

P.H.Y. Hiernaux¹

M. I. Cissé†

L. Diarra²P.N. de Leeuw³

Fluctuations saisonnières de la feuillaison des arbres et des buissons sahéliens. Conséquences pour la quantification des ressources fourragères

HIERNAUX (P.H.Y.), CISSE (M.I.), DIARRA (L.), LEEUW (P.N. de). Fluctuations saisonnières de la feuillaison des arbres et des buissons sahéliens. Conséquences pour la quantification des ressources fourragères. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1994, 47 (1) : 117-125

Les auteurs analysent la saisonnalité de la feuillaison de 28 espèces ligneuses sahéliennes afin de caractériser les disponibilités saisonnières en feuillage fourrager ainsi que leurs variations interannuelles. Pour chacune des espèces, des branchettes de même calibre ont été échantillonnées chaque mois entre 1979 et 1992, dans une ou plusieurs populations dont les sites sont répartis tout le long du gradient bioclimatique sahélien du Mali. Cinq groupes d'espèces ont été caractérisés par le régime saisonnier de leur feuillaison. Trois rassemblent des espèces caducifoliées distinguées entre elles par la durée de cette période ; deux regroupent des espèces sempervirentes distinguées par la date de renouvellement du feuillage. Les variations de densité foliaire inter-sites et interannuelles sont quantifiées, leur écologie est étudiée par analyses de variance. On démontre ainsi que la densité maximale de feuillaison au cours de l'année dépend avant tout des infiltrations hydriques accumulées dans le sol au cours de l'année précédente. En conclusion, il est proposé de tenir compte de cette saisonnalité et de ces fluctuations interannuelles dans l'évaluation des ressources fourragères apportées par les plantes ligneuses et, plus généralement, dans toute quantification du rôle des ligneux dans l'écosystème sahélien.

Mots-clés : Plante d'abrouissement - Plante ligneuse - Biomasse - Feuille - Phénologie - Sahel - Mali.

INTRODUCTION ET DÉFINITIONS

Les paysages végétaux du Sahel sont dominés par une strate herbacée principalement composée de graminées annuelles. Les plantes ligneuses n'occupent généralement qu'une place modeste dans le couvert végétal (3, 17, 26). Toutefois, il arrive qu'elles dominent localement la production végétale lorsqu'elles bénéficient d'une concentration des eaux de pluie par ruissellement et écoulement (1, 8). C'est le cas des plantes acacières des dépressions argileuses et des forêts linéaires qui bordent mares et cours d'eau temporaires, mais également celui des fourrés de la "brousse tigrée" qui couvrent des étendues considérables sur les glacis cuirassés du Sahel. Les feuilles mais aussi les fleurs, les fruits et les jeunes rameaux de certains de ces ligneux constituent l'essentiel de la ration des chèvres et des dromadaires (16, 26).

Leur contribution aux rations des bovins et des ovins est moindre (11, 16) mais elle revêt une importance stratégique en améliorant, au cours de la saison sèche, l'alimentation en protéines, en vitamines et en sels minéraux (14, 22). Surtout consommés en "vert", sur pied, ces pâturages aériens doivent leur rôle stratégique à l'étalement de leur feuillaison. Rarement comptabilisés parmi les ressources fourragères et lorsqu'ils le sont (3), il n'est pas tenu compte de leurs fluctuations saisonnières.

Les techniques proposées pour évaluer les disponibilités offertes font l'objet de cet article. Calquées sur celles que les forestiers utilisent pour quantifier les ressources en bois, elles reposent sur une caractérisation des peuplements ligneux préalablement identifiés et cartographiés. Les populations de chacune des espèces qui les composent sont caractérisées par leur densité et leur distribution par classe de taille. La taille est définie, soit par les dimensions du (ou des) tronc(s), soit par celles du houppier mesurées au sol ou par télédétection (10, 13). Des régressions allométriques, préalablement établies entre un ou plusieurs de ces paramètres et les biomasses foliaires ou fruitières de chaque espèce, permettent d'estimer les quantités de fourrage que pourrait fournir chaque individu et, par extension, le peuplement tout entier (5, 9, 27, 30). Mais ces régressions ont été établies sur des échantillons d'arbres en "pleine feuillaison" et ne permettent donc pas de moduler le disponible en feuilles ou en fruits en fonction des circonstances propres au site, à l'année et à la saison. C'est un second objectif pratique de cette étude que de compléter l'arsenal des méthodes existantes par des tables et des fonctions qui aident à la prise en compte des fluctuations saisonnières et interannuelles des fourrages ligneux. Les causes naturelles sont discutées et étendues à l'effet de l'exploitation fourragère sur la phénologie et la production de feuilles, en fonction du mode d'exploitation et de son intensité (6, 8).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Méthodes

La feuillaison de 28 espèces ligneuses sahéliennes a été suivie entre 1979 et 1992 à intervalle bi-hebdomadaire ou mensuel en saison des pluies (juin à septembre) et de façon moins régulière en saison sèche (octobre à mai). Pour chacune des espèces, les observations sont effec-

1. Centre international pour l'élevage en Afrique, Centre sahélien de l'ICRISAT, BP 12404, Niamey, Niger.

2. Institut d'économie rurale, BP 252, Bamako, Mali.

3. ILCA, POB 46847, Nairobi, Kenya.

Reçu le 9.2.1993, accepté le 14.6.1994.

TABLEAU I Moyennes mensuelles des états de feuillaison, en pourcentage du maximum annuel par espèce. Sites du Ranch de Niono et du Gourma 1979-1992

Espèces	Janv.	Févr.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
<i>Acacia albida</i> *	100,0	92,7	78,0	73,4	54,4	41,4	21,5	10,1	33,0	63,9	77,1	83,5
<i>Acacia erhenbergiana</i>	73,0	50,0	37,3	63,7	—	44,6	61,1	87,6	82,3	69,2	100,0	—
<i>Acacia laeta</i>	—	—	—	1,2	—	30,9	57,0	100,0	85,0	78,8	—	—
<i>Acacia nilotica</i> **	86,5	100,0	85,8	73,4	64,8	47,9	67,6	89,2	96,0	94,6	87,5	84,8
<i>Acacia raddiana</i>	2,0	6,1	17,2	63,3	36,8	43,3	70,6	100,0	90,0	85,1	42,4	39,5
<i>Acacia senegal</i> **	19,8	14,3	8,9	31,7	13,9	34,8	75,9	100,0	99,2	81,6	38,1	33,0
<i>Acacia seyal</i> **	7,7	5,3	6,3	8,5	3,9	16,3	51,7	100,0	94,5	62,2	17,8	6,6
<i>Anogeissus leiocarpus</i> *	32,5	24,9	13,5	—	—	7,1	—	39,9	73,7	90,9	100,0	46,3
<i>Balanites aegyptiaca</i> **	73,0	46,1	25,5	22,1	33,8	30,3	49,4	70,7	96,6	75,5	100,0	89,1
<i>Boscia senegalensis</i> **	81,6	74,5	93,6	72,7	100,0	96,0	81,2	82,3	78,6	94,6	60,1	69,7
<i>Cadaba farinosa</i> *	51,2	71,9	49,5	45,9	45,9	33,7	48,9	90,3	100,0	61,2	55,6	61,6
<i>Combretum aculeatum</i> **	16,1	10,3	4,6	0,0	7,2	16,8	59,9	100,0	98,7	72,0	46,7	36,7
<i>Combretum glutinosum</i>	21,1	20,6	25,4	24,5	49,3	49,7	71,8	96,6	98,4	83,2	100,0	87,3
<i>Combretum micranthum</i>	6,1	—	—	—	—	15,0	52,7	100,0	94,6	77,8	—	—
<i>Commiphora africana</i> **	0,0	0,0	0,0	0,0	1,9	16,0	58,6	100,0	73,0	20,0	0,0	0,0
<i>Euphorbia balsamifera</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	—	19,7	66,7	100,0	83,8	50,5	—	—
<i>Feretia apodanthera</i> *	41,0	21,1	12,7	1,4	0,7	12,0	23,4	71,1	100,0	78,7	48,9	41,6
<i>Grewia bicolor</i> **	22,9	9,7	0,0	0,0	1,3	17,0	31,4	83,5	100,0	70,6	45,8	31,0
<i>Guiera senegalensis</i> **	49,6	28,1	30,3	16,7	32,9	36,0	39,2	82,0	100,0	91,1	73,1	42,1
<i>Maerua crassifolia</i>	—	—	—	73,1	94,9	70,1	82,3	86,9	99,9	100,0	—	—
<i>Maytenus senegalensis</i>	27,1	18,6	11,9	31,4	18,8	41,5	51,1	96,3	78,4	89,5	88,1	100,0
<i>Piliostigma reticulatum</i> *	70,8	63,0	54,1	40,9	37,9	73,2	86,1	67,9	100,0	92,8	86,7	67,5
	10,7	2,9	2,3	0,0	1,7	10,4	43,2	100,0	70,5	75,7	36,5	25,3
<i>Pterocarpus lucens</i> **	—	—	—	—	100,0	69,7	32,6	55,0	59,6	70,3	—	—
<i>Salvadora persica</i>	35,7	18,5	9,2	0,0	17,6	22,6	49,9	83,3	100,0	79,9	68,1	55,6
<i>Sclerocarya birrea</i> *	56,6	39,9	18,7	15,9	5,6	17,1	43,0	77,3	100,0	89,6	75,7	70,3
<i>Ziziphus mauritiana</i> **												

* espèces suivies au ranch de Niono seulement ; ** espèces suivies sur le ranch de Niono et dans le Gourma.

tuées sur une ou plusieurs populations dont les sites sont répartis tout le long du gradient bioclimatique sahélien entre les isohyètes annuelles 200 et 160 mm. De 1979 à 1983, le suivi a été appliqué à 17 espèces des parcours sud-sahéliens du ranch de Niono (tabl. I). De 1984 à 1992, la même méthode a été appliquée à 22 espèces rencontrées sur 30 sites pastoraux du centre et du nord Sahel, dans la région du Gourma. La représentativité régionale de cette base de données ainsi constituée est assurée suivant un échantillonnage stratifié des sites d'observation par :

- zones bioclimatiques (définies par les isohyètes 550, 450, 350 et 250 mm) ;
- unités de paysage (dunes fixées, plaines sablonneuses, glaciis rocheux ou cuirassés, plaines limoneuses et dépressions argileuses) ;
- l'intensité de la pâtre.

Cette représentativité est accrue par l'étalement des observations sur une période de 13 années pendant laquelle les conditions climatiques ont été variées, même si elles sont demeurées globalement sèches en regard de celles enregistrées depuis le début du siècle (12).

Observations

A chaque mesure, un échantillon aléatoire de 6 à 20 arbres est tiré dans chacune des populations suivies. Il est formé des premiers individus rencontrés le long d'un axe partant d'un repère fixe, placé au centre du site, et allant dans une direction tirée au hasard à chaque mesure. Sur chacun des individus échantillonnés, une branchette calibrée de 1 cm de diamètre à la base est choisie d'après sa représentativité de l'état phénologique et de la densité de feuillaison moyenne du houppier, en veillant à tenir compte des différences entre branches basses et hautes, externes et internes. Les branchettes échantillonnées sont défeuillées puis, feuilles, fleurs et fruits sont pesés après séchage à l'air. La méthode est exposée par HIERNAUX *et al.* (20).

Traitement statistique

Pour chaque population d'une espèce, les variations saisonnières des biomasses foliaires sont caractérisées par l'écart entre les moyennes mensuelles et la valeur maximale atteinte au cours de l'année. Pour chaque espèce, la moyenne des moyennes mensuelles, tous sites et années confondus, est calculée et rapportée à la moyenne des maxima annuels. Les taux ainsi obtenus permettent de caractériser le cycle phénologique modal de

l'espèce (tabl. I). Le rapport des moyennes mensuelles par espèce, site et année, à leur propre moyenne, tous sites et années confondus, permet d'apprécier les variations interannuelles et inter-sites du cycle saisonnier et de les confronter aux changements des variables de l'environnement.

Variations saisonnières et interannuelles sont étudiées à l'aide d'analyses de variance dans lesquelles les variables indépendantes caractérisent l'environnement de l'année en cours et celui de l'année précédente. Ces variables se rapportent à la texture et au régime hydrique du sol ainsi qu'à la production végétale herbacée et à la pression de la pâture. Pour tenir compte du ruissellement et des écoulements, les quantités d'eau infiltrées ont été calculées à partir des pluies quotidiennes à l'aide d'une formule empirique développée dans le modèle de bilan hydrique "Anapluie" (18). D'autres caractéristiques du régime des pluies sont dérivées de ce modèle :

- date de début des pluies utiles ;
- date d'épuisement des réserves hydriques du sol utilisables par les plantes ;
- type de distribution des pluies en début de saison (pluie fortes ou faibles, régulières ou irrégulières, brièvement ou longuement interrompues...);
- type de distribution des pluies en fin de saison (disponibilité hydrique, continue ou non, depuis l'installation des pluies régulières jusqu'à la floraison des plantes annuelles.

En outre, le cumul sur l'année des infiltrations hydriques est rapporté à la moyenne de ces infiltrations annuelles cumulées de 1976 à 1992. Le taux ainsi obtenu permet de caractériser de façon relative les années pluvieuses et les années sèches, indépendamment de la situation du site le long du gradient bioclimatique de référence et de sa situation topographique.

RÉSULTATS

Un large éventail de densités foliaires

Pour chaque branchette, les moyennes mensuelles des biomasses foliaires varient avec l'espèce, le site et la saison, de 0 à plus de 110 g de matière sèche. Pour un site donné, la dispersion des valeurs de biomasse autour de la moyenne mensuelle est généralement faible, avec un coefficient de variation inférieur à 20 p. 100, aussi bien pour les mesures faites à Niono avec 20 échantillons, que celle du Gourma avec seulement 12, voire 6. Il arrive néanmoins que la dispersion soit plus grande lors des mesures faites au débourrement ou à la chute des feuilles alors que les biomasses foliaires sont encore faibles.

TABLEAU II Mesurations des feuilles et maxima saisonniers moyens des masses foliaires maximales par branchette standard (diamètre de 1 cm à la base de la tige) de quelques espèces ligneuses du Sahel.

Espèces	Feuille unitaire			Biomasse foliaire maximale (g)
	Surface (mm ²)	Poids (mg)	Densité (mg/cm ²)	
<i>Acacia albida</i>	216	40	18	19,8
<i>Acacia raddiana</i>	256	30	12	16,5
<i>Acacia seyal</i>	180	40	22	18,9
<i>Balanite aegyptiaca</i>	525	70	13	17,6
<i>Boscia senegalensis</i>	1 050	400	38	23,5
<i>Combretum aculeatum</i>	150	10	7	10,8
<i>Combretum glutinosum</i>	2 500	520	21	65,7
<i>Commiphora africana</i>	160	20	12	11,0
<i>Euphorbia balsamifera</i>	500	20	4	4,4
<i>Gulera senegalensis</i>	311	100	32	37,5
<i>Maerua crassifolia</i>	86	10	12	14,9
<i>Pterocarpus lucens</i>	480	70	14	37,6
<i>Salvadora persica</i>	500	180	38	55,0
<i>Sclerocarya birrea</i>	4 606	1 440	31	18,6
<i>Ziziphus mauritiana</i>	500	70	14	34,5

Les moyennes des maxima annuels de feuillaison par espèce se répartissent entre 5 g pour les branchettes de *Euphorbia balsamifera** et 65 g pour celles de *Combretum glutinosum*. Ces masses foliaires par branchette ne sont pas systématiquement liées à la taille ou au poids des feuilles ou des folioles (tabl. II). Elles n'indiquent pas non plus une feuillaison plus dense du houppier puisque celle-ci dépend aussi de la densité de la ramure et de son architecture.

Types phénologiques

Pour faciliter les comparaisons entre espèces, le régime de feuillaison est caractérisé par l'évolution mensuelle des biomasses foliaires rapportées à leur maximum annuel (tabl. I). Les régimes des 28 espèces étudiées ont été regroupés par affinité en cinq types phénologiques.

Les caducifoliées à feuillaison brève

Lorsque les feuilles se maintiennent moins de six mois, les plantes ligneuses sont des caducifoliées dont la feuillaison est qualifiée de "brève". Centrée sur le mois d'août, la feuillaison ne démarre qu'après les premières pluies. La chute des feuilles suit immédiatement les dernières pluies, quant elle ne les précède pas (fig. 1a). Il est remarquable que les essences caducifoliées brèves telles que *Commiphora africana*, *Euphorbia balsamifera* et *Acacia seyal*, bien que botaniquement disparates, présentent toutes la particularité d'avoir des écorces fines et chlorophylliennes. La brièveté de la feuillaison serait

* Les taxons sont nommés d'après la seconde édition de la "Flora of West Tropical Africa" (21).

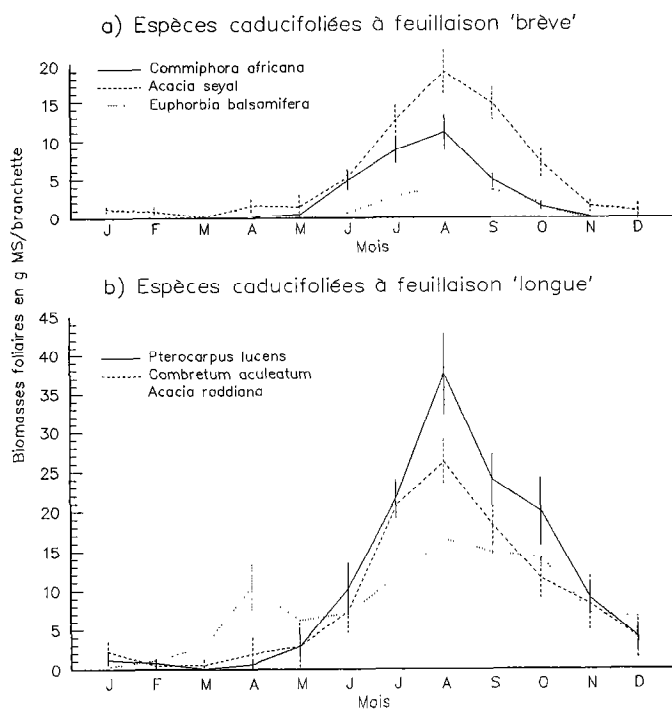


Figure 1 : Évolution saisonnière de la feuillaison de quelques espèces ligneuses sahéliennes, caducifoliées à feuillaison brève (a) et longue (b). Moyennes mensuelles et écarts types. Niono et Gourma, 1979-1991.

donc compensée par une photosynthèse de l'écorce. Cette disposition peut être considérée comme une forme d'adaptation à la forte saisonnalité et peut-être aussi à l'irrégularité interannuelle des disponibilités hydriques. D'autres essences sahéliennes telles que *Leptadenia pyrotechnica* et *Capparis decidua* présentent ce type de disposition poussé à l'extrême, les feuilles n'étant plus que des organes atrophiés et éphémères.

Le comportement floral des espèces caducifoliées à feuillaison brève est comparable entre elles : floraison et fructification sont très irrégulières d'une année et d'un site à l'autre et groupées en saison sèche alors que l'arbre est défeuillé. Cependant, il arrive qu'une seconde floraison intervienne en début de saison des pluies.

Les caducifoliées à feuillaison longue

D'autres caducifoliées telles que *Acacia raddiana*, *Combretum aculeatum* ou *Pterocarpus lucens* présentent une feuillaison plus étalée dans le temps (fig. 1b). Le débournement précède les pluies de quelques semaines et coïncide avec l'élévation de la chaleur et de l'humidité atmosphérique qui accompagne le passage vers le nord du front intertropical de convergence. Le spectacle de ces jeunes feuilles d'un vert tendre ou teintées de pourpre, s'offrant à l'air surchauffé des semaines qui précèdent les

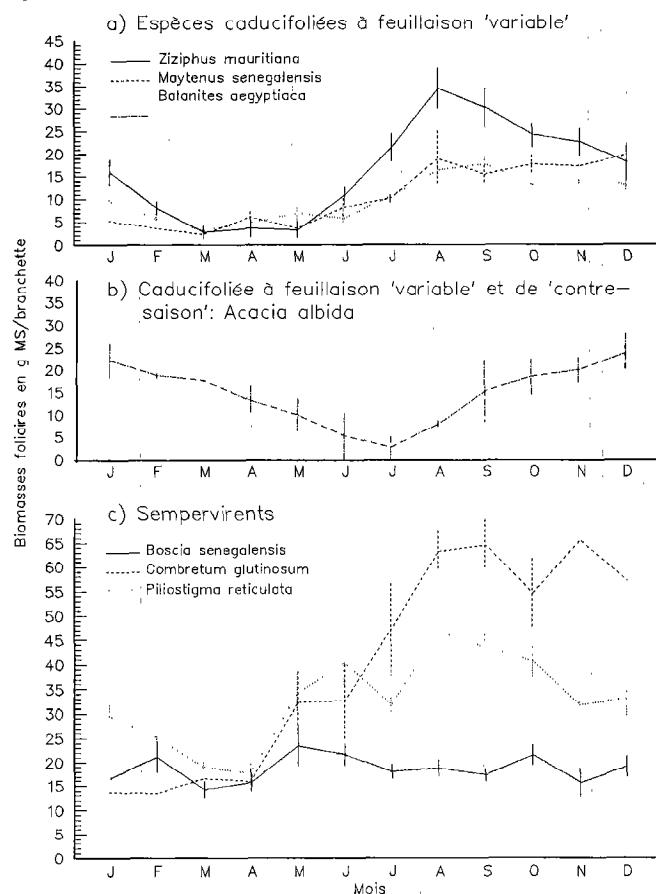


Figure 2 : Évolution saisonnière de la feuillaison de quelques espèces ligneuses sahéliennes, caducifoliées à feuillaison variable (a), variable et de contre-saison (b) et sempervirentes (c). Moyennes mensuelles et écarts types. Niono et Gourma 1979-1991.

pluies, est toujours surprenant. C'est assurément une aubaine pour le cheptel alors que les fourrages herbacés de fin de saison sèche sont rares ou de mauvaise qualité. La chute des feuilles s'étale sur le début de la saison sèche. Elle varie selon les espèces, les années, l'environnement et, parfois, d'un pied à l'autre dans un même peuplement sans raison apparente. La floraison précède ou accompagne la mise en place du feuillage ; la maturation des fruits est étalée sur la saison des pluies et le début de la saison sèche.

Les caducifoliées à feuillaison variable

Ce groupe est constitué par des espèces dont, par définition, la phénologie est particulièrement variable. Il arrive qu'elles se comportent en sempervirentes, d'autres fois, ou sur d'autres sites, en caducifoliées à feuillaison longue ou brève, lorsqu'elles sont placées dans des conditions extrêmes. Ce groupe rassemble *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana* et *Maytenus senegalensis* (fig. 2a), toutes remarquablement ubiquistes et largement répan-

dues, y compris au-delà de la zone sahélienne. La phénologie florale est aussi irrégulière que la feuillaison : les floraisons coïncident avec le renouvellement des feuilles qui intervient en saison des pluies pour *Ziziphus mauritiana* et à peu près n'importe quand pour *Maytenus senegalensis* et *Balanites aegyptiaca*.

Acacia albida (*Faidherbia albida* (Del.) A. Chev.) peut être rattaché à ce groupe malgré la particularité de sa phénologie, unique au Sahel. En effet, comme les espèces sempervirentes "post-pluviales" et quelques-unes des caducifoliées à feuillaison variable, *Acacia albida* renouvelle son feuillage et fleurit en début de saison sèche. Mais c'est la seule espèce qui perde aussi son feuillage en fin de saison sèche (fig. 2b) et demeure défeuillée tout au long de la saison des pluies (31). Ce régime est loin d'être régulier et les différences de comportement d'un arbre à l'autre dans un même peuplement sont marquées. L'originalité du régime confère néanmoins à *Acacia albida* une place distincte à laquelle correspond une vocation agro-pastorale reconnue (4, 24).

Les sempervirentes pré-pluviales

Certaines espèces telles que *Piliostigma reticulatum* et *Combretum glutinosum* (fig. 2c) demeurent feuillées toute l'année. Cependant, leur feuillage se renouvelle tous les ans au début de la saison des pluies ; la chute des feuilles âgées accompagne l'installation des jeunes feuilles et la floraison est simultanée ou suit de peu. Elle est assez étalée dans le temps et la maturation des fruits ne s'achève qu'au cours de la saison sèche.

Les sempervirentes post-pluviales

Boscia senegalensis (fig. 2c) est un exemple des sempervirentes qui renouvellent leur feuillage chaque année un à trois mois après la saison des pluies, entre octobre et janvier. Comme pour les autres sempervirentes sahéliennes, le renouveau du feuillage coïncide avec la chute des feuilles produites au cours du cycle précédent. La floraison accompagne ou précède de peu ce renouveau et la maturation des fruits s'étale sur la saison sèche. Après d'abondantes pluies précoces, ou lorsque les réserves en eau du sol sont particulièrement élevées, il arrive qu'un renouveau complémentaire intervienne en tout début de saison des pluies.

L'apparition de nouvelles feuilles en début de saison sèche confère à ces espèces telles que *Bauhinia rufescens* et toutes les capparidacées des genres *Boscia*, *Maerua*, *Cadaba* et *Capparis* une remarquable vocation fourragère, seulement restreinte par la teneur élevée des feuilles en tanins et composés phénoliques (22). Ces espèces ont aussi une place importante dans l'alimentation humaine et la pharmacopée.

DISCUSSION

Différences inter-sites

La plupart des espèces sahéliennes ont une niche écologique étendue. Ainsi, une même espèce se retrouve largement répartie le long du gradient bioclimatique et sur toute une variété de sols. Le cas extrême est celui des ubiquistes tels que *Balanites aegyptiaca*, *Maytenus senegalensis* ou *Boscia senegalensis*.

Lorsqu'une espèce est à la fois présente dans le nord et le sud du Sahel, comme cela a été observé pour *Acacia seyal* (fig. 3), sa feuillaison est plus avancée au sud en raison de la précocité des pluies. Paradoxalement, la chute des feuilles y est plus précoce alors que la fin des pluies est plus tardive. Il y a donc un retard de quelques semaines de l'ensemble du cycle phénologique, d'autant plus tardif que la plante pousse plus au nord. Ce décalage est vérifié quel que soit le type phénologique (22).

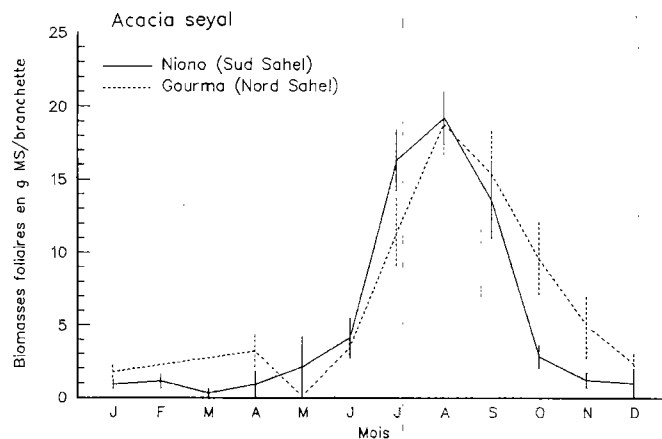


Figure 3 : Courbes de feuillaison d'*Acacia seyal* au sud du Sahel (Niono) et au nord du Sahel (Gourma). Moyennes mensuelles et écarts types. 1979-1991.

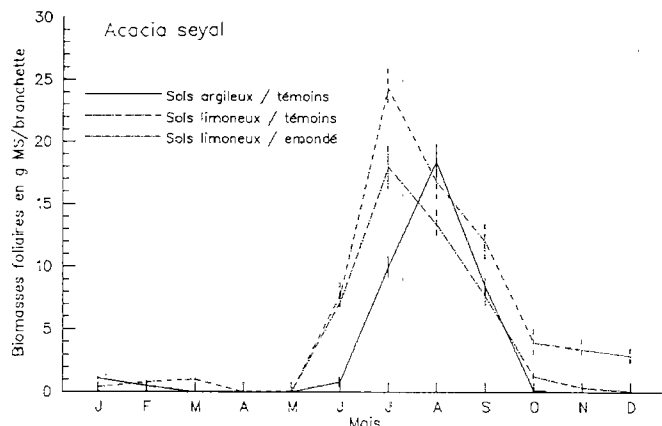


Figure 4 : Courbes de feuillaison d'*Acacia seyal* en fonction de la texture du sol et de l'émondage. Moyennes mensuelles et écarts types. Niono, 1979-1983.

A pluviosités égales, la feuillaison varie aussi avec la nature du sol. Un sol argileux, dont le pouvoir de rétention hydrique est plus élevé qu'un sol à texture grossière, tend à retarder le débourrement. Ce décalage a été observé au ranch de Niono entre les feuillaisons de deux populations de *Acacia seyal*, l'une poussant sur un sol sablo-limoneux et l'autre sur sol argileux vertique voisin (fig. 4). La difficulté est de déterminer si ces écarts inter-sites sont liés à la situation de la zone et au type de sol, s'ils reflètent une différenciation génétique des populations ou s'ils résultent des différences locales ou circonstancielles du régime hydrique du sol. Les résultats d'une analyse de variance, pour laquelle les espèces ont été regroupées par type phénologique, montrent que le régime hydrique du sol explique mieux les variations observées que la nature du sol et la situation en latitude (tabl. II). Mais cela n'écarte pas l'interférence de possibles différences génétiques, surtout entre des populations géographiquement éloignées comme le sont celles des ranches de Niono et du Gourma au Mali.

Variations interannuelles de la densité foliaire maximale

Les maxima annuels de densité foliaire sont très sensibles aux conditions climatiques. Ainsi, de 1987 à 1989, la densité de la feuillaison de *Acacia seyal* est quadruplée et celle de *Acacia senegal* triplée par une amélioration des pluies (fig. 5a-b). D'après les résultats de l'analyse de variance (tabl. III), la densité maximale annuelle de la feuillaison, toutes espèces confondues, dépend de façon hautement significative des infiltrations hydriques cumulées au cours de l'année précédente. Elle dépend aussi, mais dans une moindre mesure, des infiltrations cumulées de l'année en cours. Dans les deux cas, les biomasses foliaires maximales sont directement corrélées aux infiltrations. Logiquement, la densité du feuillage apparaît plus dépendante des conditions hydriques au nord du Sahel, plus aride, qu'elle ne l'est au sud. La production foliaire des caducifoliées à cycles long et variable, affectée par un démarrage tardif des pluies, est

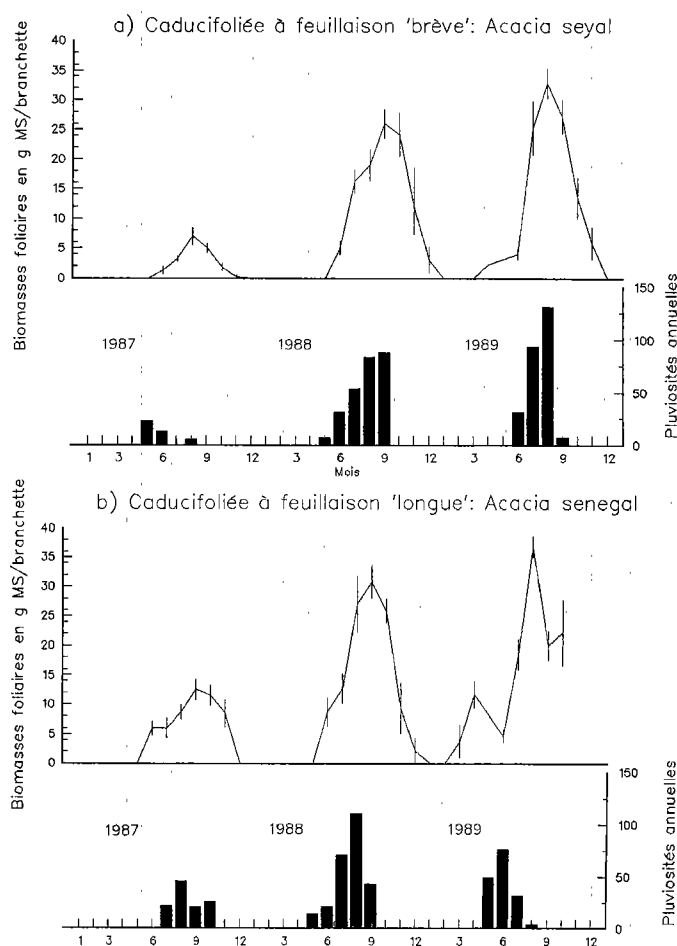


Figure 5 : Changements interannuels de la feuillaison de deux espèces ligneuses sahéliennes, caducifoliées à feuillaison brève (a) et longue (b). Courbes des moyennes mensuelles et écarts types ; histogrammes des pluviosités mensuelles. Sites du Gourma, 1987-1989.

TABLEAU III Résultats de l'analyse de variance des écarts entre les maxima annuels de feuillaison et le maximum de feuillaison enregistré pour l'espèce au cours des années d'observation. Par groupe phénologique. Données de Niono et du Gourma 1979-1992.

Groupes phénologiques	Modèle de variance		Variables explicatives du modèle			Latitude du site
			Infiltrations hydriques		Précocité des pluies	
	r ²	P	l'année en cours	l'année précédente		
Caducifoliées 'brèves'	0,35	.	—	—	—	—
Caducifoliées 'longues'	0,23	**	*	***	—	*
Caducifoliées 'variables'	0,34	*	—	*	.	.
Sempervirentes	0,18	—	—	—	—	—
Toutes espèces confondues	0,12	***	.	***	—	—

r² : coefficient de détermination.

Seuil de probabilité (P) ; non significatif (—) ; 0,10-0,05 (*) ; 0,05-0,01 (**) ; 0,01-0,001 (***) ; < 0,001.(****)

particulièrement sensible aux conditions hydriques. Chez les caducifoliées à cycle bref, la densité du feuillage est plutôt favorisée par un début des pluies, soit hâtif, soit tardif. Enfin, la phénologie des espèces sempervirentes apparaît indifférente aux particularités du régime hydrique du sol.

Variations interannuelles de la phénologie foliaire

La distribution saisonnière des feuillaisons est modulée par celle des pluies, encore que cet effet ne soit pas aussi simple. Ainsi, la densité du feuillage de *Ziziphus mauritiana* (fig. 6a) et de *Boscia senegalensis* (fig. 6b) en saison sèche était plus élevée en 1981 et 1982 après des pluies médiocres, qu'en 1980 après des pluies plus abondantes.

Les résultats de l'analyse de variance montrent que les variations du régime hydrique du sol n'expliquent pas celles des feuillaisons saisonnières sauf en début de saison des pluies et, dans une moindre mesure, en cours de saison. Au Sahel, les variations sont mieux expliquées au nord qu'au sud. En début de saison des pluies, la densité du feuillage est avant tout fonction de la précocité des pluies, surtout au nord et, secondairement, du type de distribution des pluies, surtout au sud. Les densités foliaires apparaissent plus élevées lorsque les pluies sont précoces (mai-juin), nettement plus faibles pour des pluies de juillet, mais atteignent curieusement un niveau intermédiaire lorsque le démarrage des pluies est tardif. Ce comportement se retrouve quel que soit le type phénologique des espèces suivies, mais il apparaît modulé par le type de distribution des pluies. Lorsque celle-ci est irrégulière, le feuillage est d'autant plus dense que le début des pluies est hâtif. En revanche, lorsque celle-ci est régulière, le démarrage des pluies à la mi-saison (juillet) se traduit par des densités de feuillages les plus faibles. Ce comportement pourrait s'expliquer par une plus grande concurrence des herbacées annuelles dont le développement est favorisé par une distribution régulière des pluies, et dont la croissance est plus active à partir de juillet du fait de leur sensibilité à la photopériode.

Caducifoliées à cycle bref exceptées, la densité du feuillage au cours de la saison des pluies est d'autant plus élevée que le cumul des infiltrations hydriques de l'année précédente et, dans une moindre mesure, de l'année en cours, est important. Elle est aussi d'autant plus élevée que les pluies sont plus précoces et régulières. En fin de saison des pluies, la densité du feuillage est d'autant plus faible que l'assèchement du sol est précoce et irrégulier. Enfin, en saison sèche, la feuillaison des caducifoliées à cycles long et variable est prolongée par un assèchement tardif et régulier. A l'inverse, cet assèchement tardif défavorise la feuillaison des sempervirentes "post-pluviales". Cette différence de comportement entre sempervirentes et caducifoliées pourrait traduire une moindre sensibilité des sempervirentes post-pluviales à la concurrence des herbacées annuelles qui ont achevé leur développement avec la fructification, dès fin septembre, avant le renouveau du feuillage des sempervirentes.

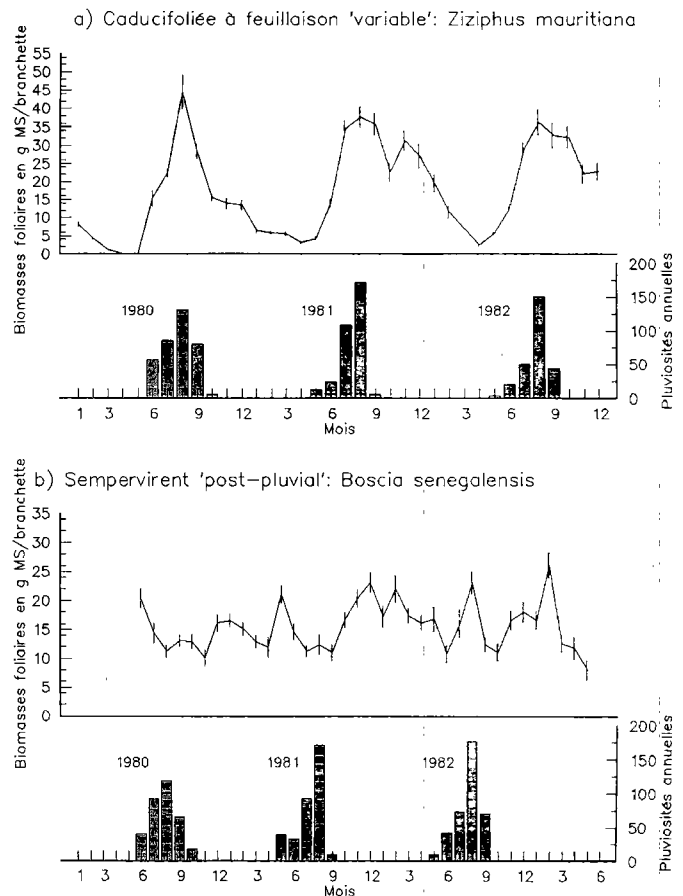


Figure 6 : Changements interannuels de la feuillaison de deux espèces ligneuses sahéniennes, caducifoliées à feuillaison variable (a) et sempervirentes (b). Courbes des moyennes mensuelles et écarts types ; histogrammes des pluviométries mensuelles. Sites de Niono, 1980-1982.

Impact de l'exploitation fourragère

CISSÉ (6) a présenté les résultats d'effeuillage pratiqués sur trois buissons sahéniens : *Guiera senegalensis*, *Cadaba farinosa* et *Combretum aculeatum*. On constate que la production foliaire peut être stimulée ou déprimée selon l'espèce, la saison et l'intensité de l'effeuillage. Le bilan dépend des compensations entre la mortalité des vieilles branches et la stimulation des nouveaux rejets, toutes deux déclenchées par la défeuillaison répétée, mais est aussi fonction des circonstances environnementales : distribution des pluies, compétition des herbacées. Si l'on considère que les régimes d'effeuillages manuels pratiqués dans ces essais sont très sévères par comparaison au broutage des ruminants (mais comparable à certaines infestations d'insectes), on peut conclure à un effet mineur du broutage direct des ruminants sur la feuillaison.

La coupe de branches hautes par les éleveurs pour mettre le feuillage à la disposition du bétail est une pratique fréquente dont les conséquences sont tout autres. CISSÉ (7) a présenté les résultats d'essais d'ébranchage pratiqués sur trois espèces sahéniennes : *Pterocarpus*

lucens, *Acacia albida* et *A. seyal*. Une analyse de variance appliquée aux densités foliaires mesurées une année après l'émondage ne montre aucun effet de la coupe sur la densité maximale du feuillage. En revanche, son régime est profondément modifié. L'émondage, lorsqu'il n'entraîne pas la mort de l'arbre, tend à étaler la saison de feuillaison en retardant la chute des feuilles au point que les rejets, qui se maintiennent à l'état végétatif, restent parfois feuillés à contre-saison. Les effets de l'économie des ressources hydriques et ceux du rajeunissement phénologique se conjuguent alors pour expliquer ce phénomène qui reste un des avantages pratiques de la technique ancestrale de l'émondage.

CONCLUSION

Alors que la stratégie écologique des plantes annuelles est tout entière tournée vers l'exploitation des ressources offertes par l'humidification superficielle des sols pour quelques semaines en saison des pluies, celle des plantes ligneuses est plus diversifiée. L'analyse de la saisonnalité de la feuillaison de 28 espèces sahéliennes montre la grande diversité des cycles phénologiques des ligneux sahéliens dont la période de feuillaison au cours de l'année s'étend de quelques semaines à l'ensemble de l'année (26). Le régime de feuillaison dépend avant tout de l'espèce. Cinq groupes ont été distingués par la durée de la feuillaison et la saison de renouvellement du feuillage. Mais les densités foliaires varient aussi en fonction de l'environnement et, avant tout, du bilan hydrique du sol (15). Or, les termes de ce bilan dépendent du régime des pluies, de la texture et des états de surface, mais aussi de la croissance des herbacées avec lesquelles les ligneux sont en compétition pour l'eau et les éléments minéraux (2). Les résultats obtenus montrent, par exemple, que la densité maximale de feuillaison peut quadrupler en fonction du volume des infiltrations hydriques cumulées dans le sol (fig. 5). En compétition avec les herbacées annuelles pour les ressources hydriques et minérales offertes par les horizons de surface en saison des pluies, les plantes ligneuses jouent un rôle complémentaire lorsqu'elles exploitent ces ressources en dehors de la période de croissance des annuelles, ou plus en profondeur dans les sols grâce à leurs racines pivotantes (28, 29). Les ligneux contribuent ainsi à alimenter les cycles des minéraux dont la carence limite la productivité de l'écosystème (25). Par l'étalement de leur cycle végétatif, ils pondèrent les contrastes saisonniers et rendent un peu moins sévères les conditions d'élevage en saison sèche. Ce rôle justifie les efforts voués à la quantification plus précise, notamment par saison, des ressources fourragères apportées par ces plantes au Sahel.

Les taux mensuels de feuillaison spécifique obtenus dans cette étude (tabl. I) peuvent être utilisés pour moduler les disponibilités foliaires par saison, à partir des productions foliaires annuelles établies par espèce sur la base d'une description des peuplements et des régressions allométriques spécifiques (17). Ces taux peuvent être corrigés pour tenir compte de la précocité et du régime des pre-

mières pluies. Cependant, la multitude des compensations de facteurs mises en évidence dans l'analyse des distributions saisonnières, rend illusoire toute correction qui ne reposerait pas sur des données préalablement recueillies sur le site d'application soit au sol, soit par télé-détection. En dehors de l'élevage, la prise en compte de la saisonnalité de la feuillaison devrait aussi améliorer la quantification de la photosynthèse et celle des flux énergétiques et minéraux dans l'écosystème. Pour les forestiers, elle devrait faciliter l'évaluation de l'incrément annuel de la biomasse de bois, rendu difficile sous les tropiques par l'absence de cernes du bois, ou par les difficultés rencontrées dans l'interprétation de leur chronologie (23).

REMERCIEMENTS

Le Centre international pour l'élevage en Afrique (CIPEA/ILCA, Addis-Abeba, Éthiopie) a financé cette recherche menée en collaboration avec l'Institut d'économie rurale au Mali. Les auteurs remercient tous ceux qui, sur le terrain, à Niono et dans le Gourma, ont participé au suivi et tout particulièrement A. HAIDARA, Y. MAÏGA et M. TOURÉ. Ils remercient aussi H. DRABO-DIARRA, A. DOLO, les lecteurs bénévoles et la Revue d'Élevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux pour leurs conseils et les améliorations qu'ils ont apportées à la présentation du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

1. BELSKY (A.J.). Landscape patterns in a semi-arid ecosystem in East Africa. *J. arid. Envir.*, 1989, 17: 265-270.
2. BILLE (J.C.). Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. Paris, ORSTOM, 1977. 82 p. (Travaux et Documents 65).
3. BREMAN (H.), DE RIDDER (N.) éd. Manuel sur les pâturages des pays sahéliens. 1991. 485 p. Paris, ACCT-CTA, Kharthala, 1991.
4. CHARREAU (C.), VIDAL (P.). Influence de l'*Acacia albida* Del. sur le sol, la nutrition minérale et les rendements en mil *Pennisetum* au Sénégal. *Agron. trop.*, 1965, (6-7): 600-626.
5. CISSÉ (M.I.). Production fourragère de quelques arbres sahéliens : relation entre la biomasse foliaire maximale et divers paramètres physiques. In : LE HOUÉROU (H.N.) éd. Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances. Addis-Abeba, CIPEA, 1980. p. 203-208.
6. CISSÉ (M.I.). Effet de divers régimes d'effeuillage sur la production foliaire de quelques buissons fourragers de la zone soudano-sahélienne. In : LE HOUÉROU (H.N.) éd. Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances. Addis-Abeba, CIPEA, 1980. p. 203-208.
7. CISSÉ (M.I.). Synthèse des essais d'ébranchage pratiqués sur quelques arbres fourragers sahéliens de 1978 à 1983. Bamako, Mali, CIPEA, 1984. p. 18. (Doc. Prog. AZ 103).
8. COUGHENOUR (M.B.), COPPOCK (D.L.), ELLIS (J.E.). Herbaceous forage variability in an arid pastoral region of Kenya: importance of topographic and rainfall gradients. *J. arid. Envir.*, 1990, 19: 147-159.
9. COUGHENOUR (M.B.), ELLIS (J.E.), POPP (R.G.). Morphometric relationships and developmental patterns of *Acacia tortilis* and *Acacia reficiens* in Southern Turkana, Kenya. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1990, 117 (1): 8-17.

10. DEFOURNY (P.). Evaluation de la végétation ligneuse en région soudano-sahélienne à partir de données satellitaires (Burkina Faso). *In* : Apport de la télédétection spatiale à l'étude des paysages et systèmes agraires tropicaux. Talence, CNRS-CEGET, 1989.
11. DICKO (M.S.), SANGARE (M.). Le comportement alimentaire des ruminants domestiques en zone sahélienne. *In* : 2nd International Rangeland Congress, Adelaïde, 13-18 May 1984. 8 p.
12. FARMER (M.G.). La pluviométrie. *In* : Etudes de l'UICN sur le Sahel. UICN, Gland, 1989. p. 1-26.
13. FRANKLIN (J.), HIERNAUX (P.). Estimating foliage and woody biomass in Sahelian and Sudanian woodlands using a remote sensing model. *Int. J. Rem. Sens.*, 1991, **12** (6): 1387-1404.
14. FRIOT (D.), CALVET (H.). Etude complémentaire sur les carences minérales rencontrées dans les troupeaux du Nord Sénégal. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1971, **24** (3): 393-407.
15. GROUZIS (M.), SICOT (M.). 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, CIPEA, 1980. p. 231-238.
16. GUERIN (H.). Alimentation des ruminants domestiques sur pâturages naturels sahéliens et sahélo-soudaniens : étude méthodologique dans la région du Ferlo au Sénégal. Thèse INSAM. Maisons-Alfort, CIRAD-EMVT, 1987. 211 p.
17. HIERNAUX (P.). L'inventaire du potentiel fourrager des arbres et arbustes d'une région du Sahel malien. Méthodes et premiers résultats. *In* : LE HOUÉROU (H.N.) éd. Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances. Addis-Abeba, CIPEA, 1980. p. 195-202.
18. HIERNAUX (P.). Distribution des pluies et production herbacée au Sahel : une méthode empirique pour caractériser la distribution des précipitations journalières et ses effets sur la production herbacée. Bamako, CIPEA, 1984. 48 p. (Doc. Prog. AZ98).
19. HIERNAUX (P.). Le suivi des ressources pastorales et de leur gestion en regard des productions animales qu'elles engendrent au Sahel. Approche méthodologique. Bamako, CIPEA, 1989. 50 p. (Doc. Trav.)
20. HIERNAUX (P.), Cissé (M.I.), DIARRA (L.), LEEUW (P.N. de). Fluctuations saisonnières de la feuillaison des arbres et des buissons sahéliens. Amélioration de l'évaluation des ressources fourragères des parcours sahéliens. Bamako, CIPEA, 1992. 31 p. (Doc. Trav. 2/92).

HIERNAUX (P.H.Y.), Cissé (M.I.), DIARRA (L.), LEEUW (P.N. de). Seasonal fluctuations in foliation of some trees and shrubs in the Sahel. Consequences for the assessment of fodder resources. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1994, **47** (1) : 117-125

The seasonality of the foliation of 28 Sahelian trees and shrubs was studied in order to determine the seasonal availabilities in browse feed and their interannual variations. Standard branchlets of each species were sampled each month, from 1979 to 1992, at sites located along the Sahelian bioclimatic gradient in Mali. Five phenological types were identified from the seasonality of their foliation. Three of them were deciduous plants characterized by the duration of their foliation, and the two others were evergreen plants characterized by the season of foliage renewal. Inter-site and interannual differences in foliar density were quantified and their ecology studied by analysis of variance. The seasonal maximum foliage density was shown to depend mainly on soil moisture accumulated in the previous year. To conclude, it is suggested that foliage seasonality and interannual fluctuations should be included in the assessment of feed resources offered by browses and, more generally, in any attempt to quantify the role of woody plants in the Sahelian ecosystem.

Key words : Browse plant - Woody plant - Biomass - Leaf - Phenology - Sahel - Mali.

21. HUTCHINSON (J.), DALZIEL (J.M.). Flora of West Tropical Africa. 2nd ed. KEAY (R.W.J.), HEPPER (F.N.) ed. London, Crown Agents for Oversea Governments and Administrations, 1954-1972. Vol. 1-3 : 828 p. ; 544 p. ; 574 p.
22. LE HOUÉROU (H.N.). Composition chimique et valeur nutritive des fourrages ligneux en Afrique tropicale occidentale. *In* : LE HOUÉROU (H.N.) éd. Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances. Addis-Abeba, CIPEA, 1980. p. 259-284.
23. MARIAUX (A.). Nature et périodicité des cernes dans les arbres de la zone tropicale sèche en Afrique de l'Ouest. Nogent-sur-Marne, CTFT, 1979. p. 40-42.
24. MIEHE (S.). *Acacia albida* and other multipurpose trees on the Fur farmlands in the Jebel Marra highlands. Western Darfur. Sudan. *Agrofor. Syst.*, 1986, **4**: 89-119.
25. PENNING DE VRIES (F.W.T.), DJITEYE (M.A.). La productivité des pâturages sahéliens : une étude des sols, des végétations et l'exploitation de cette ressource naturelle. Wageningen. PUDOC CAPD, 1982. 525 p.
26. PIOT (J.), NEBOUT (J.P.), NANOT (R.), TOUTAIN (B.). Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques. Etude quantitative dans la zone sud de la mare d'Oursi. Paris. GERDAT. 1980. 213 p.
27. POUPON (H.). Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. Dakar, *Bull. IFAN*, 1979 (41) Sér. A (1) : 44-85.
28. RUTHERFORD (M.C.). Growth rates, biomass and distribution of selected woody plant roots in *Burkea africana* - *Ochna pulchra* savanna. *Vegetatio*, 1983, **52**: 45-63.
29. SEGHIERI (J.). Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne au Nord-Cameroun. Thèse USTL, Montpellier, 1990. 183 p.
30. TOURÉ (A.S.). Ecologie et production des pâturages au Moyen-Bani-Niger, Mali. Thèse Doct., Québec, Univ. Laval, 1992. 105 p.
31. TROCHAIN (J.L.). Le rythme phénologique aberrant de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (*Mimosaceae*). *Annls scient. Univ. Besançon*, 1969, Bot. **3** (6): 7-13.

HIERNAUX (P.H.Y.), Cissé (M.I.), DIARRA (L.), LEEUW (P.N. de). Estacionalidad de la foliación de unos árboles y matorrales del Sahel. Consecuencias para la cantificación de las disponibilidades forrajeras. *Revue Elev. Méd. vét. Pays trop.*, 1994, **47** (1) : 117-125

La estacionalidad de la foliación de unas treinta especies leñosas del Sahel fue analizada para caracterizar las disponibilidades forrajeras del follaje a lo largo del año así como sus variaciones entre años. El método de muestro basado en la selección de ramitas normadas fue aplicado mensualmente, de 1979 a 1992, en los sitios repartidos en el gradiente bioclimático del Sahel en Mali. Se tomaron cinco grupos de especies caracterizados por el regimen estacional de la foliación. En tres de ellos se encuentran especies deciduas que se distinguen por la duración de su foliación. Los dos otros grupos reúnen las especies sempervirentes que se distinguen por la estación de renovación del follaje. Se cantifian las variaciones de densidad foliar entre sitios y entre años, y se analiza su ecología mediante análisis de varianza. Por lo tanto se demuestra así que la densidad máxima de foliación en el año depende, ante todo, de las infiltraciones hídricas acumuladas en el suelo durante el año precedente. En conclusión, se propone tener en cuenta las variaciones estacionales y las fluctuaciones anuales en la evaluación de las disponibilidades forrajeras aportadas por las plantas leñosas, y además, en cualquier cantificación del papel de los arboles en el ecosistema del Sahel.

Palabras clave : Planta de ramoneo - Planta leñosa - Biomasa - Hoja - Fenología - Sahel - Mali.