

Phénologie d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* dans le parc national de Bou Hedma en Tunisie, effet du site sur les phénophases de l'espèce

Wahbi JAOUADI¹
Lamia HAMROUNI¹
Mohamed Larbi KHOUJA¹

¹ Institut national de recherches
en génie rural, eaux et forêts (Inrgref)
de Tunis
Laboratoire d'écologie et amélioration
sylvo-pastorale
Rue Hédi Karray
BP 10, Ariana, 2080
Tunisie



Beau spécimen d'*Acacia tortilis* en Mauritanie.
Photo C. Cossalter, © Cirad.

RÉSUMÉ

PHÉNOLOGIE D'*ACACIA TORTILIS* SUBSP. *RADDIANA* DANS LE PARC NATIONAL DE BOU HEDMA EN TUNISIE, EFFET DU SITE SUR LES PHÉNOPHASES DE L'ESPÈCE

Acacia tortilis subsp. *raddiana* est une espèce qui colonisait des milliers d'hectares dans le Centre et le Sud de la Tunisie. Actuellement, cette espèce se trouve en état de peuplement uniquement dans la zone du Bled Talah (parc national de Bou Hedma) ; elle est d'une grande valeur écologique et sa régénération naturelle est très lente. Afin de caractériser la variabilité des phénophases de ce taxon, des observations relatives à la phénologie de cette espèce ont été réalisées dans les trois zones du parc au cours de trois années successives. Les phases de floraison et de fructification se déroulent en période sèche. L'espèce semble suivre ainsi un cycle à caractère tropical. L'observation des arbres sous ses différents états phénologiques (feuillaison, floraison ou fructification) révèle une forte variation inter-site et intra-site. La précocité révélée pour le peuplement de la zone II (Belkhir) par rapport à celle de la zone I (Bou Hedma) et la zone III (Haddej) peut s'expliquer par des différences de caractéristiques édaphiques. En effet, le site de Belkhir est un glaciaire calcaire exposé au Sud-Est, celui de Haddej est localisé dans une cuvette à sol sablo-limoneux, alors que le site de Bou Hedma est localisé en zone d'épandage et dans des oueds de piedmont et par conséquent en situation plus fraîche. Les différences observées au sein d'un même site peuvent s'expliquer par la variabilité individuelle au sein du peuplement, liée étroitement aux caractéristiques génétiques des arbres. Toutefois, il faut préciser qu'une des caractéristiques essentielles du cycle de vie d'*Acacia tortilis* en Tunisie est son indépendance vis-à-vis des précipitations et donc de la réserve hydrique du sol. L'étude de la phénologie florale à travers les différentes zones du parc a permis de montrer l'existence de variations de rythme, d'intensité et de diversité inter-sites et intra-sites. Cependant, l'accent devrait être mis sur l'aspect quantitatif de la floraison et de la fructification en vue d'une meilleure appréciation du statut phénologique de cet arbre.

Mots-clés : *Acacia tortilis*, floraison, fructification, variabilité des phénophases, phénologie, Tunisie.

ABSTRACT

PHENOLOGY OF *ACACIA TORTILIS* SUBSP. *RADDIANA* IN TUNISIA'S BOU HEDMA NATIONAL PARK: SITE EFFECTS ON PHENOPHASES

Acacia tortilis subsp. *raddiana*, a slow-regenerating species with high ecological value, was previously common across thousands of hectares in Central and South Tunisia, but is now only found as a true population in the Bled Talah zone (Bou Hedma national park). In order to characterise the variability of phenophases in this taxon, phenological observations of the species were conducted in all three national park zones over three successive years. Blossoming and fruiting occur during the dry season, indicating that the species cycle is of a tropical nature. Observations of the trees at different phenological stages (leafing, blossoming and fruiting) show high inter-site and intra-site variation. The earlier appearance of these phases in the zone II population (Belkhir) compared to zone I (Bou Hedma) and zone III (Haddej) may be due to different edaphic characteristics: the Belkhir site is a south-east facing limestone glaciaire, the Haddej site is in a hollow of sandy loam, while Bou Hedma is in a foothill zone with detritic-colluvial deposits spread by wadis and is therefore cooler than the other sites. The differences observed within the same site may be accounted for by individual variability within the population, closely linked to the genetic characteristics of the trees. However, it must be pointed out that one of the fundamental characteristics of the *Acacia tortilis* life cycle in Tunisia is that it is not dependent on precipitation or, therefore, on soil moisture reserves. This phenological study covering the different zones of the national park has shown inter- and intra-site variations in rhythm, intensity and diversity; however, the phenological status of the tree would be better assessed with a greater emphasis on quantitative aspects of blossoming and fruiting.

Keywords: *Acacia tortilis*, blossoming, fruiting, phenophase variability, phenology, Tunisia.

RESUMEN

FENOLOGÍA DE *ACACIA TORTILIS* SUBSP. *RADDIANA* EN EL PARQUE NACIONAL DE BOU HEDMA EN TÚNEZ, EFECTO DEL SITIO EN LAS FENOFASES DE LA ESPECIE

Acacia tortilis subsp. *raddiana* es una especie que colonizaba miles de hectáreas en el centro y sur de Túnez. Actualmente sólo subsisten rodales de esta especie en la zona de Bled Talah (Parque Nacional de Bou Hedma). Esta especie tiene un gran valor ecológico y su regeneración natural es muy lenta. Con el fin de caracterizar la variabilidad de las fenofases de este taxón, se llevaron a cabo observaciones sobre la fenología de esta especie en las tres zonas del parque durante tres años seguidos. Las fases de floración y fructificación se desarrollan en la temporada seca, por lo que esta especie parece seguir un ciclo de carácter tropical. La observación de los árboles en sus diferentes estadios fenológicos (foliación, floración y fructificación) revela una alta variación entre y dentro de los sitios. La precocidad evidenciada en el rodal de la zona II (Belkhir) con relación a la de la zona I (Bou Hedma) y la de la zona III (Haddej) puede explicarse por diferentes características edáficas. En efecto, el sitio de Belkhir es un glaciaire calizo expuesto al Sudeste, el de Haddej se ubica en una hondonada con suelo arenoso limoso y el de Bou Hedma se encuentra en una zona de depósito aluvial y wadis de piedemonte y, por ello, en una ubicación más fresca. Las diferencias observadas dentro de un mismo sitio pueden explicarse por la variabilidad individual dentro del rodal, estrechamente vinculada a las características genéticas de los árboles. No obstante, cabe señalar que una de las características esenciales del ciclo de vida de *Acacia tortilis* en Túnez es su independencia respecto de las precipitaciones y, por ende, de la reserva hídrica del suelo. El estudio de la fenología floral a través de las distintas zonas del parque permitió demostrar la existencia de variaciones de ritmo, intensidad y diversidad entre y dentro de los sitios. Sin embargo, se debería hacer especial hincapié en el aspecto cuantitativo de la floración y de la fructificación para lograr una mejor apreciación del estado fenológico de este árbol.

Palabras clave: *Acacia tortilis*, floración, fructificación, variabilidad de fenofases, fenología, Túnez.

Introduction

L'étude du cycle biologique d'une espèce végétale xéro-ophile contribue non seulement à mieux décrire l'espèce mais aussi à valoriser ses potentialités pastorales ainsi que ses aptitudes à supporter la contrainte hydrique (ABDALLAH *et al.*, 1999). La présente étude comparative menée conjointement dans trois zones du parc national de Bou Hedma en Tunisie concerne *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, mimosacées ligneuse arborée à usages multiples (fourrage d'appoint, arbre de couverture, amélioration de la fertilité du sol). Peu de travaux ont été consacrés à l'étude détaillée du cycle biologique de ce taxon. Les guides et monographies réalisés pour les diverses espèces d'acacia (ROSS, 1979 ; MILTON, 1987) ne fournissent que des informations fragmentaires à propos de leur cycle biologique. AUBRÉVILLE (1950) puis HALEVEY et ORSHAN (1973) ont donné des indications sommaires, situant l'apparition des premières feuilles juste avant les premières pluies. HALEVEY et ORSHAN (1973) rapportent que dans les déserts du Sinaï et du Néguev, et contrairement au Sahel africain d'où elle serait originaire, le cycle biologique de cette espèce n'est pas en harmonie avec les conditions climatiques. Le présent travail a pour objectif de quantifier et caractériser la variabilité des phénophases de ce taxon en relation avec les conditions climatiques très contrastées de la région.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Considérant l'étroite répartition géographique d'*Acacia tortilis* en zone aride de la Tunisie (Bled Talh), notre choix a porté sur le suivi de la phénologie de l'espèce dans son groupement d'origine, à savoir le parc national de Bou Hedma (9° 38' N, 34° 30' E) dans les trois zones de protection intégrale (tableau I) qui constituent le parc : zone de Bou Hedma (zone I) située autour du Borj Bou Hedma sur un sol gypseux, zone de Haddej (zone II) située dans la portion dite de réserve Haddej du parc national du Bou Hedma sur un sol calcaire et site de Belkhir (zone III) implanté un peu plus au Sud sur un sol peu évolué d'apport hydrique. Les trois sites sont sous climat méditerranéen aride inférieur (100 à 200 mm de pluviosité annuelle) à hiver froid à doux, avec substrat édaphique limono-argileux profond. La végétation est une pseudo-savane (LE HOUÉROU, 1969) dominée par *Acacia tortilis* en association avec un cortège d'espèces de graminées comme *Cenchrus ciliaris*, *Digitaria commutata*, *Salvia verbenaca*...

Méthodes de suivi et d'échantillonnage

Le principe du suivi phénologique est de déterminer, pour un site donné, le déroulement temporel moyen de développement (apparition, épanouissement, déclin) des individus par des observations à différentes dates, concernant particulièrement le développement d'organes tels que feuilles, fleurs et fruits.

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

Les parcelles d'étude se situent dans les trois zones de protection intégrale du parc national de Bou Hedma (figure 1), elles sont protégées par une clôture et sont considérées comme non perturbées pendant la durée de l'étude. Dans notre cas, un échantillonnage systématique a été réalisé à partir de l'établissement de la répartition des peuplements des différentes stations. Une parcelle de 50 individus par zone de protection intégrale a été choisie. En effet, le choix d'effectif élevé permet de collecter le maximum d'informations et de compenser la variabilité individuelle élevée (GROUZIS, 1993).

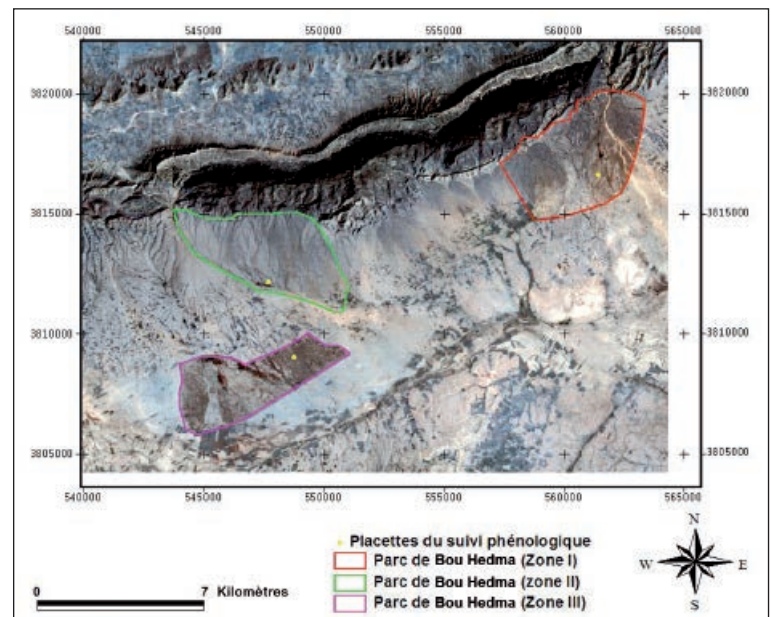


Figure 1.
Localisation des placettes échantillonnées pour le suivi phénologique.

Tableau I.
Caractéristiques des placettes échantillonnées dans les trois zones de protection intégrale du parc national de Bou Hedma pour le suivi phénologique.

Parc national de Bou Hedma	Parcelle	Altitude (m)	Type du sol	Profondeur du sol (cm)	Pente (%)
Zone de protection intégrale I	Parcelle 1	75	Sol gypseux	Sol peu profond (30-60)	3
Zone de protection intégrale II	Parcelle 2	110	Calcaire	Sol très peu profond (10-30)	10
Zone de protection intégrale III	Parcelle 3	90	Sol peu évolué d'apport hydrique	Sol profond (90-120)	3

Alternance des différentes phénophases

Les observations ont été effectuées en moyenne tous les 15 jours en saison estivale et tous les mois en saison hivernale durant une année d'observation. Pour la caractérisation phénologique, les stades repères retenus sont ceux proposés par GROUZIS et SICOT (1980).

Pour la phase de feuillaison :

- V1 : gonflement des bourgeons, pas de feuilles développées ;
- V2 : bourgeons foliaires + feuilles épanouies (plus de 10 % et moins de 50 % des rameaux de l'individu) ;
- V3 : feuilles en majorité épanouies ;
- V4 : feuilles vertes + feuilles sèches ou ayant changé de couleur (plus de 10 % et moins de 50 %) ;
- V5 : plus de 50 % des rameaux de l'individu ont des feuilles sèches ; chute des feuilles.

Pour la phase de floraison :

- f1 : bourgeons floraux uniquement ;
- f2 : bourgeons floraux et fleurs épanouies (plus de 10 % et moins de 50 %) ;
- f3 : plus de 50 % des rameaux portent des fleurs épanouies ;
- f4 : fleurs épanouies + fleurs sèches (plus de 10 % et moins de 50 %) ;
- f5 : fleurs sèches en majorité ; chute des pièces florales.

Pour la phase de fructification :

- F1 : nouaison ;
- F2 : phase d'évolution des fruits jusqu'à leur taille normale ;
- F3 : maturité des fruits ;
- F4 : fruit mûr + début de dissémination (ouverture des gousses, ou chute des fruits) ;
- F5 : fruit entièrement sec et chute.

Le spectre phénologique est construit par calcul, pour chaque date d'observation des fréquences au sein de la population, des individus en phase de feuillaison (V %), de floraison (f %) et de fructification (F %) (GROUZIS et SICOT, 1980). La relation est la suivante :

$$P(\%) = \frac{n_i}{N} 100$$

Avec P (%) : pourcentage d'individus du site présents aux diverses phases de feuillaison, de floraison ou de fructification ; n_i : nombre d'individus présentant un stade phénologique donné ; N : nombre total d'individus (effectif de la population).

La fréquence des stades phénologiques est calculée à chaque observation.

Une phase de développement est considérée comme atteinte pour un individu lorsqu'il présente l'un des trois stades suivants : 2, 3 et 4. Les stades 1 et 5 marquent respectivement l'installation et la fin des phases. L'indice 0 est utilisé pour caractériser l'absence d'une phase.

Les paramètres examinés sont les pourcentages des arbres en floraison (nulle : 0 % ; faible : 1-20 % ; moyenne : 20-60 % ; intense > 60 %), en feuillaison (moyenne < 50 % ; intense > 50 %) et en fructification (nulle : 0 % ; faible : 1-20 % ; moyenne : 20-60 % ; intense > 60 %).

Les données ont été analysées statistiquement par un logiciel XLstat à travers une analyse des composantes principales (Acp).

Résultats

Évolution de la phénologie au parc de Bou Hedma

L'évaluation de la croissance de l'espèce, effectuée sur la base du débourrement des bourgeons végétatifs, reflète la vitesse de croissance végétative de l'espèce (ZAAFOURI, 1993). Elle permet aussi de préciser les différentes phases d'activité biologique de la plante (CHAIEB, 1989). Le suivi du débourrement des rameaux (figure 2) a permis d'apprécier la période de démarrage de la croissance végétative. Celle-ci a lieu vers le début du mois d'avril pour la parcelle de la zone II (Belkhir) et durant la deuxième décennie du mois de mai pour la parcelle de la zone I (Bou Hedma) et la parcelle de la zone III (Haddej). Pour connaître avec précision l'effet des facteurs climatiques sur le démarrage de chacune des phénophases, des enregistrements ont été réalisés pendant l'année 2007 (figure 3). Sous ces conditions climatiques, *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* présente en général une phase végétative active concentrée sur la saison sèche (entre les mois de juin et décembre). En hiver, cette espèce

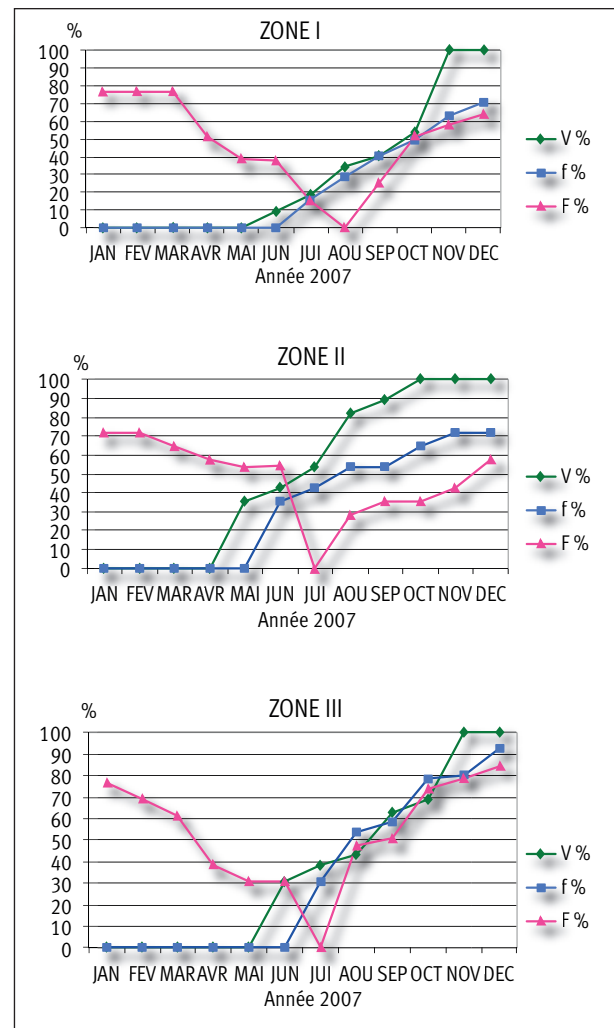


Figure 2.

Spectre phénologique d'*Acacia raddiana* dans les trois zones du parc national de Bou Hedma (V : feuillaison ; f : floraison ; F : fructification).

présente un arrêt de croissance. Cet arrêt correspond en principe à la période des basses températures et des faibles intensités lumineuses. Le débourrement foliaire en saison estivale montre que la mise en place des feuilles et des fleurs est indépendante de la disponibilité en eau dans les horizons de surface du sol. D'après la figure 3, les phases de feuillaison et de floraison dépendent de la température, de l'humidité et des heures d'insolation car l'augmentation de ces paramètres permet le déclenchement de la feuillaison et de la floraison. Par ailleurs, la phénologie ne dépend pas directement de la pluviométrie et du nombre de jours pluvieux. En revanche, il est possible d'affirmer que la vitesse du vent influe directement sur la chute des gousses, et il peut provoquer la chute précoce des gousses immatures. La précocité de la floraison révélée pour la population de la parcelle de la zone II par rapport à celle des zones I et III peut s'expliquer par des différences d'exposition, de texture du sol et d'altitude (tableau I). La parcelle de la zone II est un glacis calcaire exposé au Sud-Est avec une pente de 10 % et une altitude de 110 m, et par conséquent en situation plus favorable pour le démarrage précoce de la phénologie. La parcelle de la zone II est située sur le sol le moins profond par rapport aux parcelles des zones I et III, ce qui explique que la profondeur du sol n'a pas d'effet significatif sur la précocité de la phénologie.

Variation intra-population

La floraison s'étale sur les mois de juillet et d'août chez la grande majorité des individus. Des débuts de floraison tardive ont été observés jusqu'au mois de septembre. C'est surtout au niveau des plaines de Bou Hedma que le plus de floraisons tardives ont été enregistrées. Les intervalles d'apparition de la floraison varient d'une à quatre semaines. Par ailleurs, un très grand nombre d'avortements chez certains arbres a été observé : les fruits ont tous chuté deux semaines après leur formation. La chute partielle de feuilles a été remarquée suivant les années, mais il y a des individus qui portent l'essentiel de leurs feuilles pendant les observations.

Chronologie des différentes phénophases

Pour cerner la phénologie d'*Acacia tortilis* et compte tenu de l'étroite relation entre l'échelle d'observation et l'application des résultats expérimentaux, les observations de la chronologie des différentes phénophases ont été illustrées dans la figure 4. Au sein de la parcelle de la zone I et de la parcelle de la zone II, la feuillaison débute au mois de juin, la période de floraison se déroule à la troisième décennie du mois de juin. La fructification a démarré vers la fin du mois de septembre. Dans la parcelle de la zone III, la phase de feuillaison a débuté au mois de mai, la phase de

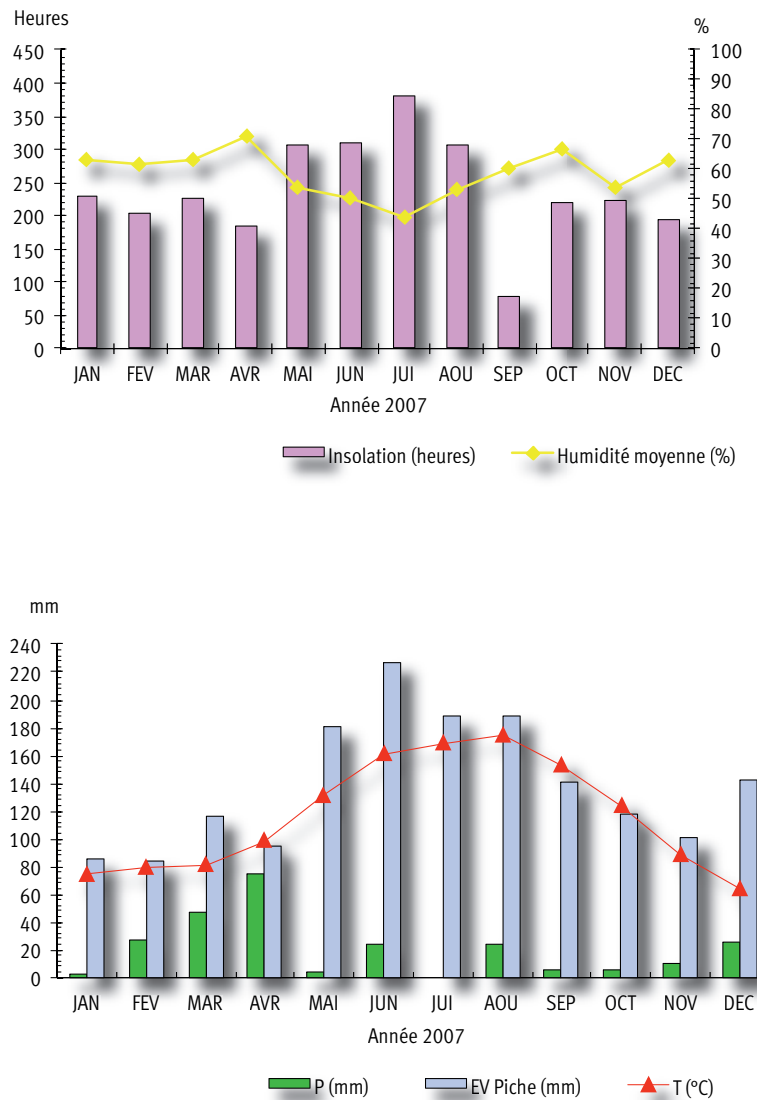


Figure 3.

Variations de certains facteurs climatiques (P : pluviométrie ; EV : évaporation ; T : température ; année 2007).

floraison a eu lieu à la fin du mois de mai. La fructification a débuté vers la deuxième décennie de septembre. Entre les individus d'une même population, le décalage entre les différentes phénophases peut atteindre un mois. La population de la parcelle de la zone III se caractérise, par rapport à celle de la parcelle des zones I et II, par une certaine précocité des phénophases. Les observations sur le terrain concernent particulièrement le développement d'organes tels que les feuilles, les fleurs et les fruits (figure 5). Durant la majeure partie de l'année, les individus d'*Acacia tortilis* se trouvent couverts de feuilles. L'espèce ne s'observe généralement pas sans feuillage, exception faite pour quelques pieds ayant subi l'attaque parasitaire (ABDALLAH *et al.*, 1999), ou après une sécheresse intense et prolongée. Il s'agit donc d'une espèce à feuillage marcescent.

Stade phénologique	Mois (Année 2007)																							
	Station I				Station II				Station III															
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Débourrement des bourgeons végétatifs																								
Formation des pousses feuillues																								
Croissance des rameaux feuillus																								
Débourrement des bourgeons floraux																								
Pleine floraison																								
Nouaison des fruits																								
Formation des gousses																								
Arrêt de croissance des gousses																								
Maturation des gousses																								
Déhiscence des gousses																								

Figure 4.
Stades phénologiques d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*
dans le parc national de Bou Hedma (2007).



Figure 5.
Les différents stades phénologiques d'*Acacia tortilis*
dans le parc de Bou Hedma (2007).

Analyse des composantes principales

L'analyse des composantes principales de dix paramètres étudiés (Naf 0 %, Naf 0-20 %, Naf 20-60 %, Naf > 60 %, Nafe < 50 %, Nafe > 50 %, NaF 0 %, NaF 0-20 %, NaF 20-60 % et NaF > 60 %) pour les 150 individus durant l'année 2007 montre que les deux premiers axes explicitent 77 % de la variabilité totale (figure 6).

L'axe 1 absorbe 46 % de l'inertie totale, il est défini positivement par la floraison intense, la feuillaison intense et la fructification intense. L'axe 2 absorbe 31 % de la variation totale, il est défini positivement par la floraison nulle, la feuillaison moyenne et la fructification nulle. Les autres paramètres contribuent faiblement.

Il existe des corrélations significatives entre la fructification forte et la floraison forte (0,971), entre la fructification forte et la feuillaison forte (0,800) et entre la fructification moyenne et la floraison moyenne (0,809) (tableau II).

L'Acp montre une large répartition des paramètres phénologiques, qui reflète une grande hétérogénéité locale entre les phénophases des populations.

Discussion

La précocité de la phénologie révélée pour la population de la zone III (Belkhir) par rapport aux autres zones peut s'expliquer par des différences de caractéristiques édaphiques, car la zone III est un glaciaire calcaire exposé au Sud-Est et par conséquent en situation plus fraîche. Ces résultats obtenus corroborent ceux de DIOUF et ZAËFOURI (2003). Toutefois, il faut préciser qu'une des caractéristiques essentielles du cycle de vie d'*Acacia tortilis* en Tunisie est son indépendance vis-à-vis des précipitations et donc de la dynamique de la réserve hydrique du sol. Ces résultats obtenus corroborent ceux de DIOUF et ZAËFOURI (2003), ABDALLAH *et al.* (1996, 1999), contrairement à GROUZIS

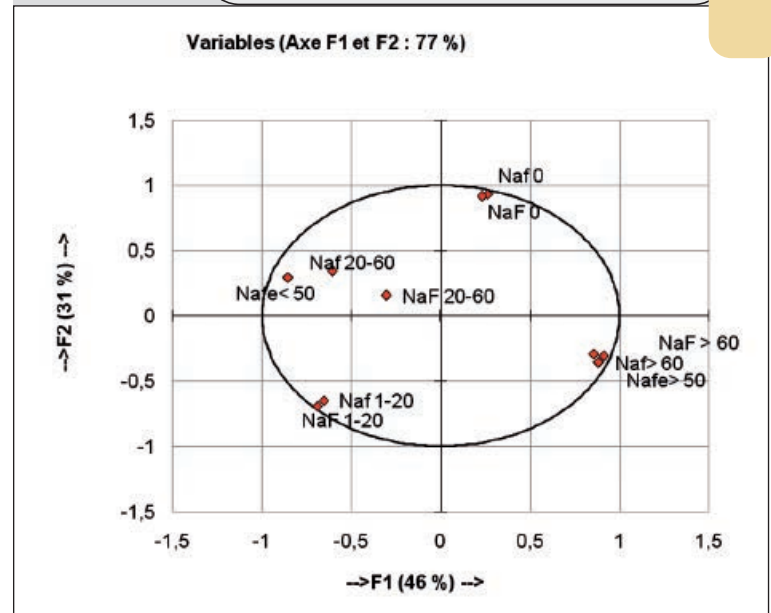


Figure 6.

Analyse en composante principale : répartition des paramètres sur le plan défini par les axes 1 et 2. Nombre d'arbres en floraison nulle : Naf 0 ; nombre d'arbres en floraison faible : Naf 1-20 % ; nombre d'arbres en floraison moyenne : Naf 20-60 % ; nombre d'arbres en floraison intense : Naf > 60 % ; nombre d'arbres en feuillaison moyenne : Nafe < 50 % ; nombre d'arbres en feuillaison intense : Nafe > 50 % ; nombre d'arbres en fructification nulle : NaF 0 % ; nombre d'arbres en fructification faible : NaF 1-20 % ; nombre d'arbres en fructification moyenne : NaF 20-60 % ; nombre d'arbres en fructification intense : NaF > 60 %.

et SICOT (1980), qui ont révélé un effet prépondérant de la pluviométrie sur le déterminisme des phases phénologiques de certains ligneux sahéliens. *Acacia tortilis* se caractérise par une floraison assez étalée dans le temps. En effet et au sein de la même population, ce stade semble être variable d'une station à

Tableau II.

Matrice des coefficients de corrélation entre les différentes variables analysées.

Variable	Naf 0 %	Naf 1-20 %	Naf 20-60 %	Naf > 60 %	Nafe < 50 %	Nafe > 50 %	NaF 0 %	NaF 0-20 %	NaF 20-60 %	NaF > 60 %
Naf 0 %	1,0	-0,753	0,029	-0,116	0,102	-0,102	0,933	-0,783	-0,112	-0,063
Naf 1-20 %		1,0	-0,006	-0,439	0,375	-0,375	-0,624	0,879	-0,120	-0,441
Naf 20-60 %			1,0	-0,610	0,412	0,412	0,023	0,154	0,809	-0,646
Naf > 60 %				1,0	-0,793	0,793	-0,201	-0,359	-0,221	0,971
Nafe < 50 %					1,0	-1,000	0,074	0,400	0,106	-0,800
Nafe > 50 %						1,0	-0,074	-0,400	-0,106	0,800
NaF 0 %							1,0	-0,797	-0,141	-0,127
NaF 1-20 %								1,0	0,004	-0,436
NaF 20-60 %									1,0	-0,249
NaF > 60 %										1,0

Nombre d'arbres en floraison nulle : Naf 0 ; nombre d'arbres en floraison faible : Naf 1-20 % ; nombre d'arbres en floraison moyenne : Naf 20-60 % ; nombre d'arbres en floraison intense : Naf > 60 % ; nombre d'arbres en feuillaison moyenne : Nafe < 50 % ; nombre d'arbres en feuillaison intense : Nafe > 50 % ; nombre d'arbres en fructification nulle : NaF 0 % ; nombre d'arbres en fructification faible : NaF 1-20 % ; nombre d'arbres en fructification moyenne : NaF 20-60 % ; nombre d'arbres en fructification intense : NaF > 60 %.
En gras : valeurs significatives au seuil $\alpha = 0,05$ (test bilatéral).

une autre et même d'un individu à un autre. Ces résultats confirment ceux de DEPOMMIER (1998) et MARIE-ALAIN *et al.* (2005) dans une étude phénologique de *Faidherbia alba*. Toutefois, un décalage peut souvent avoir lieu même au sein de la même population. Ce décalage pourrait survenir suite aux fluctuations des facteurs climatiques et édaphiques (GROUZIS, 1991). Le développement des gousses dans les zones du parc débute vers le mois de novembre jusqu'au mois de juin. À cette époque, elles prennent leur structure et leur taille définitives. Leur maturité débute en revanche à la fin du mois de juillet et s'étale jusqu'à la fin du mois d'août, époque du début de leur chute. Ainsi, le déroulement des différentes phénophases, en particulier la feuillaison et la floraison, se réalise en saison estivale particulièrement sèche. Pendant cette saison, les réserves hydriques peuvent être à leur niveau minimum. L'enracinement profond de cette essence forestière permettrait l'accès à la nappe phréatique. Dans ce sens, Do *et al.* (1998) notent une contribution majeure du pivot racinaire à l'alimentation hydrique lorsque les réserves hydriques de surface sont épuisées. Cette hypothèse du prélèvement hydrique profond d'*Acacia tortilis* est en accord avec celle de MONASTERIO (1983), qui constate chez les semi-sempervirents l'aptitude des racines à atteindre l'eau en profondeur au voisinage de la nappe. De même, VENCESLAS (2003) conclut que la feuillaison d'*Acacia tortilis* détermine des périodes d'activité qui coïncident avec celles de moindre demande d'évaporation, ce qui pourrait être considéré comme un caractère adaptatif. Il s'agit d'un caractère d'esquive selon VARTANIAN et LEMÉE (1984). Cependant, dans les zones arides de la Tunisie (Bled Talah), la période active de phénologie d'*Acacia tortilis* se situe en été. De plus, dans le Neguev, le rythme phénologique n'est pas aussi adapté aux conditions climatiques locales et montre plutôt une synchronisation avec les conditions climatiques sahéliennes (HALEVY, ORSHAN, 1973), ce qui fait penser à un rythme endogène lié à son origine africaine. La feuillaison varie selon le site et la chute des feuilles a été beaucoup plus rapide chez les individus à faibles diamètres que chez ceux de grands diamètres. Il n'existe pas de relation entre la pluviométrie et la chute des feuilles. Ce résultat n'est pas en concordance avec les résultats de VENCESLAS (2003), qui montre que, lorsque la saison pluvieuse est perturbée par une pénurie de pluies, *Acacia tortilis* réagit rapidement en perdant des feuilles sur certains rameaux. La reprise de la feuillaison est toutefois rapide avec le retour des pluies. En zone sahélienne, POUPON (1979) note une relation entre le débourrement foliaire et l'élévation de l'humidité relative intervenant en fin de saison sèche. Pour certaines espèces, la dormance des bourgeons foliaires est plutôt levée par la photopériode à travers l'apparition des jours longs (KRAMER, KOZŁOWSKI, 1960). Pour d'autres, la réduction des pertes en eau consécutive à la défeuillaison, d'une part, et l'absorption de l'eau par les racines, d'autre part, assurent la réhydratation des plantes, déclenchant ainsi la feuillaison (BORCHERT, 1994a et b). Chez *Acacia tortilis*, les résultats mettent plutôt en évidence une coïncidence entre l'apparition d'un environnement plus humide (élévation de l'humidité relative) et la date de débourrement foliaire et ceci corrobore les résultats de VENCESLAS (2003). De même, VENCESLAS (2003) rapporte qu'en saison sèche chaude, alors que les réserves hydriques de surface sont épuisées, associées à une demande évaporative élevée, les individus d'*Acacia tortilis* présentent leur niveau le plus bas de feuillaison. À ce stade, certains individus

sont totalement défeuillés alors que d'autres ne le sont que partiellement. Ces stades de feuillaison différents pour les individus d'*Acacia tortilis* impliquent la présence de feuilles à différents stades de développement. En effet, en saison sèche chaude, c'est la fin de la feuillaison pour la plupart des individus, alors que pour d'autres de nouvelles feuilles apparaissent, conformément aux résultats du présent travail. La formation des feuilles obéit également à une variabilité entre les individus. Ces résultats concordent avec ceux de WILLIAMS *et al.* (1997), qui observent le même comportement chez des semi-sempervirents dans la savane australienne. Pour les espèces partiellement défeuillées, ils montrent la présence simultanée de feuilles jeunes et de feuilles âgées. Ce type particulier de variabilité a aussi été décrit au niveau d'une population d'*Acacia tortilis* de la mare d'Oursi en Haute-Volta (PIOT *et al.*, 1980). La floraison est la phénophase la plus tributaire des facteurs environnementaux, surtout l'insolation et l'évaporation. *Acacia tortilis* se caractérise par une floraison assez étalée dans le temps. En effet et au sein de la même population, ce stade semble être variable d'une station à une autre et même d'un individu à un autre. Les résultats sont conformes à ceux de MARIE-ALAIN *et al.* (2005) et DEPOMMIER (1998), dans une étude phénologique de *Faidherbia alba*. Toutefois, un décalage peut souvent avoir lieu au sein de la même population. Ce décalage pourrait survenir suite à des fluctuations des facteurs climatiques et édaphiques (GROUZIS, 1991). En effet, les individus sur le glacis (site II) ont leurs fleurs d'une façon précoce en comparaison avec les autres sites. Cela serait également lié à la disponibilité en eau de profondeur du site. Selon SAWADOGO (1989), la persistance des phases et l'abondance des fleurs s'expliqueraient principalement par la disponibilité de la réserve hydrique du sol favorable au développement des arbres.

Selon FOURNIER (1993), plus le climat est rigoureux et plus l'intervalle des cycles phénologiques se resserre. L'adaptation aux conditions du milieu se réalise dans ce cas essentiellement par une modification de la composition floristique ou par une disparition des espèces, ce qui pourrait expliquer le cycle phénologique plus court des individus sur glacis localisés dans les bas-fonds.

Conclusion

Les travaux réalisés dans le cadre de cette étude dans le parc national de Bou Hedma ont permis de préciser et de compléter, en rapport avec les conditions climatiques de site, les indications partielles relatives à la phénologie de cette espèce. Les séries successives d'observations permettent de conclure que cette espèce est à feuilles marcescentes. En effet, elle est pour la majeure partie de l'année couverte de feuilles. Par ailleurs, les résultats de l'étude confirment l'importance des variations intersites. Des différences marquées ont été observées entre les zones du parc pour les phases de floraison et de fructification : les populations de la parcelle de Belkhir (zone II) se caractérisent par une précocité significative. Certaines de ces variations ont été mises en rapport avec les conditions édaphiques (sol et exposition). Le déroulement des différentes phénophases chez *Acacia tortilis* est observé durant la période estivale.

Références bibliographiques

- ABDALLAH L., AKRIMI N., CHAIEB M., ZAËFOURI M. S., 1996. Réponse hydrique vis-à-vis de la sécheresse d'*Acacia tortilis* ssp. *raddiana* en milieu aride de Tunisie. Séminaire international « Acquis scientifiques et perspectives pour un développement durable des zones arides », Djerba, Tunisie. Revue des Régions Arides, Tunisie, 311-317.
- ABDALLAH L., CHAIEB M., ZAËFOURI M. S., 1999. Phénologie et comportement *in situ* d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana*. Revue des Régions Arides, Tunisie, 11 (1/99) : 60-69.
- AUBREVILLE A., 1950. Les *Acacia*. In : Flore forestière soudano-guinéenne. Paris, France, Société d'éditions géographiques, maritimes et coloniales, p. 250-288.
- BORCHERT R., 1994a. Water storage in soil or tree stems determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. Ecology, 75 (5) : 1437-1449.
- BORCHERT R., 1994b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. Trees, 8 (3) : 115-125.
- CHAIEB M., 1989. Influence des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. Thèse de doctorat en sciences, Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France, 292 p.
- DEPOMMIER D., 1998. Étude phénologique de *Faidherbia albida* : effet de l'émondage, du site et de la dimension de l'arbre sur les phénophases de l'espèce au Burkina Faso. In : Campa C., Grignon C., Gueye M., Hamon S. (éds). L'acacia au Sénégal. Paris, France, Orstom, coll. Colloques et séminaires, p. 159-179.
- DIOUF M., ZAËFOURI M. S., 2003. Phénologie comparée d'*Acacia raddiana* au nord et au sud du Sahara. In : Grouzis M., Le Floch E. (éds). Un arbre au désert : *Acacia raddiana*. Paris, France, L'rd éditions, p. 103-118.
- DO F., ROCHETEAU A., DIAGNE A. L., GROUZIS M., 1998. Flux de sève et consommation en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord Ferlo. In : Campa C., Grignon C., Gueye M., Hamon S. (éds). L'acacia au Sénégal. Paris, France, Orstom, coll. Colloques et séminaires, p. 64-80.
- FOURNIER C., 1993. Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahélienne (région du Ferlo, Nord-Sénégal). Thèse de doctorat en sciences, Université de Paris XI Orsay, France, 165 p.
- FRANKIE G. W., 1974. Tropical plant phenology: Applications for studies in community ecology. In: Lieth H. (éd.). Phenology and seasonality modeling. Berlin, Allemagne, Springer-Verlag, p. 287-296.
- GROUZIS M., 1991. Phénologie de deux espèces ligneuses sahéliennes : aspects méthodologiques et influence des facteurs du milieu. In : Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides. Paris, France, Groupe d'étude de l'Arbre.
- GROUZIS M., 1993. Phénologie de deux espèces ligneuses sahéliennes : aspects méthodologiques et influence des facteurs du milieu. In : Riedacker A. et al. (éds). Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides. Séminaire Paris-Nancy, France, du 20 mars au 6 avril 1990. Montrouge, France, John Libbey Eurotext, p. 145-154.
- GROUZIS M., SICOT M., 1980. Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : influence de quelques facteurs écologiques. In : Le Houérou H. N. (éd.). Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances. Addis-Abeba, Éthiopie, Cipea, p. 231-237.
- HALEVY G., ORSHAN G., 1973. Ecological studies on *Acacia* species in the Negev and Sinai. II. Phenology of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerrardii* ssp. *negevensis*. Israel Journal of Botany, 22: 120-138.
- JAOUADI W., 2006. Régénération d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* dans le parc national de Bou Hedma et son adaptation aux différentes contraintes abiotiques au stade de germination. Mémoire de 3^e cycle, Inat, Tunisie, 72 p.
- KRAMER P. J., KOZLOWSKI T. T., 1960. Physiology of trees. New York, États-Unis, McGraw-Hill Book Company, 642 p.
- LE HOUÉROU H. N., 1969. La végétation de la Tunisie steppe (avec références aux végétations analogues d'Algérie, de Libye et du Maroc). Annales de l'Institut national de la recherche agronomique de Tunisie, 42 (5), 624 p.
- MARIE-ALAIN M. B., ALAIN L., AMOUGOU A., ELVIRE H., 2005. Phénologie florale dans une jeune forêt secondaire hygrophile du Cameroun. Acta Botanica Gallica, 152 (1) : 25-43.
- MILTON S. J., 1987. Phenology of seven *Acacia* species in South Africa. South African Journal of Wildlife Research, 17 (1): 1-6.
- MONASTERIO M., 1983. Life forms and phenology. In: Goodall D. W. (éd.). Ecosystems of the world, tropical savannas. Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 79-108.
- PIOT J., NEBOUT J.-P., NANOT R., TOUTAIN R., 1980. Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques : étude quantitative dans la zone sud de la Mare d'Oursi (Haute-Volta). Paris, France, Centre technique forestier tropical, Institut d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux, 304 p.
- POUPON H., 1979. Étude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. Bulletin de l'Ifan, tome 41, série A, n° 1, p. 44-85.
- ROSS J. H., 1979. A conspectus of the African acacia species. Memoirs of the Botanical Survey of South Africa, 44: 111-114.
- SAWADOGO E. C., 1989. Contribution à l'étude de la phénologie et de la collecte de graines de quelques espèces forestières ligneuses dans la région de Ouagadougou (Burkina Faso). Mémoire de fin d'études, option Eaux et Forêts, Idr, Ouagadougou, Burkina faso, 104 p.
- VARTANIAN N., LEMÉE G., 1984. La notion d'adaptation à la sécheresse. Société Botanique de France, 131 (1) : 7-15.
- VENCESLAS C., 2003. Impact d'un déficit hydrique sur la feuillaison d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* dans le Nord-Ferlo au Sénégal. Thèse de doctorat 3^e cycle de Biologie végétale (option Écologie végétale), Faculté des sciences et techniques, Département de biologie végétale, Ucad, Sénégal, 77 p. + annexes.
- WILLIAMS R. I., MYERS B. A., MULLER W. I., DUFF G. A., EAMUS D., 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. Ecology, 78 (8): 2542-2558.
- ZAËFOURI M. S., 1993. Contraintes du milieu et réponses de quelques espèces arbustives exotiques introduites en Tunisie présaharienne. Thèse, Université Aix-Marseille III, France, 200 p.