

DÉLÉGATION GÉNÉRALE
A LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE
- D.G.R.S.T. -

MINISTÈRE DU PLAN
DE LA RÉPUBLIQUE
DE HAUTE-VOLTA

Office de la Recherche
Scientifique et Technique
Outre-Mer
- O.R.S.T.O.M. -

Groupement d'Études et de Recherches
pour le Développement de
l'Agronomie Tropicale
- G.E.R.D.A.T. -

Institut d'Élevage et de
Médecine Vétérinaire
des Pays Tropicaux
- I.E.M.V.T. -

Centre Technique Forestier Tropical
- C.T.F.T. -

Université Paris VII
Laboratoire de Géographie physique
U.E.R. de Géographie et
Sciences de la Société

Centre National
de la Recherche Scientifique
- C.N.R.S. -

Centre d'Études Phytosociologiques
et Écologiques
Louis EMBERGER de Montpellier
- C.E.P.E. -

A.C.C. LUTTE CONTRE L'ARIDITÉ

DANS L'OUDALAN

(Haute-Volta)

UNE MÉTHODE D'ÉTUDE PHÉNOLOGIQUE
DE POPULATIONS D'ESPECES LIGNEUSES
SAHÉLIENNES

Influence de quelques facteurs écologiques

M. GROUZIS et M. SICOT



DELEGATION GENERALE
A LA RECHERCHE
SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE
- D.G.R.S.T. -

MINISTERE DU PLAN ET
DE LA COOPERATION
DE LA REPUBLIQUE
DE HAUTE-VOLTA

A.C.C. LUTTE CONTRE L'ARIDITE DANS L'OUDALAN
(Haute - Volta)

UNE METHODE D'ETUDE PHENOLOGIQUE
DE POPULATIONS D'ESPECES LIGNEUSES
SAHELIENNES.

Influence de quelques facteurs écologiques

par

Michel GROUZIS et Marcel SICOT

Office de la Recherche Scientifique et
Technique Outre-Mer

Centre de OUAGADOUGOU

= Texte présenté au "SYMPOSIUM SUR LES FOURRAGES LIGNEUX EN AFRIQUE", ADDIS
ABEBA, 8-12 Avril 1980, organisé par le Centre International pour
l'Elevage en Afrique.

A METHOD FOR PHENOLOGICAL STUDY OF SAHELIAN
POPULATION TREES - Effects of some ecological
factors.

Summary :

This work is taking place in investigations carried out at OURSI pond (North of Upper-Volta) on structure and functions of sahelian ecosystems.

Phenological studies on trees in the sahelian zone are due to practical reasons : determination of their growing period to specify their possible part in animal food, productivity measurements... and more fundamental reasons : study of relationship between developmental stage and ecological conditions.

The purposes of this paper are :

- 1/ to expose and discuss the method used to follow phenological changes in species populations.
- 2/ to give examples illustrating intrapopulation, interstation and interannual variabilities which are necessary to know in order to characterize the cycles of studied species. The examples also show the effects of ecological factors (edaphic, climatic and biotic) on phenophase determinism.

UNE METHODE D'ETUDE PHENOLOGIQUE DE POPULATIONS
D'ESPECES LIGNEUSES SAHELIENNES. Influence de
quelques facteurs écologiques.

Résumé :

Cette étude entre dans le cadre des recherches entreprises à la Mare d'Oursi (Nord de la Haute-Volta) sur la structure et le fonctionnement d'écosystèmes sahéliens.

En milieu sahélien l'étude de la phénologie de la strate ligneuse est motivée par des raisons pratiques : détermination des périodes d'activités en vue de préciser son rôle éventuel dans l'alimentation animale, mesure de productivité... et par des raisons d'ordre plus fondamental : étude des relations entre modifications cycliques de la morphologie et de la physiologie des organismes et les conditions écologiques.

La présente étude se propose :

- 1° - d'exposer et de discuter la méthode utilisée pour suivre l'évolution phénologique de populations d'espèces.
- 2° - d'illustrer par des exemples les variabilités intrapopulation, inter-sites, interannuelle dont il faut tenir compte pour caractériser les cycles des espèces étudiées. Ces différents exemples précisent en outre l'influence des facteurs du milieu (édaphique, climatique et biotique) sur le déterminisme des phénophases.

INTRODUCTION.

Ce travail entre dans le cadre de l'étude pluridisciplinaire entreprise à l'initiative de la Délégation Générale à la Recherche Scientifique et Technique *, et se déroulant à la Mare d'Oursi (Nord de la Haute-Volta) sur l'inventaire des ressources des milieux physiques et biologiques, leur exploitation par l'homme, et leur évolution en fonction des facteurs du milieu. Il entre plus particulièrement dans le contexte des investigations réalisées par les sections BOTANIQUE et AGRONOMIE de l'O.R.S.T.O.M. sur l'étude de la production d'écosystèmes sahéliens en fonction des variables écologiques (GROUZIS, 1976) et plus spécialement du bilan hydrique.

A cet effet une étude sur la phénologie des ligneux a été réalisée pour différentes raisons dont :

- la relative pauvreté des travaux dans ce domaine, alors que le rôle joué par les espèces ligneuses dans l'alimentation animale en milieu sahélien est important, aussi bien en quantité (LE HOUEROU, 1979) qu'en qualité (BILLE 1978) ;

- la nécessité de connaître précisément les périodes d'activités de la végétation pour les mesures de productivité ;

- la caractérisation des relations liant la périodicité de la végétation aux facteurs du milieu, en vue de déterminer les facteurs discriminants du comportement phénologique des espèces et de prévoir leur réaction aux fluctuations des variables écologiques.

Le but de ce présent article n'est pas de rapporter le détail des cycles phénologiques des neuf espèces observées depuis juillet 1977 à Oursi, dont l'intérêt régional est limité dans une telle réunion, mais plutôt de communiquer la méthode utilisée, de la discuter et d'illustrer certains faits caractéristiques de la variabilité des phénomènes et de l'action des facteurs du milieu par quelques exemples précis.

* Comité Lutte contre l'aridité en milieu tropical.

I - METHODOLOGIE

1.1. - Rappel bibliographique

Les travaux sur la phénologie en milieu tropical sont relativement peu nombreux. Certains (GRANIER et CABANIS, 1975 ; DURLANTON, 1978 ; GROUZIS, 1979) traitent des groupements herbacés avec des méthodes non adaptées à la strate ligneuse (échantillonnage, surface de relevé, effectif...). En milieu sahélien les études sur la phénologie des ligneux les plus complètes ont été réalisées dans le Ferlo sénégalais par POUPON (1979 a). Citons aussi les observations menées à OURSI par le Centre Technique Forestier Tropical (ANONYME, 1980 ; DELWAULLE, 1976), ainsi que celles de TRAORE (1978).

L'analyse de l'ensemble des documents permet de remarquer que :

- l'effectif de l'échantillon est souvent faible (1 à 6 individus pour DELWAULLE loc. cit., 5 individus pour DAVIES, 1975), ou inégal (1 individu à plus de 200 POUPON 1979 a) ;

- l'échantillon n'est pas toujours représentatif de la population de l'espèce considérée ;

- la nature des observations et les critères ne sont pas toujours précisés.

1.2. - La méthode utilisée

1.2.1. - L'échantillonnage : principe, effectif.

La méthode utilisée essaie de réunir les conditions idéales exposées par FRANKIE et al. (1974), pour une étude phénologique, c'est-à-dire : station non perturbée, effectif élevé, observations sur plusieurs années.

Elle a pour principal caractère de s'adresser à la population de l'espèce dans la station considérée. Comme l'effectif de la population d'une espèce sur l'hectare de référence est parfois élevé (GROUZIS, 1979), un échantillon stratifié (GOUNOT, 1969) a été réalisé sur la base de la structure de la population, c'est-à-dire de l'histogramme de fréquence par classe de diamètre à la base.

Remarquons que l'établissement de cette structure est aussi indispensable à l'étude démographique de la population et aux mesures de productivité. L'effectif de l'échantillon (30 à 36 individus) est ensuite déterminé proportionnellement à l'effectif de chaque classe. Notons que toute la population de l'hectare de référence est suivie quand l'effectif est inférieur à 30.

1.2.2. - Nature, critères, fréquence des observations.

a) Nature et critères.

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

Les stades suivants ont été retenus pour la feuillaison :

- V1 : gonflement des bourgeons, pas de feuilles développées.
- V2 : bourgeons foliaires + feuilles épanouies (plus de 10 % et moins de 50 % des organes de l'individu).
- V3 : feuilles en majorité épanouies.
- V4 : feuilles vertes + feuilles sèches ou ayant changé de couleur (plus de 10 %, mais moins de 50 %).
- V5 : plus de 50 % des organes de l'individu ont des feuilles sèches et chute des feuilles. C'est un stade difficile à noter car suivant les espèces, il peut s'étaler sur plusieurs mois (Guiera senegalensis par exemple).

Nous avons noté pour la floraison les stades suivants :

- f1 : bourgeons floraux uniquement.
- f2 : bourgeons floraux + fleurs épanouies (plus de 10 % et moins de 50 %).
- f3 : plus de 50 % des organes portent des fleurs épanouies.

f4 : fleurs épanouies + fleurs sèches (plus de 10 % et moins de 50 %)

f5 : fleurs sèches en majorité, chute des pièces florales.

La fructification a été caractérisée par les stades suivants :

F1 : nouaison,

F2 : phase d'évolution du fruit jusqu'à sa taille normale,

F3 : maturité du fruit,

F4 : fruits mûrs + début de dissémination (ouverture des gousses, ou chute des fruits)

F5 : fruits entièrement secs et chute.

Le stade 1 correspond à l'installation et le stade 5 à la disparition de la phase. Les stades 2, 3, 4 représentent pour un individu une phase déterminée ; chacun de ces trois stades correspond aux intensités suivantes : faible , optimum et déclinante.

b) fréquence des observations.

Au cours de la saison d'activité de la végétation, les observations sont effectuées toutes les décades. En saison sèche la fréquence des relevés est d'environ un mois.

c) présentation des résultats.

Les variations de la fréquence de la feuillaison, floraison et fructification en fonction du temps (MOONEY et al. 1974) sont représentées plutôt que les phénogrammes classiques pour des raisons que nous verrons ultérieurement.

d) relevés des facteurs du milieu.

Rappelons brièvement que la température et l'humidité relative de l'air sont repérées sous abri normalisé. (BERNARD et al. 1978, 1980 ; CLAUDE et al. 1979).

Les précipitations sont recueillies dans un pluviomètre totalisateur (diamètre 15 cm), situé à 1 m du sol, au milieu de l'hectare de référence.

La réserve hydrique du sol sur 1,50 m a été mesurée à l'aide d'un humidimètre à neutrons (type solo, C.E.A.). La méthodologie détaillée est exposée dans SICOT (1978).

1.2.3. - Avantages de la méthode

Les phénogrammes classiques de dix individus sont représentés sur la figure 1, a. Notons que les dix individus sélectionnés appartiennent à la classe modale de l'histogramme de structure et ont donc toutes les chances d'être considérés comme individu moyen, puisque la distribution des effectifs par classe de diamètre est de type normal pour cette espèce (GROUZIS 1979). Le phénogramme moyen (b) de l'échantillon (N = 35) et le spectre phénologique (c) du même échantillon sont aussi tracés sur la fig. I.

L'examen des phénogrammes des différents individus (a) fait apparaître une grande variabilité dans les différentes phases. La durée du stade d'apparition des feuilles par exemple varie de 10 jours (n° 345) à 30 jours (n° 245), et celle des fleurs de 10 jours (n° 318) à 20 jours (n° 1). De même la durée de la floraison est de 30 jours (n° 95) à 110 jours (n° 378). Quant à la fructification on constate que seulement quatre individus sur les 10 observés ont fructifié.

Il est donc inutile de s'attarder sur l'évidence qu'un individu ne peut en aucun cas refléter la phénologie de l'espèce.

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

1) dans le fait que les observations sont quantifiées par la fréquence, même si elles ne sont pas rigoureusement quantitatives (GODRON, 1966). Cela permet en particulier de mettre en relation les observations phénologiques avec d'autres données quantitatives (eau du sol, précipitations...) et de formuler ces relations ;

- 2) elle donne une idée de l'amplitude des phénomènes ;
- 3) elle permet de rendre compte de l'interpénétration des stades (ex. stade d'inactivité V_0 et de feuillaison V , fig. 1,c) ;
- 4) elle peut faire apparaître des irrégularités dans les courbes de fréquence des différentes phases (floraison dans notre exemple de la fig. 1,c), ce qui permet de mesurer l'action de certains facteurs écologiques sur la phénologie, comme nous le verrons dans le chapitre suivant.

II. APPLICATIONS A L'ETUDE DES VARIABILITES. INFLUENCE DES FACTEURS ECOLOGIQUES SUR LA PHENOLOGIE.

2.1. - Variabilité intrapopulation.

L'exemple précédent (fig. 1, a) illustre bien l'importance de la variation individuelle du comportement, indépendamment de l'âge. Cette variabilité intrapopulation peut être la réponse de l'organisme, dans les limites fixées par son génotype, aux fluctuations des facteurs du milieu (hétérogénéité spatiale du substrat par exemple), ou au contraire être déjà le résultat d'une différenciation génotypique.

Cette variabilité individuelle peut aussi dépendre de l'âge. Ainsi POUPON (1977), montre que Commiphora africana ne commence à porter des fleurs que lorsque la circonférence du tronc atteint 28 à 30 cm, ce qui correspond à 8-9 cernes d'accroissement. En 1979, ce même auteur montre que ces limites varient avec l'élément du relief et l'année. Il faut noter que l'âge n'intervient pas uniquement sur l'acquisition de la fonction de reproduction, mais encore sur le développement végétatif tel que le débourement comme l'a montré IRGENS-MOLLER (1967, in NIENSTAEDT, 1974).

En résumé il faut admettre la nécessité de suivre un grand nombre d'individus pour compenser cette variabilité individuelle qui est le reflet d'une adaptation des espèces aux conditions écologiques contrastées.

2.2. - Variabilité intersites.

Les figures II A et B rassemblent les résultats relatifs à Combretum aculeatum Vent, dans deux types de situations dont les caractéristiques pédologiques et hydrodynamiques sont consignées dans le tableau 1.

Remarquons tout d'abord que les populations sont comparables comme le montrent les histogrammes de structure tracés sur les fig. II.

L'examen des variations de la fréquence des différentes phases montrent :

- l'existence d'une période d'inactivité dans le bas-fond (station WINDE fig. II A) contrairement au pédiment (station GOUNTOURE fig. II B) ;
- la précocité de la feuillaison à Gountouré : en effet cette phase n'apparaît que dans la deuxième décennie de juillet à WINDE, à une époque où plus de 60 % de la population de la station de GOUNTOURE portent déjà des feuilles ;
- la précocité de la floraison à Gountouré : plus de 50 jours séparent l'apparition des fleurs entre les individus des 2 stations ;
- la durée très inégale de la floraison : 68 jours à WINDE et 120 jours à GOUNTOURE si l'on ne tient pas compte de la floraison résiduelle en saison fraîche. Remarquons que celle-ci constitue un caractère constant pour cette espèce, dans cette station, et pendant les trois années d'observations. Un comportement semblable a été trouvé par POUPON (1979 b) sur Acacia senegal et ne constitue donc pas une exception ;
- la floraison se caractérise par 3 vagues successives à GOUNTOURE (30 %, 40 % et 50 %) et un seul pic (80 %) à WINDE. Dans ce site la floraison unique est suivie immédiatement par une fructification abondante, alors que les premières fleurs à GOUNTOURE avortent pour la plupart.

Ces différences de comportement peuvent s'interpréter par les variations des facteurs du milieu. Dans la station de bas-fond (WINDE) les facteurs macroclimatiques ne jouent apparemment pas un rôle déterminant sur la phénologie de Combretum aculeatum. En effet l'augmentation sensible de l'humidité de l'air (30 à 60 %), les variations actuelles de la température, et les quarante premiers mm de précipitations ne semblent pas intervenir directement sur l'apparition des phénophases.

Tableau 1.- Caractéristiques pédologiques des deux sols.

Unités géomorphologiques	Pédiment	Glacis de bas-fond	
Caractéristiques	Sol ferrugineux tropical	Sol brun subaride vertique	
Texturales	Argile (%MS)	9,2 - 34,6	37,2 - 47,6
	Limon fin (%MS)	2,5 - 6,9	9,1 - 12,7
	Limon grossier (%MS)	2,5 - 0,8	2,0 - 5,1
	Sable fin (%MS)	46,7 - 15,4	16,1 - 27,9
	Sable grossier (%MS)	38,1 - 36,7	13,6 - 22,5
	Mat. organique (%MS)	0,4	1,1
Hydrodynamiques	Densité (g/g)	1,54 - 2,15	1,42 - 1,61
	Porosité totale(% volume)	24,5 - 32,3	25,5 - 18,3
	Humidité à pF 2,5 (%MS)	7,2 - 16,7	
	3,0 (%MS)	5,0 - 14,2	17,5 - 21,2
	4,2 (%MS)	2,7 - 10,2	11,0 - 13,9

L'étroite relation entre les variations de la réserve hydrique du sol et celles de la fréquence de feuillaison et de floraison (fig. II., A) suggère par contre l'importance du facteur hydrique pour la phénologie de cette espèce dans le bas-fond. Ce trait de caractère n'est d'ailleurs pas étonnant dans ce type de sol à fort pouvoir de rétention, où, en début de saisons des pluies, une sévère compétition pour l'eau s'établit entre la plante et le sol. Ces résultats montrant l'importance de l'eau du sol sur la phénologie corroborent ceux de ACKERMAN et al. (1974).

Les caractéristiques physiques du sol de GOUFTOURE (tableau 1) favorisent l'action rapide des précipitations sur les variations de la réserve hydrique du sol. Il en résulte une utilisation plus rapide et plus facile de l'eau par la plante dans ce type de sol par rapport au précédent. Bien que la concordance entre la réserve hydrique et les variations de la feuillaison et de la floraison (15/6 au 10/7 et 3^e décade de juillet sur la fig. II. B) soit forte, on note aussi un parallélisme entre l'évolution de la feuillaison et celle de l'humidité relative de l'air. De plus la simultanéité d'action de la réserve hydrique, des précipitations et de l'humidité de l'air ne permet pas ici d'attribuer à l'eau du sol le rôle prépondérant qu'on lui reconnaissait dans la station de bas-fond.

Les différences observées entre la phénologie de C. aculeatum dans ces deux situations écologiques soulignent l'importance de la variabilité intersites et illustrent l'action de certains facteurs stationnels.

2.3. Variabilité interannuelle.

Les spectres phénologiques de C. aculeatum (cycles 1977, 1978 et 1979), ainsi que les variations de certains facteurs du milieu pour la même période sont représentés sur la fig. III.

L'analyse de ces graphiques montre que la feuillaison apparaît au cours de la première décade de Juillet en 1978 et au mois de Mai en 1979. Cette année-là, 90 % de la population sont déjà pourvus de feuilles à la première décade de Juin.

Tableau 2.- Valeurs caractéristiques de la floraison.

de Combretum aculeatum Vent. dans le bas-fond (WINDE³).

Nature	Année	Valeur	Amplitude de variation	
Début	1977	2ème décade Juillet	*	
	1978	3ème décade Juillet	40 jours	
	1979	2ème décade Juin date antérieure non observée	*	
Durée	1977	97 j	31 jours	
	1978	68 j		*
	1979	99 j au moins		*
forme et amplitude	1977	2 vagues 20 et 40 %	*	
	1978	1 pic à 80 %	40 %	
	1979	3 vagues 20, 66, 80 %	*	

Le tableau 2 rassemble les valeurs caractéristiques des courbes de fréquence de floraison (fig. III.). Il y apparaît un grand écart entre les dates d'apparition, les durées, les amplitudes de la floraison d'une année sur l'autre.

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

Ces différences interannuelles s'expliquent en grande partie par les conditions écologiques qui ont présidé au déroulement des différents cycles de végétation étudiés. L'importance de l'action de la réserve hydrique a déjà été évoquée dans la phénophase de feuillaison au cours du cycle 1978. L'absence de relevés phénologiques du 5.5. au 5.6. 1979 ne permet pas d'affirmer formellement le rôle déterminant de ce facteur sur l'installation des feuilles en 1979. Etant donné la répartition groupée des pluies il est difficile de dissocier l'action des différents facteurs. Cette répartition a d'ailleurs une influence non négligeable sur la phénologie. En effet les totaux pluviométriques en 1978 et 1979 sont voisins (309 mm et 302 mm) ; cependant le temps pendant lequel la totalité de la population porte des feuilles diffère de 50 jours (67 j en 1978, 118 j en 1979). Dans l'ensemble le stade de disparition des feuilles s'accorde avec la diminution de l'humidité relative de l'air, et celle de la réserve hydrique du sol (fig. III.).

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

- 1) durée de vie limitée des fleurs
- 2) grande sensibilité de la plante au déficit hydrique au cours de cette phase.

Bien qu'une panne de l'humidimètre ait empêché le suivi régulier du stock d'eau dans le sol en 1977, les variations au cours des cycles 1978 et 1979, montrent que l'évolution de la floraison est fortement corrélée aux fluctuations de la réserve hydrique : chaque vague de floraison correspond pratiquement à un pic de la réserve hydrique (fig. III). Il faut remarquer que l'absence de la deuxième vague de floraison en 1978 (fig. III) peut s'expliquer par des conditions hydriques très favorables provoquant en un temps très court une véritable explosion de la floraison ayant conduit rapidement à une fructification abondante. La croissance de ces fruits draine la quasi-totalité des photosynthétats ce qui empêche l'apparition d'une nouvelle floraison lors de la recharge ultérieure du profil.

Notons que la capacité de reproduction de la population est d'environ deux fois plus élevée en 1978 et 1979 qu'en 1977. Ceci est en partie imputable à l'action de la mise en défens. En effet les individus ayant bénéficié de la protection contre les animaux domestiques ont montré au cours des deux dernières années, une grande vitalité.

Cette remarque constitue déjà un aspect de l'intervention des facteurs biotiques sur la phénologie. Il faut noter en particulier que la variabilité interannuelle peut être due à l'action de facteurs biotiques, mais l'effet se manifeste surtout sur l'amplitude et sera donc beaucoup plus mesurable sur la biomasse.

Cependant pour illustrer cette action, les variations de la fréquence de feuillaison de Acacia raddiana (Savi) et de Balanites aegyptiaca (L.) Del. sont tracées sur la fig. IV A et B.

Acacia raddiana réagit rapidement à l'attaque (fig. IV, A) puisque le pourcentage maximum de feuillaison est atteint par la population dès la deuxième décennie qui suit l'intervention des sauterelles.

Les différences sensibles entre les cycles 1978 et 1979 pour Balanites aegyptiaca (fig. IV, B) sont imputables à l'action répétée des sauterelles (Juin, Septembre) et de coléoptères (mi-Août). Remarquons que dans cette station de Gountouré Balanites aegyptiaca réagit assez lentement à une contrainte extérieure, car les individus sont assez fortement parasités (15 % de la population portent des galles foliaires, des piqûres, des cochenilles...)

L'étude de la phénologie de Combretum aculeatum sur trois cycles de végétation nous a permis de voir l'action des facteurs du milieu, et de montrer la variabilité des réponses.

III. DISCUSSION - CONCLUSION

La présente étude porte sur la phénologie de populations d'espèces ligneuses en zone sahélienne (Mare d'Oursi, Nord Haute-Volta). L'échantillonnage stratifié à partir de la structure de la population, porte sur un effectif de 30 à 36 individus.

Les résultats obtenus montrent l'importance de la variabilité (intrapopulation, intersite, interannuelle) dont il faut absolument tenir compte si l'on veut caractériser avec précision les cycles phénologiques des espèces ligneuses fourragères de cette région.

La variabilité observée s'explique en grande partie par la diversité et les fluctuations des conditions écologiques. Bien que le photopériodisme ait été invoqué comme responsable de certains phénomènes (NJOKU, 1963) il semble, dans cette étude, que son action soit secondaire en particulier pour la floraison. En effet, plus de 50 jours séparent l'apparition des fleurs de C. aculeatum dans les deux stations étudiées en 1978, et au moins 40 jours séparent le début de la floraison des cycles 1977 et 1979. Toutefois ce facteur n'a pas été étudié en détail, et il est possible que son effet soit masqué par celui d'autres facteurs. De même il ne semble pas avoir de rapport entre les variations actuelles de la température et celles des cycles phénologiques. Notons cependant que l'influence des sommes de température : $\sum (t - t_0)$ (FRANQUIN, 1976) n'a pas été recherchée car le zéro biologique (t_0) de ces espèces n'est pas connue. Par contre l'accent peut être mis sur l'alimentation en eau, qui constitue le facteur limitant le plus impératif. La réserve hydrique du sol joue parfois un rôle prépondérant sur le déterminisme des phases, résultat qui corrobore ceux de SAUER et URESK, 1976, ACKERMAN et al. 1974. Dans certains cas cependant, la simultanéité d'action des précipitations, de l'humidité relative de l'air et de l'eau du sol ne permet pas d'attribuer à ce dernier un rôle exclusif.

Les végétaux étudiés présentent deux types de comportement vis-à-vis des fluctuations des facteurs écologiques. On distingue les espèces relativement peu sensibles aux écarts des conditions climatiques telles que Guiera senegalensis, Ziziphus mauritiana (GROUZIS, résultats non publiés) ; Z. mauritiana, Boscia senegalensis (POUPON, 1973), et les espèces qui calquent leur réponse sur les variations des conditions de milieu (Combretum aculeatum ; Grewia tenax, Cadaba farinosa POUPON, 1979 a). Ce deuxième type de comportement constitue une adaptation particulière à la pluviométrie erratique de cette région. Sur ces espèces, il faut cependant reconnaître que l'on sait peu de choses sur la périodicité induite par les facteurs du milieu et celle dite indépendante ou génotypique.

Légendes des figures

Figure I - Acacia nilotica var. adansonii (Guill et Perr) O. Ktze

Phénogrammes de quelques individus (a), phénogramme moyen (b) et spectre phénologique de la population (c) au cours du cycle 1978.

Sur le diagramme, sont représentées les variations en fonction du temps, des fréquences de feuillaison (v), de floraison (f), de fructification (F) et de la phase sans feuilles (Vo).

La flèche au niveau des phénogrammes des individus 282, 246, 245 indique que le stade f1 a été observé.

Figure II A - Variabilité intersite

Spectre phénologique de Combretum aculeatum Vent. dans un bas-fond hydromorphe. Relations avec quelques facteurs écologiques. R. hyd. : réserve hydrique sur 1,50 m ; F : fréquence des phénophases ; P, Pa : précipitations décadales, annuelles ; H.R. : moyenne décadaire de l'humidité relative de l'air sous abri normalisé, à 6 h ; t : moyenne décadaire des températures journalières moyennes. En médaillon : structure de la population ; e : effectif de l'échantillon ; E : effectif de la population sur l'hectare de référence.

Figure II b - Variabilité intersite.

Spectre phénologique de Combretum aculeatum Vent. sur pédiment.

Relations avec quelques facteurs écologiques.

(Signification des symboles : cf. fig. II A)

Figure III - Variabilité interannuelle

Spectre phénologique de Combretum aculeatum Vent. et variation des facteurs écologiques au cours des cycles 1977, 1978 et 1979 dans un bas-fond hydromorphe (Signification des symboles : cf. fig. II A)

Figure IV - Influence du facteur biotique sur la feuillaison de Acacia rad-
diana (Savi) : A, et Balanites aegyptiaca (L) Del : B

S = sauterelle ; C = Coléoptère.

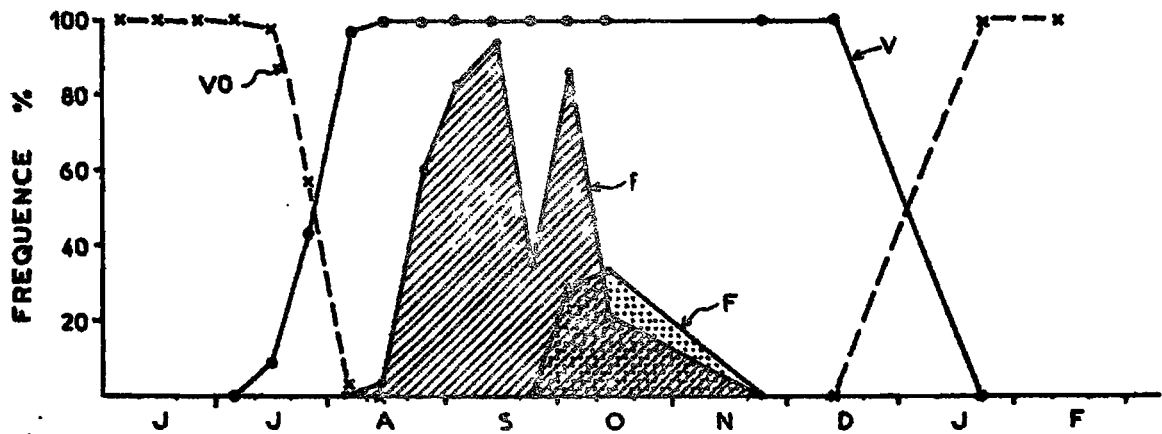
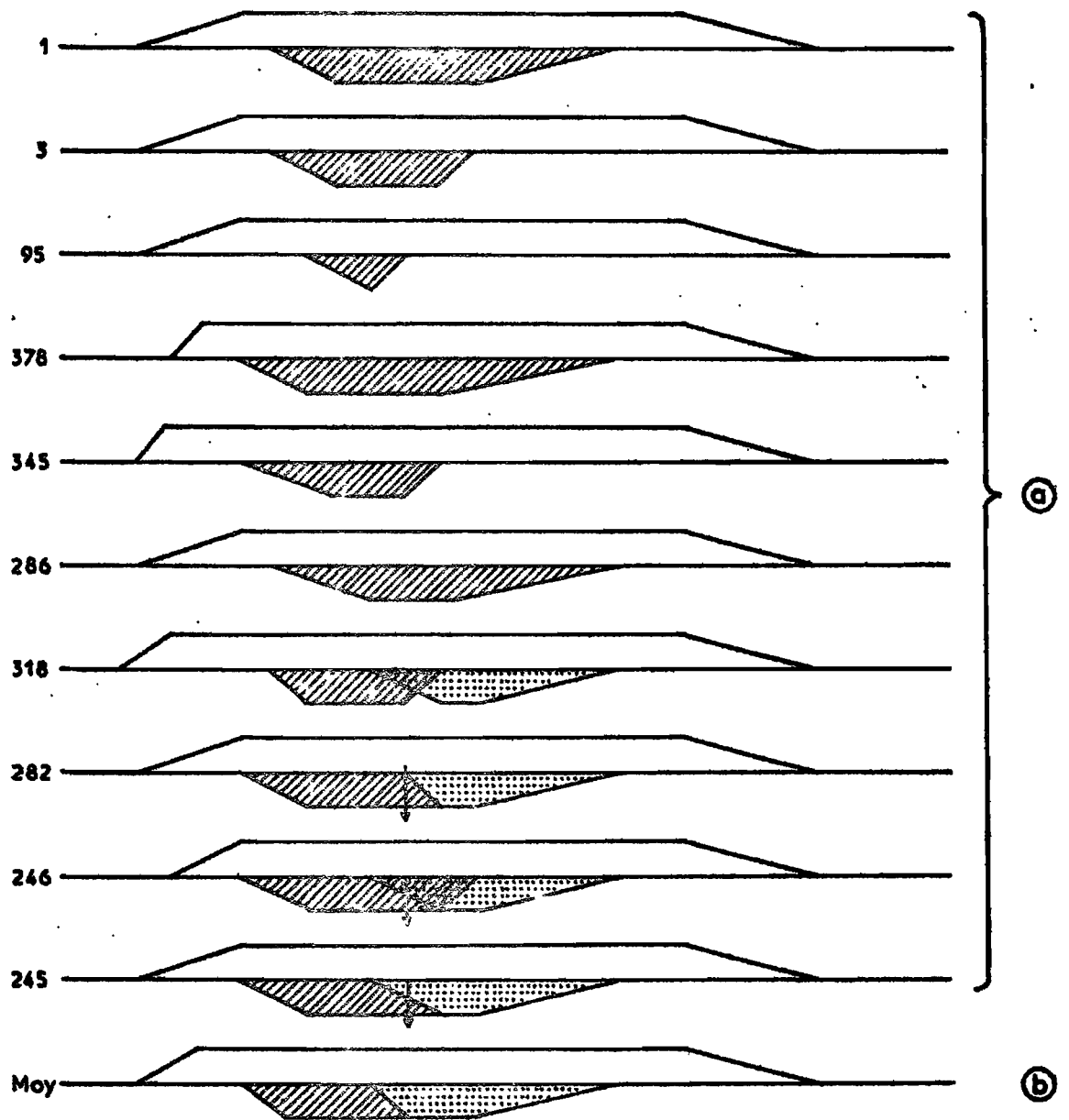


Fig. 1 - ACACIA NILOTICA var. ADANSONII (Guill. et Perr.) O Ktze

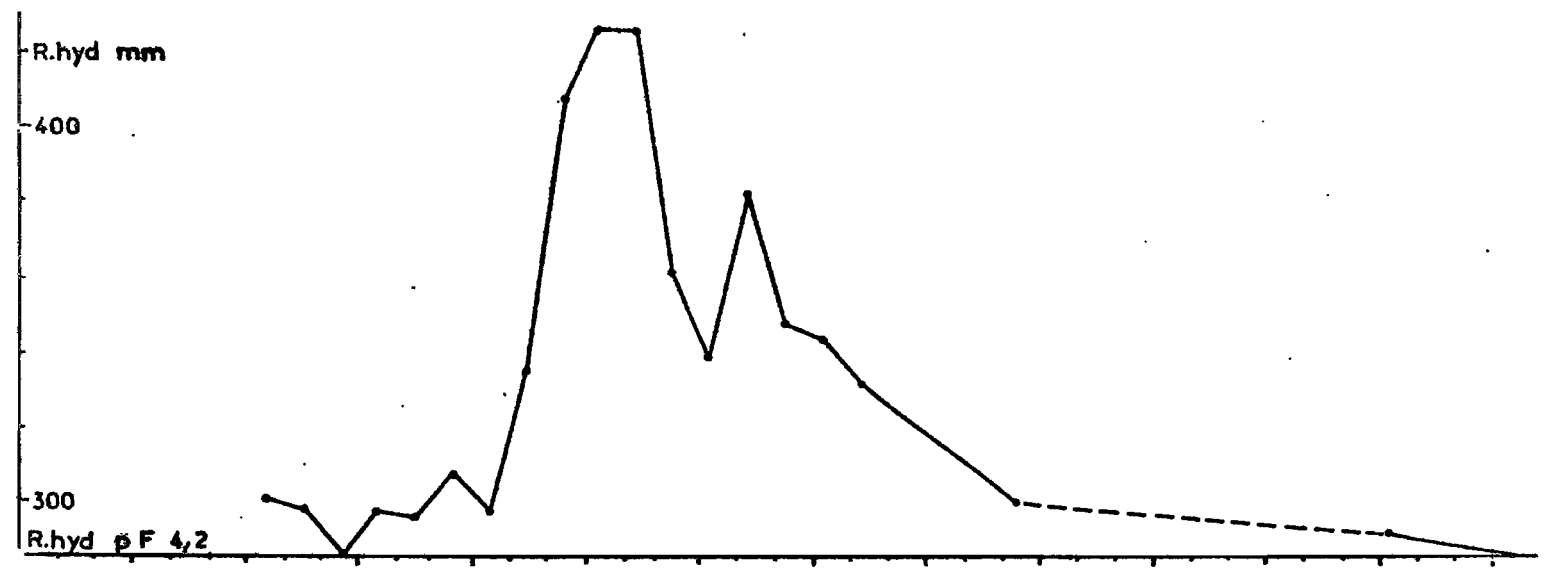
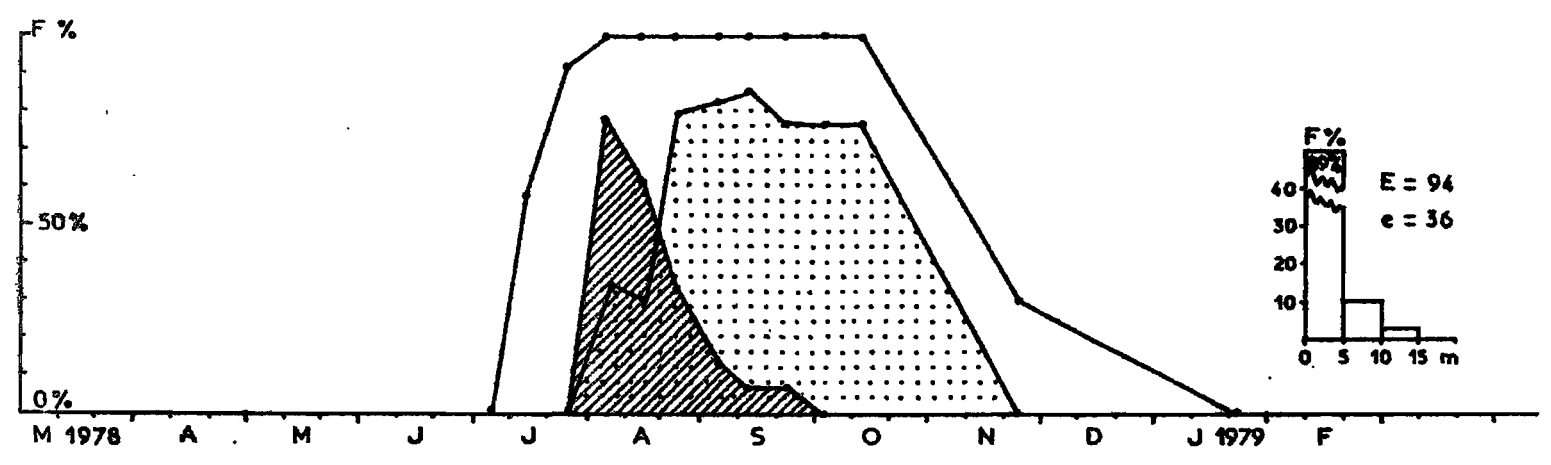
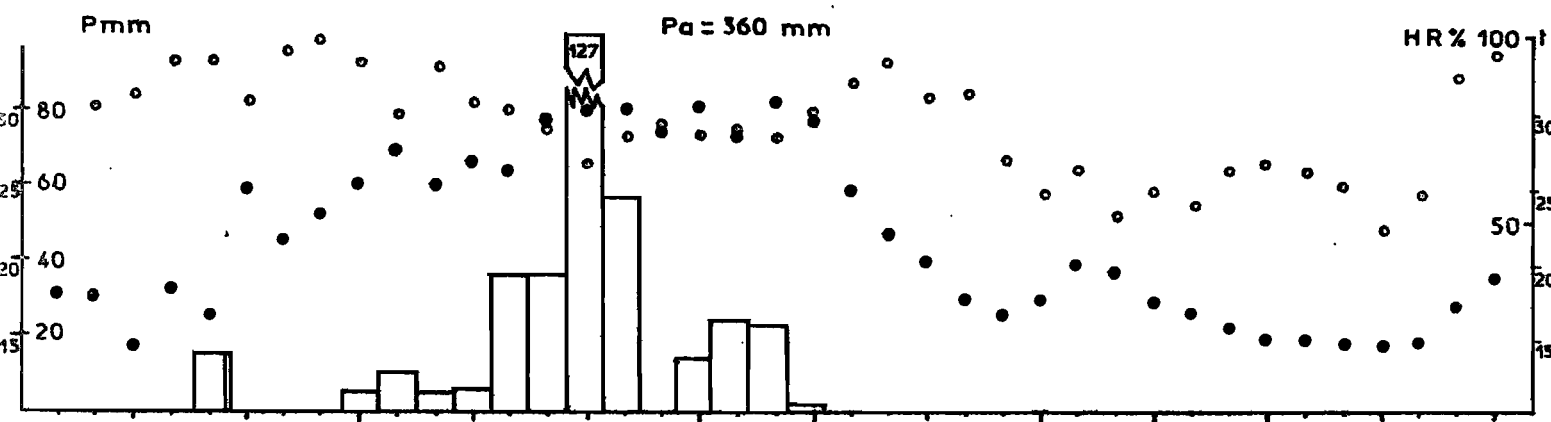


Fig II A VARIABILITE INTERSITE

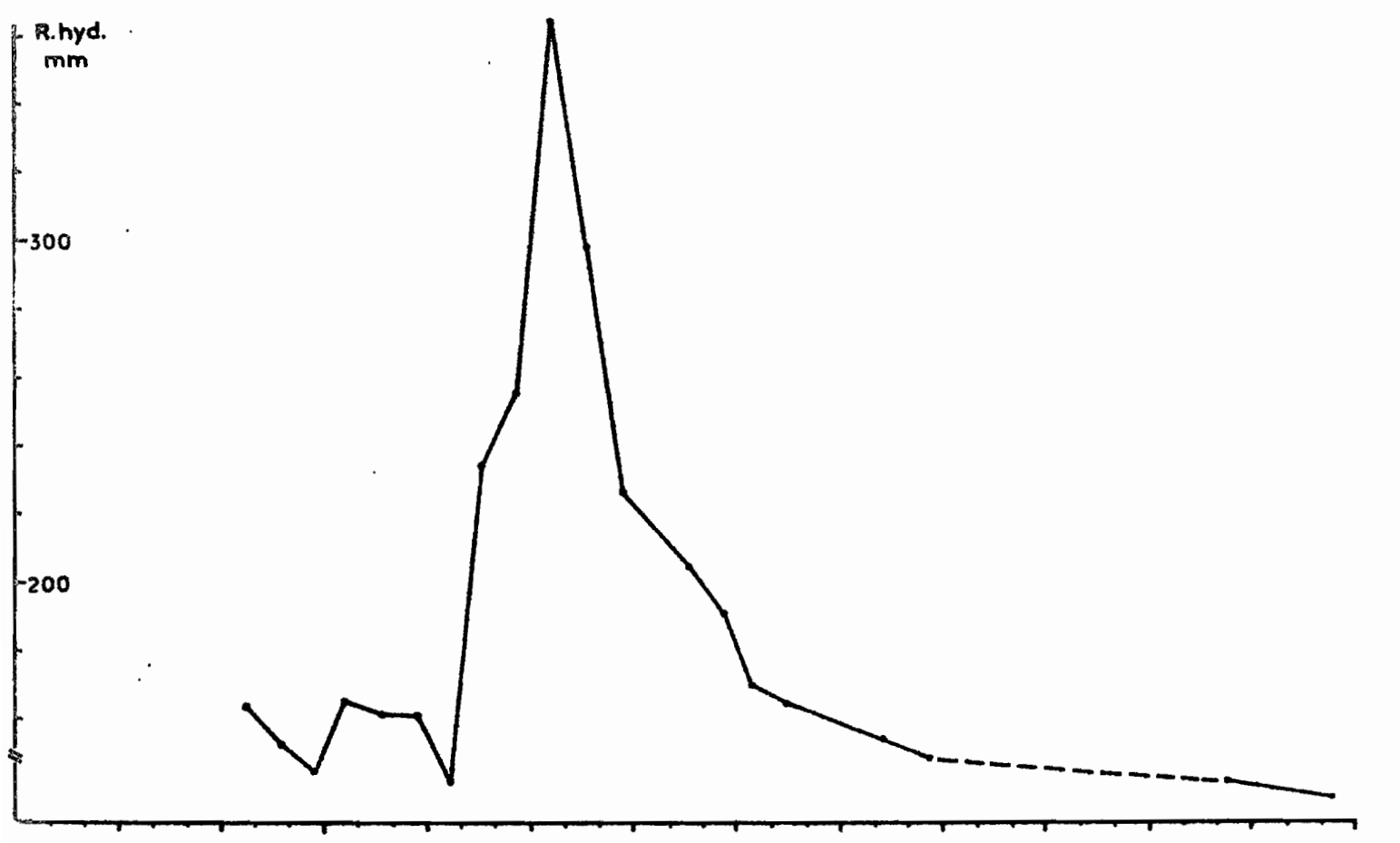
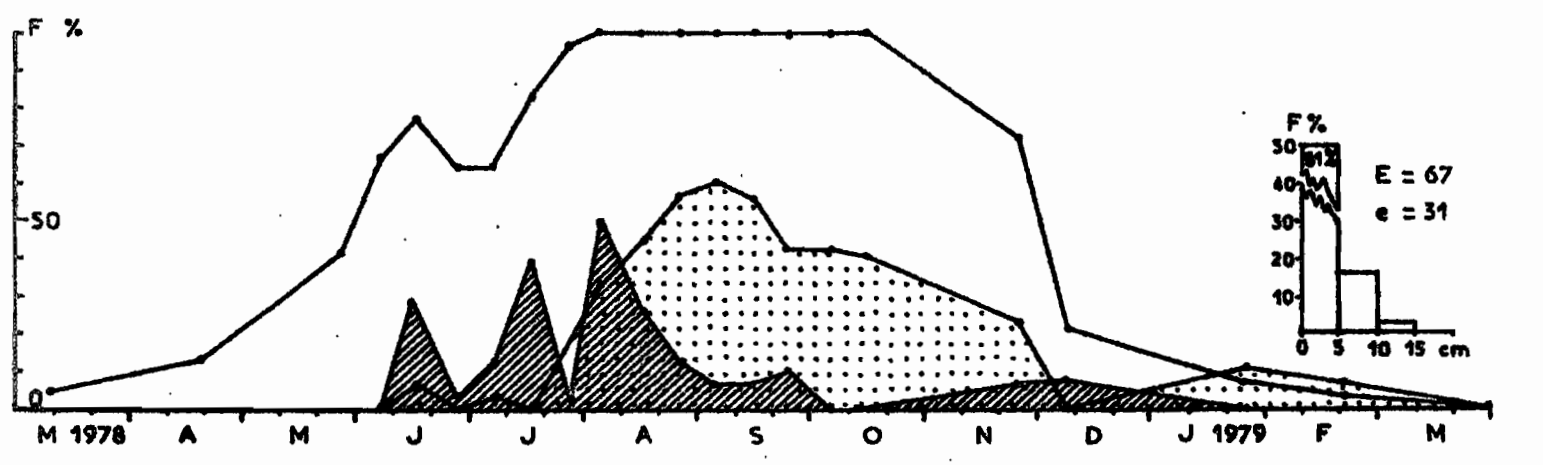
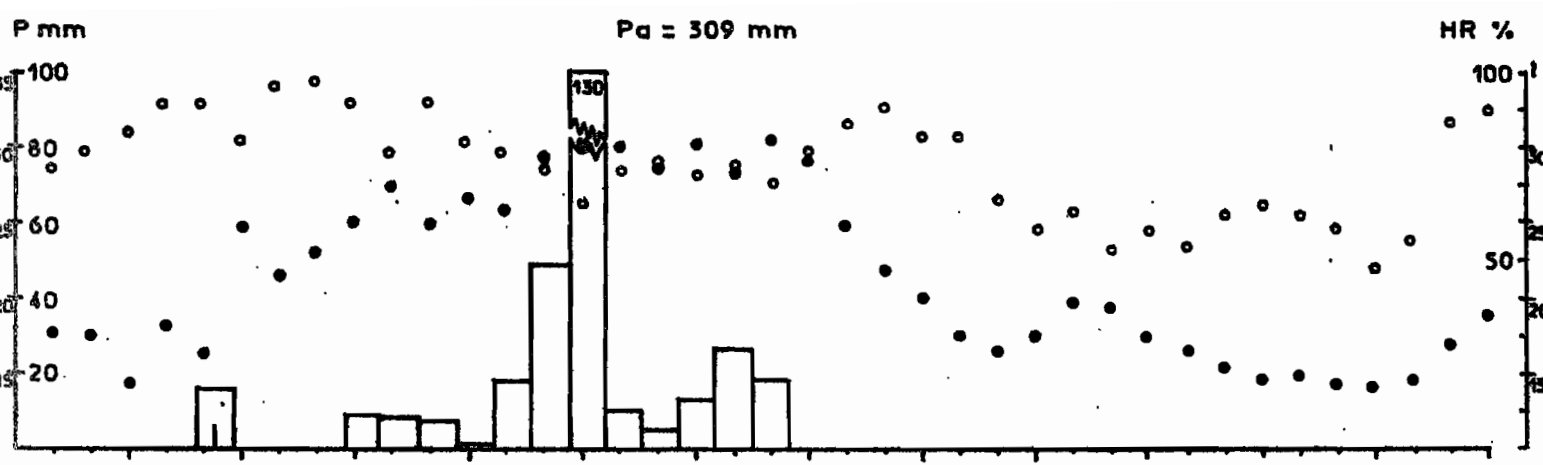


Fig. II B VARIABILITE INTERSITE

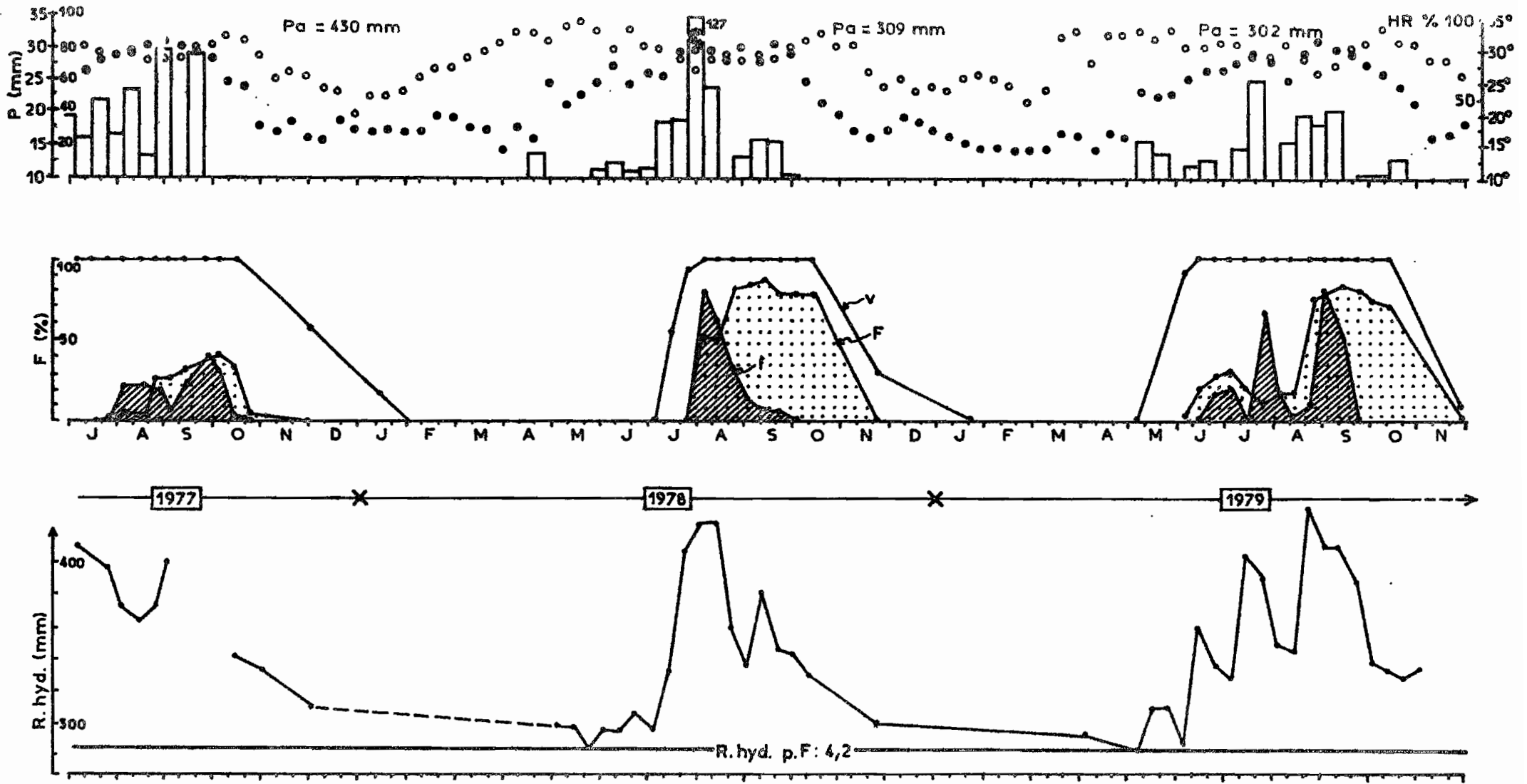


Fig. III - VARIABILITE INTERANNUELLE

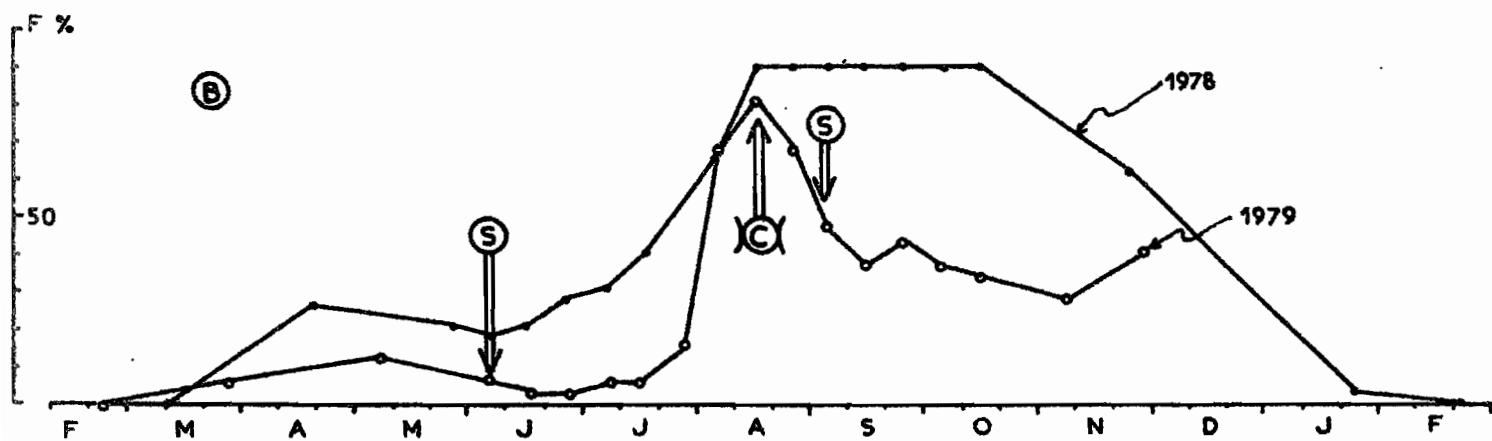
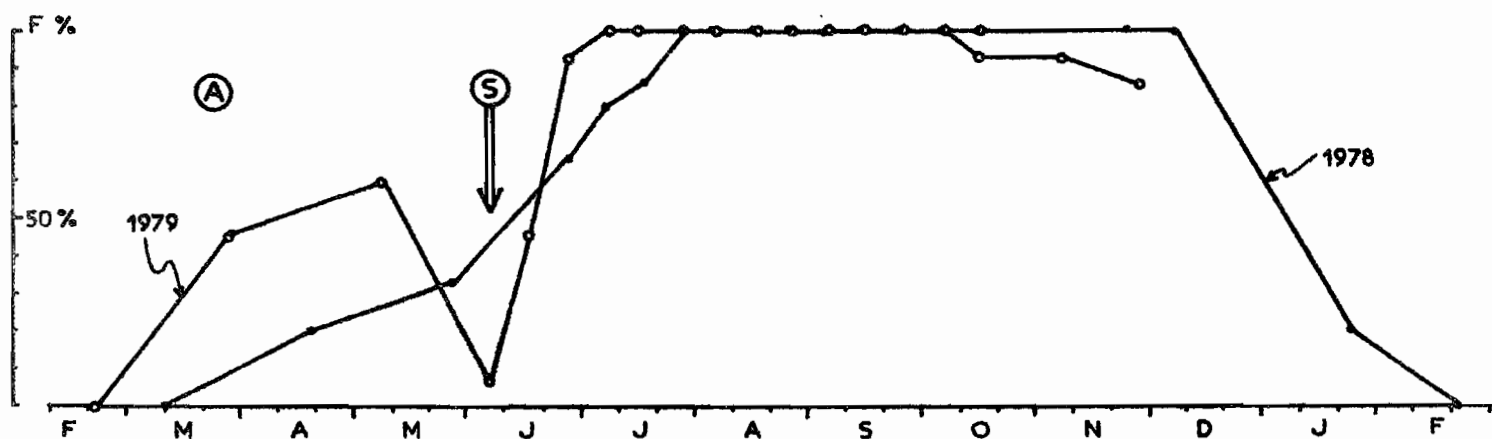


Fig. IV INFLUENCE DU FACTEUR BIOTIQUE SUR LA FEUILLAISSON DE ACACIA RADDIANA (Savi): A, et BALANITES AEGYPTIACA (L) DEL: B

S = Sauterelle, C = Coléoptère.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACKERMAN T.L., BAMBERG S.A., 1974. - Phenological studies in the Mojave Desert at Rock Valley (Nevada Test Site), in "Phenology and seasonality modeling", H. LIETH ed., Springer-Verlag, Berlin, 215-226.
- ANONYME., 1980. - Etude quantitative de l'utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques dans la zone sud de la Mare d'Oursi (Oudalan Voltaïque).
C.T.F.T. (sous presse).
- BILLE J.C., 1978. - Le rôle des arbres et des arbustes en tant que sources de protéines dans la gestion des pâturages de l'Afrique tropicale. VIII congrès Forest. Mondial. Jakarta, 21 p.
- BERNARD A., CLAUDE J., SAADOUN N., 1978. - Observations climatologiques à la station météorologique de Djalafanka, Mare d'Oursi. Juin 1976/ Décembre 1977. A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan. (Haute-Volta). DGRST-ORSTOM, 91 p., et tableaux.
- BERNARD A., CLAUDE J., BARDIN E., 1980. - Observations climatologiques à la station météorologique de DJALAFANKA. Mare d'Oursi. (sous presse).
- CLAUDE J., BERNARD A., SAADOUN N., 1979. - Observations climatologiques à la station météorologique de Djalafanka, Mare d'Oursi, année 1978, DGRST-ORSTOM., 73 p. et tableaux.
- DAVIES J.J.F., 1975. - Studies of the flowering season and fruit production of some arid zone shrubs and trees in western Australia. J. Ecol., 64, (2), 665 -687.
- DELWAULLE J.C., 1976. - Rapport de mission d'un mois. A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan (Haute-Volta), D.G.R.S.T. - C.T.F.T., 22 p.
- DURANTON J.F., 1978. - Etude phénologique de groupements herbeux en zone tropicale semi-aride. I. Méthodologie. Adansonia, sér. 2, 18, (2), 183-197.

- FRANKIE G.W., BAKER H.G., OPLER P.A., 1974. - Tropical plant phenology : Applications for studies in Community Ecology. in "Phenology and seasonality modeling", H. LIETH ed., Springer-Verlag, Berlin, 287-296.
- FRANQUIN P., 1976. - Formulation des phénomènes apparents de photopériodisme en conditions naturelles. Des modèles progressifs. *Physiol. Vég.*, 14, (1), 179-191.
- GODRON M., 1966. - Une application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. CEPE/CNRS, Doc. 24, 67 p.
- GOUNOT M., 1969. - Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson et Cie éd., Paris. 314 p.
- GRANIER P., CABANIS Y., 1975. - Note sur la phénologie des graminées de savane. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays trop.*, 28, (1), 79-82.
- GROUZIS M., 1976. - Propositions pour une étude de la production et de la dynamique du couvert herbacé au niveau du périmètre de la Mare d'Oursi ; relations entre la composition floristique, la structure de la végétation, la biomasse et les termes du bilan hydrique, 5 pages dactyl., ORSTOM.
- GROUZIS M., 1979. - Structure, composition floristique et dynamique de la production de matière sèche de formations végétales sahéliennes (Mare d'Oursi; Haute-Volta). A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan (Haute-Volta), DGRST-ORSTOM, 59 p., tabl., fig., et cartes, h. t.
- IRGENS-MOLLER H., 1967. - Patterns of height growth initiation and cessation in Douglas-fir. *Silvae Genetica* 16, 56-58.
- LE FLOC'H E., 1969. - Caractérisation morphologique des stades et des phases phénologiques dans les communautés végétales. CEPE/CNRS, Doc. 45, 136 p.
- LE HOUEROU H.N., 1979. - Le rôle des arbres et des arbustes dans les pâturages sahéliens. C.D.I., 35 p.

- MOONEY H.A., PARSONS D.J., 1974. - Plant development in Mediterranean climates. in "Phenology and seasonality modeling". H. LIETH ed., Springer-Verlag, Berlin, 255-267.
- NIENSTAEDT H., 1974. - Genetic variation in some phenological characteristics of forest trees. in "Phenology and seasonality modeling" H. LIETH ed., Springer-Verlag, Berlin, 389-400.
- NJOKU E., 1963. - Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. *J. Ecology*, 51, 617-624.
- POUPON H., 1973. - 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", Coll. de Nouakchott, 17-19 Décembre 1973, 96-101.
- POUPON H., 1977. - Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : premières données sur Commiphora africana (Rich.) Engl. *La Terre et la Vie*, 31, 127-162.
- POUPON H., 1979 (a). - Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé de 1971 à 1977. *Bull IFAN*, sér. A, (sous presse).
- POUPON H., 1979 b. - Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au nord du Sénégal. Thèse Doctorat, Université Paris Sud, 317 p. + ann.
- SAUER R.H., URESK D.W., 1976. - Phenology of steppe plants in wet and dry years. *North west Science*, 50, (3), 133-139.
- SICOT M., 1978. - Cycle de l'eau et bilan hydrique dans les écosystèmes types du bassin versant de la Mare d'Oursi. Analyse préliminaire des données recueillies en 1977 : critique des principes de base du bilan hydrique en milieu sahélien. A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan (Haute-Volta). DGRST-ORSTOM, 76 p.
- TRAORE B., 1978. - Observations sur la phénologie de quelques espèces herbacées et ligneuses sahéliennes. A.C.C. Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan (Haute-Volta). DGRST-ORSTOM-ISP., 29.