

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE ET TAUX D'ACCROISSEMENT DES SURFACES TERRIÈRES DES LIGNEUX DANS QUELQUES PEUPELEMENTS SAVANICOLES SOUDANIENS DE L'OUEST BURKINABÉ*

Jean-Louis DEVINEAU

ORSTOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération),
01 BP171, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso

SUMMARY (original scientific paper)

SEASONAL VARIATION AND ANNUAL GROWTH RATE OF THE BASAL AREA OF TREES IN SOME SUDANIAN SAVANNA COMMUNITIES IN WESTERN BURKINA FASO.
Girth growth of trees was monitored monthly with band-dendrometers during two years on two stands of savanna vegetation in the West of Burkina Faso. The growth rates of individuals, as well as the relative growth rates of the basal area, measured in these communities are close to growth rates reported by different authors for dry forest, wetter semi-deciduous forest or even for drier formation types of the Sahelian zone. It is assumed that the decrease in wood productivity under increasingly dry climates is mainly related to the lower density of tree-stand and to resource allocation rather than to a decrease of cambial efficiency. Rain distribution and soil water availability, as well as leafing phenology, affect seasonal variations and increase of basal area. Seasonal increment of basal area occurs from July to September, during the most rainy period of the year. Stem shrinkage begins in October or November, when the soil becomes dry. From March to May, leafing, which occurs as soil water availability is still low, induces an important shrinkage. This corresponds to a decrease of the stem water content of trunks and reflects the high water stress undergone by the trees. The inter-season from March to May appears therefore critical for the hydric balance of savanna trees.

KEY WORDS: Sudanian savanna - Basal area - Growth rate - Phenology - Leafing - Hydric stress.

RÉSUMÉ (travail original)

La croissance en circonférence des troncs a été suivie mensuellement pendant deux ans dans deux peuplements savanicoles de l'ouest du Burkina Faso. Les résultats obtenus montrent que les accroissements des individus et les accroissements relatifs en surface terrière de ces peuplements sont comparables à ceux trouvés par différents auteurs en forêt sèche ou même en forêt semi-décidue plus humide ou encore, à l'opposé, dans des formations sahéliennes. La baisse de productivité en bois des formations végétales en fonction de la sécheresse climatique résulterait plutôt de la diminution de la densité des peuplements - en fonction de la disponibilité en eau des sols - et de différences dans l'allocation des ressources chez les arbres que d'une moindre efficacité de la production cambiale ou d'une faible capacité de croissance des espèces des régions sèches. La répartition des précipitations, la teneur en eau du sol ou encore la phénologie de la feuillaison influent cependant sur les variations saisonnières et l'accroissement de la surface terrière. Les accroissements de surface terrière sont observés de juillet à septembre pendant la période la plus pluvieuse de l'année. Les rétractions des troncs se produisent dès octobre ou novembre lorsque le sol s'assèche. De mars à mai la feuillaison des arbres qui intervient alors que la teneur en eau du sol est encore faible, est la cause d'importantes rétractions. Celles-ci correspondent à une diminution du potentiel hydrique des troncs et traduisent les fortes contraintes hydriques subies alors par les arbres. L'intersaison de mars à mai apparaît ainsi comme une période critique pour le bilan hydrique des arbres de savane.

MOTS CLÉS : Savane soudanienne - Surface terrière - Accroissement - Phénologie - Feuillaison - Contrainte hydrique.

* Manuscrit reçu le 11 mars 1997; version révisée acceptée pour publication le 16 mai 1997.



La production en bois des savanes a longtemps été peu étudiée en raison de la faible valeur économique des produits ligneux qu'elles pouvaient fournir. Par ailleurs il est assez généralement admis que ces formations sont peu productives et que la productivité ligneuse décroît avec la pluviosité. Les produits ligneux ont néanmoins une grande importance en région de savane où ils constituent le principal matériau pour la confection des outils, des meubles ou encore des charpentes des habitations et où ils sont souvent l'unique source d'énergie pour les populations. De ce fait depuis quelques années les études de productivité de ces milieux se sont faites plus nombreuses et il apparaît que les potentialités de production en bois ont été souvent sous-estimées. Les connaissances dans ce domaine sont cependant encore fragmentaires et il importe, tant pour comprendre la dynamique des écosystèmes de savane que dans une optique d'exploitation de ces formations, de mieux connaître les comportements de croissance et la biologie des espèces ligneuses savaniques ainsi que la variabilité de leur production et les facteurs qui la limitent (CATINOT, 1994).

Le présent travail est une contribution à l'étude de la production ligneuse dans des savanes fortement anthropisées de l'ouest burkinabé. Il s'inscrit dans un ensemble d'études réalisées dans le cadre de programmes de l'ORSTOM et du CNRS sur la dynamique des milieux savaniques, en particulier le programme SALT du PIGB⁽¹⁾. Il se fonde par ailleurs sur une méthodologie déjà utilisée sur d'autres sites pris en compte dans ces programmes (DEVINEAU, 1984).

MILIEUX ET MÉTHODES

LE MILIEU

La région de Bondoukui (11° 51'N, 3° 45'W) appartient à la région soudanienne et est située à la limite nord de la forêt claire à *Isoberlinia doka*⁽²⁾ (WHITE, 1983). Les activités agricoles et pastorales y sont importantes et les formations à *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora* et *Butyrospermum paradoxum* sont actuellement dominantes.

La région se trouve entre les isohyètes 900 - 1 000 mm (L'HOTE & MAHÉ, 1996). Le climat est typiquement soudanien avec une répartition annuelle unimodale des précipitations et des températures. De novembre

à avril les pluies sont absentes ou très rares, l'humidité de l'air est faible. La saison des pluies se déroule de mai à octobre. Deux intersaisons, l'une de mars à mai, l'autre en octobre-novembre, peuvent cependant être distinguées, le climat y est très variable, avec alternance de périodes humides et sèches.

LES SITES D'ÉTUDE

Les suivis de croissance en circonférence des arbres ont été réalisés sur deux sites.

Le premier est une savane arbustive où le recouvrement des ligneux est d'environ 50 %. Le sol, peu épais, semble peu propice à la culture. Un horizon induré s'y rencontre à une profondeur voisine de 50 cm. La teneur en gravillons est forte, principalement en surface, et la texture en éléments minéraux fins est sablo-argileuse.

La strate herbacée est dominée par la graminée pérenne *Andropogon ascinodis* et par la graminée annuelle *Loudetia togoensis*. Selon FOURNIER (1994), ce site "que l'on peut considérer comme l'une des étapes les plus avancées de la reconstitution des savanes dans le contexte de forte anthropisation de Bondoukui, est assez éloigné d'un véritable pyroclimax. S'il n'a jamais été cultivé, on doit d'ailleurs plutôt le considérer comme un stade de dégradation du pyroclimax sous l'effet du pâturage".

Le peuplement ligneux est dominé par *Pteleopsis suberosa* qui est l'espèce la plus abondante, *Terminalia laxiflora*, *Butyrospermum paradoxum*, *Entada africana* sont ensuite les espèces les mieux représentées. La surface terrière des arbres de plus de 1,5 mètres de haut atteint 5,4 m² à l'hectare et leur densité de l'ordre de 1 500 tiges à l'hectare.

Le second site est une jachère arbustive basse claire à *Andropogon gayanus*, d'une douzaine d'années au début de l'expérimentation. Le sol est sableux en surface, il devient argileux vers 50 cm, profondeur à laquelle apparaissent des taches d'hydromorphie.

Le peuplement ligneux, dont le recouvrement est de l'ordre de 25 %, est dominé par *Terminalia avicennioides*. Les espèces les mieux représentées sont ensuite *Pteleopsis suberosa*, *Annona senegalensis*, *Butyrospermum paradoxum* et *Daniellia oliveri*. La surface terrière des arbres de plus de 1,5 mètres de haut atteint 3,3 m² à l'hectare et leur densité d'environ 1 400 tiges à l'hectare.

⁽¹⁾ SALT : Savanes A Long Terme; PIGB : Programme International Géosphère Biosphère (MENAUT *et al.*, 1993).

⁽²⁾ La "Flora of West Tropical Africa" (L.J. HUTCHINSON & J.M. DALZIEL; 2nd édition; F.N. HEPPER ed., 1954-1972) à été généralement prise comme référence pour la dénomination des espèces. Pour ne pas alourdir le texte les noms d'auteur ne sont pas mentionnés lorsqu'il n'y a pas de confusion possible. Toutefois lorsqu'une synonymie plus récente est adoptée le nom d'auteur et la source seront mentionnés.

MÉTHODE D'ÉTUDE DES ACCROISSEMENTS EN SURFACE TERRIÈRE

JUSTIFICATION

La surface terrière et son taux d'accroissement sont les variables les plus usitées et les plus accessibles pour caractériser les peuplements forestiers et leur productivité. De façon générale la simple mesure de la circonférence du tronc, ou de son diamètre, réalisée de façon standard à 1,30 m de hauteur à l'aide d'un mètre souple, ou d'un compas forestier, en permet une évaluation aisée. En région tropicale, où l'analyse des cernes d'accroissements est peu fiable, les accroissements s'obtiennent généralement par comparaison d'inventaires réalisés à plusieurs années d'intervalle. Si l'intervalle est suffisamment long, de l'ordre d'une dizaine d'années, des estimations correctes des taux d'accroissement peuvent être réalisées, du moins pour les arbres les plus productifs. Si l'estimation doit être réalisée sur des périodes relativement courtes (deux ou trois ans) ou si une précision plus grande est nécessaire pour évaluer l'accroissement des arbres les moins productifs, des rubans verniers peuvent être posés à demeure sur les arbres (LING, 1957; MARIAUX, 1977). Ils permettent de réaliser un suivi périodique précis au cours de l'année et par conséquent de mesurer les variations saisonnières de la circonférence des troncs. Celle-ci est en effet sujette à des variations saisonnières, dues à des rétractions parfois égales ou supérieures aux accroissements annuels. Ce phénomène est particulièrement marqué chez les peuplements ligneux des régions à alternance de saison pluvieuse et de saison sèche prononcée (PHILIP, 1994). Les rétractions des troncs seraient directement liées au stress hydrique subi par la plante et les modifications du potentiel hydrique des tiges pourraient être déduites des modifications de leur diamètre (SINGH *et al.*, 1990; WRONSKI *et al.*, 1985; MC BUREY *et al.*, 1984; KLEPPER *et al.*, 1971). La technique des rubans dendromètres a ainsi été parfois utilisée pour rendre compte de la teneur en eau des tiges (HINCKLEY *et al.*, 1978, HOLBROOK 1995).

Les accroissements radiaux des arbres résultent en effet de l'activité du cambium et de celle du phellogène, mais la mesure de la circonférence intègre aussi l'état de turgescence des cellules du tronc qui peut entraîner d'importantes variations de volume. L'eau circule dans l'arbre, des racines aux feuilles, grâce à l'appareil vasculaire. Une modification des taux d'absorption ou de déperdition d'eau est répercutée dans l'ensemble du système. Il existe néanmoins un "tampon" formé par les tissus parenchymateux qui fonctionnent comme un réservoir, cédant de l'eau quand la transpiration dépasse l'absorption, ils en accumulent dans le cas contraire (KRAMER, 1969; STITT *et al.*, 1994). Les périodes de fortes rétractions correspondent à une faible disponibilité en eau du sol et à une forte trans-

piration. Celle-ci peut varier selon la demande, mais aussi en fonction du stade phénologique de la plante.

DISPOSITIF

Sur chacun des deux sites des rubans dendromètres ont été posés, à une hauteur de 1,30 m, sur tous les arbres de plus de 20 cm de circonférence présents sur une parcelle de 1 600 m². La surface terrière des arbres cerclés atteint 3,9 m²/ha sur le site de savane arbustive et 2,1 m²/ha sur le site de jachère.

Les croissances en circonférence de quatre-vingt-quatre arbres (60 dans la savane, 24 sur la jachère) appartenant à quatorze espèces sont ainsi suivies mensuellement depuis le mois de mai 1993. Au moment des mesures le stade phénologique de chaque individu suivi est aussi noté en utilisant la méthode préconisée par GROUZIS & SICOT (1980).

Des prélèvements de sol ont en outre été effectués chaque mois sur chacune des parcelles afin d'en déterminer la teneur en eau. Les pF ont été enfin déterminés sur des échantillons de ces sols par la méthode de la presse à membrane par le Bureau National des Sols (BUNASOLS) de Ouagadougou.

Par ailleurs les principales variables climatiques sont enregistrées par une station météorologique automatique CIMEL située à quelques kilomètres des sites d'étude (4 km pour la savane arbustive et 6 km pour la jachère).

RÉSULTATS

ÉVOLUTION DES VARIABLES CLIMATIQUES ET DE L'EAU DU SOL DURANT LA PÉRIODE D'ÉTUDE

Le régime des pluies des deux années d'étude est très contrasté puisque le total des précipitations atteint 1 247 mm en 1994 et n'est que de 672 mm en 1995. En 1994 le mois d'août et l'arrière saison (septembre octobre) furent particulièrement pluvieux alors que les mois de juillet et de septembre 1995 furent particulièrement peu arrosés et que les pluies cessèrent en octobre (FIG. 1).

L'évolution de l'humidité du sol montre que sur les deux parcelles l'eau reste relativement disponible pour les plantes tout au long de l'année dès 30 cm de profondeur. Durant la saison sèche le taux d'humidité y avoisine en effet la teneur en eau à pF 4,2, sans lui être fréquemment inférieur (FIG. 2 et 3).

ACCROISSEMENTS ANNUELS DES SURFACES TERRIÈRES

Accroissements des peuplements

Ils correspondent aux accroissements de la surface terrière de l'ensemble des arbres vivants; ils sont calculés de la manière suivante :

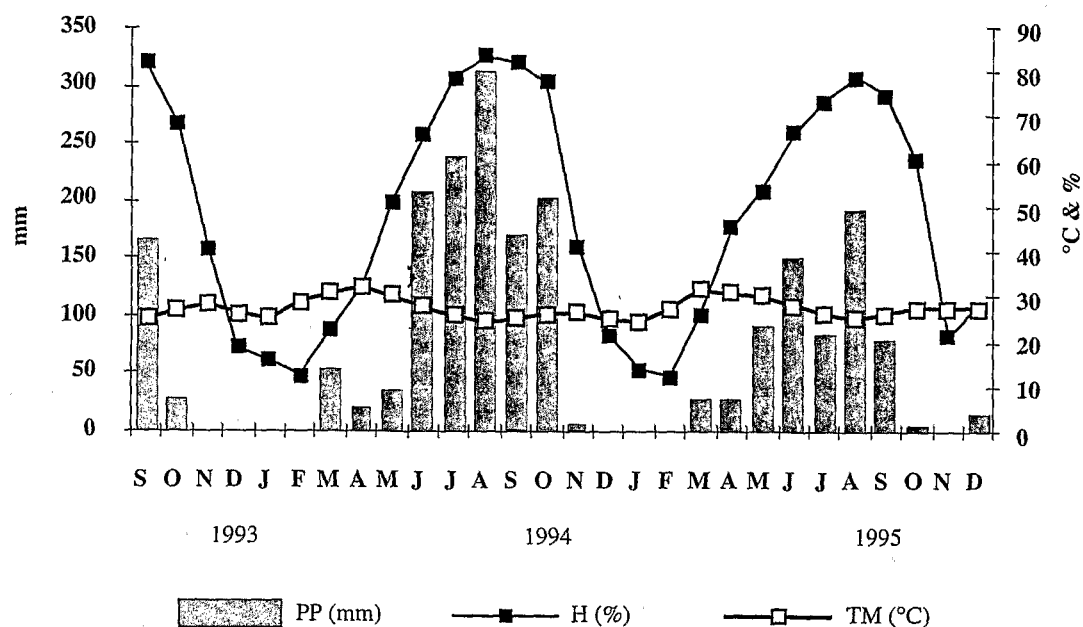


FIG. 1.- Évolution mensuelle des précipitations (PP), de l'humidité de l'air (H) et de la température moyenne (TM) de septembre 1993 à décembre 1995 à Bondoukui.

Variation of monthly rainfall (PP), air humidity (H) and mean temperature (TM) from September 1993 to December 1995 at Bondoukui.

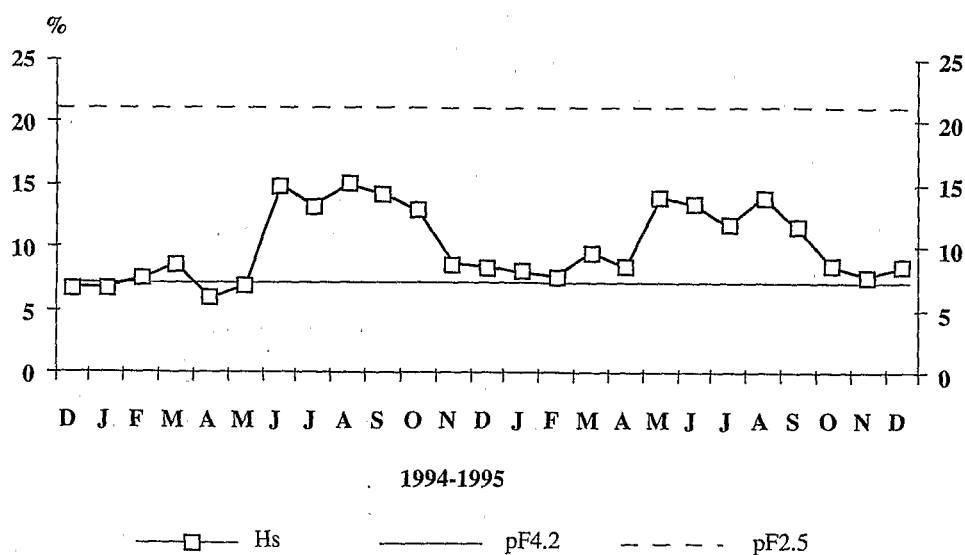


FIG. 2.- Évolution de l'humidité du sol entre -20 et -30 cm de profondeur sous la parcelle de savane entre décembre 1993 et décembre 1995 (Hs : humidité du sol; pF4,2, pF2,5 : respectivement taux d'humidité au pF 4,2 et 2,5)

Variation of soil humidity at a depth -20 and -30 cm under the savanna plot from December 1993 to December 1995 (Hs : soil humidity, pF4.2, pF2.5: humidity at pF 4.2 and 2.5, respectively).

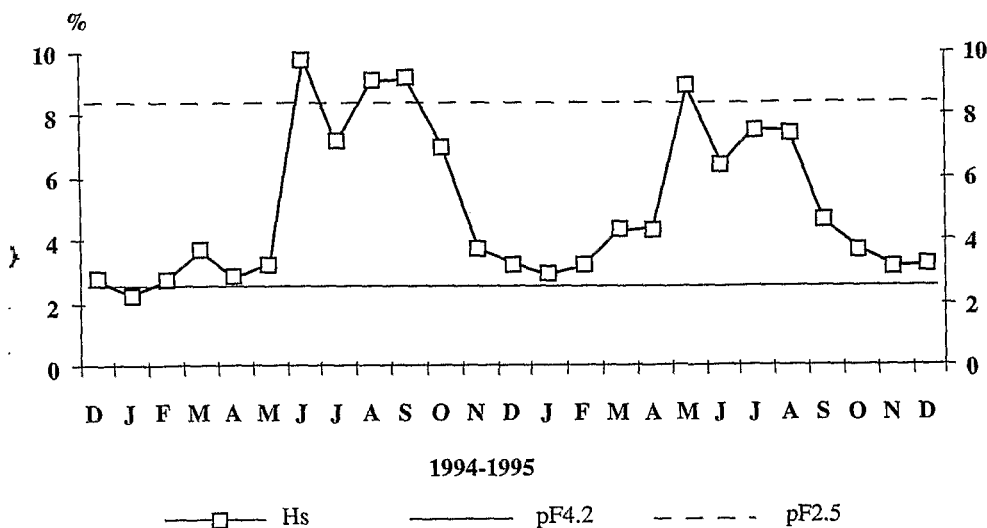


FIG. 3.— Évolution de l'humidité du sol entre -20 et -30 cm de profondeur sous la parcelle de jachère entre décembre 1993 et décembre 1995. (Hs : humidité du sol; pF4,2, pF2,5 : respectivement taux d'humidité au pF 4,2 et 2,5).

Variation of soil humidity at a depth -20 and -30 cm under the fallow plot from December 1993 to December 1995. (Hs : soil humidity; pF4.2, pF2.5: humidity at pF 4.2 and 2.5. respectively).

- accroissement net annuel entre les années $i-1$ et i ,

$$AN_{i-1 \rightarrow i} = g_i - (g_{i-1} - M_{i-1 \rightarrow i})$$

où g_i et g_{i-1} correspondent à la surface terrière des peuplements, ici à la somme des surfaces terrières de tous les arbres cerclés, et $M_{i-1 \rightarrow i}$ est la surface terrière des arbres morts entre les années $i-1$ et i ,

- accroissement annuel relatif entre les années $i-1$ et i ,

$$R = (AN_{i-1 \rightarrow i} / (g_{i-1} - M_{i-1 \rightarrow i})) \times 100$$

Seuls deux arbres sont morts pendant la période d'observation. La mort d'un *Entada africana* de 56 cm de circonférence a été constatée en mai 1993 dans la parcelle de savane, peu de temps après la mise en place du dispositif. Celle d'un *Lannea acida* de 24 cm de circonférence a été constatée en mai 1994 sur la jachère.

Les taux d'accroissements relatifs enregistrés sont respectivement de 2,7 et 2,5 % dans la savane et de 2,1 et 2,2 % dans la jachère en 1994 et 1995. Les valeurs de chacun des sites sont semblables pour les deux années durant lesquelles les pluviosités furent pourtant très différentes. Ces valeurs correspondent respectivement à des accroissements nets de 0,11 et 0,10 m²/ha pour la savane et 0,05 m²/ha les deux années pour la jachère.

En foresterie les peuplements et leurs accroissements sont généralement exprimés en volume de bois. Ces volumes peuvent être évalués par enstérage ou application de tarifs de cubage. L'application d'un de ces tarifs conçu par le CTFT (1988) pour les savanes soudaniennes du Mali au sud de l'isohyète 900 mm, ce qui correspond aux conditions écologiques de notre zone d'étude, ($V = -0,03263 + 0,16223 \cdot C_{130} + 0,49948 \cdot C_{130}^3$) conduit aux valeurs suivantes pour les parcelles étudiées. Sur la parcelle de savane arbustive le volume des arbres suivis est de 18,2 m³/ha, l'accroissement en 1994 est de 0,7 m³/ha et en 1995 de 0,6 m³/ha soit des accroissements relatifs de respectivement 3,6 et 3,3 %. Sur la jachère arbustive le volume initial est de 12,4 m³/ha et l'accroissement en 1994 comme en 1995 est de 0,3 m³/ha soit un accroissement relatif en volume de 2,5 % chaque année pour les arbres restés vivants.

Variabilité selon les individus

Les taux de croissance en surface terrière sont cependant très variables d'une espèce et d'un individu à l'autre (TAB. I & II). C'est ainsi que sur la parcelle de savane des différences significatives existent entre les taux de croissance des six espèces les mieux représentées (TAB. III). Les taux de croissance moyens d'*Entada africana* et de *Pteleopsis sube-*

TABLEAU I.- Taux d'accroissements relatifs en surface terrière pour l'ensemble des arbres étudiés en savane arbustive.
Relative growth rate of basal area for every tree studied on the savanna plot.
(* individus hors parcelle; individuals located outside the plot).

Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)		Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)		
	1993	1994	1995		1993	1994	1995	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	65	1,17	0,50	<i>Parinari curatellifolia</i>	36,6	3,17	0,10	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	64	1,35	0,91	<i>Parinari curatellifolia</i>	30,8	0,00	0,00	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	62,5	0,00	0,57	<i>Pteleopsis suberosa</i>	26,7	7,70	8,68	
<i>Butyrospermum paradoxum*</i>	55,6	0,64	1,43	<i>Pteleopsis suberosa</i>	24,3	0,00	0,00	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	52,7	2,07	3,30	<i>Pteleopsis suberosa</i>	23,5	2,28	6,17	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	50,5	0,00	0,00	<i>Pteleopsis suberosa</i>	22,5	4,71	8,30	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	28,1	3,37	2,52	<i>Pteleopsis suberosa</i>	22,3	8,32	7,14	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	27,4	3,45	6,15	<i>Pteleopsis suberosa</i>	22	5,18	7,87	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	23,7	3,55	1,58	<i>Pteleopsis suberosa</i>	21,9	5,21	8,58	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	22	3,26	2,19	<i>Pteleopsis suberosa</i>	21,7	7,17	6,92	
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	21	1,81	3,07	<i>Pteleopsis suberosa</i>	21,5	4,51	10,20	
<i>Combretum glutinosum</i>	24,5	2,00	2,75	<i>Pteleopsis suberosa</i>	21,5	1,77	4,06	
<i>Combretum glutinosum</i>	24,3	0,00	0,16	<i>Pteleopsis suberosa</i>	21,2	4,14	4,91	
<i>Detarium microcarpum</i>	20,6	1,51	4,35	<i>Pteleopsis suberosa</i>	20,1	4,28	8,48	
<i>Entada africana</i>	56	mort en 1993		<i>Stereospermum kunthianum</i>	20,8	9,76	12,37	
<i>Entada africana</i>	43,5		4,91	5,37	<i>Terminalia avicennioides</i>	50	0,55	0,08
<i>Entada africana</i>	43		6,27	4,27	<i>Terminalia avicennioides*</i>	41,6	1,41	1,30
<i>Entada africana</i>	40,4		6,55	4,47	<i>Terminalia avicennioides*</i>	39,5	1,04	1,60
<i>Entada africana</i>	32,5		4,69	1,92	<i>Terminalia avicennioides*</i>	39	5,00	4,07
<i>Entada africana</i>	30,1		8,68	11,81	<i>Terminalia avicennioides</i>	23,5	5,30	5,00
<i>Entada africana</i>	28,3		3,90	0,00	<i>Terminalia laxiflora</i>	74,7	0,31	0,00
<i>Entada africana</i>	25		6,59	4,23	<i>Terminalia laxiflora</i>	73	0,87	0,00
<i>Entada africana</i>	23		10,89	0,00	<i>Terminalia laxiflora</i>	62,9	1,19	0,44
<i>Entada africana</i>	23		10,75	10,21	<i>Terminalia laxiflora</i>	23	2,36	3,01
<i>Entada africana</i>	22,5	12,08	12,77	<i>Terminalia laxiflora</i>	23	3,35	6,01	
<i>Lannea acida</i>	23,2	4,59	4,80	<i>Terminalia laxiflora</i>	21	0,00	2,74	
<i>Lannea acida</i>	20	7,20	8,22	<i>Terminalia laxiflora</i>	20,8	2,43	6,34	
<i>Parinari curatellifolia</i>	44	1,63	0,27	<i>Terminalia macroptera</i>	36	3,14	1,27	
<i>Parinari curatellifolia</i>	40,8	0,20	0,10	<i>Terminalia macroptera</i>	26,5	5,77	2,08	
<i>Parinari curatellifolia</i>	38,1	1,46	0,31	<i>Vitex simplicifolia</i>	23	8,39	8,35	

TABLEAU II.- Taux d'accroissements relatifs en surface terrière pour l'ensemble des arbres étudiés sur la jachère.
Relative growth rate of basal area for every tree studied on the fallow plot.

Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)		Espèce	Circonférence initiale	Accroissements en surface terrière (%)	
	1993	1994	1995		1993	1994	1995
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	117	0,34	0,50	<i>Terminalia avicennioides</i>	25	5,53	13,15
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	75	1,05	0,57	<i>Terminalia avicennioides</i>	24	14,19	14,33
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	74	2,38	1,67	<i>Terminalia avicennioides</i>	24	5,55	5,70
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	67	1,18	0,47	<i>Terminalia avicennioides</i>	22	3,92	2,61
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	29	5,26	4,99	<i>Terminalia avicennioides</i>	21	9,73	11,05
<i>Combretum collinum*</i>	24	0,46	7,25	<i>Terminalia avicennioides</i>	21	8,46	7,95
<i>Combretum collinum*</i>	24	0,00	0,00	<i>Terminalia avicennioides</i>	21	8,54	0,17
<i>Daniellia oliveri</i>	27	2,53	4,45	<i>Terminalia avicennioides</i>	20	11,39	10,22
<i>Daniellia oliveri</i>	26	1,04	3,26	<i>Terminalia avicennioides</i>	20	10,12	7,75
<i>Erythrina senegalensis</i>	24	3,73	2,25	<i>Terminalia avicennioides</i>	20	1,19	6,40
<i>Lannea acida</i>	24	mort en 1994		<i>Terminalia avicennioides</i>	20	4,22	1,68
<i>Parkia biglobosa</i>	21	5,04	1,39	<i>Terminalia laxiflora</i>	20	0,60	0,59

*Combretum collinum Fresen in GEERLING 1982.

TABLEAU III.— Comparaison des taux de croissance des six espèces les mieux représentées sur la parcelle de savane (test H de KRUSKAL-WALLIS; Logiciel utilisé : STAT-ITCF). CV % : coefficient de variation des taux de croissance entre individus.
Comparison of growth rates for the six most abundant species on the savanna plot (KRUSKAL-WALLIS-H test; software STAT-ITCF).
CV % ; coefficient of variation for individual growth rate.

Espèce	Effectif	Somme des rangs	Accroissement moyen (%)	CV %
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	10	183	2,07	68
<i>Entada africana</i>	10	372	6,76	49
<i>Parinari curatellifolia</i>	5	44	0,73	82
<i>Pteleopsis suberosa</i>	12	430	5,87	40
<i>Terminalia avicennioides</i>	5	92	2,13	66
<i>Terminalia laxiflora</i>	7	105	2,09	83

H = 27,438; D.D.L. = 5; Probabilité = 0,01%
($H > \chi^2$ (5ddl au risque 1%), l'hypothèse H_0 : les distributions sont identiques entre elles, est rejetée)

TABLEAU IV.— Comparaison des taux de croissance de *Terminalia avicennioides* et de *Butyrospermum paradoxum* en savane et sur la jachère. (test U de MANN et WHITNEY) :
Comparison of growth rates of *Terminalia avicennioides* and *Butyrospermum paradoxum*, on savanna and fallow plots. (MANN and WHITNEY U test)

<i>Terminalia avicennioides</i>	Effectifs	Somme des rangs	U	Accroissement %
Jachère	m = 11	RA = 117	UA = 4	7,8
Savane	n = 5	RB = 19	UB = 51	2,1
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	Effectifs	Somme des rangs	U	Accroissement %
Jachère	m = 10	RA = 84	UA = 21	2,1
Savane	n = 5	RB = 36	UB = 29	1,9

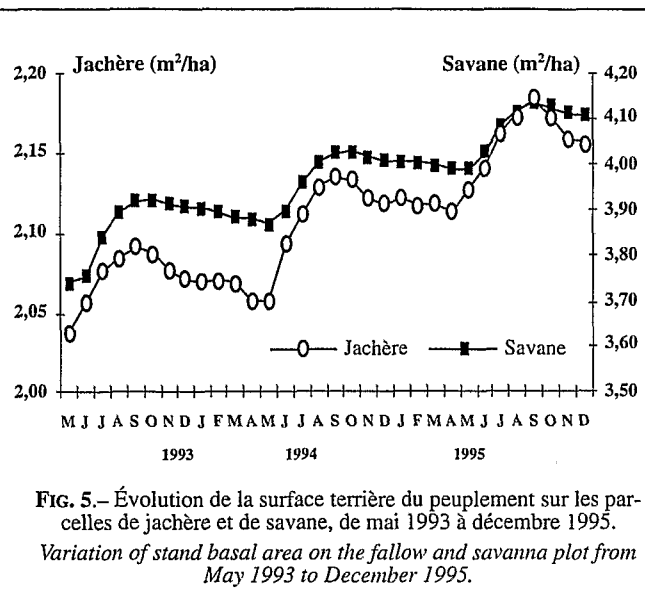
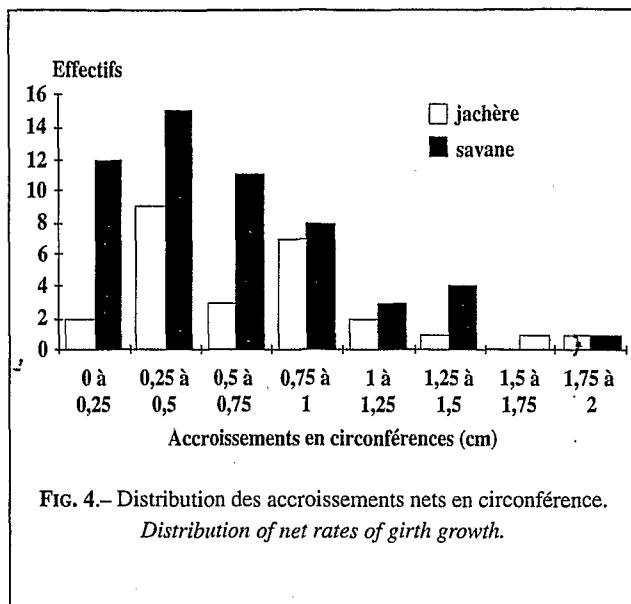
TABLEAU V.— Corrélation entre les accroissements de 1994 et ceux de 1995 pour les espèces les mieux représentées.
Correlation between 1994 and 1995 growth rates for the most abundant species.

Espèce	Site	Accroissement moyen (%) 1994	Accroissement moyen (%) 1995	Corrélation	Nombre d'individus
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	savane	1,9	2,0	0,66	11
<i>Butyrospermum paradoxum</i>	jachère	2,0	1,6	0,98	5
<i>Entada africana</i>	savane	7,5	5,5	0,59	10
<i>Pteleopsis suberosa</i>	savane	4,6	6,8	0,68	12
<i>Terminalia avicennioides</i>	savane	2,7	2,4	0,97	5
<i>Terminalia avicennioides</i>	jachère	7,5	7,4	0,53	11
<i>Terminalia laxiflora</i>	savane	1,5	2,6	0,76	7

0,66 corrélation positive au risque de 0,05

rosa sont les plus élevés (respectivement 6,76 et 5,87 %). Ceux de *Butyrospermum paradoxum*, *Terminalia avicennioides* et *T. laxiflora* sont plus faibles (respectivement 2,07, 2,13 et 2,09 %). *Parinari curatellifolia* est l'espèce la moins vigoureuse sur le site puisque le taux de croissance moyen de l'espèce n'y atteint que 0,73 %.

Par ailleurs le taux de croissance d'une espèce peut varier selon le site où elle croît. Le taux de croissance moyen de *Terminalia avicennioides* est ainsi plus élevé sur la jachère, où il atteint 7,8 %, que dans la savane (2,1 %). Il n'existe en revanche pas de différence chez *Butyrospermum paradoxum* (TAB. IV).



Au sein d'une même espèce les différences observées entre individus sont aussi importantes. C'est ainsi que sur la parcelle de jachère un *Terminalia avicennioides* de 26 cm de circonférence a présenté un accroissement de 15 %, alors qu'un individu voisin de la même espèce, ayant 21 cm de circonférence, ne croissait que de 3 %. De même un *Entada africana* de 26 cm voyait sa surface terrière augmenter de 13 % alors qu'un autre de 28 cm n'augmentait que de 2 %. Un *Butyrospermum paradoxum* de 29 cm augmentait de 5 % alors qu'un autre de 59 cm ne présentait aucun accroissement, ou encore un *Pteleopsis suberosa* de 29 cm avec un taux de croissance de près de 9 % alors qu'un autre de 24 cm n'a eu aucune croissance durant 2 ans.

Dans la plupart des cas, les taux de croissance des individus sont voisins les deux années. Néanmoins pour *Entada africana*, sur la parcelle de savane, et pour *Terminalia avicennioides*, sur la parcelle de jachère, les taux de croissance de certains individus furent très différents en 1994 et en 1995 (TAB. IV, cf. aussi TAB. I & II).

Par ailleurs les histogrammes de distribution des accroissements sont relativement étalés et présentent plusieurs modes (FIG. 4). Cela traduit la variabilité des comportements de croissance des espèces et des individus.

Sur les deux sites étudiés ces distributions apparaissent néanmoins relativement semblables. La proportion d'individus dont l'accroissement relatif est égal ou inférieur à 6 % est ainsi de 75 % pour la savane et de 73 % pour la jachère. De même le pourcentage d'individus dont l'accroissement relatif est inférieur à 1 % est respectivement de 23 % et 24 % sur la jachère et dans la savane. Sur les deux sites environ 50 % des individus sont responsables de 80 % de l'accroissement net en surface terrière des peuplements.

Les accroissements nets annuels moyens en circonférence observés sur les deux sites varient quant à eux, selon les espèces, de 0,23 à 1,24 cm/an, la plus forte valeur observée étant de 2,28 cm en 1995 chez un *Entada africana* de 30 cm de circonférence. L'accroissement net moyen des deux années est cependant inférieur à 2 cm chez tous les individus et est inférieur à 0,5 cm chez 50 % d'entre eux, la valeur moyenne étant de 0,6 cm (FIG. 4).

ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES SURFACES TERRIÈRES

Évolution de la surface terrière des peuplements

Les augmentations de surfaces terrières s'observent de juillet à septembre et coïncident avec la période de plus grande pluviosité (FIG. 5). Les premières rétractions des troncs se produisent dès octobre ou novembre avec le début de l'assèchement du sol. Ces rétractions sont relativement importantes; des valeurs d'environ 1,5 % de la surface terrière du peuplement ont été observées. Le phénomène devient particulièrement accusé durant l'intersaison de mars à mai. L'alimentation du sol en eau y est encore faible alors que la majorité des arbres est déjà feuillée.

Rétractions des troncs et cycle de la foliation des espèces

L'importance des rétractions au moment de l'intersaison de fin de période sèche se retrouve chez toutes les espèces observées. Chez *Entada africana*, espèce décidue où la période défoliée s'étend sur quatre à cinq mois, ces rétractions correspondent nettement à la période de refoiailson (FIG. 6). Chez les espèces moins longuement défoliées et à foliation précoce (*Terminalia avicennioides*, *Terminalia laxiflora*) ou chez les espèces à défoliation le plus souvent fugace (*Butyrospermum paradoxum*, *Pteleopsis suberosa*) les rétractions, sensibles durant toute

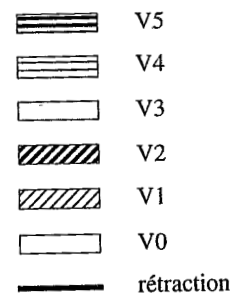
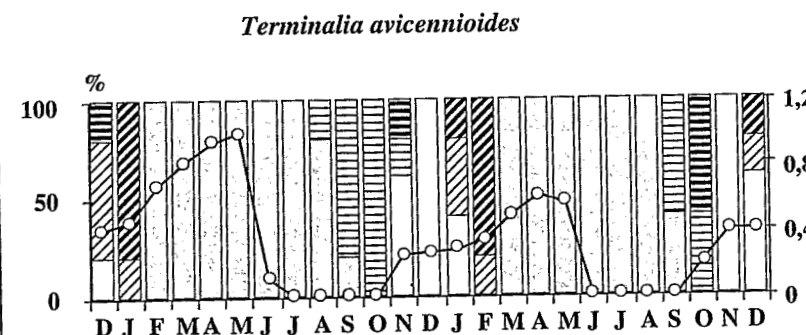
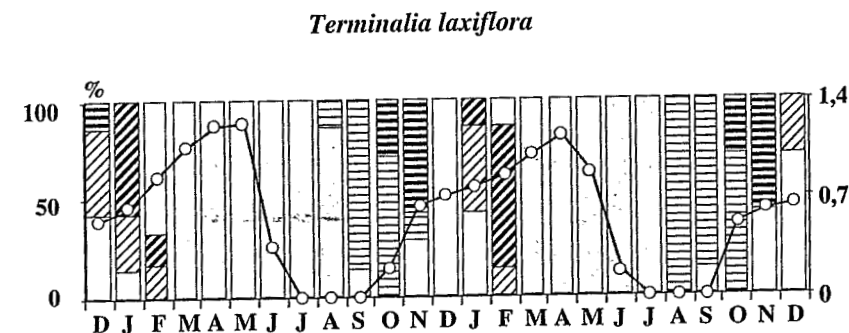
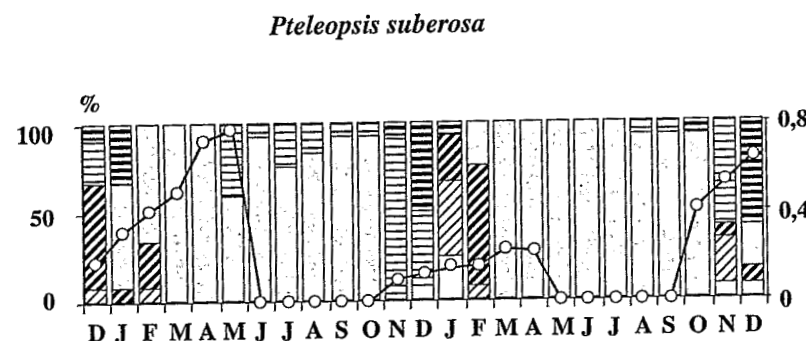
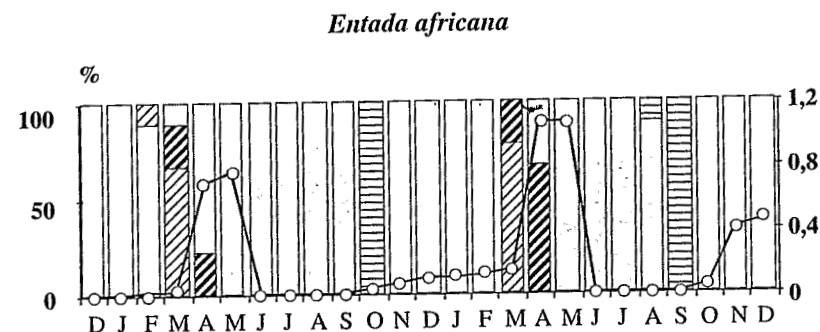
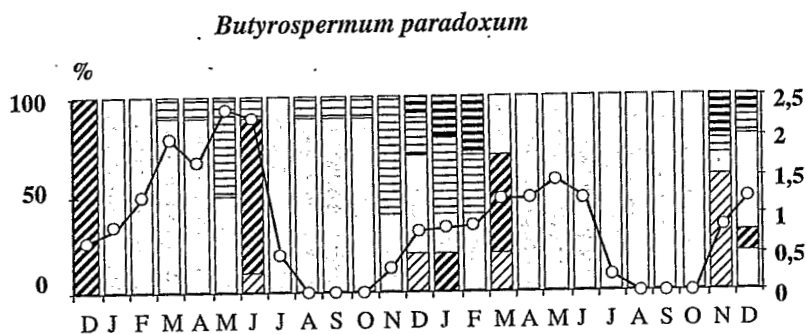


FIG. 6.— Phénologie de la feuillaison et rétraction des troncs chez les principales espèces de la parcelle de savane. (V0 : pas de feuilles; V1 : bourgeons, moins de 10 % de feuilles développées; V2 : bourgeons et de 10 à 50 % de feuilles développées; V3 : optimum de développement des feuilles; V4 : feuilles vertes toujours présentes, mais 10 à 50 % des feuilles s'assèchent; V5 : plus de 50 % des feuilles s'assèchent et la chute des feuilles est nette.).

Phenology of leafing and trunk shrinkage for the main species on the savanna plot.
 V0: no leaves; V1: sprouting buds; less than 10% of developed leaves; V2: sprouting buds; from 10 to 50% of developed leaves; V3: optimum of leaves development; V4: green leaves still present, but 10 to 50% of the leaves become dry; V5: more than 50% of leaves are dry the shedding of leaves is clearly in process.

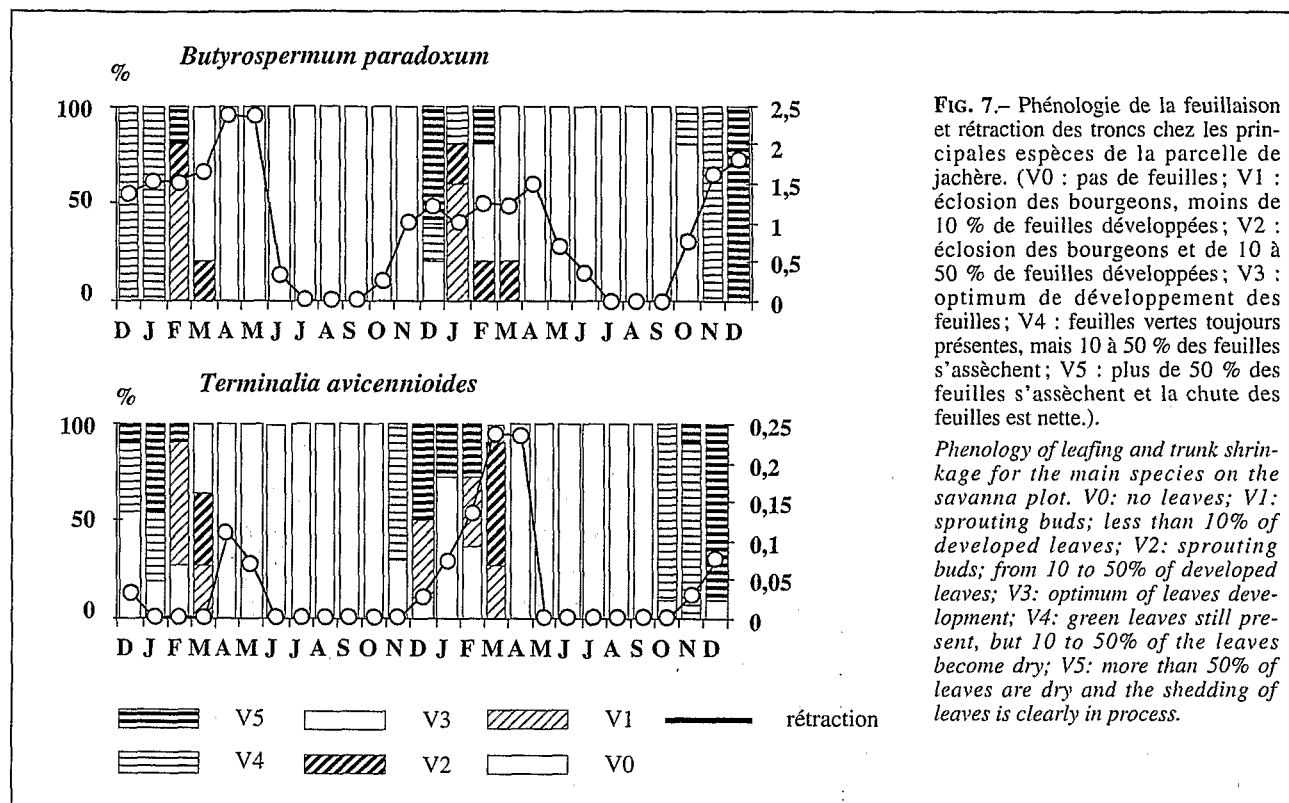


FIG. 7.— Phénologie de la feuillaison et rétraction des troncs chez les principales espèces de la parcelle de jachère. (V0 : pas de feuilles; V1 : éclosion des bourgeons, moins de 10 % de feuilles développées; V2 : éclosion des bourgeons et de 10 à 50 % de feuilles développées; V3 : optimum de développement des feuilles; V4 : feuilles vertes toujours présentes, mais 10 à 50 % des feuilles s'assèchent; V5 : plus de 50 % des feuilles s'assèchent et la chute des feuilles est nette.).

Phenology of leafing and trunk shrinkage for the main species on the savanna plot. V0: no leaves; V1: sprouting buds; less than 10% of developed leaves; V2: sprouting buds; from 10 to 50% of developed leaves; V3: optimum of leaves development; V4: green leaves still present, but 10 to 50% of the leaves become dry; V5: more than 50% of leaves are dry and the shedding of leaves is clearly in process.

la période sèche, sont néanmoins nettement plus prononcées de mars à mai.

Chez la plupart des espèces les rétractions sont plus importantes en 1994 qu'en 1995. Il en est ainsi chez *Butyrospermum paradoxum*. L'espèce est présente sur les deux sites. L'amplitude des rétractions y est semblable, elle avoisine 2,5 % en 1994 et est moins accusée en 1995 où elle ne dépasse pas 1,5 % (6 & 7).

En 1994 les fortes rétractions sont plus précoces et durent plus longtemps sur le site de savane (de mars à juin) que sur le site de jachère (avril, mai). Ces rétractions traduisent une contrainte hydrique responsable probablement d'une défoliation partielle très sensible en mai 1994, suivie d'une phase de refoliaison en juin. Cet épisode ne s'observe pas sur la jachère en 1994, ni sur aucun des deux sites en 1995. Des défoliations s'observent aussi en mai 1994 chez *Pteleopsis suberosa*. Cela correspond à un assèchement du sol plus poussé sur la parcelle de savane à cette époque qu'en 1995 et que sur la parcelle de jachère (FIG. 2 et 3). Deux éléments peuvent expliquer les différences observées entre les deux années : d'une part la faible pluviosité de mai 1994 prolonge la saison sèche et maintient un faible taux d'humidité du sol, d'autre part l'importante pluviosité de l'arrière saison 1994 (201 mm en octobre) est probablement à l'origine de la plus grande disponibilité en eau du sol durant la saison sèche de 1995 (alors que la pluviosité du mois d'octobre 1993 ne fut que de 27 mm).

Deux espèces, *Entada africana* sur la parcelle de savane et *Terminalia avicennioides* sur la parcelle de jachère, se distinguent par des rétractions plus accentuées en 1995. Ce sont les deux espèces chez lesquelles les comportements de croissance de certains individus furent très différents d'une année à l'autre (cf. supra).

Pour les *Terminalia* les rétractions du tronc sont par ailleurs très faibles sur la jachère où le maximum observé est d'environ 0,2 % alors que sur la savane le maximum observé avoisine 1 %.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

PRODUCTION LIGNEUSE ET PLUVIOSITÉ

Dans une des rares synthèses sur la production en bois des peuplements ligneux savaniques, CLÉMENT (1982) indique que celle-ci varie en fonction de la pluviosité qui est un facteur limitant, mais que d'autres facteurs sont déterminants, en particulier l'âge des peuplements, leur physiologie, leur densité, etc. Divers auteurs ont cependant tenté de déterminer des lois reliant la production en bois à la pluviosité. CLÉMENT (op. cit.) donne un exemple de ce type de lois qui montre une diminution importante et régulière de la productivité ligneuse des peuplements en fonction de la pluviosité, mais il distingue les milieux "protégés", des milieux

sans protection et des milieux "dégradés". D'après les courbes données par cet auteur sous une pluviosité de 900 mm, qui est approximativement celle de Bondoukui, les savanes pourraient fournir jusqu'à 1,2 m³ de bois par hectare et par an dans des peuplements protégés. NOUVELLET (1993) dans une savane arborée mise en défens, à Gonsé en zone soudano-sahélienne du Burkina Faso, trouve des valeurs allant jusqu'à 3 m³/ha/an pour un taillis de cinq ans. Les valeurs trouvées à Bondoukui, extrapolées à partir des mesures d'accroissements de surface terrière, de 0,3 m³/ha/an pour la jachère et de 0,7 m³/ha/an pour la savane, sont moins élevées. Il s'agit là cependant d'accroissements réellement mesurés par années, probablement moins élevés que ne le seraient les accroissements moyens évalués par coupe sur des peuplements du même âge⁽³⁾. Par ailleurs les peuplements étudiés à Bondoukui ne sont pas protégés⁽⁴⁾ et les résultats présentés ici ne concernent que les tiges de plus de 20 cm de circonférence.

On peut néanmoins s'interroger sur la pertinence de telles lois reliant directement la pluviosité à l'accroissement annuel net des peuplements, surtout lorsqu'elles sont appliquées à des milieux non protégés. La variabilité des peuplements ligneux savanicoles est en effet importante, elle est liée aux propriétés intrinsèques à ces milieux notamment aux interférences entre production herbacée et production ligneuse ou encore au rôle des feux. Il est bien connu par exemple qu'en Afrique de l'Ouest, les peuplements ligneux des savanes humides guinéennes sont moins denses que ceux des savanes soudaniennes plus sèches. En revanche bien entendu, lorsque les savanes guinéennes sont protégées (VUATTOUX, 1976, MENAUT, 1977, DEVINEAU *et al.*, 1984, LOUPPE *et al.*, 1995) ou lorsque par l'effet de pratiques humaines le passage des feux y est réduit (SPICHIGER & PAMARD, 1973), elles évoluent vers des formations forestières plus productives en bois.

Si à Bondoukui l'accroissement net en surface terrière de la jachère est bien moindre que celui de la savane avoisinante, les taux d'accroissements relatifs des peuplements des deux sites, de 2,7 et 2,5 % dans la savane et de 2,1 et 2,2 % dans la jachère en 1994 et 1995, sont voisins. De même les distributions des accroissements relatifs des individus sont semblables sur les deux sites.

Ces valeurs sont par ailleurs très comparables à celles obtenues par la même méthode dans une forêt sèche à *Anogeissus* du nord de la Côte-d'Ivoire (2,4 %) ou encore dans des forêts semi-caducifoliées du contact forêt-savane en Côte-d'Ivoire où des taux d'accroissements allant de 1,4 à 2,6 % ont été observés (DEVINEAU 1982, 1989). Dans

ces mêmes milieux péristreux, des valeurs bien supérieures allant jusqu'à 8 % ont cependant été obtenues dans des formations jeunes de reconstitution forestière en savane protégée des feux (DEVINEAU, 1984). L'âge des peuplements est en effet un facteur important de la variabilité de leur production ligneuse.

Par ailleurs les distributions des accroissements relatifs observées à Bondoukui sont peu différentes de celles observées dans les forêts semi-caducifoliées de Côte-d'Ivoire. Dans ces forêts en effet les taux annuels moyens sont inférieurs à 6 % chez 80 % des individus et inférieurs à 1 % dans 30 % des cas (DEVINEAU, 1991); les valeurs trouvées à Bondoukui sont très voisines respectivement 75 % et 24 % pour la savane et 73 % et 23 % pour la jachère. Dans les formations savanicoles de Bondoukui les accroissements sont cependant relativement mieux répartis entre les divers individus puisque 50 % des individus en savane et seulement 20 à 30 % en forêt sont responsables de 80 % de l'accroissement net en surface terrière. Ceci serait peut être à mettre en relation avec une moindre importance des phénomènes de compétition entre arbres dans les formations ouvertes de savane.

Les accroissements nets des individus, observés à Bondoukui, sont par ailleurs semblables à ceux trouvés sous d'autres latitudes avec des pluviosités très différentes. MENAUT (1983) dans la région de Dori en zone sahélienne du Burkina Faso, sous une pluviosité de l'ordre de 400 mm, trouve ainsi un accroissement moyen en circonférence de 0,72 cm dans un peuplement d'*Acacia laeta*. Là aussi les valeurs sont très variables selon des individus, certains ne présentent aucune croissance d'autres des rétractions. La plus forte croissance observée est d'environ 3 cm, l'accroissement annuel de la plupart des individus se situant entre 1 et 2 cm⁽⁵⁾. Des accroissements du même ordre sont donnés par d'autres auteurs en région sahélienne : de 1,3 à 3,8 cm à Fété-olé au Sénégal par POUPON (1980) sous une pluviosité d'environ 340 mm, de 1,2 à 1,7 cm pour divers *Acacia* par JOHANSSON *et al.* (1992) au Kenya (pluviosité de l'ordre de 350 mm). Dans une forêt sèche du nord de la Côte-d'Ivoire (pluviosité de l'ordre de 1 100 mm) l'accroissement moyen en circonférence pour un peuplement d'*Anogeissus* est de 0,5 cm et le plus fort accroissement observé pour l'espèce est de 0,9 cm. Dans cette même forêt des accroissements supérieurs, de l'ordre de 1 à 1,2 cm ont été observés pour d'autres espèces. L'accroissement net le plus important (4,4 cm) étant dû à un gros *Khaya senegalensis* (DEVINEAU, 1984)⁽⁶⁾. Dans les forêts semi caducifoliées de

⁽³⁾ Sur la relation entre l'accroissement annuel courant et l'accroissement moyen voir par exemple ZARNOVICAN (1981).

⁽⁴⁾ Depuis 1992 les sites étudiés ont cependant été enclos, ils ont ainsi été protégés du bétail et des incursions humaines, mais non du feu.

⁽⁵⁾ D'après la figure 14 p. 55 de cet auteur.

⁽⁶⁾ Calculé à partir des accroissements de surface terrières donnés p. 230-231.

Lamto en Côte-d'Ivoire (pluviosité 1 300 mm) la majorité des arbres (98 %) présente des accroissements annuels moyens en circonférences inférieurs à 2,5 cm et plus de 57 % ont des accroissements inférieurs à 0,5 cm, la valeur moyenne étant de 0,6 cm (DEVINEAU 1984)⁽⁷⁾. Les valeurs les plus fortes observées dans ces forêts semi-caducifoliées sont de 7,6 cm pour un *Ceiba pentandra*, de 4,7 cm pour un *Malacantha alnifolia* et de 3,7 cm pour un *Cola gigantea* (DEVINEAU, 1991).

Des valeurs du même ordre sont encore rapportées pour des formations tropicales très différentes. Ainsi ASTHON *et al.* (1983) citant une étude de HEINSDIJK (1963) sur la pluvieuse amazonienne, rapportent des accroissements annuels en circonférence⁽⁸⁾ de 2,5 cm/an pour l'arbre moyen de la classe de diamètre 23-35 cm et de 2,5 à 1,2 cm pour la classe 25-155 cm. Dans une forêt humide de Porto-Rico les valeurs trouvées par WADSWORTH (1941-1947) correspondent à des accroissements moyens annuels en circonférence allant de 1,99 cm pour les individus dominants à 0,64 cm pour les arbres du sous-bois, les accroissements moyens de l'ensemble des arbres, toutes catégories confondues, étant de 1,11 cm (GOLLEY *et al.*, 1983).

Hormis les croissances rapides observées chez quelques individus ou dans des formations pionnières des régions les plus humides, les taux relatifs d'accroissements en surface terrière des peuplements et les accroissements radiaux nets moyens des individus paraissent ainsi relativement semblables sous des climats pourtant très divers.

Ces observations amènent à nuancer la notion de décroissance de la productivité ligneuse en fonction de la pluviosité⁽⁹⁾. Certes les formations ligneuses sèches produisent à l'hectare, moins de bois et du bois d'utilité différente (moins de bois d'œuvre, par exemple) que les formations plus humides, mais cette diminution est probablement moins à mettre en relation avec une faible efficacité de la production cambiale des individus qu'avec une diminution de la densité des peuplements en fonction de l'assèchement climatique⁽¹⁰⁾ ainsi qu'avec des allométries et des comportements de croissance différents. À diamètre de tronc égal les arbres des forêts sèches sont par exemple moins hauts que ceux des forêts humides ; ce qui peut traduire une allocation différente des ressources avec une plus grande part allouée dans les formations sèches à l'élaboration des systèmes racinaires, à la reproduction et à la formation d'organes de protection (DEVINEAU, 1982).

Des études théoriques fondées sur la prise en compte des allométries d'allocation des ressources entre les troncs

et les autres organes, montrent par exemple qu'un avantage donné aux racines au détriment du feuillage conduit à une diminution de la hauteur maximale pouvant être atteinte par un arbre (GIVNISH, 1995). Une plus forte allocation des ressources aux systèmes racinaires est par ailleurs souvent mentionnée comme une adaptation à la sécheresse ou même aux milieux infertiles.

En savane les comportements de croissance des espèces ligneuses correspondent en outre, dans une large mesure, à ceux généralement observés chez les espèces arbustives (WILSON, 1995). Pour cet auteur, différents mécanismes limitent en effet la croissance en hauteur des arbustes (*shrub*) relativement aux arbres. Il évoque en particulier la caducité des rameaux qui correspond à une durée de vie écourtée des tiges et à la capacité de produire de nouvelles tiges après la mort des plus âgées. Ce phénomène est très fréquent en savane. Il s'observe notamment chez plusieurs des espèces étudiées à Bondoukui comme *Entada africana*, *Pteleopsis suberosa* ou *Detarium microcarpum*.

PRODUCTION LIGNEUSE ET RÉGIME DES PLUIES

La distribution des pluies et la disponibilité en eau du sol sont cependant les principaux facteurs qui règlent les rythmes de la production et la phénologie des arbres de savane. Les liens entre la défoliation et l'assèchement du sol ont été souvent montrés et les périodes d'accroissements en surface terrière varient bien en fonction du régime des pluies (DEVINEAU, 1976, 1982).

À Bondoukui les variations saisonnières de la circonférence des troncs sont ainsi liées à la disponibilité du sol en eau et à la phénologie de la feuillaison. Les accroissements de circonférence s'observent dès que l'eau du sol devient facilement accessible pour les plantes et se poursuivent durant toute la saison pluvieuse. En revanche dès que le sol s'assèche en fin de saison pluvieuse, des rétractions des troncs apparaissent et se maintiennent pendant toute la saison sèche avec une intensité variable selon les individus, les espèces et les conditions hydriques des sols. Ceci est conforme à ce qui est observé dans d'autres formations tropicales sous climat contrasté : savanes et forêts sèches ou semi-caducifoliées (JEFFERS & BOALER, 1966; DAUBENMIRE, 1972; DEVINEAU, 1982, 1984, 1989, 1991; LIEBERMAN, 1982).

Dans les savanes de Bondoukui, les accroissements en circonférence se produisent alors que la feuillaison des

⁽⁷⁾ Calculé d'après les données du tableau V-21 p 224.

⁽⁸⁾ Les auteurs donnent les valeurs d'accroissement pour les diamètres.

⁽⁹⁾ On peut rappeler ici la théorie de JORDAN (1971 a, b) selon laquelle la production de bois reste constante alors que la production foliaire diminue des basses vers les hautes latitudes, mais GOLLEY *et al.* (1983) indiquent que l'on ne possède pas d'explications satisfaisantes de ce type de relation.

⁽¹⁰⁾ La diminution de la densité des peuplements en fonction de l'assèchement climatique est un phénomène phytogéographique bien connu. La diminution de la surface terrière des peuplements savaniques que montre l'étude de FONTES & GUINKO (1995) en relation avec les différents secteurs phytogéographiques du sud au nord du Burkina Faso, en est un exemple.

arbres est achevée. C'est là aussi un fait courant dans les forêts tropicales sous climat contrasté où en général la croissance radiale ne débute pas avant que "la moitié au moins du houppier soit couverte d'un nouveau feuillage" (ASTHON *et al.*, 1983).

La feuillaison précoce, de saison sèche, des formations soudaniennes est bien connue, c'est la "précession du printemps" décrite par CHEVALLIER en 1930. C'est un phénomène assez communément répandu dans les savanes et forêts sèches tropicales et généralement rendu possible grâce à l'utilisation par les arbres de l'eau présente dans les horizons profonds du sol (AUBREVILLE, 1950; JEFFERS & BOALER 1966; BOALER, 1963, 1966; SCHNELL, 1970, 1971, MONASTERIO & SARMIENTO, 1976; REEKMANS, 1982; FATUBARIN, 1985, SINGH *et al.*, 1990; FOURNIER, 1991, SEGHERI, 1996).

ASTHON *et al.*, (1983) indiquent que la feuillaison s'accompagne souvent d'une rétraction mesurable du tronc.

La feuillaison induit en effet une diminution de la teneur en eau des troncs qui, à Bondoukui, est particulièrement importante durant l'intersaison de mars à mai, période où le feuillage de la majorité des arbres est largement reconstitué. C'est la période la plus critique en ce qui concerne le bilan hydrique des arbres de savane. Les fortes contraintes hydriques, qui sont alors observées, sont susceptibles d'influer sur le déroulement de divers processus vitaux. Elles peuvent en particulier induire une diminution de l'activité photosynthétique (BEADLE *et al.*, 1985)⁽¹¹⁾, comme en témoignent les défoliations supplémentaires constatées en 1994. Un lien similaire entre la rétraction des troncs et la feuillaison a été décrit par LIEBERMAN (1982) dans la "forêt sèche" et les savanes de Pinkwae au Ghana, sous climat tropical à quatre saisons.

Certains auteurs tels SINGH *et al.* (*op. cit.*) admettent que les rétractions des troncs sont directement proportionnelles aux contraintes (*stress*) hydriques subies par les arbres. Ainsi à Bondoukui chez *Entada africana*, espèce typiquement décidue, les rétractions restent plus faibles pendant toute la période défoliée, où la transpiration est limitée, que chez les espèces à défoliation plus fugace.

L'importance des rétractions varie cependant en fonction des espèces car la capacité d'emmagasiner dépend de la densité du bois (SCHULTES *et al.*, 1988; BORCHERT, 1994a). Par ailleurs, chez un même individu, une modifi-

cation du comportement de croissance (en particulier une diminution accidentelle de la vigueur ou liée à une maladie) est susceptible d'induire des variations de potentiel hydrique non directement liées à une modification de la réserve en eau du sol ou de la demande évaporative.

Chez la plupart des individus cependant, les comportements de croissance varient peu d'une année sur l'autre, comme l'a montré l'étude des corrélations de croissance des individus entre 1994 et 1995⁽¹²⁾. Dans ces conditions l'amplitude des rétractions peut, pour une espèce donnée, renseigner sur le degré de contrainte hydrique subi par chaque arbre. La rétraction est ainsi plus importante durant l'intersaison de mars à mai en 1994 qu'en 1995 chez toutes les espèces étudiées. Ceci suggère un rôle favorable de la forte pluviosité du mois d'octobre 1994 sur la réserve du sol en eau au début de 1995. Cette influence de la pluviosité de la saison précédente sur la réserve en eau du sol a déjà été signalée par divers auteurs en particulier JEFFERS & BOALER (1966). Elle est probablement une des causes majeures de la variabilité de la feuillaison et de la floraison qui s'effectuent durant la saison sèche chez la majorité des espèces ligneuses.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, P.S., GUILLAUMET, J.-L. & LAWTON, R.M., 1983.— La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres. in *Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. ORS-TOM-UNESCO : 162-197.
- AUBREVILLE, 1950.— Flore forestière soudano-guinéenne. CTFT, Paris 523p.
- BEADLE, C.L., LONG, S.P., IMBAMBA, S.K., HALL D.O. & OLEMBO, R.J., 1985.— *Photosynthesis in relation to plant production in terrestrial environments*. Natural resources and the environment series. 18. Tycooly publishing limited, Oxford:156 p.
- BOALER S.B., 1963.— The annual cycle of stem girth increment in trees of *Pterocarpus angolensis* D.C. at Kabungu, Tanganyika. *Commonwealth Forestry Review* (London), 42: 232-236.
- 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 : 465-479.
- BORCHERT, R., 1994a.— Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of dry forest trees *Ecology*, 75: 1437-1449.
- BORCHERT, R., 1994b.— Water status and development of tropical trees during drought. *Trees*, 8: 115-125.
- CATINOT, R., 1994.— Aménager les savanes boisées africaines. *Bois et Forêts des tropiques*, 241 : 53-58.

⁽¹¹⁾ Dans un travail de télédétection satellitaire portant sur l'étude de la phénologie des savanes de Bondoukui à partir de données NOAA-AVHRR, GOND (1995) note sur les courbes d'évolution saisonnière de l'indice de végétation "la présence d'un "creux" en fin de saison sèche sur l'ensemble des courbes de moyenne de classe AVHRR". L'évolution de l'indice de végétation au long de la saison sèche correspond à la refoliation des espèces ligneuses à feuillaison précoce. La correspondance entre l'importance du stress hydrique chez ces espèces et la chute du NDVI observée en fin de saison sèche serait à vérifier.

⁽¹²⁾ En pays tempérés, les effets autorégressifs de la croissance passée sur les accroissements ultérieurs sont bien connus (ASTHON *et al.*, 1983). En région tropicale, dans des forêts du Ghana, SWAINE (1987) a montré que la croissance de la majorité des arbres était "autocorrélée", ce qui est aussi le cas dans les forêts semi-caducifoliées de Côte-d'Ivoire étudiées par DEVINEAU (1991).

- CHEVALLIER, A., 1930.— Sur les trois périodes de réveil de la nature au Sénégal. *C.R Acad. Sc. Paris*, CXC : 1444-1446.
- CLÉMENT, J., 1982.— Estimation des volumes et de la productivité des formations mixtes forestières et graminéennes tropicales. *Bois et forêts des tropiques*, 198 : 35-58.
- CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL (CTFT), 1988.— *Projet "Inventaire des ressources ligneuses au Mali - inventaire des formations végétales"* Rapport techn. 115 p.
- DAUBENMIRE, R., 1972.— Phenology and other characteristics of tropical semi deciduous forest in north western Costa-Rica. *J. Ecol.*, 60: 147-170.
- DEVINEAU, J.-L., 1976.— Données préliminaires sur la litière et la chute des feuilles dans quelques formations forestières semi-décidues de Moyenne Côte d'Ivoire. *Ecol. Plant.*, 11 : 375-395.
- DEVINEAU, J.-L., 1982.— Étude pondérale des litières d'arbres dans deux types de forêts tropicales en Côte d'Ivoire. *Ann. Univ. Abidjan E*, 15 : 27-62.
- DEVINEAU, J.-L., 1984.— Structure et dynamique de quelques forêts tropicales de l'ouest africain. Travaux des chercheurs de LAMTO N° 5, Programme MAB savanes : 295 p.
- DEVINEAU, J.-L., 1989.— Accroissements en surface terrière dans des forêts semi caducifoliées de Côte d'Ivoire. *C.R.Acad. Sciences*, Paris, 309, Série III : 423-428.
- DEVINEAU, J.-L., 1991.— Variabilité de la croissance en circonférence des arbres dans les forêts semi-caducifoliées de LAMTO. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 46 : 95-124.
- DEVINEAU, J.-L., LECORDIER, C. & VUATTOUX, R., 1984.— Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte d'Ivoire). *Candollea*, 39 : 103-134.
- FATUBARIN, A., 1985.— Observation on the phenology of the woody plants and grasses in a savanna ecosystem in Nigeria. *Trop. Ecol.* 26 : 32-42.
- FONTES, J. & GUINKO, S., 1995.— *Carte de la végétation et de l'occupation du sol du Burkina Faso. Notice explicative*. ICIV, Université de Toulouse, IDR, FAST Université de Ouagadougou. Ministère de la Coopération Française, projet Campus (88 313 101) : 66 p.
- FOURNIER, A., 1991.— *Phénologie, croissance et production végétale dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest*. Variation selon un gradient climatique. Éditions de l'ORSTOM, Études et Thèses, Paris 312 p.
- FOURNIER, A., 1994.— Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savanes soudanaises pâturées. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso). *Écologie*, 25 : 173-188.
- GEERLING, C. 1982.— *Guide de terrain des ligneux sahéliens et soudano guinéens*. H. VEENMAN & ZONEN B.V WAGENINGEN : 340 p.
- GIVNISH, T.J., 1995.— *Plant stems; biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. Storage in Plant stems Physiology and functional morphology*, Gartner B.L. ed, Academic Press: 3-49.
- GOLLEY, F.G., HUTTEL, C. & LEMÉE, G., 1983.— Production primaire brute et nette, paramètres de croissance. In *Écosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique*. ORSTOM-UNESCO : 216-228.
- GOND, V., 1995.— *Contribution des données NOAA-AVHRR à la caractérisation des savanes africaines. Approche locale, approche continentale*. Thèse de Doctorat, Université Toulouse le Mirail. 151 p.
- GROUZIS, M. & SICOT, M., 1980.— Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : influence de quelques facteurs écologiques. In : LE HOUEROU H.N. (ed) : *Les fourrages ligneux en Afrique. État actuel des connaissances. Coll sur les fourrages ligneux en Afrique*, Addis-Abeba. 8-12 avril 1980; 231-237. CIPEA, Addis Abeba.
- HINCKLEY, T.M., LASSOIE, J.-P. & RUNNING, S.W., 1978.— Temporal and spatial variations in the water status of trees. *For. Sci.* 24 (supl): (Monograph 20).
- HOLBROOK, N.M., 1995.— Stem water storage. In *Plant stems; Physiology and functional morphology*, GARTNER, B.L. ed, Academic Press: 151-174.
- JEFFERS, J. N. R. & BOALER, S.B., 1966.— Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. *J. Ecol.* 54: 447-463.
- JOHANSSON, S.G. & KAARAKKA V.J., 1992.— Regeneration of cleared *Acacia zanzibarica* bushland in Kenya. *J. Veg. Sci.* 3: 401-406.
- JORDAN, C.F., 1971a.— A world pattern in plant energetics. *Amer. Sci.*, 59: 425-433.
- JORDAN, C.F., 1971b.— Productivity of a tropical forest and its relation to a world pattern of energy storage. *J. Ecol.*, 59: 127-242.
- KLEPPER, B., BROWNING, V.D. & TAYLOR H.M., 1971.— Stem diameter in relation to plant water status. *Plant Physiol.*, 48: 683-685.
- KRAMER, P.J., 1969.— *Plant and soil water relationship: a modern synthesis*. M.C. Graw-Hill.
- L'HOTE, Y. & MAHÉ, G., 1996.— *West and Central Africa map of mean annual rainfall (1951-1989)*. Éditions de l'ORSTOM, Paris.
- LIEBERMAN, D., 1982.— Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.* 7: 791-806.
- LIMING, F.G. 1957.— Home made dendrometers. *J. Forestry*, 55: 575-577.
- LOUPPE, D., OUATTARA, N & COULIBALY, A., 1995.— Effets des feux de brousse sur la végétation. *Bois et forêts des tropiques*, 245 : 59-74.
- MARIAUX, 1977.— Marques et rubans dendromètres (Méthode expérimentale d'étude de la périodicité des cernes dans les bois tropicaux) CTFT, *Information technique* n° 238 : 11 p.
- MC BURNEY, T. & COSTIGAN P.A., 1984.— The relationship between stem diameter and water potential in stems of young cabbage plants. *J. exp. Bot.* 35: 1787-1793.
- MENAUT, J.-C., 1977.— Évolution of plots protected from fire since 13 years in a guinea savanna of Ivory coast. *Proceedings of the fourth international symposium of tropical ecology*, Panama City, panama : 545-557.
- MENAUT, J.-C., 1983.— Production des ligneux. In TOUTAIN, B. et al., *"Espèces ligneuses et herbacées dans les écosystèmes pâturés sahéliens de Haute-Volta. Synthèse des résultats du programme A.C.C./ G.R.I.Z.A. (LAT)"*, Ouagadougou : 37-55.
- MENAUT, J.-C., SAINT, G. & VALENTIN, C., 1993.— SALT. Les savanes à Long Terme. Analyse de la dynamique des savanes d'Afrique de l'ouest : mécanismes sous-jacents et spatialisation des processus. *Lettre du programme environnement, CNRS*, 10 : 34-36.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G., 1976.— Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography*, 3: 325-366.
- NOUVELLET, Y., 1993.— Évolution d'un taillis de formation naturelle soudano-sahélienne au Burkina Faso. *Bois et forêts des tropiques*, 237: 45-59.
- PARLANGE, J.-Y., TURNER, N.C. & WAGGONER, P.E., 1975.— Water uptake, diameter change, and non linear diffusion in tree stems *Plant Physiol.* 55: 247-250.

- PHILIP, M.S., 1994.— *Measuring trees and forests*. CAB International: 310p.
- POUPON, H., 1980.— *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal*. Travaux et documents de l'ORSTOM N° 115. 351 p.
- REEKMANS, M., 1982.— Les rythmes phénologiques dans les principales associations végétales de la plaine de la basse Rusizi (Burundi). *Bull. Jard. Nat. Belg./ Bull. Nat. Plantentuin Belg.* 52 : 3-94.
- SCHNELL, R., 1970.— *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. I : Les flores. Les structures*. Gauthiers-Villars, Paris : 499 p.
- SCHNELL, R., 1971.— *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. II : Les milieux. Les groupements végétaux*. Gauthiers-Villars, Paris : 452 p.
- SCHULTES, E.D., MOONEY, H.A., BULLOCK, S.H. & MERENDOZA A., 1988.— Water contents of wood of tropical deciduous forest species during the dry season. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 48: 113-118.
- SEGHIERI, J., 1996.— Rythmes saisonniers d'une savane soudano-sahélienne en relation avec l'hydrodynamique du sol. *Écologie*, 27 : 67-78.
- SINGH, S.P., RALHAN, P.K., UPADHYAY, V.P. & NEGI, G.C.S., 1990.— Seasonal changes in stem diameter and leaf development in a tropical montane forest. *Journal of Vegetation Science*, 1: 165-172.
- SPICHTER, R. & PAMARD, C., 1973.— Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire : étude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays Baoulé. *Candollea*, 28 : 21-37.
- STITT, M. & SCHULZE, E.D., 1994.— Plant growth, storage, and resource allocation: from flux control in a metabolic chain to whole plant level. In "Flux control in biological systems. From enzymes to populations and ecosystems". E.D. SCHULZE ed.: 57-118.
- SWAINE, M.D., HALL, I.J. & ALEXANDER, I.J., 1987.— Tree population dynamic at Kade, Ghana (1968-1982). *J. trop. Ecol.*, 3: 331-345.
- TILMAN, D., 1988.— *Ressource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey : 296 p.
- VUATTOUX, R., 1976.— Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborées et arbustives dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note. *Ann. Univ. Abidjan*, C 7 : 35-63.
- WADSWORTH, F.H., 1941-1947.— Growth in the lower montane rain forest of Puerto Rico. *Caribbean Forester*, 8:27-43.
- WHITE, F., 1983.— The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the UNESCO/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO: 356 p.
- WILSON, B.F., 1995.— *Shrub stems: form and function*. in *Plant stems Physiology and functional morphology*. GARTNER, B.L. ed, Academic Press: 91-102.
- WORNISKI, E.E., HOLMES, J.W. & TURNER, N.C., 1985.— Phase and amplitude relation between transpiration, water potential and stem shrinkage. *Plant Cell Environ.*, 8: 613-622.
- ZARNOVICAN, R., 1981.— À propos de l'estimation de l'accroissement annuel courant par l'accroissement périodique moyen. *Can. J. For. Res.*, 11 : 735-738.
- important. *Terminalia avicennioides*, *T. laxiflora* and *Butyrospermum paradoxum* are dominant species.
- The site is located between the 900-1000 mm isohyetal curves (L'HOTE & MAHÉ, 1996). The climate is typically Sudanian with unimodal rain and temperature patterns. There is a humid season from May to October and a dry season from November to April.
- The beginning and the end of the humid season constitute two inter-seasons, the first centered around May, the second around October.
- Girth growth of trees was monitored monthly with band-dendrometers (LIMING 1957) during two years (1994-1995) on two sites. The first site is a woodland savanna with a density of 1500 trees/ha, a tree cover of about 50% and a basal area of 5.4 m²/ha. *Pteleopsis suberosa*, *Butyrospermum paradoxum* and *Entada africana* are the dominant tree species. *Andropogon ascinioides* and *Loudetia togoensis* dominate the grass layer (FOURNIER, 1994).
- The second site is a twelve year-old fallow characterized by *Andropogon gayanus*. Tree density is 1400 trees/ha, tree cover is about 25% and the basal area is 3.3 m²/ha. *Terminalia avicennioides* is the main dominant tree species.
- On each site dendrometers were fixed at a height of 1.30m on the trunk of every trees with a girth of more than 20 cm. Growth of eighty-four trees belonging to fourteen species was monitored (TAB I & II). Tree phenology was also observed, using the GROUZIS & SICOT (1980) method.
- The rain pattern was very different between the two years. Total rainfall was 1247 mm in 1994: rains were particularly abundant in August, but September and October were also very rainy. In contrast, total rainfall was only 672 mm in 1995. July and September received very little rain and there was no rain at all in October (FIG. 1).
- During the dry season, soil humidity in the -30 cm depth horizon is rarely lower than the humidity at pF 4.2. Soil water thus seems to be relatively available for trees all year long (FIG. 2 & 3).
- The net annual increment between years i-1 and i,
- $$AN_{i-1 \rightarrow i} = g_i - (g_{i-1} - M_{i-1 \rightarrow i})$$
- where g_i and g_{i-1} are the basal area of the community, and $M_{i-1 \rightarrow i}$ is the basal area of trees dead between years i-1 and i, and the relative growth rate between years i-1 and i,
- $$R = (AN_{i-1 \rightarrow i} / (g_{i-1} - M_{i-1 \rightarrow i})) \times 100$$
- are calculated.
- The relative growth rates in 1994 and 1995 were respectively 2.7 and 2.5% in the savanna and 2.1 and 2.2% in the fallow. Net annual growth rates were 0.11 and 0.10 m²/ha in the savanna and 0.05m²/ha in the fallow. These relative growth rates are close to those observed, with the same method, in an *Anogeissus leiocarpus* dry forest (2.4%) or in some semi-deciduous forests (1.4 to 2.6%) in Ivory-Coast (DEVINEAU, 1982, 1984, 1989).
- Yet, growth rates vary greatly among species and individuals and significant differences were observed in the savanna plot (TAB. III). The growth rate of a species may also vary with the location. Growth rate of *Terminalia avicennioides* is thus higher in the fallow than in the savanna (TAB. IV).
- Growth rate distributions are irregular but very similar on both sites (FIG. 4) where 50% of the individuals produce almost 80% of the net increment of the community. The proportion of individuals with a growth rate under 6% is respectively 75% and 73% in the savanna and in the fallow. This proportion is 24% and 23% respectively for individuals with a growth rate under 1%.
- These values are very similar to those observed in the semi-deciduous forest of Ivory-Coast, where growth rates are under 6%

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The Bondoukui site belongs to the Sudanian region and is situated on the northern limit of the *Isobertinia doka* woodlands, as defined by WHITE (1983). Pastoral and agricultural activities are

for 80% of the individuals and under 1% for 30% of them. Nevertheless, growth rates are less equitably distributed in these forests, where 80% of the net basal area increment is produced by only 20 to 30% of the individuals (DEVINEAU, 1991).

At Bondoukui, seasonal increment of basal area occurs from July to September, during the most rainy period (FIG. 5). Shrinkage of the trunks appear in October or November, when the soil becomes dry. The shrinkage may be quite significant and has reached 1.5% of the community basal area on the Bondoukui plots.

The highest shrinkage is observed from March to May, when the soil water supply is still low and when almost all the trees are in leaf. In deciduous species like *Entada africana*, high shrinkage clearly coincides with leafing (FIG. 6).

Leafing thus induces a decrease of the water-potential of trunks, which is specially important during the March to May inter-season.

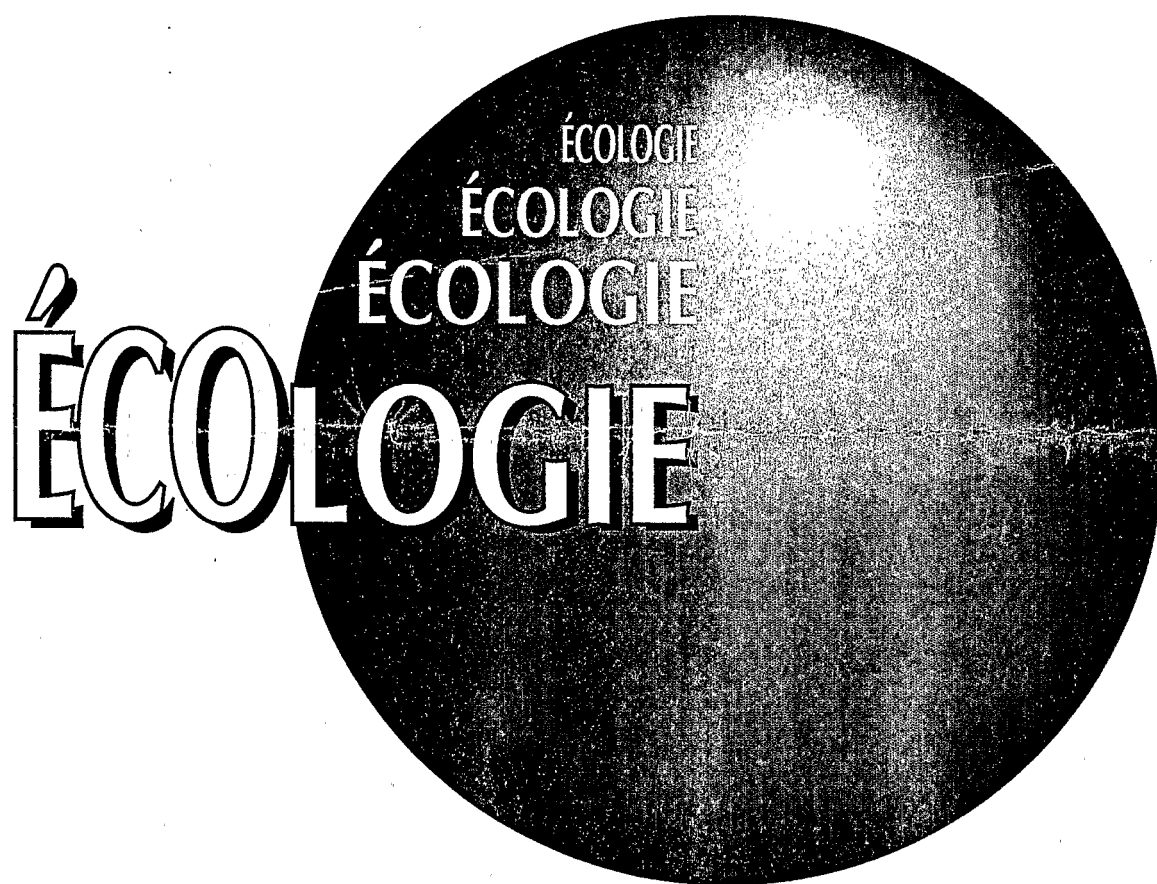
As assumed by SINGH *et al.* (1991), trunk shrinkage may be related to hydric stress. The period from March to May is therefore critical for the hydric balance of savanna trees. During this period, water stress may affect phenological patterns and various vital processes, like photosynthesis⁽¹⁾. As an example, the extra defoliation which occurred in May 1994 (and not in 1995) in *Butytospermum paradoxum* or *Pteleopsis suberosa* are related to higher shrinkage in 1994 than in 1995 (FIG. 6 & 7).

In almost all species, shrinkage by the end of the dry season was less important in 1995 than in 1994. This may be related to a better soil water supply in 1995 (FIG. 2 & 3) due to the importance of rain during September and October 1994 (FIG. 1). This influence of the previous rainy season on soil water level has been reported by various authors (JEFFERS & BOALER, 1966) and is probably one of the main causes of the phenological variability from year to year.

Despite the fact that rain and soil water availability govern the pattern of basal area increment, comparison with data from other sites under different climatic conditions shows that radial growth of trees does not decrease under dry climates as is generally reported for wood production in forests or woodlands (CLEMENT, 1982). Basal area growth rate at the individual level and species level, as well as relative growth rate at the community level, vary mainly with species potentialities and age of communities. It is therefore assumed that the decreasing wood production of communities under dry climate is neither due to a low efficiency of cambial production nor more generally, to a low growth capacity of species of dry regions. The decrease in wood production of communities is probably related to stand density -which is influenced by the water availability of soil- and to resource allocation within trees.

⁽¹⁾Working on the phenology of the Bondoukui savanna from NOAA-AVHRR data, GOND (1995) remarks that the NDVI curve is always depressed at the end of the dry season when a majority of trees is already in leaf. The link between the fall of the NDVI and the hydric stress of trees should be verified.

Revue Trimestrielle
Tome 28 – Fascicule 3
Septembre 1997



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

PM 92
24 OCT. 1997
Sc. Environ.