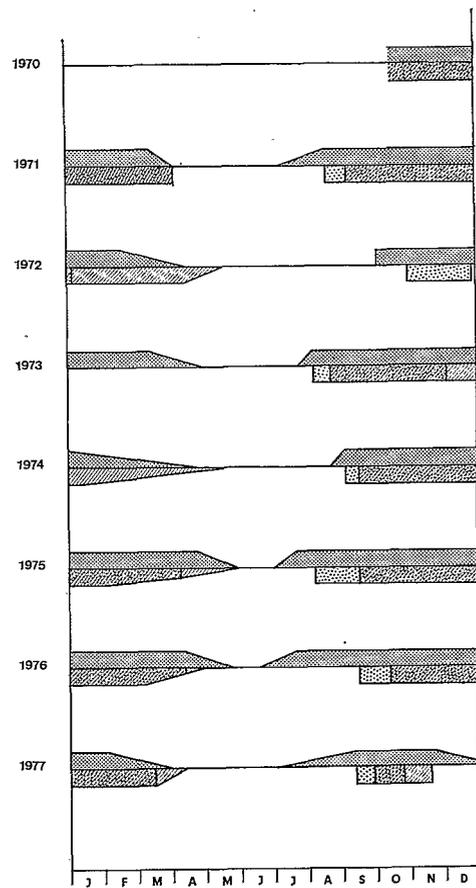
Feretia apodanthera



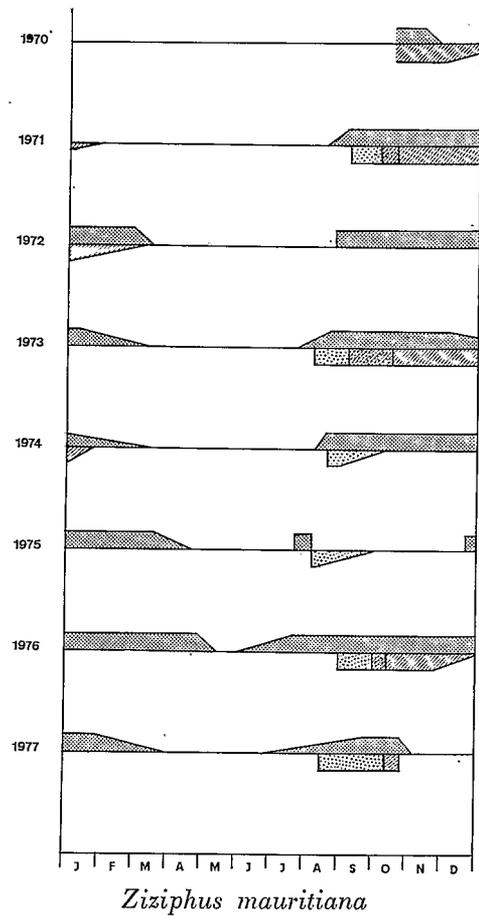
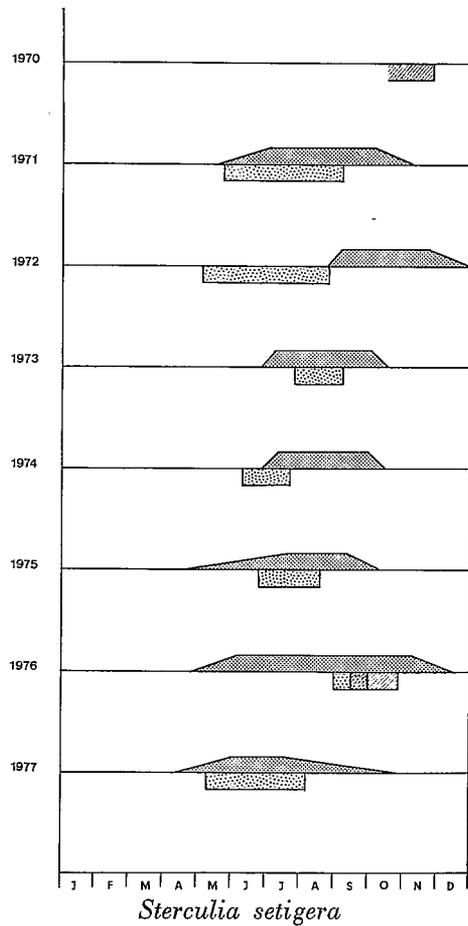
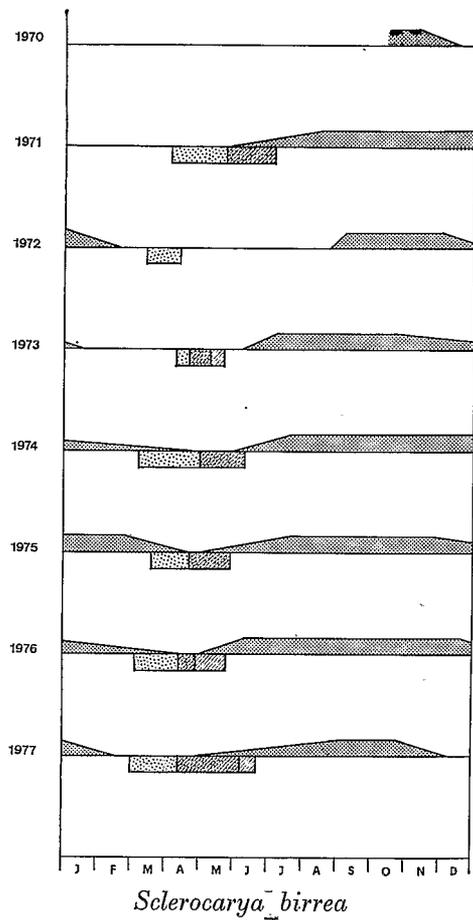
Grewia bicolor



Grewia tenax



Guiera senegalensis



HENRI POUPON

Étude de la phénologie
de la strate ligneuse
à Fété-Olé (Sénégal septentrional)
de 1971 à 1977

Extrait du *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire.*

Tome 41, série A, n° 1, janvier 1979.

Paru le 31 mai 1980.

DAKAR, IFAN

24 DEC. 1980

O. R. S. T. O. M. B

Collection de Référence

n° 10.144 B