



Photo Mazier.

Tiges de Sougue et de Dabéma en forêt ivoirienne.

PREMIÈRES RÉFLEXIONS SUR UNE POSSIBILITÉ D'EXPLICATION PHYSIOLOGIQUE DES RYTHMES ANNUELS D'ACCROISSEMENT CHEZ LES ARBRES DE LA FORÊT TROPICALE AFRICAINE

par R. CATINOT,

Directeur Général du Centre Technique Forestier Tropical.

SUMMARY

INITIAL REFLECTIONS ON A POSSIBLE PHYSIOLOGICAL EXPLANATION OF ANNUAL GROWTH RHYTHMS OF TREES IN THE AFRICAN TROPICAL FOREST

This is a condensed report on the initial results of research conducted on an extremely vast and complex subject. The aim is to communicate certain correlations which seem to occur with promising regularity between photo-periodism, duration of exposure to sunshine and quantity of energy received, rainfall, temperature, saturation deficit, and annual growth rhythms of trees in the African tropical forest.

RESUMEN

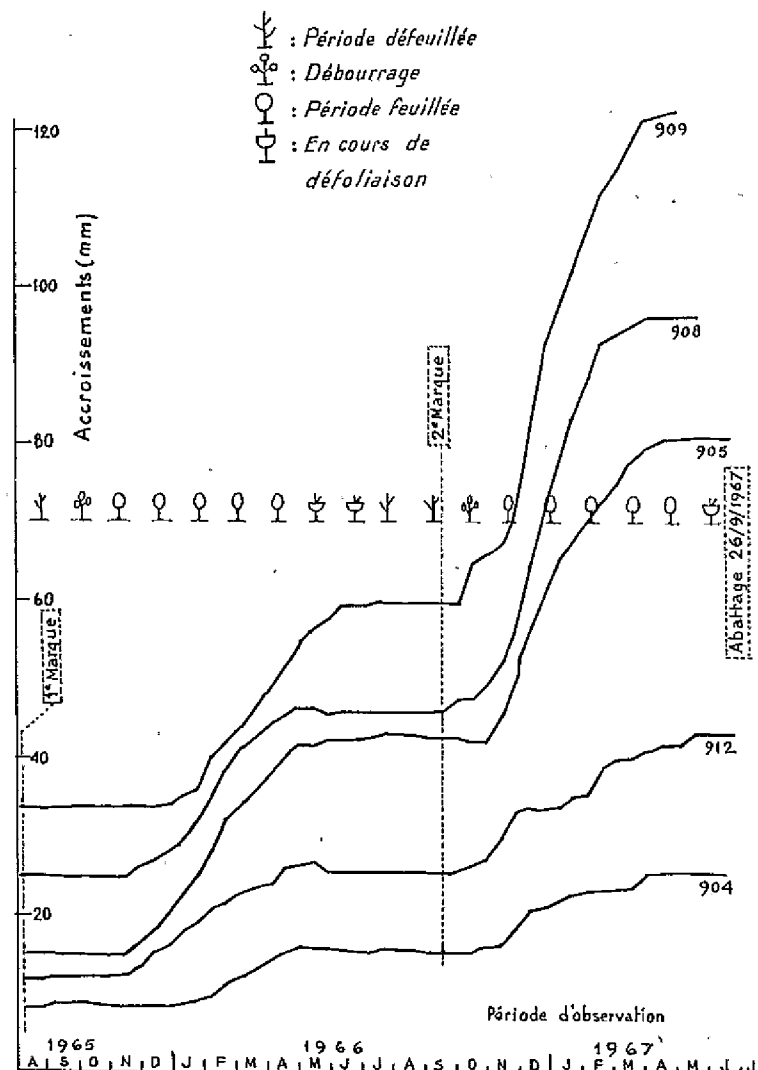
PRIMERAS REFLEXIONES ACERCA DE LA POSIBILIDAD DE EXPLICACIÓN FISIOLÓGICA DE LOS RITMOS ANUALES DE CRECIMIENTO EN LOS ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL AFRICANO

Este artículo constituye un condensado de los primeros resultados obtenidos acerca de un tema de extraordinaria amplitud y de suma complejidad. Su propósito consiste en dar a conocer ciertas correlaciones que parecen presentarse con una regularidad prometedora entre fotoperiodicidad, duración de insolación y cantidad de energía recibida, pluviometría, temperatura, déficit de saturación y ritmos anuales de crecimiento en el caso de los árboles del bosque tropical africano.

Cette Note est un condensé des premiers résultats de recherche obtenus sur un sujet extrêmement vaste, et apparemment très complexe, que j'avais abordé en 1969 et que les circonstances m'ont empêché de développer. Elle aura essentiellement pour but de faire connaître certaines corrélations

qui me semblent apparaître avec une régularité prometteuse, et de servir de thème à tout un groupe de recherches qui s'avèrent indispensables si l'on veut faire avancer nos connaissances sur la physiologie et l'écologie des arbres de la forêt tropicale.

LE PROBLÈME POSÉ



Premières observations.

Au Gabon, j'avais pu observer en 1956, que les jeunes okoumés que nous avions l'occasion d'abattre lors de l'exécution d'éclaircies expérimentales dans des plantations, présentaient les mêmes cernes apparents que ceux que l'on pouvait voir sur les grosses grumes d'okoumés exploités, et qu'à 5-10 % près leur nombre correspondait à l'âge connu de ces plantations.

Bien que dès cette époque la présence de cernes très distincts ait été depuis longtemps notée chez certaines espèces forestières tropicales (*Terminalia superba*, *Tectona grandis*), il était classique d'entendre affirmer que par suite de l'absence de saisons marquées, de défoliation et refoliation régulières chez chaque espèce, de l'existence d'une pluviométrie surabondante et d'une température régulièrement élevée, un rythme régulier de croissance en diamètre était impensable, ce qui déniait toute possibilité d'utilisation des cernes apparents pour déterminer l'âge des arbres tropicaux.

Troublé malgré tout par la corrélation qui semblait s'affirmer chez l'Okoumé entre le nombre de cernes et l'âge connu des arbres observés, je demandais à la Direction Générale du Centre Technique Forestier Tropical le concours d'un spécialiste d'Anatomie des

Congo. M'Botu NSitu. Relation entre la foliation défoliation et le rythme de croissance cumulée en circonférence de *Terminalia superba*. Parcelle 522 A.

bois, et c'est ainsi que cette étude a pu être entreprise avec A. MARIAUX, alors Assistant à la Division d'Anatomie du C. T. F. T. ; elle a pu être étendue à d'autres espèces grâce à un travail en équipe qui a groupé les Centres C. T. F. T. du Congo, de Côte d'Ivoire, du Cameroun, du Niger-Haute-Volta et du Sénégal. Les premiers résultats essentiels que nous avons pu dégager sont les suivants :

— chez la majorité des espèces commerciales de la forêt dense tropicale d'Afrique Centrale et de l'Ouest que nous avons étudiées la croissance en diamètre subit un rythme régulier avec une ou deux phases de repos par an (*Terminalia superba*, *Aucoumea klaineana*, *Triplochiton scleroxylon*, *Chlorophora excelsa*, *Tectona grandis* introduit, *Terminalia ivorensis*, *Entandrophragma cylindricum*, *Entandrophragma utile*, etc...). Par contre chez deux ou trois espèces (*Khaya ivorensis*, *Tarrietia utilis*), un rythme avec petites phases de repos a pu être mis en évidence, mais sans régularité appa-

rente. Bien que nous ayons donné priorité aux espèces commerciales, un certain nombre d'entre elles n'a pas encore été étudié et fera l'objet des prochains programmes de recherche ;

— sans pouvoir présenter encore de garanties rigoureuses pour certaines espèces, la preuve a été faite que le rythme mis en évidence se répétait régulièrement chaque année aux variantes climatiques près, ce qui nous a permis d'utiliser déjà pour l'Okoumé « la lecture » des cernes pour déterminer l'âge et la rapidité de croissance de l'espèce ;

— chez les espèces de savane, correspondant à un climat à saison sèche très marquée, le rythme de croissance s'est révélé très régulier et d'allure parfaitement annuelle (*Vitex sp*, *Acacia sp*, *Pterocarpus luscens*, *Azelia africana*, *Albizia sp*, *Anogeissus* etc...);

— il existe, surtout en forêt dense, des « faux-cernes » qu'il a fallu identifier car ils gênent la lecture du fait qu'à l'œil nu ils se confondent avec de vrais cernes annuels (A. MARIAUX).

MOYENS MIS EN ŒUVRE

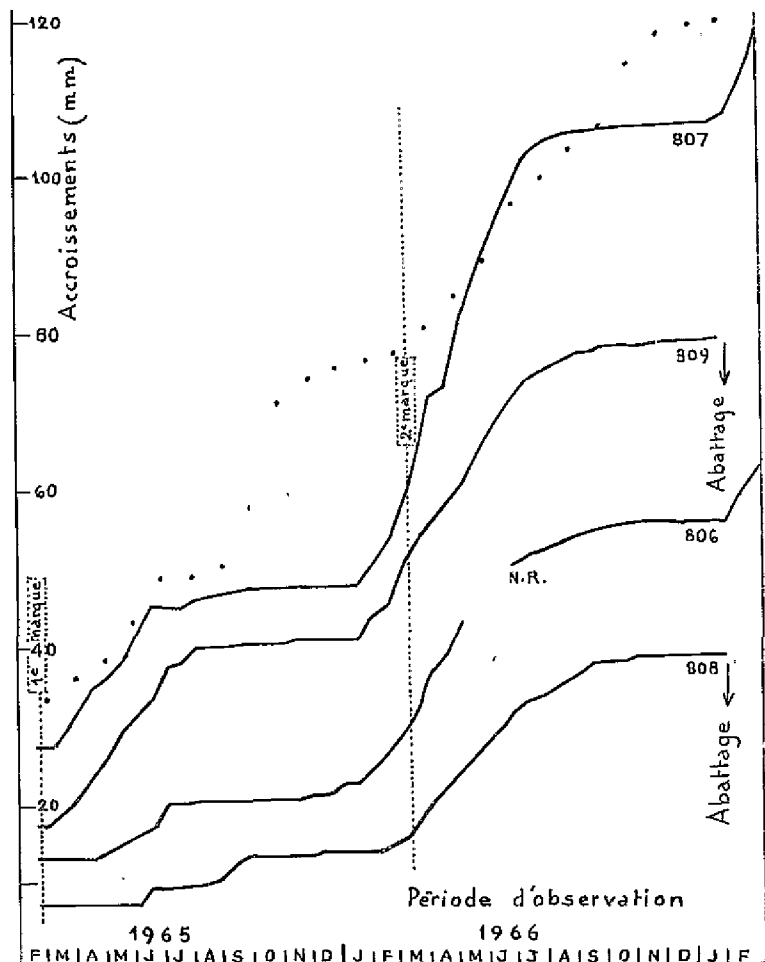
Les moyens utilisés pour mener à bien cette étude ont déjà été exposés par A. MARIAUX. Ils relèvent essentiellement de l'emploi :

— de rubans-dendromètres avec verniers permettant de contrôler la croissance en circonférence toutes les deux semaines, donc d'établir le rythme de croissance de chaque espèce dans chaque station d'observation. Les graphiques ci-joints montrent comment nous avons exprimé les résultats obtenus.

— de « petites fenêtres » découpées jusqu'au cambium dans le rythidome des arbres observés et que les bourrelets de cicatrisation qu'ils engendrent permettent de marquer dans l'arbre d'une façon très précise : il suffit de dater ces fenêtres en réalisant une par mois sur un arbre à une même hauteur sur le fût pour que, après avoir sectionné l'arbre au niveau des fenêtres on puisse lire sur la rondelle correspondante l'histoire de l'arbre et spécialement le temps qui s'est écoulé entre deux cernes consécutifs (cf. photo jointe) ;

— d'études radiographiques et de densitométrie permettant de contrôler l'existence de formations différentes et régulièrement reproduites dans le plan ligneux.

Cameroun, Kribi (Forêt de Ktenké). Rythme de croissance cumulée en circonférence de *Terminalia superba*.



RÉSULTATS DES ÉTUDES

Les résultats de ces études viennent d'être publiés par A. MARIAUX (*Terminalia superba*, *Aucoumea klaineana*).

De mon côté, j'avais pris la lourde responsabilité d'aborder l'étude de l'environnement physiologique et écologique du phénomène pour tenter de montrer que l'existence de rythmes saisonniers constants et de cerne annuels pouvait peut-être se relier à des facteurs climatiques, sinon à des rythmes endogènes décelables, d'une zone écologique sur l'autre.

L'ampleur des difficultés à prévoir était considérable quand on sait qu'en zones tempérées l'explication des mêmes phénomènes est encore douteuse malgré la valeur et l'ancienneté des recherches entreprises et l'importance des moyens mis en œuvre. Admettons que mon propos était simplement d'aborder le problème, compte tenu des données assez nombreuses que j'avais pu accumuler à ce sujet.

LES OBSERVATIONS ET RECHERCHES EFFECTUÉES

Les éléments disponibles étaient les suivants :

LES OBSERVATIONS PHÉNOLOGIQUES

-- d'une part, il fut prescrit aux observateurs chargés des relevés de mesures des rubans-dendromètres d'effectuer en même temps toutes les obser-

vations phénologiques classiques (débourrage-foliaison, floraison, fructification, défoliaison) ce qui permettrait de relier éventuellement les phéno-

Savane dans la région de Bonaké.

Photo Mazier.



Vene (Pterocarpus
erinaceus).

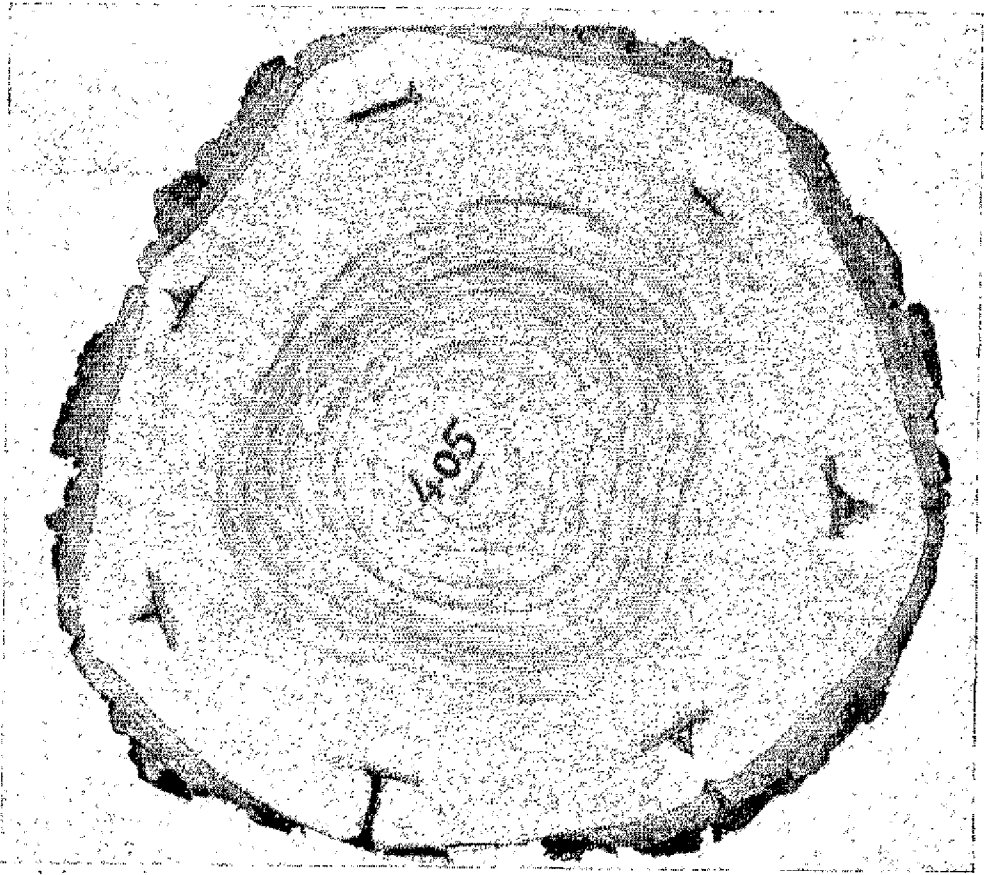
Photo Chatelain.

mènes entre eux d'une façon précise ; ceci a été fait au Cameroun, au Congo, en Côte d'Ivoire, au Gabon, au Niger, en Haute-Volta, et au Sénégal ;

— d'autre part, j'ai pu disposer des études phénologiques conduites au Cameroun par R. LETOUZEY sur les arbres de forêt dense. Ce travail considérable effectué sur 7 stations à la fois m'a fourni de précieuses informations sur le comportement des espèces dans des zones d'écologie différentes ;

— enfin E. N'JOKU avait abordé ce problème et noté certaines observations, sur *Terminalia superba* notamment, qui ont été de grande

utilité car elles se situaient au Nigeria, c'est-à-dire dans une zone où nous ne disposons d'aucune station.



LES DONNÉES GÉNÉRALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE ET D'ÉCOLOGIE.

Acquises en général en milieu tempéré, on pouvait se demander au départ si elles étaient intégralement applicables en milieu tropical. Pour bâtir une réponse, il semble d'abord raisonnable d'étudier les modifications que l'écologie tropicale peut porter aux règles générales de physiologie végétale qui y sont fatalement valables.

Activité du cambium.

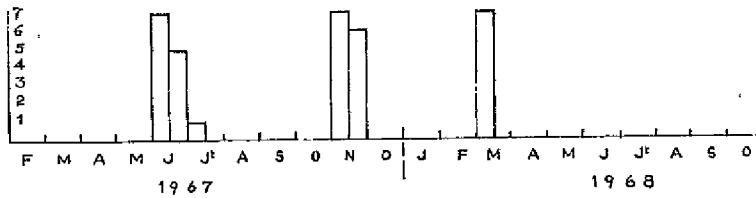
L'activité du cambium et notamment son déclenchement sont réglés par une émission d'auxine provenant des bourgeons dès le débourrage ; compte tenu de la hauteur des arbres et des dimensions de leur houppier, l'auxine émise par les bourgeons en bout de branche n'influera sur la base du tronc où se font les mesures de croissance qu'après un temps assez long puisque son parcours pourra être compris entre 50 et 60 mètres.

Respiration et photosynthèse.

La respiration totale des feuilles chez les arbres de la forêt tropicale étant de 3 à 4 fois plus grande qu'en forêt feuillue tempérée à cause de la température moyenne très élevée, la consommation à ce titre de matière fabriquée par photosynthèse est énorme (43 tonnes sur 52, MULLER et JØRGEN NIELSEN). Comme, d'autre part, l'intensité respiratoire est beaucoup plus élevée chez les jeunes feuilles, il faut s'attendre à ce que pendant plusieurs semaines après le débourrage le cambium ne soit pas alimenté.

Ces deux causes se superposant, on comprendra pourquoi nous avons toujours noté un hysteresis entre l'apparition des premières feuilles et les premiers phénomènes de croissance en circonférence mentionnés par les dendromètres placés au pied de l'arbre : il est, suivant les espèces et l'âge des arbres, compris entre 3 et 7-8 semaines. Il ne faut

STATION DE YAPO (Côte d'Ivoire)
Apparition de nouvelles Feuilles
chez 7 niangons (*Tarrietia utilis*)



donc pas s'attendre à une corrélation immédiate entre la foliation et le démarrage de l'accroissement en diamètre (*).

La température.

Bien que la température moyenne annuelle ait une allure assez constante, il existe des extrêmes très accusés, surtout dans les zones de forêt dense humide semi-décidue et *a fortiori* en savane : température minimale absolue descendant à 10-12-15° alors que dans la journée la température maximale peut dépasser 45°. Donc cette amplitude considérable de température peut créer comme en zone tempérée un stimulus suffisant pour déclencher le débourrage.

Influence de la température sur l'activité de l'assise cambiale.

Il faut donc s'attendre à ce que l'influence de la température sur l'activité de l'assise cambiale soit encore plus importante qu'en forêt tempérée, compte tenu des niveaux atteints par les températures moyennes ou maximales en zone tropicale, mais aussi de certaines températures minimales comme nous l'avons vu plus haut. N'oublions pas à ce sujet que Cl. JACQUIER a montré qu'en zone tempérée l'activité de l'assise cambiale diminue très sérieusement au-dessous de + 17 °C, et que THIMANN et KAUFMANN ont montré que chez le *Pinus strobus* elle augmentait jusqu'à + 35 °C, puis chutait irréversiblement au-dessus de + 42 °C.

Voilà bien des sujets de réflexion quand nous procéderons à l'analyse des éléments écologiques des stations !

La pluviométrie.

La pluviométrie, de son côté, peut présenter des contrastes très importants suscitant des limitations biologiques certaines. Ainsi dans les zones de forêt semi-décidue on rencontre 3 à 5 mois écologiquement

(*) On peut s'attendre également à ce que pendant certaines saisons très chaudes l'intensité respiratoire soit telle que l'accroissement soit stoppé.

ment secs et en pleine zone équatoriale parfois 3 à 4 mois (Congo, Gabon) auxquels se sont adaptées les espèces qui ont subsisté en marquant durant cette période un arrêt de végétation sinon une défoliation plus ou moins complète.

Distinction entre forêt ombrophile et forêt semi-décidue.

La distinction classique en forêt dense tropicale entre formation ombrophile et forêt semi-caducifoliée se traduit dans le domaine qui nous concerne par les phénomènes suivants :

— en forêt semi-décidue le débourrage concerne à la fois le remplacement des feuilles tombées et les formations nouvelles en bout de rameau ;

— en forêt ombrophile il ne concerne, en général, que les pousses nouvelles comme chez les arbres à feuilles persistantes des pays tempérés. Bien que passant souvent inaperçu, compte tenu de la hauteur des arbres, c'est un phénomène qui peut être à périodicité régulière (Okoumé) et entraîner de ce fait des formations de cernes ; chez le Niangon (*Tarrietia utilis*) il semble se produire deux à trois fois par an, mais également à la même époque pour une même station (cf. graphique ci-dessus).

A mon sens cette distinction entre forêt à feuilles caduques et forêt à feuilles persistantes trop souvent ignorée ou laissée de côté, est à la base des idées fausses que l'on s'est longtemps faites sur l'impossibilité de découvrir des rythmes saisonniers constants dans ces formations tropicales : on pensait que le feuillage « se changeait feuille par feuille pendant toute l'année d'une façon anarchique, plus ou moins au gré des saisons », alors qu'en réalité le débourrage semble bien se produire tout à la fois, toujours à la même saison ce qui peut expliciter largement l'existence de cernes : c'est notamment ce que nous avons prouvé avec l'Okoumé, arbre typique de forêt ombrophile qui débourre régulièrement au Gabon vers janvier entraînant automatiquement la formation d'un nouveau cerne.

A partir de ces éléments accumulés, le cheminement de nos recherches a été le suivant :

TENTATIVE DE LIAISON DES RYTHMES RÉGULIERS DE CROISSANCE A DES PHÉNOMÈNES PHÉNOLOGIQUES CONSTANTS.

Forêt de savane : leurs arbres étant à feuilles toujours caduques (en dehors des Epineux) la croissance n'a lieu évidemment que pendant la période de foliation (graphique).

Forêt dense semi-décidue : leurs arbres per-

dent plus ou moins complètement leurs feuilles pendant la saison sèche. Mais pour les espèces étudiées (*Terminalia superba*, *Triplochiton scleroxylon*, *Chlorophora excelsa*, *Albizia*, *Azalia*, *Entandrophragma utile* et *E. cylindricum*...) le maintien d'une certaine partie du feuillage qui se produit assez souvent en saison sèche n'empêche pas l'établissement d'un palier de croissance ; les feuilles qui restent donnent l'impression de ne plus être fonctionnelles et les arbres qui les portent débourent à nouveau en même temps que les arbres qui se sont complètement défeuillés. Cette défoliation se produit toujours en saison sèche. Les graphiques des pages suivantes illustrent le phénomène.

Forêt dense ombrophile : c'est un milieu où nos observations sont moins précises, car en dehors des espèces décidues pénétrant en forêt ombrophile où elles perdent en grande partie leurs feuilles (*Entandrophragma utile* et *E. cylindricum*, *Terminalia superba*, au Cameroun), les espèces vraiment ombrophiles ne changent jamais leurs feuilles de façon visible et, sauf pour l'okoumé et *Lophira alata* dont les jeunes feuilles sont rouges, le débouillage passe en général souvent inaperçu surtout sur les grands arbres dont les jeunes feuilles se mêlent aux feuilles adultes. Aussi ne disposons-nous pas d'informations suffisamment complètes pour être probantes ; toutefois il nous semble que :

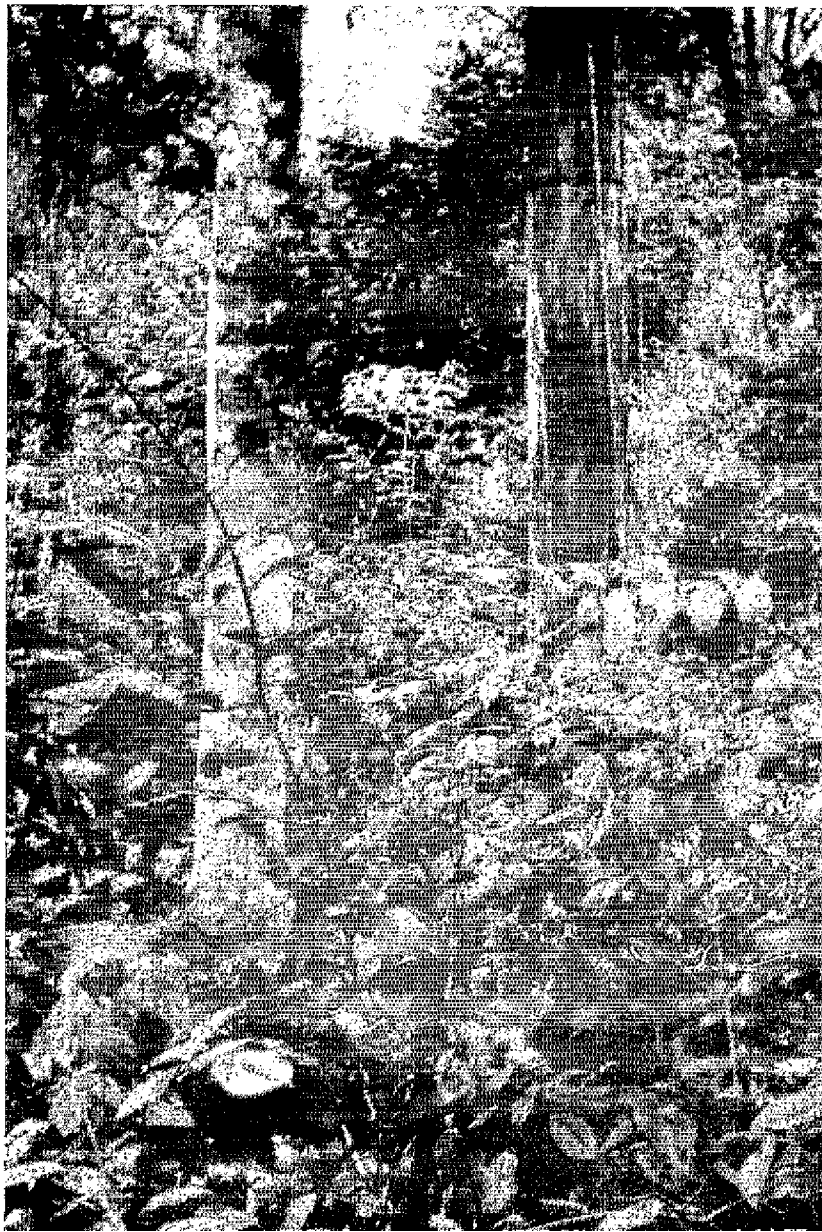
- dans de nombreux cas les espèces débourent « tout à la fois » comme l'okoumé et le *Lophira* ; n'aperçoit-on pas, en survolant la forêt dense à certaines saisons, de nombreuses taches de couleur claire ? il est malheureusement impossible de déterminer les espèces repérées d'un seul coup d'œil, à partir d'un avion ;

- pour certaines espèces le débouillage pourrait se faire par bouquets sur un même arbre, à des époques très différentes de l'année, ce qui expliquerait que leur courbe de croissance présente de nombreux paliers successifs (cf courbe du *Khaya ivorensis*) qui, d'ailleurs, ne sont marqués par aucun cerne sur le bois.

Représentation graphique des observations phénologiques faites au Cameroun.

L'ensemble de ces affirmations est illustré par la représentation graphique que nous avons faite (A. MARCELLESI, C. T. F. T.) des observations phénologiques conduites au Cameroun sous la direction de R. LETOUZEY.

Elles portent sur sept stations du Cameroun occidental, où 1.250 arbres environ ont été observés chaque semaine pendant 3 à 7 ans. Des 180 espèces botaniques étudiées nous en avons extrait 13 très connues et reporté graphiquement en fonction de chaque mois de l'année le pourcentage d'arbres qui perdaient leurs feuilles ou qui débouillaient : le point faible de cette interprétation réside dans le caractère assez subjectif de la notion « perte des feuilles » ou « débouillage » car, selon les observateurs, on peut noter, soit la chute des toutes premières feuilles, ou l'apparition des tout premiers bourgeons, ou attendre pour le mentionner que les phénomènes soient bien établis. Aussi n'accordons-nous qu'une valeur indicative aux limites dans le temps, par station, de chaque phénomène mais, par contre, il nous semble que l'intérêt majeur de ces graphiques est de montrer que beaucoup d'espèces ont un rythme phénologique très net (*Lophira alata*, *Spathodea campanulata*, *Azalia*



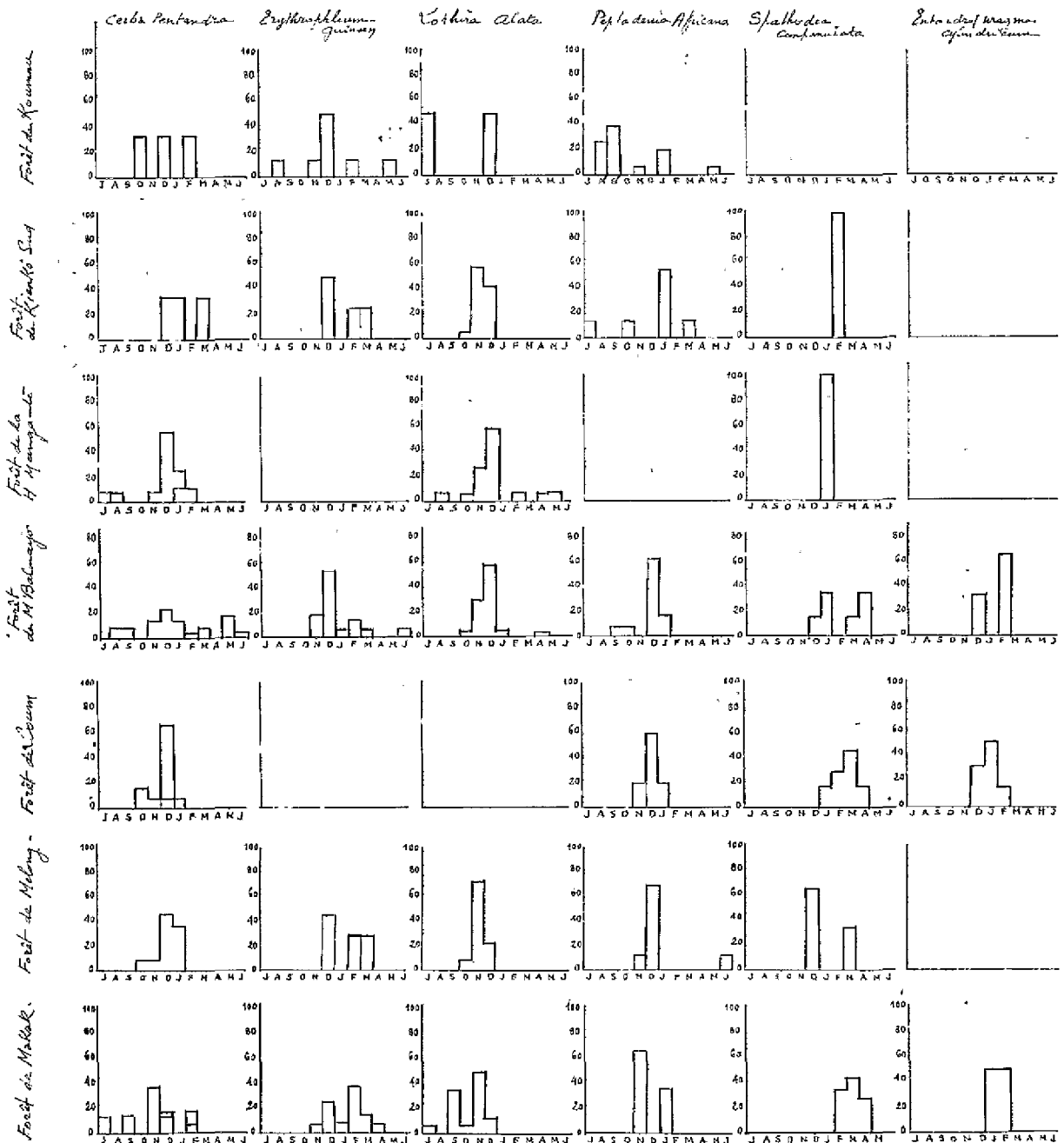
Un aspect de la forêt gabonaise.

Photo Mazier.

PÉRIODES DE DÉFOLIAISON

(pourcentage par mois)

(Croquis établis par A. Marcellesi d'après les observations du Service des



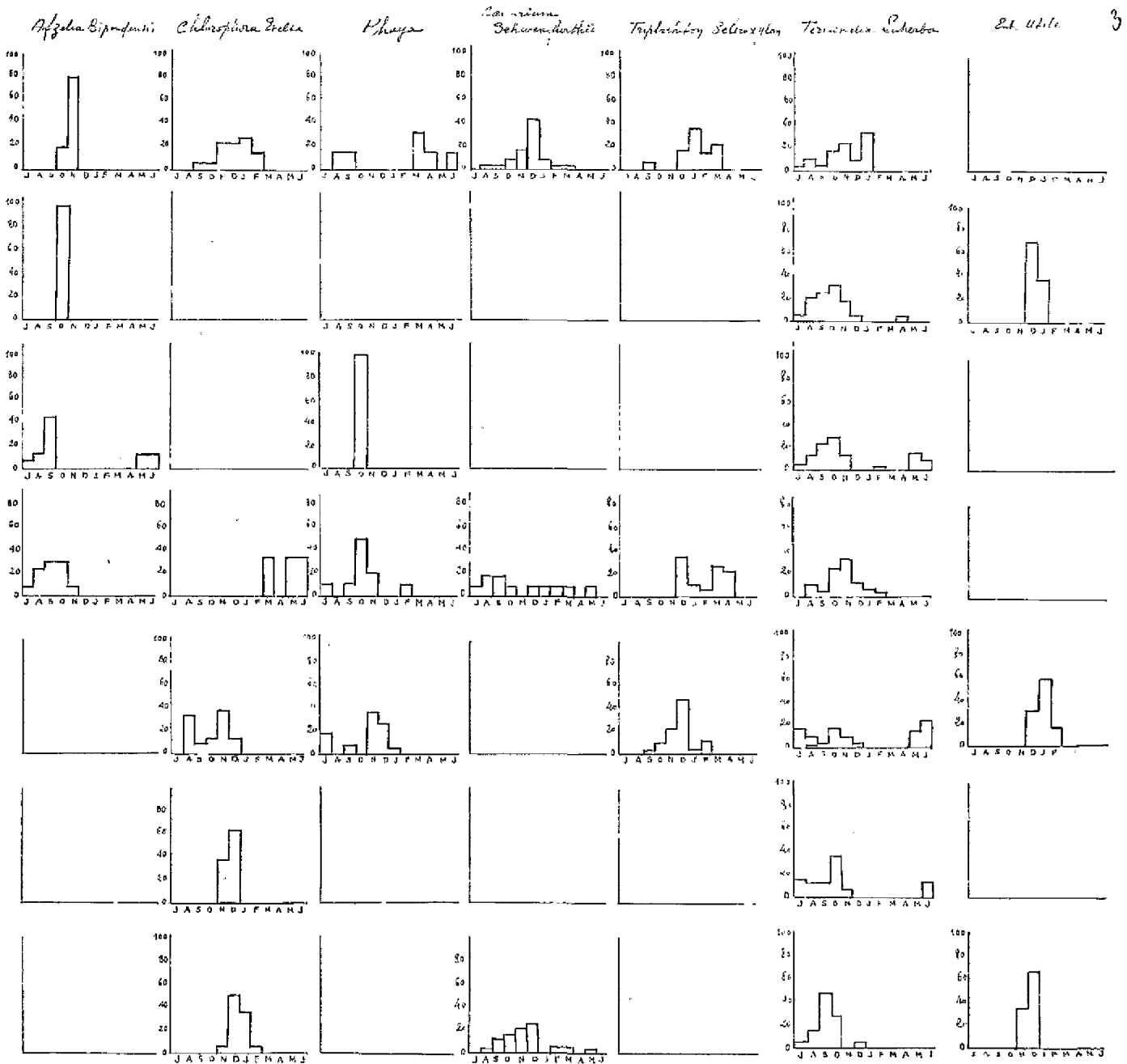
bipendensis, *Triplochiton scleroxylon*, *Terminalia superba*, *Entandropbragma cylindricum*, *Entandropbragma utile*), alors que pour d'autres ce rythme reste diffus (*Celba pentandra*, *Erythrophleum guineense*, *Khaya*, *Canarium schweinfurthii*). Ces résultats sont d'autant plus intéressants qu'ils concernent sept stations d'écologie différente :

Kienke-Sud (Kribi)	} Forêt ombrophile de basse altitude
La Mangombe (Edea)	
Loum	
Makak	} Forêt ombrophile de moyenne altitude
Melong	
M'Balmayo	} Forêt semi-décidue
Koumou	

AU CAMEROUN

des arbres témoins défoliés)

recherches forestières du Cameroun sous la Direction de R. Letouzey.)



Il semble donc bien que l'on puisse affirmer à partir de ces graphiques que beaucoup d'espèces obéissent à des rythmes phénologiques nets et constants en forêt dense africaine qui pourraient expliquer à eux seuls l'existence de rythmes réguliers d'accroissement, donc de cernes.

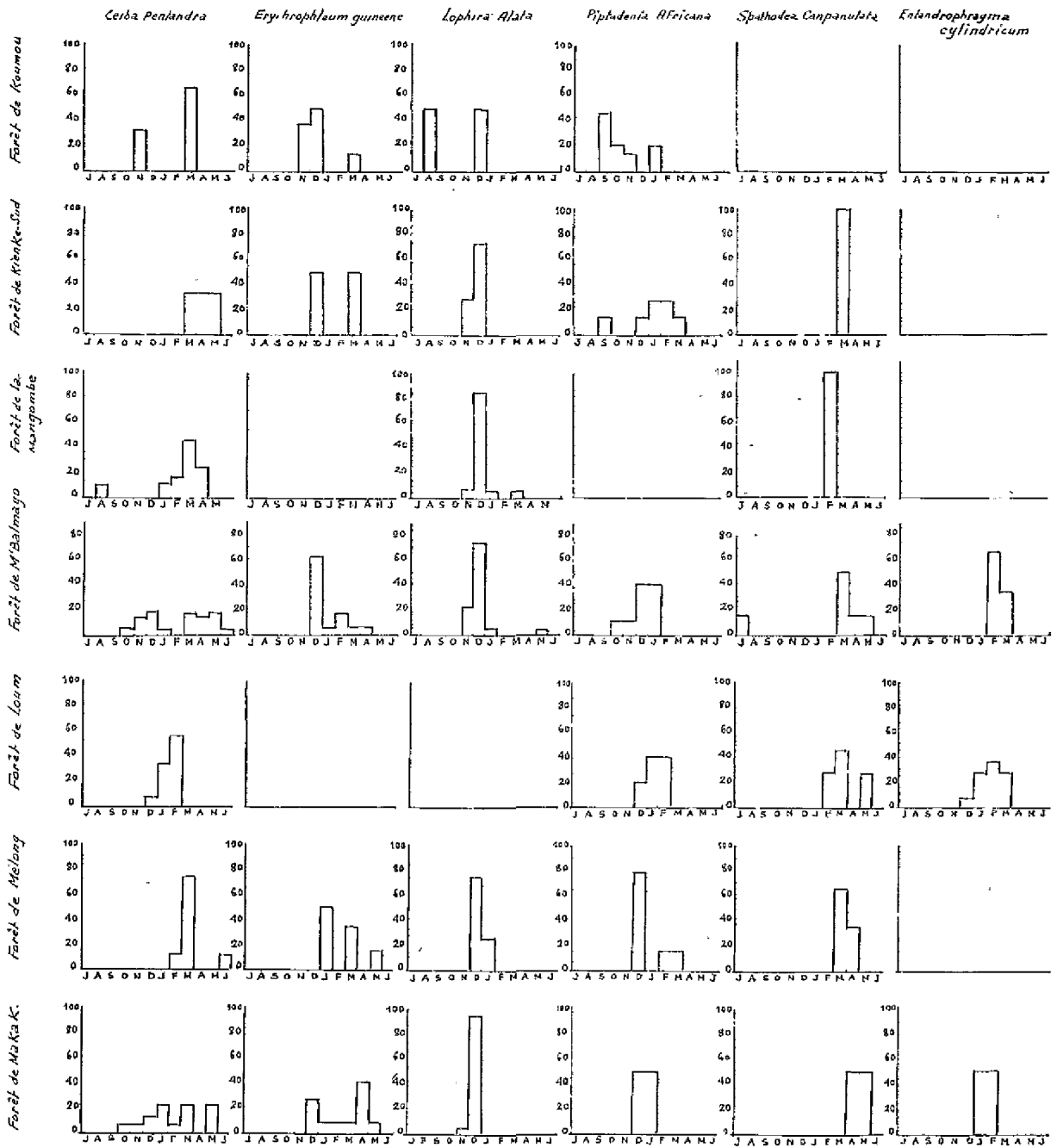
La fructification.

Il nous a semblé intéressant d'autre part de considérer la fructification comme un facteur phénologique pouvant avoir une certaine influence sur le rythme de croissance, du fait qu'il mobilise des

PÉRIODES DE DÉBOURRAGE

(pourcentage par mois des arbres)

(Croquis établis par A. Marcellesi d'après les observations du service des



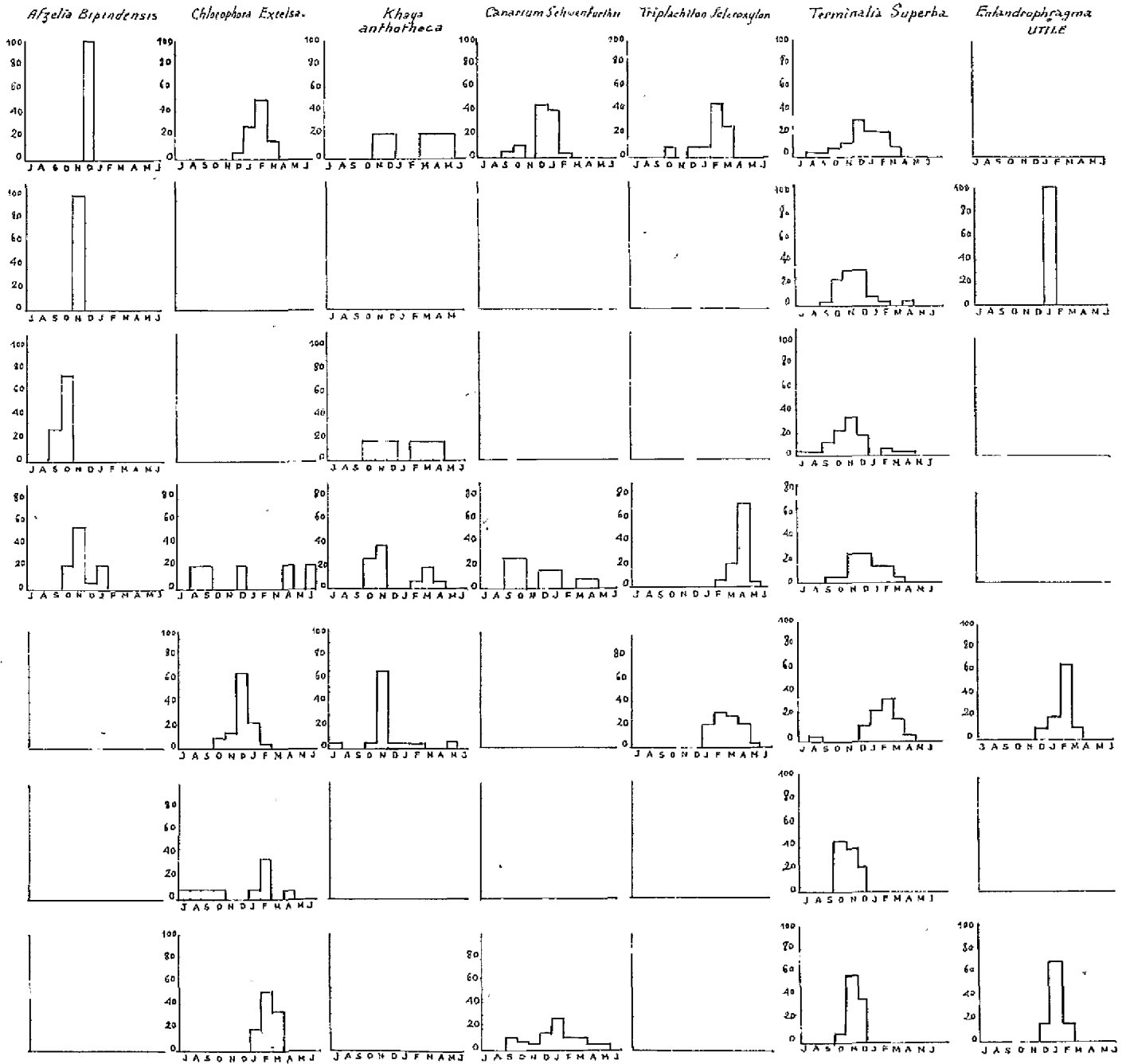
Epoque de fructification en Côte d'Ivoire
(783 observations sur 330 espèces)

Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
120	131	108	49	38	42	43	32	39	36	55	90

AU CAMEROUN

témoins en état de débourrage)

recherches forestières du Cameroun sous la Direction de R. Letouzey.)

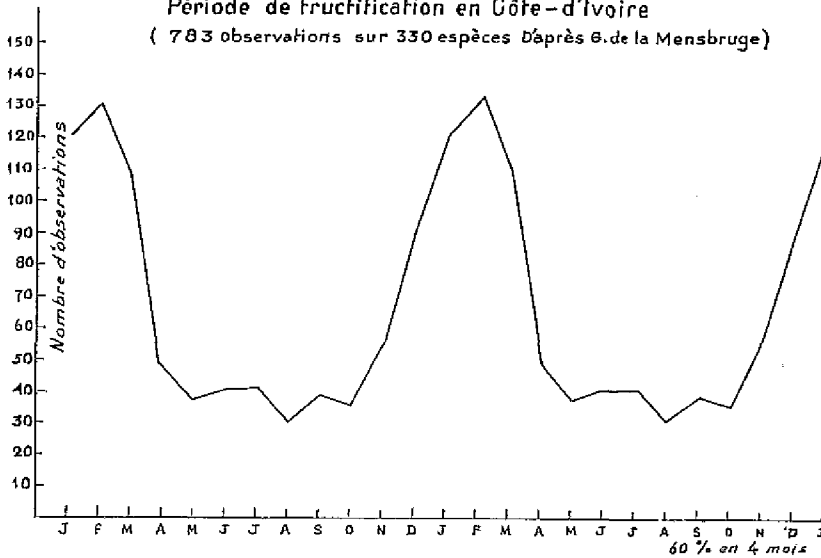


réserves importantes et ainsi pourrait entraîner éventuellement un palier de croissance. N'ayant pas eu le temps de dépeuiller entièrement les observations de R. LETOUZEY, au Cameroun, nous avons utilisé une excellente étude faite en Côte d'Ivoire par G. de la MENSBRUGE sur la fructification des arbres de la forêt dense. Le tableau ci-contre

résume ses résultats concernant 783 arbres de 330 espèces différentes.

Il en résulte que 70 % des espèces fructifient durant cinq mois (novembre à avril) dont 60 % durant décembre-mars, soit la grande saison sèche (cf graphique p. 14) pendant laquelle se situe, en effet, un arrêt de croissance chez la majorité des arbres.

Période de fructification en Côte-d'Ivoire
(783 observations sur 330 espèces D'après G. de la Mensbrughe)



Représentation graphique des variations du rythme de croissance en fonction du mois.

Enfin pour compléter cette étude, avon-nous représenté graphiquement pour les principales espèces observées dans les stations du C. T. F. T. (Cameroun, Congo, Côte d'Ivoire, Gabon, Niger-Haute-Volta) les variations du rythme de croissance en fonction des mois.

L'analyse de ces graphiques montre que :

-- au Congo, le *Terminalia superba* arrête sa croissance entre juin et octobre parfois dès mai : c'est précisément la période de la chute des feuilles correspondant à la saison sèche ;

— au Cameroun, toutes les espèces entrent en « dormance » entre décembre et avril (grande saison sèche) avec quelques nuances entre les espèces ; seul le *Terminalia superba* marque son temps de repos de juillet à décembre ;

— en Côte d'Ivoire, on note les mêmes réactions qu'au Cameroun (repos entre décembre et mars-avril), mais de plus un ralentissement net en juillet-août

dans la zone de forêt ombrophile (station de Yapo) ;
— en Haute-Volta (zone soudano-sahélienne), une période de repos encore plus accusée s'étend d'octobre-novembre à juin-juillet, également durant la grande saison sèche.

Sans vouloir pour le moment essayer d'en cerner les causes, il semble bien évident que ces arbres répondent à des motivations d'allure assez cons-

PÉRIODES D'ARRÊT DE CROISSANCE (en Diamètre)

Stations et espèces étudiées	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Congo-Brazza</i> <i>Station: Boku-N'Situ</i> <i>Terminalia superba</i>						—	—	—	—	—														
<i>Etat: Gabon</i> <i>Station: Ikoj-Bandja</i> <i>Aucoumea Klaineana</i>	—	—									—	—									—	—		—
<i>Etat: Cameroun</i> <i>Station: Kribi</i> <i>Aucoumea Klaineana</i>	—	—									—	—									—	—		—
<i>Terminalia superba</i>	—	—									—	—									—	—		—
<i>Terminalia ivorensis</i>	—	—	—	—							—	—									—	—		—
<i>Fagara macrophylla</i>	—	—	—	—							—	—									—	—		—
<i>Afzelia bipindensis</i>	—	—	—								—	—									—	—		—
<i>Tarrietia utilis</i>		—	—								—	—									—	—		—

tante, que l'on serait tenté de rapporter en première approximation à la pluviométrie puisque pratiquement tous marquent leur arrêt de croissance en saison sèche.

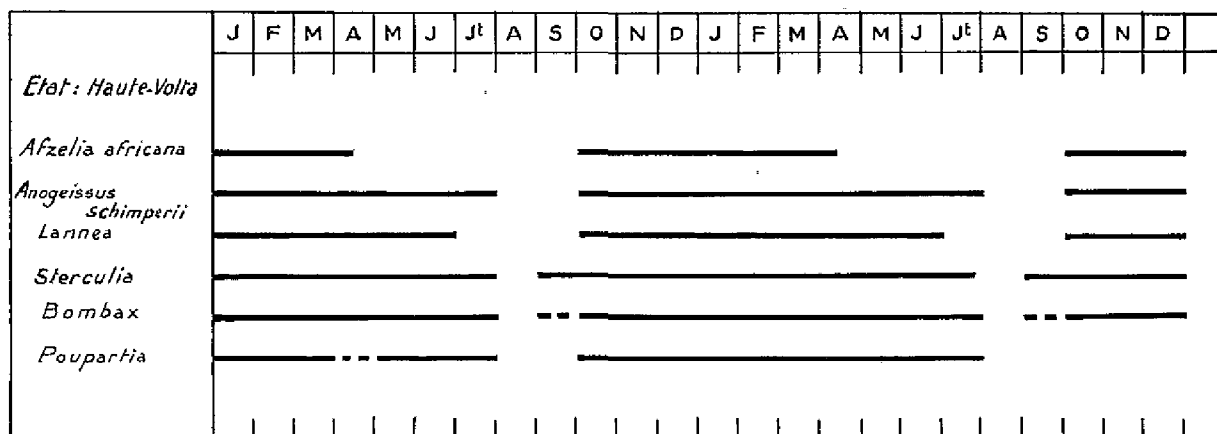
On peut donc de prime abord avancer que le

comportement des arbres tropicaux ne semble pas anarchique du point de vue de leur croissance comme on l'a souvent affirmé et que l'on peut tenter de chercher des explications faisant intervenir d'autres facteurs que celui des rythmes endogènes.

Etat: Cameroun	J	F	M	A	M	J	J ^t	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J ^t	A	S	O	N	D		
Station: M'Balmayo																										
<i>Chlorophora excelsa</i>	—————												—————												—	
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	- - - - -												- - - - -												- - -	
<i>Pterocarpus soyauxii</i>									- - - - -																- - - - -	
<i>Khaya ivorensis</i>																										
<i>Entandrophragma (1) candollei</i>	—————												—————													—
<i>Entandrophragma cyl.</i>	- - - -												- - - -												- - -	
<i>Terminalia ivorensis</i>	—												—												—	
Station: Bamouko																										
<i>Tectona grandis</i>	—												—													—
<i>Entandrophragma cyl.</i>													—												- - -	

(1) Une seule saison, un seul arbre.

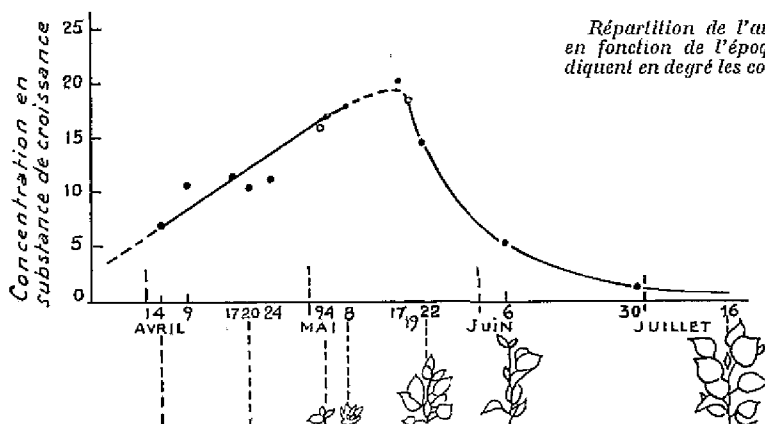
Etat: Coted'Ivoire	J	F	M	A	M	J	J ^t	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J ^t	A	S	O	N	D		
Station: Yapo																										
<i>Tournefortia utilis</i>																										
<i>Entandrophragma angolense</i>																										
<i>Tieghemella Heckelii</i>																										
Station: Dumé																										
<i>Terminalia ivorensis</i>	—————												—————													—
<i>Entandrophragma utile</i>	—————												—————													—
<i>Mansonia altissima</i>																										
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	—												—												—	
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	—												—												—	
Station: Bouaké																										
<i>Albizia glaberrima</i>	—————												—————													- - - -
<i>Ricinus dendron Heudelotii</i>	—————												—————													—
<i>Morus mesozygia</i>	—												—												- - - -	
<i>Vitex cuneata</i>	—												—												—	



Rapprochement entre rythmes de croissance, défoliation et débouillage.

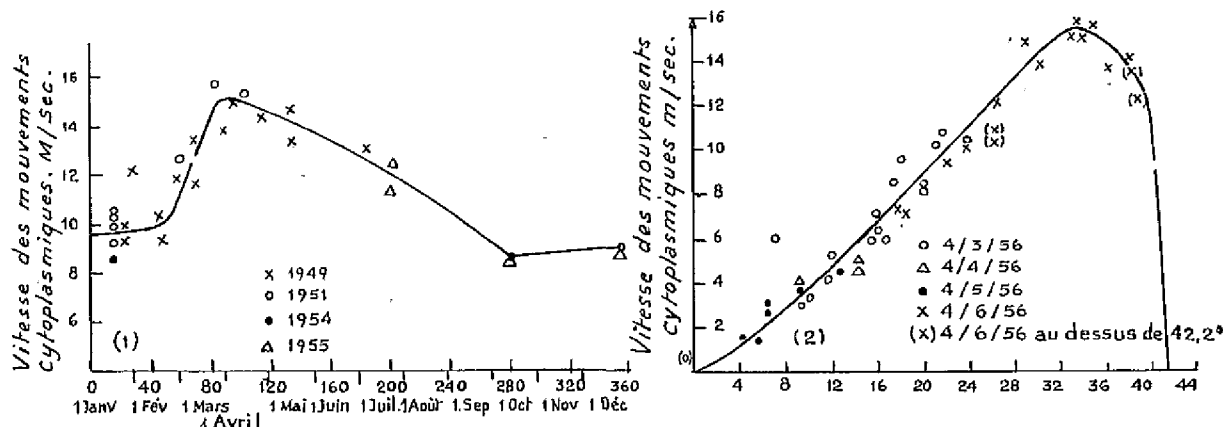
Un rapprochement entre ces rythmes de croissance et celui de la défoliation et du débouillage montre que les arrêts de croissance se situent bien

pendant la « dormance phénologique » de l'arbre mais avec un certain décalage : l'arrêt de croissance peut intervenir dès la chute des premières feuilles alors que la plupart d'entre elles semblent rester encore fonctionnelles (*Terminalia superba*) et, par contre, le redémarrage de la croissance n'est notable que



Répartition de l'auxine dans les tiges de pommier en fonction de l'époque de l'année (les chiffres indiquent en degré les courbures des cotéoptiles d'avoine).

D'après Avery.



Variation de la vitesse des courants cytoplasmiques dans les cellules cambiales de *Pinus-strobus* en fonction de l'époque de l'année (1) et de la température (2)

D'après THIMANN

Publié dans les Mémoires de la Société botanique de France, 1960.



Photo Service Forestier du Cameroun
Cameroun. Forêt dense sempervirente.

plusieurs semaines, sinon plusieurs mois après le début du débourrage (forêts de savane Haute-Volta, Teck au Sénégal). Ceci peut parfaitement s'expliquer à notre avis :

— si on admet que l'activité de l'assise cambiale est sous la dépendance d'auxines synthétisées dès le débourrage et dont l'abondance croît puis décroît au bout de quelques mois (cf AVERY, Etude de la répartition de l'auxine chez le Pommier et de THIMANN et KAUFMANN, voir graphiques) : la

croissance s'arrêterait lorsque les réserves d'auxine seraient épuisées et non quand la majorité des feuilles est tombée ;

— si on admet que du fait de l'augmentation très sensible de la température lors du débourrage en zone sèche (cf plus loin : corrélation avec la T_m) l'activité respiratoire consomme pratiquement toutes les matières synthétisées par l'assimilation chlorophyllienne jusqu'aux mois de mai-juin, ce qui ressortirait des travaux de MULLER et JORGEN NIELSEN.

TENTATIVE DE LIAISON DES RYTHMES RÉGULIERS DE CROISSANCE A DES PHÉNOMÈNES ÉCOLOGIQUES CONSTANTS.

Après avoir montré que dans de nombreux cas, surtout en forêt semi-décidue, les rythmes de croissance pouvaient être reliés à des phénomènes phénologiques constants, nous allons essayer de voir si ces mêmes rythmes peuvent être liés également à des phénomènes écologiques constants et en cas de corrélation nous essayerons de déterminer s'il existe un échelon intermédiaire liant ce phénomène, soit à la phénologie, soit à la physiologie.

Le cadre écologique à l'intérieur duquel se développent les formations forestières ne présente de variations périodiques régulières que sur le plan climatique. Encore faut-il faire de sérieuses réserves

dans ce domaine, compte tenu de l'irrégularité considérable de beaucoup de facteurs climatiques en zone tropicale, spécialement de la pluviométrie dans les zones sèches (zones soudanienne et sahélienne). On pallie évidemment cette difficulté en utilisant des moyennes climatiques portant sur le plus grand nombre d'années possible.

Nous allons étudier successivement les corrélations qui semblent se dégager entre les facteurs climatiques suivants et le rythme de formation du bois tel qu'il ressort des observations réalisées avec l'ensemble dendromètres-fenêtres.



Un autre aspect de la savane dans la région de Bouaké.

Photo Mazier.

Corrélation avec la durée des jours et des nuits (photopériodisme).

On sait combien cette corrélation a été mise nettement en évidence pour beaucoup de végétaux des zones tempérées et froides. Dans ce domaine peu de travaux ont été réalisés sur les espèces forestières tropicales d'Afrique ; rappelons toutefois que E. N'JOKU, travaillant au Nigeria sur un arbuste *Hildegardia barteri*, a pu lever la « dormance » et maintenir une production continue de feuilles en augmentant artificiellement la durée du jour, ce qui pourrait laisser supposer que la chute des feuilles a lieu en jours courts.

Si ce domaine a été peu fouillé, c'est qu'il est *a priori* peu prometteur en zone tropicale à cause de la très faible variation saisonnière de la durée des jours et des nuits. Voilà toutefois les quelques résultats que l'on peut énoncer :

Le tableau, ci-après, donne en heures et minutes la durée du jour par période décadaire ou mensuelle pour les latitudes qui nous ont semblé les plus caractéristiques de la zone englobée par notre étude, à savoir :

Latitude	Station	Zone forestière correspondante
— 5°	Pointe-Noire (Congo)	Forêt dense semi-décidue (S)
0°	Libreville (Gabon)	Forêt dense de pluie
+ 3°	Kribi (Cameroun)	Forêt dense de pluie
+ 8°	Bouaké (Côte d'Ivoire)	Forêt dense semi-décidue (N)
+ 23°	Ziguinchor (Sénégal)	Forêt de savane soudanienne

VALEUR DES VARIATIONS DE DURÉE JOUR/NUIT :

Les valeurs de durée du jour sont les suivantes pour ces stations :

Valeurs	Stations				
	Libreville $\lambda = 0^\circ$	Kribi $\lambda = + 3^\circ$	Pointe-Noire $\lambda = - 5^\circ$	Bouaké $\lambda = + 8^\circ$	Ziguinchor $\lambda = + 23^\circ$
Ecart entre le jour le plus court et le jour le plus long	0 h 12	0 h 21	0 h 35	0 h 56	1 h 48
Ecart par rapport à l'équinoxe des jours courts et des jours longs.....	- 3 mn + 9 mn	- 10 mn + 11 mn	- 16 mn + 19 mn	- 27 mn + 29 mn	- 53 mn + 55 mn

Date	Pointe-Noire (Congo)	Libreville (Gabon)	Kribi (Cameroun)	Bouaké (Côte d'Ivoire)	Ziguinchor (Sénégal)	Date	Pointe-Noire (Congo)	Libreville (Gabon)	Kribi (Cameroun)	Bouaké (Côte d'Ivoire)	Ziguinchor (Sénégal)
Janvier 1....	12 h 25	12 h 08	11 h 57	11 h 40		Juillet 9 ..	11 h 50	12 h 07	12 h 17	12 h 33	
10....	12 h 24	12 h 07	11 h 57	11 h 41		12 ..	11 h 51				
20....	12 h 22	12 h 07	11 h 59	11 h 44	11 h 22	19 ..		12 h 07	12 h 16	12 h 32	12 h 55
30....	12 h 21	12 h 07	11 h 59	11 h 46		23 ..	11 h 52				
Février 4....	12 h 19					29 ..		12 h 07	12 h 15	12 h 29	
9....		12 h 07	12 h 00	11 h 50		Août 2 ..	11 h 54				
14....	12 h 16					8 ..		12 h 07	12 h 14	12 h 26	
19....	12 h 13	12 h 06	12 h 01	11 h 53	11 h 42	13 ..	11 h 56				
Mars 1....	12 h 11	12 h 07	12 h 04	11 h 58		18 ..		12 h 06	12 h 12	12 h 22	
11....	12 h 08	12 h 06	12 h 05	12 h 02		23 ..	11 h 58				12 h 32
21....		12 h 07	12 h 07	12 h 07	12 h 07	28 ..		12 h 07	12 h 11	12 h 17	
25....	12 h 05					Septembre 3 ..	12 h 01				
31....		12 h 07	12 h 09	12 h 12		7 ..		12 h 09	12 h 09	12 h 14	
Avril 4....	12 h 03					13 ..	12 h 03				
10....		12 h 07	12 h 11	12 h 17		17 ..		12 h 08	12 h 08	12 h 09	
14....	12 h 03					22 ..	12 h 07				12 h 07
20....		12 h 06	12 h 12	12 h 20	12 h 33	27 ..		12 h 05	12 h 05	12 h 04	
24....	11 h 57					Octobre 7 ..	12 h 10	12 h 04	12 h 04	12 h 00	
Mai 30....		12 h 07	12 h 14	12 h 25		17 ..	12 h 13	12 h 03	12 h 03	11 h 56	
4....	11 h 55					22 ..	12 h 15				11 h 42
10....		12 h 07	12 h 15	12 h 28		27 ..		12 h 01	12 h 01	11 h 52	
14....	11 h 54					Novembre 2 ..	12 h 18				
20....		12 h 07	12 h 16	12 h 31	12 h 53	6 ..		12 h 00	12 h 00	11 h 49	
25....	11 h 52					12 ..	12 h 20				
30....		12 h 07	12 h 17	12 h 33		16 ..		11 h 59	11 h 59	11 h 45	
Juin 5....	11 h 51					21 ..	12 h 22				11 h 22
9....		12 h 08	12 h 18	12 h 35		26 ..		11 h 58	11 h 58	11 h 43	
15....	11 h 50					Décembre 1 ..	12 h 23				
19....		12 h 07	12 h 18	12 h 35	13 h 02	6 ..		11 h 58	11 h 58	11 h 41	
29....	11 h 50	12 h 07	12 h 18	12 h 36		10 ..	12 h 25				
						16 ..		11 h 57	11 h 57	11 h 40	
						20 ..	12 h 25				11 h 14
						26 ..		11 h 57	11 h 57	11 h 40	
						30 ..	12 h 25	11 h 57	11 h 57	11 h 41	

Les variations maximales, et par rapport à la moyenne, ressortent ainsi aux valeurs ci-dessus.

Si on veut bien noter que la station de Bouaké est en limite N de la forêt dense, on en conclut que pour cette formation l'amplitude maximum de la variation entre le jour le plus court et le jour le plus long ne dépasse jamais **une heure**, soit environ **30 minutes** pour les jours courts et **30 minutes** pour les jours longs ; dans ces conditions on pourrait supposer qu'en zone de forêt dense le photopériodisme naturel ne peut avoir qu'une influence minime.

CORRÉLATIONS DU PHOTOPÉRIODISME AVEC LES RYTHMES DE CROISSANCE :

Nous avons rappelé ci-dessus le résultat de nos observations sur les rythmes de croissance en diamètre. Si on les rapproche des observations sur le photopériodisme, on constate que :

- en zone équatoriale (Libreville, Kribi), la croissance en diamètre semble se déclencher avec l'apparition des jours longs (okoumé, Limba) ;

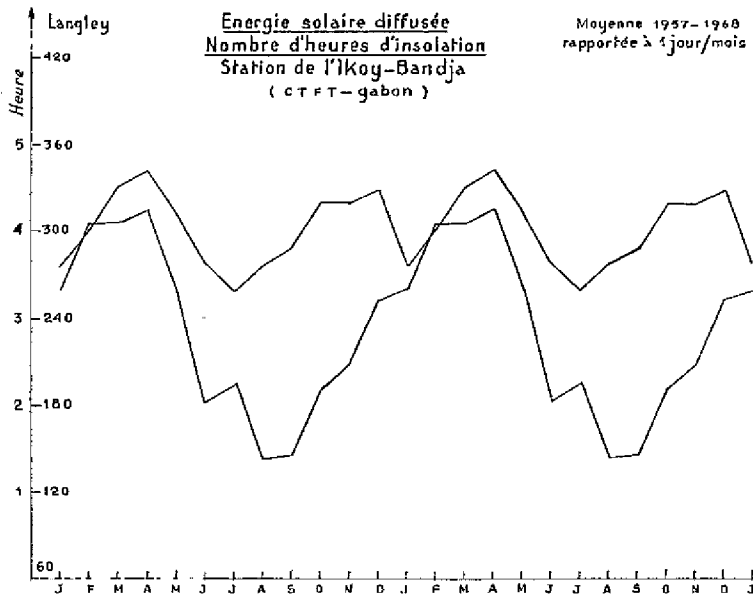
- en zone tropicale de forêt dense décidue, ce phénomène est encore plus net et la corrélation s'étend aux phénomènes de défoliation et de débourrage ; en effet :

— dans l'hémisphère Sud, le Limba se défeuille et arrête sa croissance en juin, lors des jours les plus courts, puis débourre et reprend sa croissance en octobre-novembre au début des jours longs ;

— dans l'hémisphère Nord, le Limba, l'AYous, les *Sterculia*, etc... ainsi que toutes les espèces semi-caducifoliées, perdent plus ou moins complètement leur feuillage et stoppent leur croissance en novembre-décembre lors des jours les plus courts et reprennent feuillage et activité vers mars-avril au début des jours longs (cf. station de Bouaké).

CONCLUSIONS : Nos observations sont encore trop incomplètes, surtout en zone sempervirente de l'Afrique de l'Ouest (Ghana, Côte-d'Ivoire, Nigeria), pour nous permettre de généraliser ; toutefois il est troublant de constater que toutes les espèces observées en zone semi-décidue (où l'amplitude de variation est supérieure à 30 minutes) perdent leurs feuilles en jours courts, débourrent et croissent en jours longs.

Mais nous ne voulons parler ici que de **présomptions et non de corrélations** car, comme nous le verrons plus loin, d'autres phénomènes tels que pluviométrie et température peuvent interférer.

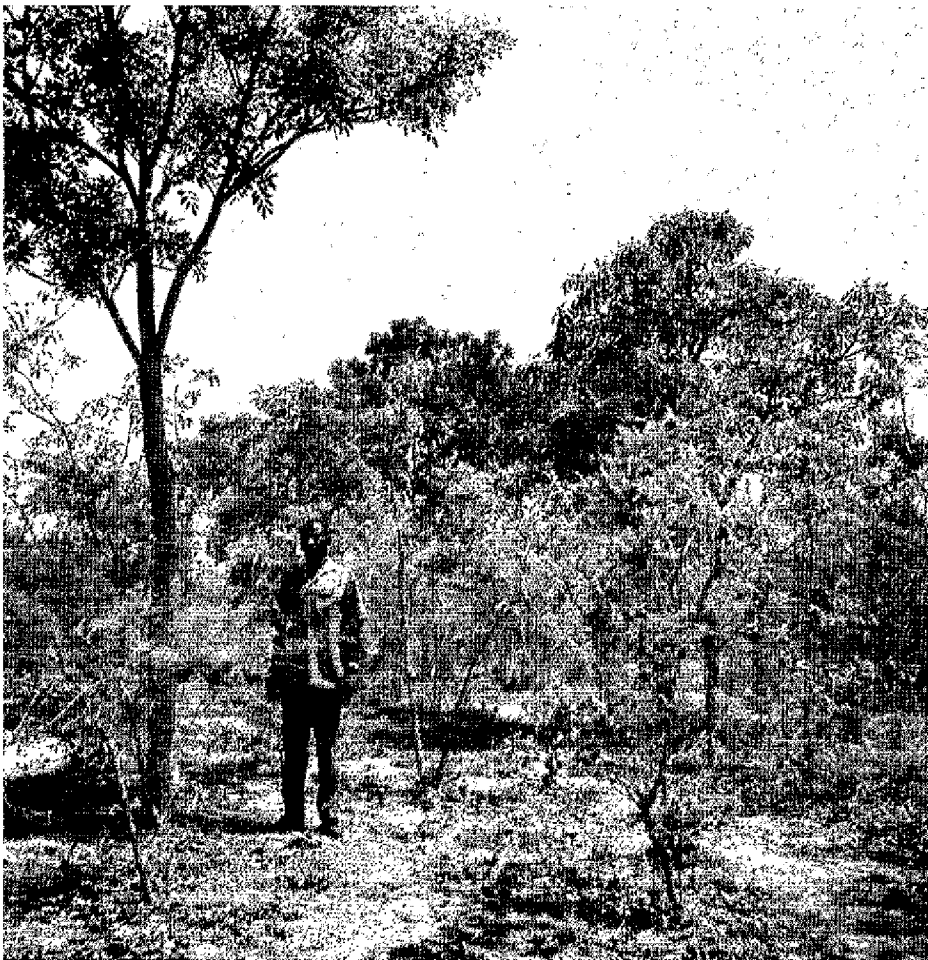


La quantité d'énergie semble décalée d'un mois par rapport au passage du soleil au zénith — cela pourrait être dû à la nébulosité d'octobre et novembre qui fait que décembre est supérieur à octobre.

Corrélation avec la durée d'insolation et la quantité d'énergie reçue : Si l'on néglige provisoirement les facteurs susceptibles de déclencher l'activité de l'assise cambiale pour n'étudier que le fonctionnement même de cette assise génératrice, on retient immédiatement la photosynthèse comme moteur principal de cette activité, elle-même sous la dépendance directe de l'énergie reçue du rayonnement solaire. Nous avons été amenés ainsi à étudier les corrélations qui peuvent exister entre le rythme de la croissance en diamètre et les variations de l'énergie reçue. Malheureusement les stations de mesure de cette énergie sont rares en Afrique tropicale

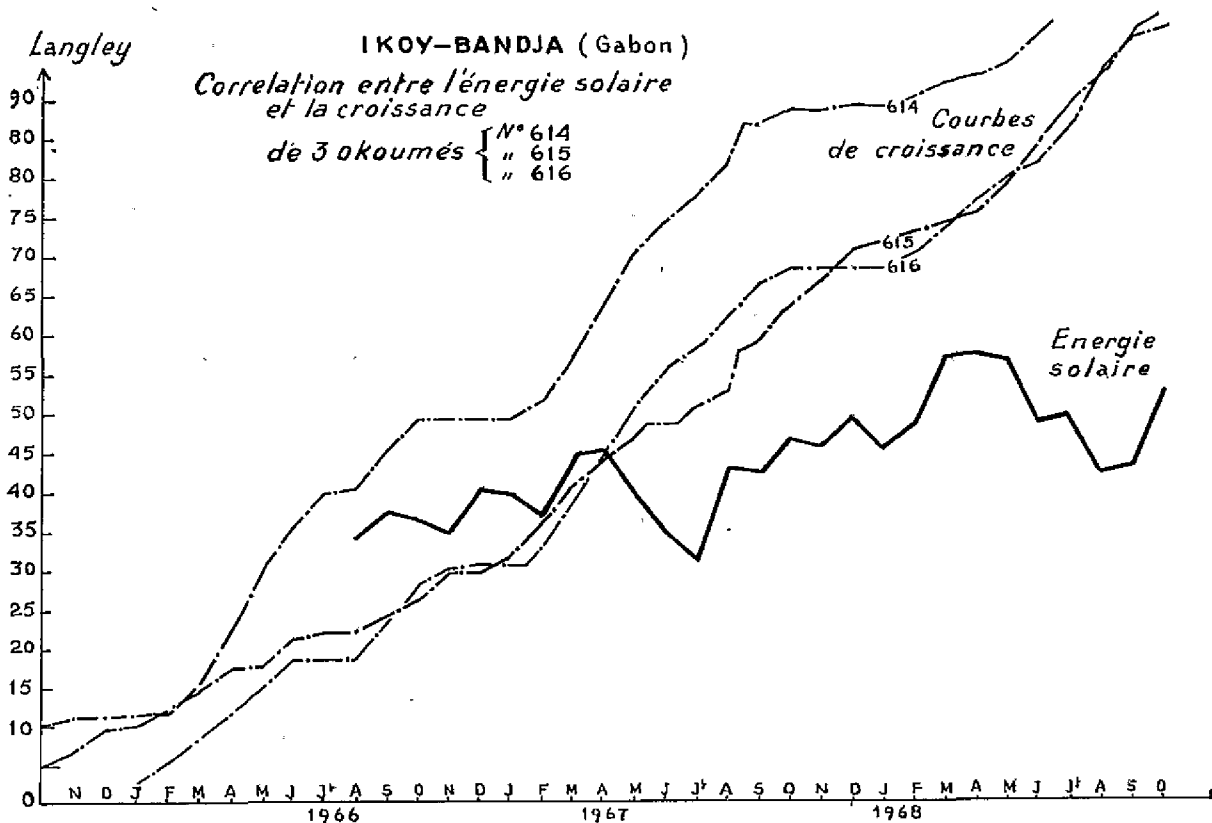
et nous aurions été tentés de substituer à cette notion d'énergie reçue celle de « durée d'insolation » si une comparaison entre la mesure de ces deux facteurs que nous avons réalisée au Gabon pendant plus de deux ans n'avait montré une discordance notable entre ces deux mesures dont la représentation graphique figure ci-dessus.

On remarque, d'une part, que durant la période juillet-août-septembre la quantité d'énergie reçue par le pyranomètre à cellule au silicium (Borrel) est proportionnellement très supérieure à la valeur de l'insolation mesurée au solarimètre Campbell et que,



Haute Volta.
Savane soudanaise.

Photo Sarlin.



d'autre part, l'énergie captée diminue brutalement en janvier de chaque année alors que la durée d'insolation de janvier est supérieure à celle de décembre. Si le premier phénomène peut s'expliquer par le fait qu'en juillet-août-septembre le ciel est toujours couvert au Gabon, ce qui entraîne une diminution notable de la durée d'insolation mais probablement faible de l'énergie reçue, par contre la deuxième anomalie n'a pas encore été expliquée.

Quoi qu'il en soit, il nous semble particulièrement intéressant de noter que les deux mesures varient dans le même sens pour chaque saison (abstraction faite de l'« accident » de janvier) et que ces variations sont en corrélation directe avec celle du rythme de croissance de l'Okoumé : la croissance a lieu d'octobre à mai (avec un palier en janvier) et s'arrête pratiquement de juin à septembre durant la période où l'énergie solaire disponible est minimum (cf. graphique).

En conclusion, le fonctionnement de l'assise cambiale de l'Okoumé semble en corrélation avec la variation de l'énergie reçue durant l'année. Mais se baser sur une seule espèce et une seule station ne peut être suffisant pour établir la preuve d'une relation, par ailleurs parfaitement concevable.

Corrélation avec la pluviométrie : On conçoit

aisément que la pluviométrie puisse diminuer ou annuler la croissance des végétaux en zones semi-arides où il ne pleut que trois à quatre mois par an (zones soudanienne et sahélienne d'Afrique). Cela semble beaucoup plus improbable en zone de forêt dense où il pleut dix à onze mois sur douze. Nous allons voir qu'en effet la pluviométrie ne semble pas en cause, en tout cas pas comme cause déterminante.

VALEURS ET VARIATIONS CARACTÉRISTIQUES DE LA PLUVIOMÉTRIE : Les tableaux des pages suivantes les résument pour les principales stations.

La valeur totale des précipitations ne doit toutefois pas faire illusion, car même en zone semi-aride, comme Niamey, on pourrait être frappé par le fait qu'elle est encore égale à celle du littoral français méditerranéen. Mais évidemment la pluviométrie n'est qu'une des composantes du bilan de l'eau qui relève à la fois des facteurs physiques du sol, de la couverture végétale, de l'humidité atmosphérique, de la température et de la quantité de pluie tombée. Pour ne citer qu'un exemple nous avons pu noter qu'à la station de l'Iko-Bandja, près de Libreville, en fin de saison sèche, la teneur en eau du sol sous forêt dense était située



Photo Sarlin.

Niger. Savane soudano-sahélienne.

PRÉCIPITATIONS MOYENNES MENSUELLES (mm)

Zone	Stations	Mois												Total
		Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	
Forêt dense ombrophile	Libreville	205,6	298,2	265,2	389,6	244,3	64,7	0,5	13,8	106,7	368,4	409,6	253,3	2.619,9
	Kribi	103,9	139,0	207,0	257,8	368,9	268,3	113,8	258,1	524,5	523,6	190,9	31,5	3.047,3
	Edea	46,8	69,1	144,4	219,5	275,9	231,3	120,1	324,8	477,2	370,9	156,6	36,1	2.591,8
	Abidjan	32,0	51,5	113,1	125,8	342,9	529,1	202,6	43,8	67,1	211,8	180,5	76,2	1.976,4
Forêt dense semi-décidue	Pointe-Noire ...	152,1	199,1	213,2	175,9	98,7	1,2	0,1	2,1	14,2	123,4	159,8	128,2	1.268,0
	Yaoundé	33,3	68,9	137,5	176,6	180,3	150,9	54,0	90,8	199,0	280,0	130,7	10,8	1.513,4
	N'Kongsamba ..	13,9	61,6	140,0	173,4	228,9	241,6	403,8	464,8	474,8	333,7	109,1	23,5	2.674,1
	Bouaké	13,1	44,6	90,9	138,5	155,1	135,5	98,1	109,8	225,6	139,7	35,6	22,1	1.208,6
Forêt de savane	Onagadougou ..	0,3	1,6	5,7	17,9	84,9	113,8	193,3	266,5	149,7	39,9	1,2	—	874,8
	Niamey	traces	traces	0,2	6,0	35,2	80,2	130,8	226,2	111,6	21,2	1,0	—	612,4

en dessous du point de flétrissement, alors que Libreville est exactement sous l'Equateur.

D'autre part on ne saurait trop insister sur la valeur discutable des moyennes météorologiques sur longues durées qui camouflent les variations considérables qui peuvent être constatées d'une année sur l'autre.

CORRÉLATIONS DE LA PLUVIOMÉTRIE AVEC LE RYTHME DE CROISSANCE :

Ce dernier obéit incontestablement aux grandes lignes des variations de la pluviométrie ainsi que le montre la représentation graphique, ci-jointe, de la moyenne des accroissements moyens journaliers

Variation moyenne journalière de l'accroissement durant chaque mois, en fonction de la pluviométrie.

pour le Niangon (*Tarrietia utilis*) à la station de Yapo (Côte-d'Ivoire). Mais une analyse plus minutieuse de ce graphique montre que la pluviométrie n'est qu'une des composantes du phénomène; d'ailleurs en contre partie il faut noter que :

— en forêt dense un certain nombre d'espèces arrêtent leur croissance en pleine saison des pluies (*Terminalia superba* à Kribi, Cameroun), alors que d'autres la poursuivent ;

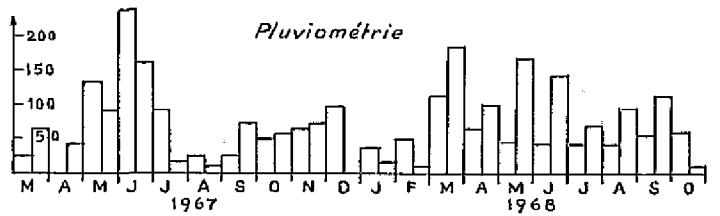
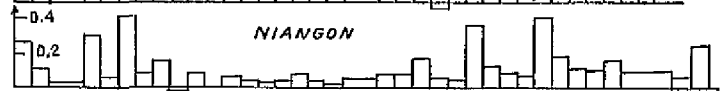
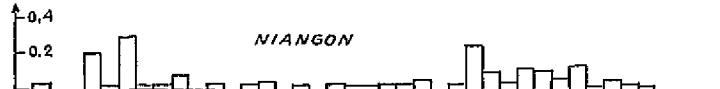
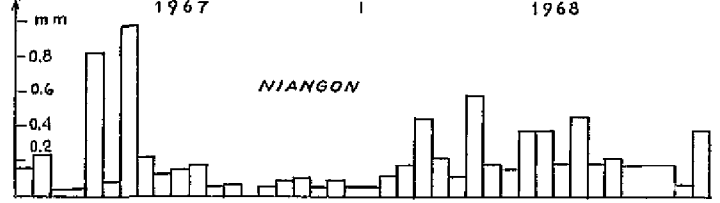
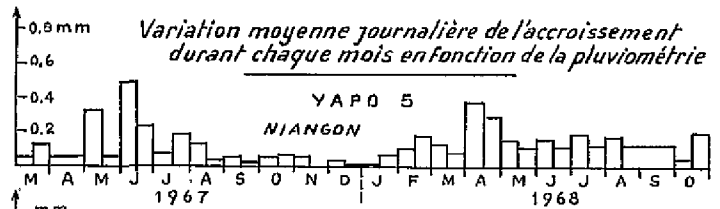
— en formation de savane certaines espèces amorcent leur débouillage générateur de la croissance quelques semaines avant le début des pluies et une espèce, *Acacia albida*, ne croît qu'en saison sèche, entièrement à contre-saison.

Pourrait-on prétendre dans ces conditions que la pluviométrie règle la croissance des arbres tropicaux ?

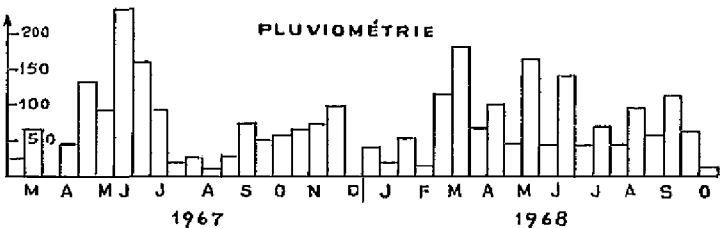
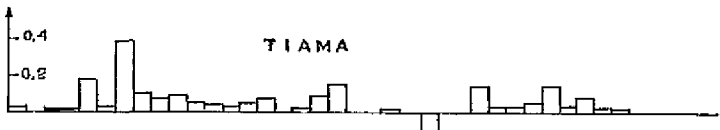
Corrélation avec la température :

Bien que les zones forestières tropicales aient la renommée de bénéficiant « d'un climat uniformément chaud et humide », il existe en réalité des différences de température remarquables par leurs valeurs relatives et leur rythme régulier, qui créent dans toute cette zone un véritable hiver et un véritable été au sens écologique du terme. Si pour chaque paramètre, la variabilité peut être grande d'une année sur l'autre, par contre le sens de variation de chaque paramètre est en général très régulier ; dans ce domaine l'interprétation statistique des résultats est éminemment souhaitable, car les moyennes arithmétiques établies sur de nombreuses années risquent de camoufler l'importance des phénomènes par suite de la variabilité constatée entre plusieurs années consécutives. C'est la raison pour laquelle l'étude des températures moyennes ($T_m = \frac{TMx + Tmx}{2}$) est en général peu instructive.

Aussi, dans la présente étude n'utiliserons-nous pas ce facteur, mais la température maximum et la température minimum mensuelles (moyennes et absolues) car ces paramètres ont une signification biologique déterminante :

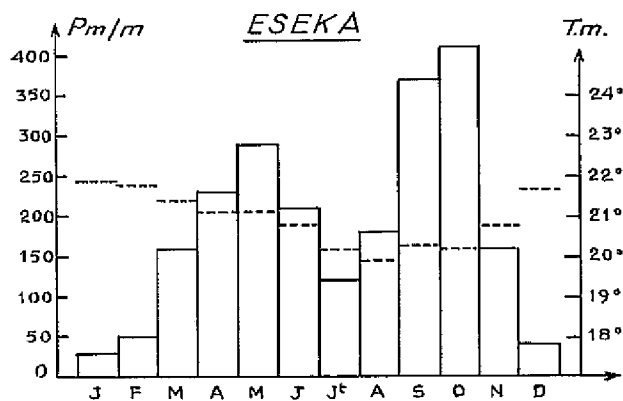
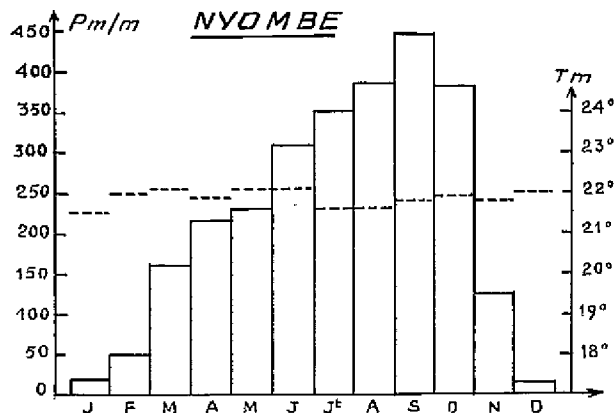
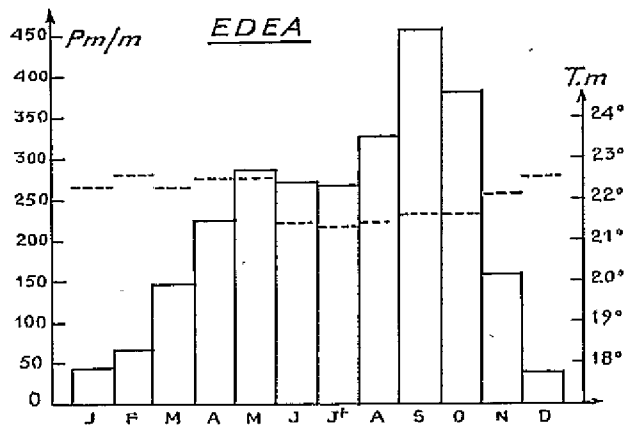
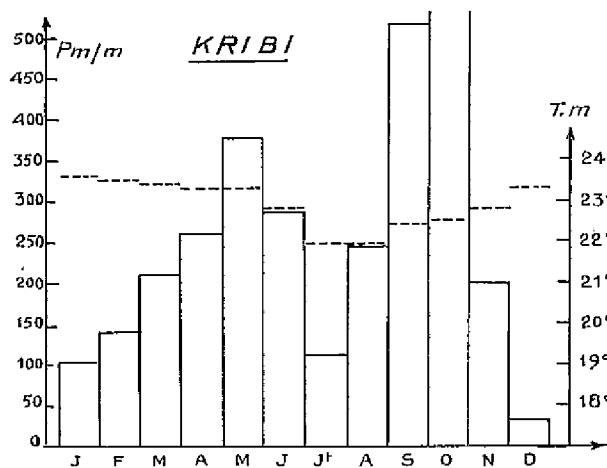
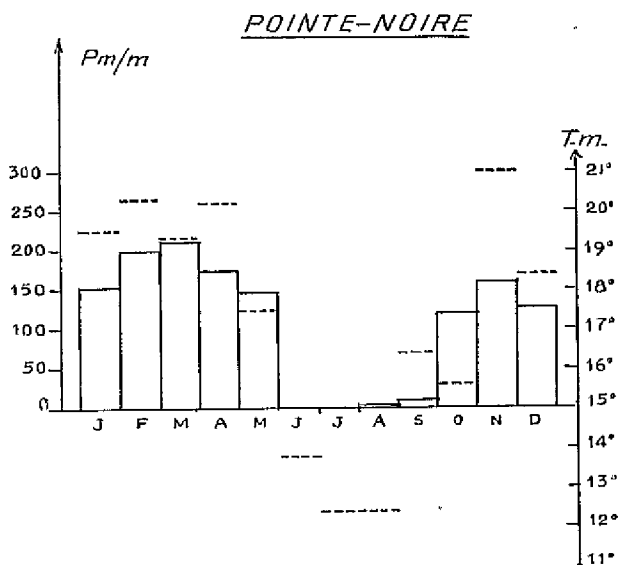
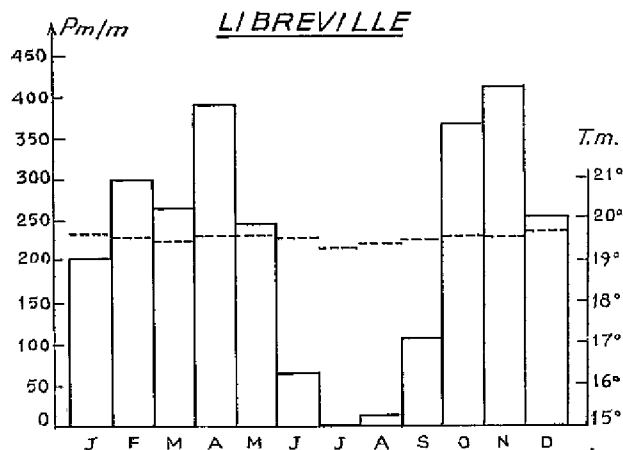


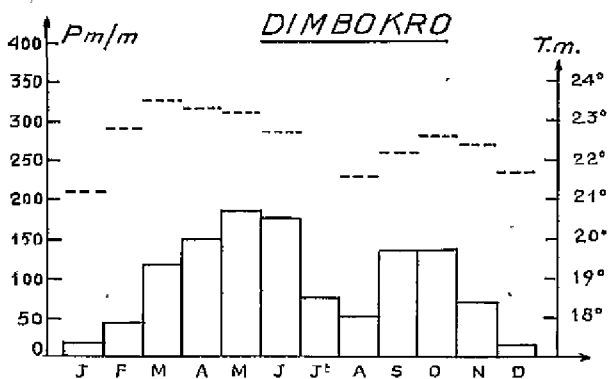
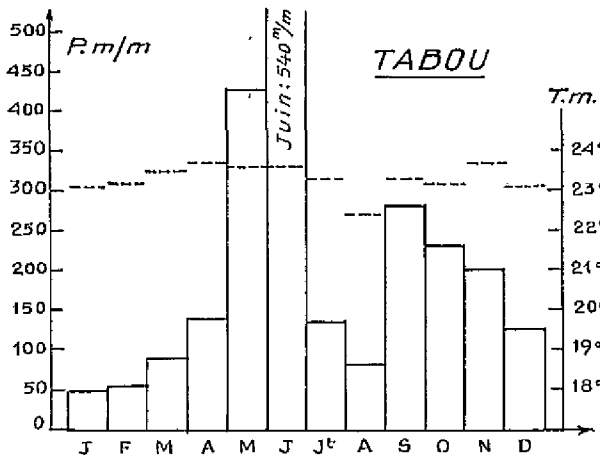
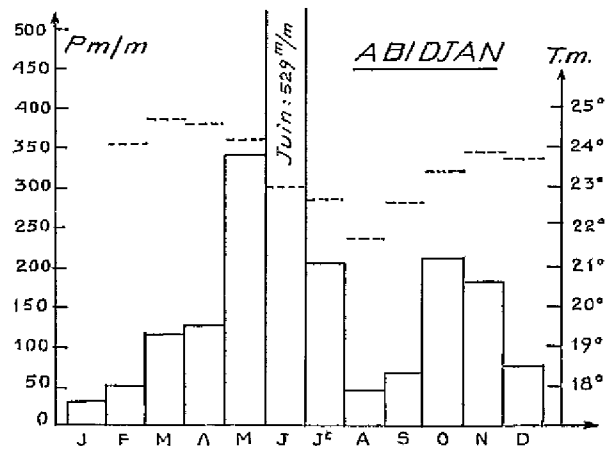
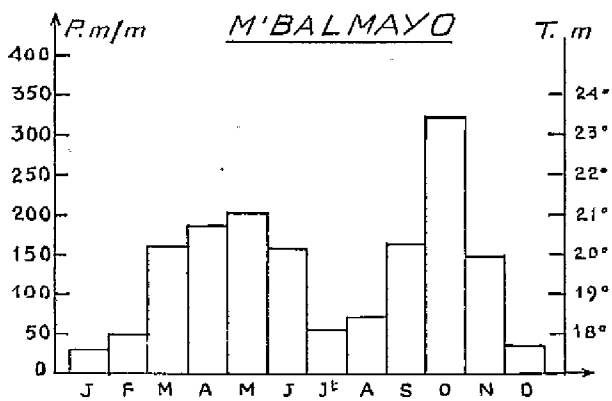
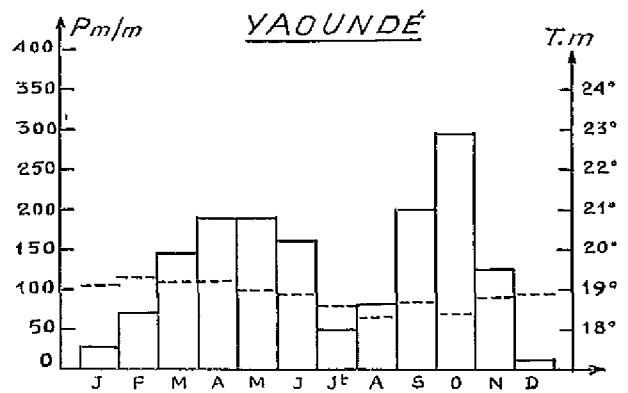
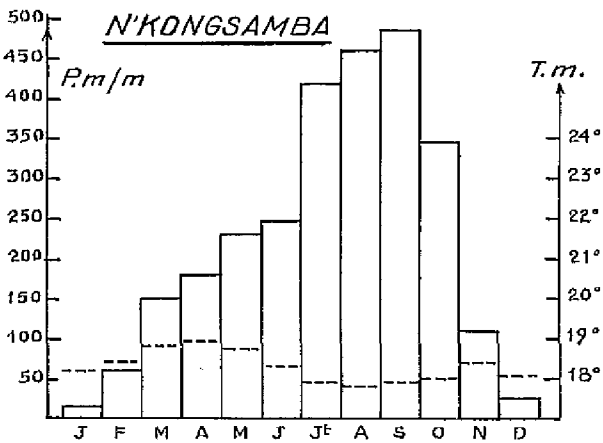
YAPO

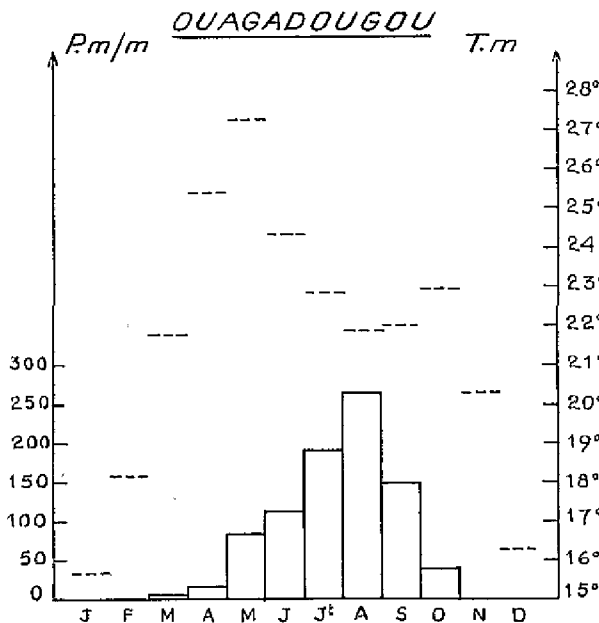
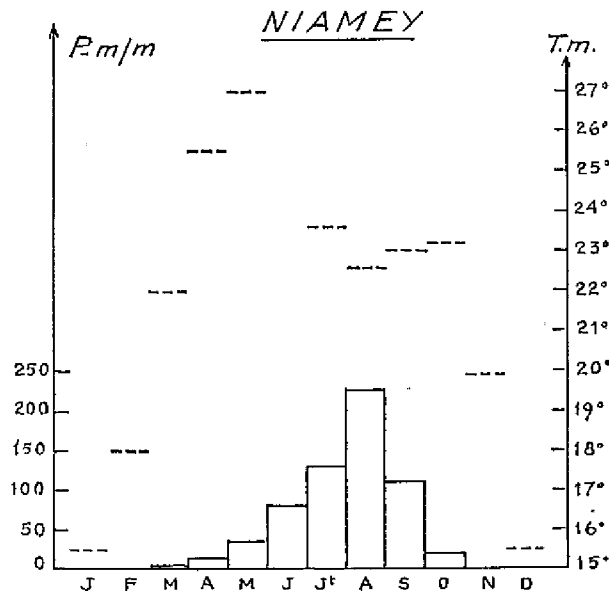
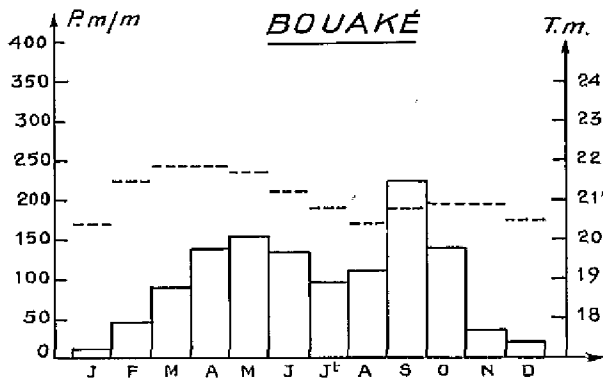


PLUVIOMÉTRIE ET TEMPÉRATURE MINIMUM DE STATIONS D'AFRIQUE

P m/m = Pluviométrie en mm.
T^m = Température minimum moyenne mensuelle en °C.







— la température maximum peut soit activer la respiration à un tel point que le produit de la synthèse chlorophyllienne est entièrement consommé ce qui conduira à un arrêt de la production ligneuse (palier de croissance), soit arrêter l'activité de l'assise cambiale (THIMANN et KAUFMANN), soit activer la transpiration à un tel point que malgré la régulation stomatique le végétal épuise les réserves en eau du sol et ses propres réserves (nécroses, brûlures); il est possible également que ces températures maximum qui dépassent 35° en forêt dense semi-décidue et 45° en savane soient à l'origine de la chute des feuilles;

— la température minimum peut, par contre, arrêter l'activité de l'assise cambiale, à un niveau encore indéterminé mais qui *a priori* semble devoir être assez proche des + 17° définis par R. J. GAUTHERET et Cl. JACQUIOT;

— enfin l'importance de l'amplitude entre température minimale et température maximale peut constituer un de ces nombreux stimulus que recherchent les Physiologistes pour expliquer le débourrage donc le déclenchement de l'assise cambiale: elle peut, en effet, atteindre 20 à 25° pour certains mois d'observations.

Si nous utilisons, à la fois dans ce document, les températures maximales et minimales moyennes et absolues, c'est que rien ne permet dans l'état actuel de nos connaissances de déterminer lesquels de ces paramètres sont efficaces. Nous allons étudier successivement et par zone écologique:

LES VALEURS ET LES VARIATIONS CARACTÉRISTIQUES DE LA TEMPÉRATURE: les tableaux ci-contre les résumant pour les principales stations.

On peut dégager de ces chiffres les remarques suivantes:

— les températures maximales (moyennes et absolues) se notent entre janvier et avril tant dans l'hémisphère Nord que dans l'hémisphère Sud: dans le premier cas on est en hiver dans le second cas on est en été;

— les températures minimales présentent des variations apparemment différentes selon que l'on considère:

• la température minimale absolue (T_{mx}): dans les deux hémisphères on note un minimum principal en hiver portant sur 2-3 mois (juin à août pour le Congo, Gabon; décembre à février pour le Cameroun, la Côte-d'Ivoire, le Niger et la Haute-Volta). On note ensuite dans les pays à deux saisons des pluies un minimum secondaire plus court (1 à 2 mois) qui se situe au moment de la petite saison sèche (décembre au Gabon, juillet à août au Cameroun et en Côte-d'Ivoire) et enfin un minimum très marqué en avril dans les pays à deux saisons des pluies (Cameroun et Côte-d'Ivoire);

TEMPÉRATURES MAXIMALES ET MINIMALES ABSOLUES (TMX ET Tmx)

Côte d'Ivoire

Abidjan

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	35,0	35,7	34,9	35,0	34,9	36,2	34,0	32,0	32,1	32,8	35,0	33,7
mx ..	15,3	17,5	19,2	15,9	18,5	18,6	17,1	17,7	15,2	17,5	19,5	16,5
D ...	19,7	18,2	15,7	19,1	16,4	17,6	16,9	14,3	16,9	15,3	15,5	17,2

Bouaké

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	38,5	39,4	40,0	39,0	37,3	36,8	36,0	36,0	37,2	35,8	36,4	36,5
mx ..	15,2	17,2	18,0	16,2	18,5	18,0	17,8	18,0	18,0	18,8	17,8	16,0
D ...	23,3	22,2	22,0	22,8	19,3	18,8	18,2	18,0	19,2	17,0	18,6	20,5

Cameroun

Edea

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	34,4	36,0	36,3	36,2	36,1	35,1	32,6	32,3	34,0	34,4	34,7	35,3
mx ..	16,0	15,9	16,9	14,5	17,0	16,3	16,0	16,2	16,5	15,5	16,9	17,5
D ...	18,4	20,1	19,4	21,7	19,1	18,8	16,6	16,1	17,5	18,9	17,8	17,8

Kribi

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	32,2	32,8	33,3	33,4	32,2	31,5	30,1	29,1	30,1	30,8	31,6	31,9
mx ..	19,9	19,8	19,5	19,4	20,2	19,8	19,6	19,5	20,0	19,6	19,7	20,0
D ...	12,3	13,0	13,8	14,0	12,0	11,7	10,5	9,6	10,1	11,2	11,9	11,9

Eseka

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	33,5	34,5	35,9	34,8	33,5	34,0	30,6	30,8	32,0	32,5	33,2	32,6
mx ..	17,5	18,1	17,9	18,3	18,3	18,3	17,8	17,2	17,4	18,0	18,5	17,8
D ...	16,0	16,4	18,0	16,5	15,2	15,7	12,8	13,6	14,6	14,5	14,7	14,8

N'Kongsamba

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	30,1	32,0	31,4	31,6	31,2	29,8	28,0	26,8	31,9	29,6	31,0	30,2
mx ..	15,0	15,0	15,6	16,0	15,8	15,2	15,0	15,2	15,8	15,3	16,4	16,0
D ...	15,1	17,0	15,8	15,6	15,4	14,6	13,0	11,6	16,1	14,3	14,6	14,2

Yaoundé

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	32,5	33,5	33,0	32,6	31,9	32,3	30,6	30,4	30,9	32,5	33,0	32,4
mx ..	13,3	14,0	15,8	15,2	15,7	15,2	15,4	14,2	15,1	14,8	14,0	14,2
D ...	19,2	19,5	17,2	17,4	16,2	17,1	15,2	16,2	15,8	17,7	19,0	18,2

Gabon

Libreville

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	33,5	35,0	34,2	34,0	34,0	32,4	31,5	33,4	32,0	31,9	32,2	32,4
mx ..	20,3	20,0	19,2	20,0	20,1	19,0	17,2	17,8	19,3	20,2	19,8	18,0
D ...	13,2	15,0	15,0	14,0	13,9	13,4	14,3	15,6	12,7	11,7	12,4	14,4

Congo

Pointe-Noire (climat maritime)

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	32,8	33,3	34,0	34,2	33,8	30,7	29,1	29,4	30,0	31,4	32,0	32,0
mx ..	19,5	20,3	19,2	20,2	17,5	13,8	12,4	12,4	16,4	15,6	20,0	18,4
D ...	13,3	13,0	14,8	14,0	16,3	16,9	16,7	17,0	13,6	15,8	12,0	13,6

Dolisie (climat continental)

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Mx ..	34,0	34,5	35,3	35,6	35,3	32,2	31,8	31,7	35,6	34,0	33,9	33,7
mx ..	17,5	18,4	18,3	18,0	18,4	14,7	12,0	13,3	15,8	17,8	17,9	17,6
D ...	16,5	16,1	17,0	17,6	16,9	17,5	19,8	18,4	19,8	16,2	16,0	16,1

TEMPÉRATURES MAXIMALES ET MINIMALES MOYENNES

Côte d'Ivoire

Abidjan

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	30,8	31,5	31,9	31,8	31,6	29,2	28,3	27,4	28,0	29,4	30,9	31,0
Tm ...	23,1	24,1	24,7	24,6	24,2	23,0	22,7	21,7	22,6	23,4	23,9	23,7
D ...	7,7	7,4	7,2	7,2	7,4	6,2	5,6	5,7	5,4	6,0	7,0	7,3

Bouaké

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	33,6	34,8	34,9	34,2	32,6	31,2	29,4	28,8	30,0	31,2	32,4	32,8
Tm ...	20,4	21,5	21,9	21,9	21,7	21,2	20,8	20,4	20,8	20,9	20,9	20,5
D ...	13,2	13,3	13,0	12,3	10,9	10,0	8,6	8,4	9,2	10,3	11,5	12,3

Cameroon

Edea

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	32,0	32,6	32,9	32,8	32,1	30,4	27,8	27,6	29,3	20,7	31,5	32,2
Tm ...	21,9	22,3	22,1	22,3	22,2	21,7	20,9	20,9	21,2	21,3	21,8	22,2
D ...	10,1	10,3	10,8	10,5	9,9	8,7	6,9	6,7	8,1	9,4	9,7	10,0

Kribi

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	29,6	29,9	30,2	30,2	29,5	28,2	26,8	26,7	27,1	27,8	28,7	29,4
Tm ...	23,6	23,4	23,5	23,3	23,3	22,9	21,9	22,0	22,5	22,5	22,8	23,4
D ...	6,0	6,5	6,7	6,9	6,2	5,3	4,9	4,7	4,6	5,3	5,9	6,0

Eseka

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	30,1	30,9	31,0	30,8	29,8	28,3	26,3	26,1	27,7	28,6	29,2	29,9
Tm ...	21,9	21,8	21,5	21,1	21,1	20,8	20,2	20,0	20,3	20,2	20,8	21,7
D ...	8,2	9,1	9,5	9,7	8,7	7,5	6,1	6,1	7,4	8,4	8,4	8,2

N' Kongsamba

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	27,5	28,1	28,2	27,9	27,0	25,6	23,6	23,4	25,0	26,2	26,9	27,4
Tm ..	18,1	18,3	18,9	18,9	18,7	18,3	17,9	17,8	17,9	18,0	18,4	18,0
D ...	9,4	9,8	9,3	9,0	8,3	7,3	5,7	5,6	7,1	8,2	8,5	9,4

Yaoundé

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	29,0	29,3	29,7	29,3	28,1	27,4	25,8	26,3	27,2	27,5	28,2	28,6
Tm ..	19,2	19,3	19,3	19,2	19,1	19,0	18,6	18,4	18,7	18,4	18,8	18,9
D ...	9,8	10,0	10,4	10,1	9,0	8,4	7,2	7,9	8,5	9,1	9,4	9,7

Gabon

Libreville

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	30,4	30,9	31,3	31,3	30,6	28,7	27,5	27,9	28,8	29,2	29,5	30,0
Tm ..	23,9	23,6	23,5	23,7	23,8	23,0	21,7	22,1	23,1	23,3	23,3	23,8
D ...	6,5	7,3	7,8	7,6	6,8	5,7	5,8	5,8	5,7	5,9	6,2	6,2

Congo

Pointe-Noire (climat maritime)

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	29,8	30,6	31,0	30,7	29,2	26,9	25,4	25,4	26,7	28,3	29,0	29,3
Tm ..	23,2	23,3	23,4	23,4	22,4	19,6	17,5	18,5	20,7	22,9	23,2	23,1
D ...	6,6	7,3	7,6	7,3	6,8	7,3	7,9	6,9	6,0	5,4	5,8	6,2

Dolisie (climat continental)

T°	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Tx ...	30,4	31,1	31,6	31,5	30,1	27,8	25,9	26,6	27,9	30,1	30,2	29,9
Tm ..	21,6	21,6	21,6	21,6	21,0	18,9	17,5	18,1	19,6	21,2	21,4	21,4
D ...	8,8	9,5	10,0	9,9	9,1	8,9	8,4	8,5	8,3	8,9	8,8	8,5

- la moyenne mensuelle des températures minimales (Tm) : d'une part le minimum d'avril disparaît et d'autre part les variations sont moins nettes ce qui est normal : il est vraisemblable que si on étudiait les valeurs décennales, le minimum d'avril apparaîtrait tous les ans (cf. courbes des p. 24, 25, 26).

CORRÉLATION DE LA Tm AVEC LE RYTHME DE CROISSANCE ET LES PHÉNOMÈNES PHÉNOLOGIQUES :

Nous allons en effet étudier ensemble cette double corrélation lorsqu'elle est notable, et distinguer à ce titre :

— les forêts de savane : nous estimons pouvoir dégager les corrélations suivantes :

- la défoliation et l'arrêt de croissance se situent en novembre lorsque la Tm baisse brusquement ;
- le débouillage suivi plus tard de la reprise de croissance se situe en avril-mai lorsque la Tm remonte brusquement.

Ce double phénomène se distingue nettement de la pluviométrie car, d'une part, en avril-mai sous le climat de Niamey-Ouagadougou, les pluies sont encore insignifiantes sinon totalement absentes et les réserves d'eau dans le sol complètement nulles et, d'autre part, en novembre les réserves d'eau du sol sont encore suffisantes pour alimenter les arbres : c'est ce que nous montrerons plus loin à partir des travaux de Y. BIROT et J. GALABERT (C. T. F. T. Niger-Haute-Volta).

— les forêts denses semi-décidues : nous retrouvons à notre avis le même phénomène mais moins net et compliqué par l'existence de deux minima (Bouaké, Yaoundé, Pointe-Noire) :

- la défoliation et l'arrêt de croissance ont lieu en juin-juillet au Congo alors que les réserves d'eau du sol sont très suffisantes, en décembre-Janvier à Bouaké et à Yaoundé, mais dans les deux cas en juillet-août on note un palier (et non un arrêt) de croissance et parfois la défoliation de certains arbres : dans tous les cas la Tm est tombée ;
- le débouillage et la « levée de dormance » se situent en novembre au Congo et en février-mars à Bouaké et Yaoundé lorsque la Tm augmente brusquement ;

— les forêts denses ombrophiles : les phénomènes phénologiques étant encore trop mal connus (sauf pour quelques espèces) nous ne nous baserons que sur les rythmes de croissance. Il nous semble que la même corrélation soit valable, car :

- la défoliation, l'arrêt de croissance du *Terminalia superba* ont lieu en juillet-août à Kribi et à Edéa, l'arrêt de croissance de l'Okoumé a lieu en décembre-janvier au Gabon lorsque la Tm passe par un minimum, alors qu'en Côte-d'Ivoire ils ont lieu en décembre-janvier pour la même raison apparente. Mais l'existence d'un deuxième minimum complique le phénomène et entraîne un palier de croissance en juillet-août-septembre tant au

Gabon qu'en Côte-d'Ivoire et parfois en avril, ce qui montre bien l'influence de ce minimum d'avril relevé dans les Tmx (cf. courbes sur la croissance journalière du Niangon) ;

- le débouillage et la reprise de croissance se notent par contre en décembre-janvier pour le *Terminalia superba* à Kribi et à Edéa, en janvier-février au Gabon, en mars en Côte-d'Ivoire, lorsque la Tm remonte brutalement.

Nous pensons donc que l'on peut dégager de ces observations un ensemble satisfaisant de **corrélations apparentes entre les variations de la Tm, celles de la croissance et les variations phénologiques lorsqu'elles sont notables.**

Corrélations avec le déficit de saturation

(Δf) : Cette notion de déficit de saturation (différence entre la tension maximum de la vapeur d'eau pour la température de la station et la tension réelle de la vapeur d'eau contenue effectivement dans l'air) est maintenant considérée par les Ecologistes comme particulièrement représentative du pouvoir évaporant de l'air donc des phénomènes de transpiration des plantes et d'évaporation de l'eau du sol. A. AUBREVILLE a remarquablement mis en valeur l'intérêt qu'elle présente pour l'étude des formations forestières tropicales à travers leur écologie. Il a notamment montré que le débouillage des arbres en savane semble lié à la diminution du déficit de saturation à la fin de la saison sèche.

VALEURS ET VARIATIONS DU DÉFICIT DE SATURATION EN FORÊT TROPICALE AFRICAINE : Le tableau (p. 32) indique pour neuf stations de la zone tropicale la moyenne mensuelle du déficit de saturation. Ces chiffres risquent de ne pas être très comparables d'une station à l'autre car ils proviennent d'origines différentes ; par contre, et c'est ce qui compte essentiellement pour cette étude, leur variation en fonction des mois est parfaitement valable à l'intérieur d'une même station.

On est frappé par les faibles variations et le très faible niveau atteint par le déficit de saturation dans la zone des forêts denses ombrophiles où l'air est saturé d'humidité pendant presque toute l'année ; par contre dans la zone de forêt semi-décidue et surtout dans la zone soudano-sahélienne les variations et les amplitudes sont considérables, ces dernières étant essentiellement dues à l'action de l'harmattan, vent chaud et très sec qui souffle du nord-est de novembre à avril.

CORRÉLATIONS ENTRE LE DÉFICIT DE SATURATION ET LE RYTHME D'ACCROISSEMENT :

— forêt dense ombrophile : il ne se dégage aucune relation vraiment apparente, sinon qu'au Gabon, entre mai et septembre, soit pendant la saison sèche, le déficit de saturation croît tandis qu'on

MOYENNES MENSUELLES DU DÉFICIT DE SATURATION Δf

Δf	Mois												Zone écologique
	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	
Libreville	4,3	4,6	4,9	4,9	5,1	5,5	5,3	5,0	4,7	4,1	3,9	4,5	Forêt dense ombrophile
Kribi	3,4	3,5	3,2	3,3	3,0	3,5	3,1	3,0	2,5	2,4	2,7	3,1	
La Mé (Abidjan)	1,7	3,1	3,5	2,9	1,8	1,5	1,7	2,0	2,3	1,5	2,0	1,7	
Pointe-Noire	5,4	6,1	6,5	5,9	5,3	5,1	4,8	4,7	4,8	5,5	5,7	5,3	Forêt dense semi-décidue
Yaoundé	4,1	4,4	3,9	3,5	2,7	2,4	2,0	2,6	2,4	2,5	3,1	3,4	
Cotonou	6,5	7,7	8,9	8,6	6,9	5,5	5,7	6,1	6,1	5,7	6,9	7,3	
Bouaké	13,0	14,0	12,6	11,5	8,7	7,4	6,5	5,6	6,0	6,9	8,4	11,9	Forêt soudano-sahélienne
Ziguinchor (Sénégal)	12,9	15,2	17,5	16,3	14,3	10,6	6,4	4,7	4,8	7,4	8,4	11,4	
Ouagadougou	20,8	23,2	27,4	25,9	20,9	10,2	7,6	5,2	7,3	13,5	17,5	19,4	



note un palier de croissance chez l'Okoumé et un arrêt total chez d'autres espèces ;

— forêt dense semi-décidue : la relation est beaucoup plus nette entre les deux mêmes phénomènes puisque à Pointe-Noire le *Terminalia superba* s'arrête de croître de mai à octobre, à Yaoundé et Bouaké, entre décembre et mars-avril, les principales espèces marquent ce même arrêt, alors que le déficit de saturation remonte brusquement ; le cas de Cotonou est beaucoup moins net, bien que présentant les mêmes caractéristiques ;

— forêt soudano-sahélienne : dans toute cette zone une corrélation apparente s'établit par contre indiscutablement pour toutes les espèces et dans chaque station : le débourrage se situe en avril-mai lorsque le déficit de saturation baisse brusquement et la défoliation commence en novembre-décembre, lorsque ce même paramètre remonte, alors que l'accroissement n'a lieu que de juin à octobre-novembre pour une raison attribuée à première vue à l'intensité de la respiration (cf. plus haut) et à la chute de la Tm.-Y. BIROT et J. GALABERT ont nettement mis en lumière cette relation entre débourrage et variation du déficit de saturation à l'occasion du protocole de recherche conduit à Ouagadougou (C. T. F. T. Niger-Haute-Volta) sur le bilan de l'eau sous une plantation d'*Eucalyptus crebra*. Du document correspondant, en cours de publication, nous avons

Tige de Rikio au 1^{er} plan. Le sous-bois a été nettoyé et les débris andainés à l'arrière-plan.

Photo Mazier.

extrait les courbes de variation correspondantes (cf. graphique).

CONCLUSION : il semble donc qu'en dehors de la forêt dense ombrophile on puisse dégager une corrélation apparente qui serait la suivante :

— le débouillage suivi plus tard du démarrage de la croissance en diamètre, se produit lorsque le déficit de saturation diminue soit en fin de saison sèche, soit au début de la saison des pluies ;

— la défoliation, qui a en général précédé l'arrêt de croissance, a lieu en début de saison sèche lorsque le déficit de saturation augmente brusquement.

SYNTHÈSE DES PREMIERS RÉSULTATS OBTENUS

En reprenant les résultats que nous avons cru pouvoir dégager ci-dessus, il nous semble que :

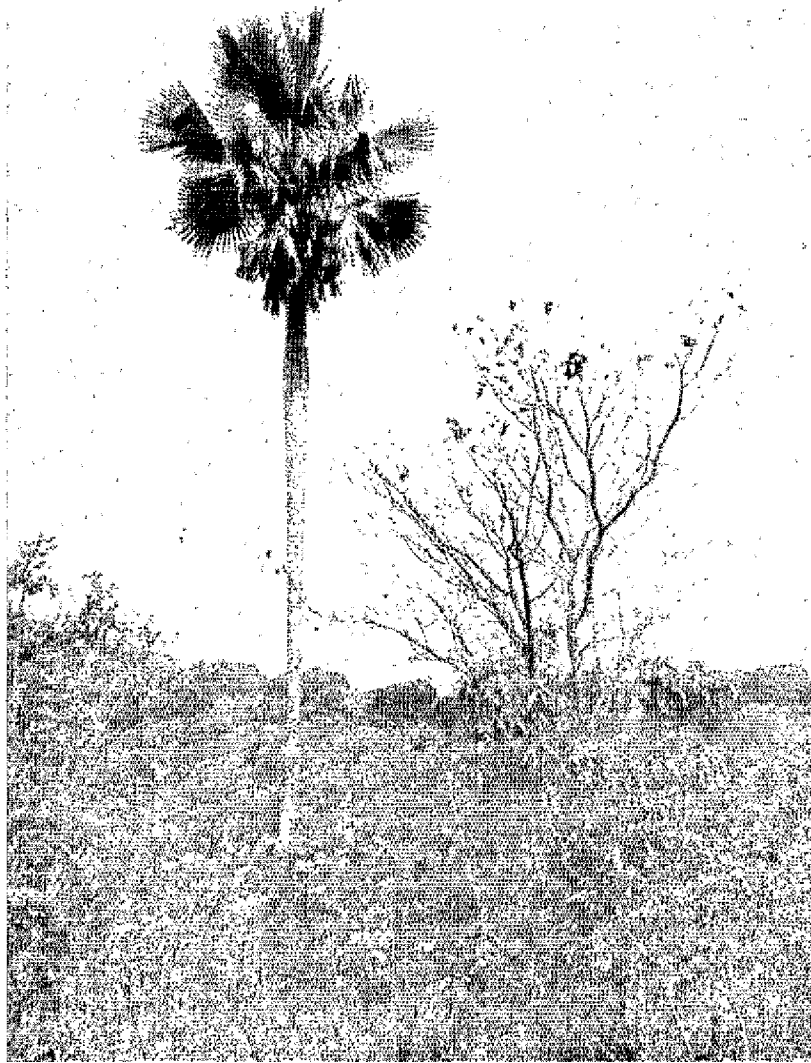
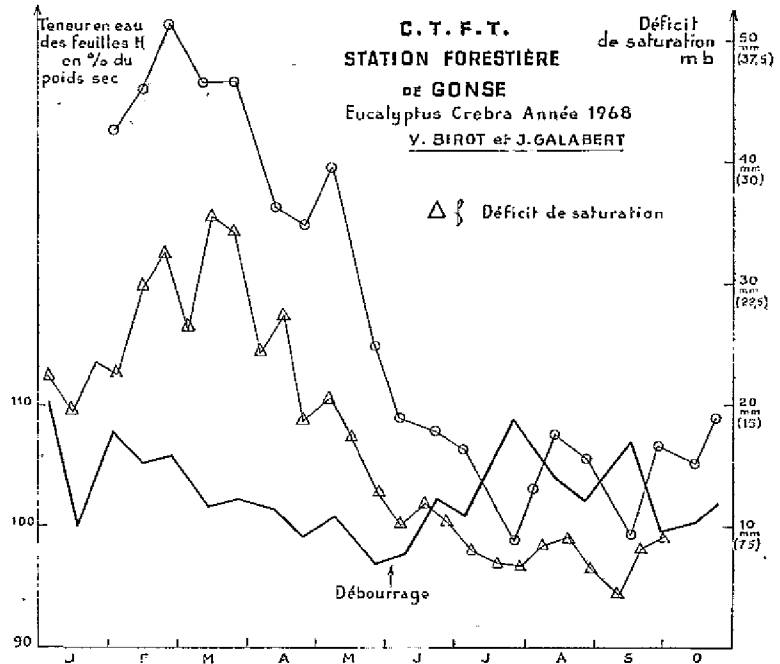
Les corrélations apparentes.

Les seules corrélations apparentes valables concernent la température (par l'intermédiaire de la température minimum), le déficit de saturation, partiellement la pluviométrie, et éventuellement le photopériodisme. Remarquons toutefois à ce propos :

— que l'action de la pluviométrie ne semble pas en cause dans les zones de forêt ombrophile (climat équatorial et subéquatorial) puisqu'on constate des arrêts de croissance chez certaines espèces en pleine saison des pluies (*Terminalia superba* au Cameroun, *Aucoumea klaineana* au Gabon) ; de même dans les zones sèches soudano-sahéliennes elle semble étrangère au déclenchement du débouillage, et même parfois à celui de la croissance puisque certaines espèces débouillant en avril-mai ne marquent leur croissance en diamètre qu'en juillet-août alors que les pluies sont bien installées depuis juin.

C'est donc un facteur qui varie dans le même sens que les phénomènes phénologiques et de croissance, un facteur qui peut être limitant, mais pas un facteur rigoureusement déterminant.

— le déficit de saturation ne semble pas non plus être un stimulus dans la forêt ombrophile puisque l'Okoumé au Gabon et le



Rôner dans la région de Bouaké.

Photo Mazier.

Terminalia superba à Kribi débourent en décembre-janvier lorsque le déficit de saturation croît, le *Terminalia* perd ses feuilles en juillet-août lorsqu'il décroît. Dans les autres zones par contre, son influence semble parfaitement notable, mais jusqu'à preuve du contraire il nous semble impossible d'admettre que son action est générale et déterminante : peut-être manquons-nous simplement de statistiques suffisamment précises et surtout à intervalles très rapprochés, pentadaires ou décadaires ?

— par contre il nous semble que l'action de la température reste seule toujours valable dans chaque formation écologique et dans chaque station entraînant dans ses variations la diminution, l'arrêt, le redémarrage de l'assise cambiale. Ceci devient compréhensible quand on admet qu'il existe en général deux minima de température par an et que les espèces arborées semblent répondre au stimulus de l'un ou de l'autre. Ainsi :

— au Gabon, la plupart des espèces arrêtent de croître et souvent perdent tout ou partie de leurs feuilles durant la grande saison sèche de juin à septembre pour reprendre leur croissance en octobre avec les pluies, tandis que l'Okoumé, et probablement certaines autres, présentent le même phénomène en décembre-janvier en petite saison sèche durant le deuxième minimum de température de l'année ;

— au Cameroun dans la forêt ombrophile de basse altitude (Kribi, Edéa), la plupart des espèces présentent les mêmes phénomènes d'arrêt et de chute partielle des feuilles entre décembre et février-mars alors que le *Terminalia superba* (et vraisemblablement quelques autres) offre les mêmes manifestations en juillet-août, deuxième saison froide de l'année, et débourent en novembre.

Il nous semble enfin possible que certaines espèces répondent au stimulus de tous les minima annuels de température (*Tarrietia* par exemple).

Quant au photopériodisme nous ne pouvons que rappeler que son action ne semble pas encore prouvée malgré certaines indications apparentes.

La température, la pluviométrie et le déficit de saturation sont-ils interdépendants ?

A ce niveau de nos constatations, une question mérite d'être posée : les trois facteurs climatiques paraissant en cause, pluviométrie, température, déficit de saturation ne sont-ils pas interdépendants, car dans l'affirmative le problème se simplifierait ?

Reprenons à ce titre les remarquables analyses qu'A. AUBREVILLE a données des climats d'Afrique tropicale.

Pluviométrie/Température : ... « la chaleur étant la cause initiale la plus importante de la production des pluies tropicales il en résulte que le régime des pluies est l'effet direct des variations annuelles de la chaleur et de celles corrélatives, de

la température. Dans la zone équatoriale, aux deux maxima annuels de chaleur et de températures doivent donc correspondre deux maxima de pluies. Vers la latitude des tropiques comme il n'y a plus qu'un seul maximum de la température, il ne doit plus y avoir qu'un seul maximum de pluies. On peut dire que dans la zone intertropicale les pluies accompagnent le soleil dans sa marche apparente à travers les deux hémisphères, c'est-à-dire que les pluies tropicales sont des pluies d'été ».

D'autre part : ... « d'une façon générale la nébulosité est en rapport avec la pluviosité. Pendant la saison pluvieuse elle est très grande ; au contraire en saison sèche le ciel est souvent très découvert. Elle a une très grande répercussion sur la température, car un plafond nuageux continu et dense absorbe et réfléchit vers l'espace une proportion très importante des radiations solaires. C'est la forte nébulosité de la saison des grandes pluies qui est la cause principale du minimum de température souvent constaté vers l'époque du maximum de pluviosité en place d'un maximum théorique ».

Ces deux commentaires sur les relations « pluviométrie/température » expliquent parfaitement l'existence dans les zones ombrophiles du Cameroun et de Côte-d'Ivoire de deux saisons des pluies qui sont aussi les saisons chaudes (mars à juin et septembre à novembre), alors que pendant les deux autres saisons le déficit de pluviométrie coïncide avec le déficit de température : ce sont les saisons sèches (décembre à février et juillet-août). Par contre en zone semi-décidue et en zone soudano-sahélienne il n'y a plus qu'un seul maximum de température qui n'entraîne qu'un seul maximum de pluies (de mars à octobre ou de mai à octobre) ; pendant la saison sèche, comme on est en hiver, la température moyenne est plus faible mais, la nébulosité étant nulle, la radiation augmente ainsi que la température de l'air pendant le jour, alors que les pertes considérables par rayonnement nocturne accentuent les minima mensuels de température ; et il faut attendre les mois d'avril-mai pour voir remonter la température minimum au fur et à mesure que le soleil remonte sur l'horizon. Ceci explique bien pourquoi dans ces zones la moyenne mensuelle des températures minimales (T_m) diminue dès l'installation de la saison sèche par suite des pertes par rayonnement nocturne et de la faible hauteur du soleil (hiver) et que cette T_m augmente bien avant la fin de la saison sèche (avril-mai) ce qui entraîne un réchauffement général et pourrait entraîner une réactivation de la végétation.

En conclusion entre pluviométrie et température existe une interaction réciproque surtout remarquable en zone ombrophile.

Pluviométrie/Déficit de saturation : Il est de toute évidence qu'une forte pluviométrie charge l'air en humidité et de ce fait diminue le déficit de saturation. Mais ce qui est plus important c'est

que l'arrivée du front de mousson de la saison des pluies est précédée sur plusieurs centaines de kilomètres par une masse d'air chargée d'humidité qui entraîne plusieurs semaines avant l'arrivée des pluies une chute du déficit de saturation : c'est ce que nous avons déjà noté en zone soudano-sahélienne, et qui de ce fait n'a rien de mystérieux. Il est bien connu d'ailleurs dans ces régions que si les pluies tardent par suite d'une diminution de la vitesse d'avancement du front de mousson, les jeunes pousses et les bourgeons grillent et sèchent, victimes d'un débouillage trop précipité.

CONCLUSIONS PROVISOIRES

Il se dégage essentiellement des synthèses précédentes l'idée que s'il est impossible de substituer un seul facteur aux trois que nous croyons en cause, par contre sur le plan biologique ils agissent tous les trois dans le même sens, celui d'offrir le maximum de conditions favorables au démarrage et à l'arrêt de la végétation. En effet, dans tous les cas où nous avons pu observer des rythmes réguliers d'accroissement, on peut noter :

- | | | |
|--|---|---|
| <ul style="list-style-type: none"> • pour le débouillage et le début de l'accroissement | } | <ul style="list-style-type: none"> • la Pluie (P) vient de reprendre ou est suffisante (forêt ombrophile) • le déficit de saturation (ΔI) diminue • la moyenne des températures minimales (T_m) augmente |
| <ul style="list-style-type: none"> • pour la défoliation et la fin de l'accroissement | } | <ul style="list-style-type: none"> • la Pluie (P) s'arrête ou diminue (forêt ombrophile) • le déficit de saturation (ΔI) augmente • la moyenne des températures minimales (T_m) diminue |

ce qui correspond bien aux exigences biologiques des végétaux, puisque la formation de bourgeons, de rameaux et de tissus jeunes ne peut qu'être favorisée par une pluviométrie abondante, une transpiration réduite et une température suffisante, alors que la défoliation et l'arrêt de végétation seront favorisés par un déficit hydrique, une transpiration accélérée et une température basse qui déclenche la dormance.

Du fait que ces trois facteurs climatiques agissent toujours dans le même sens et sont interdépendants, il est bien difficile de prouver que l'un ou deux des trois est déterminant ; malgré tout, l'examen de quelques cas particuliers nous a fait envisager que la T_m pourrait être finalement seule en cause.

Dans l'affirmative il nous faudrait admettre que le débouillage ne pourrait avoir lieu qu'au-dessus d'une T_m et que la mise en dormance suivie d'une défoliation plus ou moins partielle interviendrait dès que la T_m tomberait au-dessous d'une certaine valeur.

Loin de nous la prétention de donner une expli-

Donc, d'une façon très générale, la pluviométrie et le déficit de saturation varient en sens contraire.

Température/Déficit de saturation : Nous sommes là sous la simple dépendance d'une loi physique : l'humidité de l'air restant constante, le déficit de saturation augmentera en même temps que la température de la station. Mais dans la pratique cette relation est de peu d'intérêt.

En résumé il existe bien une interdépendance entre ces trois facteurs climatiques, dont il faudra tenir compte dans l'interprétation des résultats.

cation complète et satisfaisante à un problème d'une complexité extrême dont nous nous contentons de fournir quelques bases et quelques données d'environnement écologique. Toutefois il nous semble difficile d'admettre certaines explications selon lesquelles la dormance est automatiquement levée lorsqu'une certaine « dose » de froid ou de dessiccation a été appliquée à l'arbre durant la saison défavorable ; en effet, nous nous référerons à deux exemples précis :

- le Teck (*Teclona grandis*) est planté en Afrique dans les zones soudaniennes et de forêt semi-décidue. Examinons son comportement dans trois stations où nous avons installé un dispositif de recherche :

Au Sénégal (Ziguinchor), il arrête sa croissance en octobre-novembre (alors qu'il pleut encore abondamment en octobre), perd ses feuilles en décembre lorsque la T_m baisse brutalement, débouille en avril lorsque la T_m remonte brusquement et que le ΔI diminue, et commence sa croissance en diamètre en juin avec les pluies.

En Haute Côte-d'Ivoire (Bouaké), il arrête sa croissance en novembre, perd ses feuilles en décembre-janvier, débouille en mars et reprend sa croissance en avril.

Dans le Bas-Dahomey (Djigbé), il arrête sa croissance en novembre-décembre, perd ses feuilles en décembre-janvier, débouille en mars et reprend sa croissance en avril.

Ainsi la « période défoliée » dure quatre mois à Ziguinchor, trois mois en Côte-d'Ivoire et deux mois et demi, trois mois au Bas-Dahomey, alors que l'arrêt de croissance s'étend sur sept mois à Ziguinchor, cinq mois en Côte-d'Ivoire et quatre-cinq mois au Dahomey. Dans de telles conditions comment pourrait-on admettre que la « levée de dormance » soit due à une « certaine dose » d'un facteur climatique, car la durée et l'intensité de la sécheresse vont en décroissant entre les trois stations, et nous avons affaire à un matériel génétique tellement divers que l'influence d'éco-types ne peut manifestement pas intervenir.

Notons, par contre, que tous ces phénomènes

correspondent parfaitement à la variation des trois phénomènes climatiques déjà mis en cause (Tm, Af et P).

• *Terminalia superba* qui existe au Congo-Brazzaville, au Cameroun et en Côte-d'Ivoire y présente les manifestations suivantes :

A Pointe-Noire (Congo), il arrête sa croissance fin mai, se défeuille en juin, se refeuille en octobre et reprend sa croissance en novembre.

A Kribi (Cameroun), il stoppe sa croissance fin juin, se défeuille en août, se refeuille en décembre et reprend sa croissance en janvier.

A Bouaké (Côte d'Ivoire) il s'arrête de croître en novembre, se défeuille en décembre, débouresse en mars et reprend sa croissance en avril.

Sa « période défeuillée » dure de la sorte respectivement quatre mois, trois mois et demi et trois mois et son arrêt de croissance six-sept mois, quatre-cinq mois et six mois. Ces observations nous entraînent à poser les mêmes questions que pour le Teck :

N'est-il pas plus raisonnable d'admettre à ces niveaux de nos connaissances que la « dormance » est produite par la conjugaison de trois facteurs défavorables :

- diminution brusque de la température (Tm^h),
- diminution brusque du ravitaillement en eau du sol (P^h),
- diminution brusque du ravitaillement en eau de l'air (Af^h),

qui constituent la base même de la vie des plantes et que cette « dormance » est levée dès que la Tm et le Af redeviennent acceptables pour le végétal, suivis ou accompagnés par la pluviométrie.

Dès que la « dormance » est levée, le débouillage entraîne la formation d'auxines qui déclenchent et

activent le fonctionnement de l'assise cambiale jusqu'à ce que leur stock soit épuisé ; cet épuisement ne correspond pas toujours avec la période de chute des feuilles, ce qui expliquerait la discordance fréquente entre l'arrêt de croissance et la défoliation.

En forêt ombrophile, on ne peut vraiment noter que le débouillage des arbres en général à feuilles persistantes : s'il se produit une fois par an (Okoumé) un rythme de croissance régulier s'installe ; s'il se produit plusieurs fois (*Tarrietia utilis*) les rythmes deviennent fractionnés et mal discernables.

Nous pensons bien évidemment qu'une telle hypothèse cache des faits beaucoup plus complexes et qu'elle n'est qu'une première approche du problème.

Ne négligeons pas enfin les espèces à rythme pour le moment inexplicable.

- Les espèces à rythme irrégulier ou indiscernable (*Khaya*, *Pycnanthus*, *Canarium*).
- Les espèces à rythme très régulier mais en opposition complète avec les manifestations climatiques tel l'*Acacia albida* qui est en feuille et en croissance en saison sèche, c'est-à-dire à contre-saison.

Nous ne pouvons qu'admettre pour le moment que ces espèces obéissent à des rythmes endogènes.

Nous pensons que l'ensemble d'un tel problème particulièrement vaste et important sur le plan scientifique et pratique mériterait d'être abordé par de nombreux Chercheurs.

R. CATINOT
28 janvier 1970.

BIBLIOGRAPHIE

A AUBREVILLE. — Climats. Forêts. Désertification de l'Afrique Tropicale.
P.L. GIFFARD. — Etude de l'accroissement saisonnier du Teck en Casamance.
Document C. T. F. T. — SÉNÉGAL 1969.
Cl. JACQUIOT. — Contribution à l'étude des facteurs déterminant le cycle d'activité du Cambium chez quelques arbres forestiers.
Revue Forestière Française n° 11 — Novembre 1950.
A MARIAUX. — Les cernes dans les bois tropicaux africains — Nature et périodicité.
Bois et Forêts des Tropiques n° 113-114 - 1967.
La périodicité des cernes dans le bois de Limba (*Terminalia superba*).

Bois et Forêts des Tropiques n° 128 — Novembre. Décembre 1969.
G. MOREL. — Physiologie du cambium.
Bulletin de la Société Botanique de France — Mémoires — 1960.
D. MULLER et Jørgen NIELSEN. — Production brute, pertes par respiration et production nette dans la forêt ombrophile tropicale.
Det forstlige Forsøgsvoesen i Danmark, beretning nr. 225 — Vol. XXIX page 60-160 — 1965.
E. N'JOKU. — Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria.
Forest Research Conference — Janvier 1960.

