



THESE

Présentée pour obtenir le titre de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE OUAGADOUGOU

Spécialité : Sciences Biologiques Appliquées

Option : Biologie et Ecologie Végétales

par

Babou André BATIONO

Ingénieur des Eaux et Forêts

**REGENERATION NATURELLE ET FONCTIONNEMENT DE CINQ
ESPECES LIGNEUSES DE LA FORET CLASSEE DU NAZINON
(BURKINA FASO) : *Detarium microcarpum* Guill. et Perr., *Azelia africana*
Sw., *Isobertinia doka* Caib. et Stapf., *Piliostigma thonningii* (Seb.) Miln. –
Redh. et *Terminalia avicennioides* Guill. et Perr.**

Soutenue le 31 janvier 2002, devant le Jury :

Président : Amadou Tidiane BA, Professeur, Université Cheikh Anta DIOP, Dakar

Membres : Koffi AKPAGANA, Professeur, Université de Lomé

Sita GUINKO, Professeur, Université de Ouagadougou

Mahamane SAADOU, Professeur, Université Abdou Moumouni, Niamey

Jeanne MILLOGO-RASOLODIMBY, Maître-Assistant, Université de Ouagadougou

Sibiri Jean OUEDRAOGO, Chargé de Recherche, CNRST, Ouagadougou

A

- Mon oncle, Yépourgni BATIONO, qui me réveillait chaque matin pour que j'aille à l'école, décédé en 1982.

- Mon père, Touna Emmanuel Joseph BATIONO, qui était particulièrement attaché à la terre et à la brousse, décédé en 1986.

Ils seraient particulièrement heureux de voir le fruit de leurs efforts inlassables. Mais hélas !

Avant-propos

Il est pour moi, à la fin de ce travail, un grand plaisir et une nécessité de témoigner à toutes les personnes, femmes et hommes, qui m'ont accompagné sur ce chemin parfois difficile, ma profonde reconnaissance. Les aides ont été diverses et multiformes. Il m'est donc objectivement impossible de citer tous les noms dans ces quelques pages que je me réserve pour les remerciements. Mais j'ai tout le monde à l'esprit et je suis sensible à l'aide que chacun a apportée. Je voudrais cependant remercier particulièrement :

- Le professeur Sita GUINKO, responsable de la formation doctorale et Directeur du laboratoire de Biologie et Ecologie Végétales de l'Université de Ouagadougou, pour le plaisir qu'il m'a fait en m'accueillant dans son laboratoire et en acceptant d'être mon Directeur de thèse. Après avoir parcouru plusieurs milieux forestiers du Burkina Faso, j'ai découvert combien le plaidoyer du professeur GUINKO en faveur des études sur les espèces végétales locales est une vision très pertinente et juste. Le voyage au Danemark qu'il m'a proposé a contribué énormément résoudre le problème de bibliographie qui a été pour moi pendant longtemps un goulot d'étranglement. C'est l'occasion également de lui témoigner toute ma profonde reconnaissance pour ma formation depuis l'Institut du Développement Rural (IDR). Le plaisir pour moi serait tout simplement qu'il trouve dans ce document les raisons d'une petite satisfaction morale.

- L'ensemble des étudiants et du personnel enseignant-chercheur et d'appui du laboratoire de Biologie et Ecologie Végétales de l'université de Ouagadougou pour leur aide multiforme.

- Les responsables du CNRST, de l'INERA et de l'ex-IRBET, qui m'ont accueilli dans leurs structures depuis 1993 pour la préparation de mon diplôme d'Ingénieur des Eaux et forêts, puis de DEA et enfin de thèse. Qu'ils trouvent dans ce document les raisons de leur confiance.

- Les ex-Directeurs, GRANDIN et FAGE, de l'IRD-Ouaga et particulièrement le laboratoire d'écologie végétale pour les moyens dont j'ai bénéficié dans leur structure.

- Le Docteur Sibiri Jean OUEDRAOGO, Chargé de recherche et Chef du Département Productions Forestière de l'Institut de l'Environnement de Recherches Agricole. Je lui suis énormément redevable pour la conduite des travaux de cette thèse dont il a co-encadré. Au-

delà des très bons rapports scientifiques qui nous ont liés durant toute l'étude, il a été pour moi un principal soutien moral.

- Les chefs de Programme, l'équipe « Agroforesterie » et l'ensemble du personnel du Département Productions Forestières pour leurs soutiens divers et les conditions conviviales de travail dont j'ai bénéficiées durant cette étude.

- Le Docteur Jean Noël PODA, Maître de recherche à l'Institut des Sciences de la Santé, pour ses nombreux conseils et ses encouragements. Il a assuré le transport de mes échantillons de rongeurs jusqu'au Niger. J'ai découvert un homme facilement accessible et sensible aux problèmes de la jeunesse, travaillant toujours à réduire le fossé entre les générations.

- Le Docteur Issaka Joseph BOUSSIM, Maître-assistant à l'Université de Ouagadougou, a tenu à visiter mon terrain pour m'a apporté des conseils malgré son temps que je sais chargé.

- Le Docteur Antoine SOME, Maître-assistant à l'université Polytechnique de Bobo et Monsieur Philippe DE BLIC, Ingénieur de recherche en pédologie à l'IRD (Institut de Recherche pour le Développement) m'ont apporté leur aide respectivement dans l'étude des états de surface et de l'infiltration.

- Le Docteur Boukary Ousmane DIALLO et Monsieur Jozias SANOU de L'INERA pour leur assistance lors de la scannographie des photos.

- Le Docteur Jean Claude GAUTUN, Directeur de recherche et responsable du laboratoire de mammalogie de l'IRD-Niamey au Niger, a assuré l'identification des rongeurs capturés.

- Les techniciens de recherches de l'INERA et de l'IRD-Ouaga : Tinoago SEDGO, Pascal COMPAORE, Mamadou BARRY, Passari OULLA et Saïdou SAVADOGO, sans lesquels les travaux de terrain et de laboratoire ne seraient pas sans difficultés.

- les chauffeurs, Michel COMPAORE, Boukary OUEDRAOGO, Jean-Baptiste OUEDRAOGO et Karim TIENDREBEOGO, sans lesquels la collecte des données ne serait pas simple. Ils ont accepté de parcourir la forêt à trois heures du matin pendant l'étude du potentiel hydrique. Qu'ils en soient infiniment remerciés.

- Les braves paysans du village de Sobaka ; si cette étude a été possible durant plusieurs années c'est grâce à la franche collaboration de ces populations qui m'ont accepté. Je les remercie vivement. Je rends particulièrement hommage à Emile Waninoogo ZOUNDI décédé en 2000. Il a été mon guide et m'a fait découvrir les différents faciès de la forêt.

- Le personnel de l'Institut de Botanique de l'université de Aarhus au Danemark et particulièrement le Docteur Anne Mette LYKKE et madame Metus pour leur assistance durant mon séjour au Danemark. J'y ai particulièrement bénéficié d'une aide constante et d'une franche collaboration de la part de Mlle Fatimata NIANG de l'université Cheikh Anta DIOP de Dakar. Elle a fréquemment joué le rôle d'interprète. Qu'elle trouve ici l'expression de mon profonde gratitude.

- Les Docteurs François PALLO et Tybi GUISSOU de l'INERA, le Docteur Daniel-Yves ALEXANDRE de l'IRD-Bamako, le Docteur Jeanne MILLOGO-RASOLOUDIMBY de l'université de Ouagadougou et monsieur Léonard BADO du ministère des finances avec son œil de profane, ont contribué à la correction du manuscrit et fait des suggestions pour l'améliorer. Mais malgré leur travail hautement appréciable, ce document reste une œuvre humaine et donc toujours perfectible.

- Mes parents et mes ami (e)s d'organisations de jeunesse et de mouvements associatifs, a qui je n'ai pas pu toujours donné le meilleur de moi-même durant ces années d'étude. Toute ma profonde reconnaissance aux amis Ousmane Djedjan KEITA, Seydou BANGOURA, Ossei KODJO, Jules AKA, Oumou KONE et DIALLO Albertine, qui m'ont envoyé des articles scientifiques.

- Le Docteur André BATIONO de Tropical Soil Biology and Fertility Programme m'a beaucoup encouragé à poursuivre les études doctorales. Qu'il trouve dans ces lignes des motifs de satisfaction et l'expression de ma profonde reconnaissance.

- Tous les membres du jury pour avoir accepté de venir juger ce travail malgré les nombreuses occupations de chacun inhérentes à son rang et à ses fonctions. Je suis particulièrement reconnaissant aux Professeurs Mahamane SAADOU de l'université « Abdou Moumouni » du Niger et Koffi AKPAGANA de l'université du Benin au Togo, pour avoir en plus accepté de rapporter ma thèse.

- Les organismes qui ont financé mes travaux, sans lesquels ce document ne verrait certainement pas le jour. Il s'agit principalement du projet « ENRECA-botanique », du projet « Aménagement des forêts naturelles » et du projet « Jachère en Afrique de l'Ouest ». Que chacune de ces structures trouve dans ce document les fruits de son investissement.

TABLES DES MATIERES

ABREVIATIONS	iv
LISTE DES PHOTOS	iv
LISTE DES FIGURES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
RESUME	ix
ABSTRACT	x
INTRODUCTION	1
PREMIERE PARTIE : PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE ET DES ESPECES LIGNEUSES ETUDIEES	4
1.1) Zone d'étude	5
1.1.1 Pédologie et géomorphologie	5
1.1.2 Climat et végétation	7
1.1.3 Démographie et socio-économie	7
1.2 Espèces ligneuses étudiées	9
DEUXIEME PARTIE : METHODOLOGIE	14
2.1 Structure et fonctionnement des populations ligneuses	15
2.1.1 Influence de la coupe sur la multiplication végétative de <i>D. microcarpum</i> .	17
2.2 Dissémination et prédation des semences forestières par les animaux	19
2.2.1 Rôle disséminateur-prédateur de la faune	19
2.2.2 Influence des rongeurs fouisseurs sur les propriétés physico-chimiques des sols	21
2.2.3 Dissémination des semences forestières par le bétail	23
2.3 Potentiel séminal édaphique (P.S.E.) de <i>Piliostigma thonningii</i>	24
2.4 Longévité des graines de <i>Azelia africana</i> et de <i>Isoberlinia doka</i>	25
2.5 Vigueur et morphologie fonctionnelle des plantules	25
2.5.1 Influence du poids des graines sur la vigueur des plantules de <i>A. africana</i>	25
2.5.2 Croissance des plantules en rhizotrons	26
2.6 Etude de la morphologie du système racinaire <i>in situ</i>	28
2.7 Etude du potentiel hydrique foliaire	29
2.7.1 Les transferts de l'eau dans le Système Sol-Plante-Atmosphère (SSPA)	29
2.7.1.1 Les résistances aux transferts de l'eau dans le S.S.P.A.	30
2.7.1.2 La loi d'Ohm	32
2.7.2 Les valeurs caractéristiques du potentiel hydrique foliaire.	32
2.7.2.1 Le potentiel de base	32
2.7.2.2 Potentiel hydrique minimum	33
2.7.2.3 Potentiel de récupération	33
2.7.3 Matériel et techniques de mesure du potentiel hydrique foliaire	34
2.7.3.1 La chambre à pression	34
2.7.3.2 Techniques de mesure et précaution d'emploi de la chambre à pression	34

2.7.3.3	Calendrier et périodicité des mesures	36
2.7.3.4	Etablissement des courbes pression-volume	36
TROISIEME PARTIE : RESULTATS		37
3.1	Structure des populations ligneuses	38
3.1.1	Structure des populations de <i>Terminalia avicennioides</i> et de <i>Piliostigma thonningii</i>	38
3.1.2	Structure des populations de <i>Isobertinia doka</i>	40
3.1.3	Structure des populations de <i>Detarium microcarpum</i>	44
3.1.3.1	Régénération par souches de <i>Detarium microcarpum</i> : influence de la hauteur et du diamètre de coupe.	51
3.1.4	Structure des populations de <i>Azelia africana</i>	55
3.2)	Dissémination et prédation des semences forestières.	59
3.2.1	dissémination par le bétail	59
3.2.1.1	Influence du transit intestinal sur la germination.	60
3.2.2	Dissémination et prédation des semences forestières par la faune	62
3.2.3	Rôle de <i>Tatera hopkinsoni</i> dans l'évolution des caractères physico-chimiques des sols	65
3.3	Potentiel séminal édaphique et impact des feux sur les graines de	
	<i>Piliostigma thonningii</i>	70
3.3.1	Potentiel séminal édaphique	70
3.3.2	Impact des feux sur le stock de graines de <i>P. thonningii</i> dans le sol	70
3.4	Longévité des graines et vigueur des plantules	70
3.4.1	Longévité des graines	70
3.4.2	Influence du poids des graines sur la vigueur des plantules de <i>Azelia africana</i> .	71
3.5)	Morphologie et croissance des plantules élevées en rhizotrons	73
3.5.1	Morphologie de la germination des plantules	73
3.5.1.1	Classification selon la nature des cotylédons	73
3.5.1.2	Classification selon le type de germination.	73
3.5.2	Morphologie des organes souterrains des plantules élevées en rhizotrons	74
3.5.3	Croissance de la tige principale	75
3.5.3.1	Croissance rythmique de la tige principale des plantules	80
3.5.4	Croissance du pivot	82
3.5.5	Croissance comparée de l'axe caulinaire et du pivot.	85
3.6	Morphologie et plasticité des structures racinaires <i>in situ</i>.	89
3.6.1	Morphologie racinaire de <i>Azelia africana</i>	89
3.6.2	Morphologie racinaire de <i>Piliostigma thonningii</i>	89
3.6.3	Morphologie racinaire de <i>Isobertinia doka</i>	90
3.6.4	Morphologie racinaire de <i>Terminalia avicennioides</i>	94
3.6.5	Morphologie racinaire de <i>Detarium microcarpum</i>	94
3.7	Potentiel hydrique foliaire	102
3.7.1	Cinétique journalière de la tension de sève	102
3.7.1.1	Comparaison des potentiels de base (P _b)	102
3.7.1.2	Amplitudes journalières de la tension de sève. ($\Delta P = P_b - P_m$)	104
3.7.1.3	Dynamique du potentiel hydrique foliaire au cours de la journée	104
3.7.1.4	Récupération hydrique en fin de journée	105

3.7.2	Les courbes pression-volume	105
QUATRIEME PARTIE :DISCUSSION		108
4.1	Structure des populations ligneuses	109
4.1.1	Rôle des modes de dissémination des semences	109
4.1.2	Rôle disséminateur-prédateur de la faune	110
4.1.3	Dissémination des semences par le bétail	112
4.2	Longévité des semences	115
4.2.1	Impact des feux sur les semences disséminées.	116
4.3	Germination et développement des plantules en milieu naturel	117
4.3.1	Régénération séminale de <i>I. doka</i> , <i>D. microcarpum</i> , <i>A. africana</i> et <i>T. avicennioides</i>	117
4.3.1.1	Rôle de <i>Tatera hopkinsoni</i> dans la régénération de <i>D. microcarpum</i> .	121
4.3.1.1.1	Amélioration des propriétés physiques du sol par <i>Tatera hopkinsoni</i>	122
4.3.1.1.2	Chronologie dans l'installation de <i>T. hopkinsoni</i> et de <i>D. microcarpum</i>	123
4.4)	Rôle de la multiplication végétative dans la régénération naturelle	124
4.4.1	Place de la multiplication végétative dans la régénération naturelle de <i>D. microcarpum</i> .	125
4.5	Croissance et morphologie fonctionnelle des plantules en rhizotrons	127
4.5.1	Croissance de la tige principale des plantules	128
4.5.1.1	Détermisme de la croissance rythmique de la tige principale des plantules.	128
4.5.2	Le système racinaire : organe de réserves	130
4.5.3	Morphologie des plantules et adaptation aux conditions du milieu.	130
4.5.3.1	Adaptation au feu, au broutage et aux coupes répétées	130
4.5.3.2	Importance de la vitesse d'enracinement des plantules	132
4.6	Développement racinaire <i>in situ</i>	135
4.7	Fonctionnement différentiel du potentiel hydrique foliaire des espèces.	137
CONCLUSION ET PERSPECTIVES		140
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES		144
ANNEXES		165

ABREVIATIONS

IN.E.R.A. / D.P.F. : Institut de l'Environnement et de Recherches

Agricoles / Département Productions forestières

I.R.D. : Institut de Recherche pour le Développement

M.E.E. : Ministère de l'Environnement et de l'Eau

P.S.E. : Potentiel Séminal Edaphique

T.S.P.A. : Trajet Sol-Plante-Atmosphère

S.S.P.A. : Système Sol-Plante-Atmosphère

T.U. : Temps Universel

C.N.S.F. : Centre National des Semences Forestières

LISTE DES PHOTOS

Photo N°1 : Rameaux fructifères de <i>Terminalia avicennioides</i>	12
Photo N°2 : Un pied de <i>Piliostigma thonningii</i>	12
Photo N°3 : Rameaux fructifères de <i>Isobertinia doka</i>	12
Photo N°4 : Un pied de <i>Azelia africana</i> émondé en réitération.....	13
Photo N°5 : Rameaux fructifères et florifères de <i>Detarium microcarpum</i>	13
Photo N°6 : Un individu de <i>Detarium microcarpum</i> au stade I.....	52
Photo N°7 : Rejet de racine de <i>Detarium microcarpum</i> à 5 m de la base de la souche- mère tuée par le feu.....	52
Photo N°8 : Rejets de deux ans d'une souche de 50 cm de hauteur de <i>Detarium microcarpum</i> . On observera l'insertion basale des rejets et le dessèchement de la souche au-dessus de la surface du sol.....	53
Photo N°9 : La coupe rase n'a pas affecté les capacités de rejets de la souche de <i>Detarium microcarpum</i>	53
Photo N°10 : La souche desséchée entretient le feu nocif aux rejets de <i>D. microcarpum</i>	54
Photo N°11 : <i>Tatera hopkinsoni</i> (adulte formolé).....	68
Photo N°12 : <i>Cricetomys gambianus</i>	68
Photo N°13 : Régénération par multiplication végétative de <i>Detarium microcarpum</i> sur une butte construite par <i>Tatera hopkinsoni</i>	69

Photo N° 14 : Régénération de <i>Isobertinia doka</i> par drageonnement après un chablis d'un pied adulte	93
--	----

LISTE DES FIGURES

Figure N° 1 : Carte des territoires phytogéographiques du Burkina Faso et localisation de la zone d'étude	6
Figure N° 2 : Pluviométrie annuelle de la station météorologique de Sapouy.....	8
Figure N° 3 : Evolution des moyennes mensuelles de la pluviométrie, de l'humidité relative et de la température de 1997 à 1999 de la station météorologique de Sapouy.....	8
Figure N° 4 : Les résistances en série à la circulation de l'eau le long de l'arbre.....	31
Figure N° 5 : Structure des populations de <i>Terminalia avicennioides</i> sur différents sites.....	41
Figure N° 6 : Régénération et distribution de <i>Terminalia avicennioides</i> dans une jachère fortement pâturée âgée de 30-35 ans.....	42
Figure N° 7 : densité des stades de développement de <i>Isobertinia doka</i>	43
Figure N° 8 : Distribution spatiale des semis de <i>Isobertinia doka</i> par rapport aux Semenciers.....	45
Figure N° 9 : Distribution spatiale des stades de développements de <i>Isobertinia doka</i> en fonction des sites germinatifs.....	46
Figure N° 10 : Densités moyennes des stades de développement de <i>Detarium microcarpum</i> sur sol ferrugineux tropical lessivé induré moyennement profond (sfmpcu), sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace(sfpca) et sur lithosol (ls) en saison pluvieuse.....	48
Figure N° 11 : Distribution spatiale de la régénération séminale et végétative de <i>Detarium microcarpum</i> sur sol ferrugineux profond sur carapace.....	49
Figure N° 12 : Distribution spatiale de la régénération séminale et végétative de <i>Detarium microcarpum</i> sur lithosol.....	50
Figure N° 13 : Distribution spatiale des plantules de <i>Afzelia africana</i> par rapport au Semencier.....	58
Figure N° 14 : Influence des microsites : litière (L), touffes (T) et sol (N), sur la levée <i>in situ</i> des graines de <i>Afzelia africana</i>	58

Figure N° 15 : Evolution de la survie des plantules issues du semis direct de <i>Afzelia africana</i> dans la forêt classée de Nazinon parcourue par les feux précoces..	59
Figure N° 16 : Distribution des graines arillées et sans arilles de <i>Afzelia africana</i> sur les parcelles brûlée et non brûlée dans la forêt classée de Nazinon.....	62
Figure N° 17 : Influence de la durée de conservation dans les conditions ambiantes sur la germination des graines de <i>Afzelia africana</i>	72
Figure N° 18 : Influence de la durée de conservation dans les conditions ambiantes sur la germination des graines de <i>Isobertinia doka</i>	72
Figure N° 19 : Morphologie racinaire de <i>Terminalia avicennioides</i> de trois mois sur sol argilo-sableux en rhizotron.....	76
Figure N° 20 : Morphologie racinaire des plantules de <i>Detarium microcarpum</i> de trois mois sur sol argilo-sableux en rhizotron.....	77
Figure N° 21 : Morphologie racinaire des plantules de <i>Piliostigma thonningii</i> de trois mois sur sol argilo-sableux en rhizotron.....	78
Figure N° 22 : Morphologie racinaire des plantules de <i>Isobertinia doka</i> de trois mois sur sol gravillonnaire en rhizotron.....	79
Figure N° 23 : Morphologie racinaire des plantules de <i>Afzelia africana</i> de trois mois sur sol gravillonnaire en rhizotron.....	80
Figure N° 24 : Courbes de croissance cumulée de la tige principale des plantules élevées en rhizotron.....	81
Figure N° 25 : Croissance rythmique de la tige principale des plantules élevées en rhizotron sur sol gravillonnaire (sg) et sur sol argilo-sableux (sas).....	83
Figure N° 26 : Courbe de croissance cumulée du pivot des plantules élevées en rhizotron.....	84
Figure N° 27 : Accroissement moyen hebdomadaire du pivot (delta R) des plantules en rhizotron sur sol gravillonnaire (sg) et sur sol argilo-sableux (sas).....	87

Figure N° 28 : Ratio accroissement moyen hebdomadaire du pivot / accroissement moyen hebdomadaire de la tige principale des plantules en rhizotron sur sol gravillonnaire (sg) et sur sol argilo-sableux (sas).....	88
Figure N° 29 : Morphologie racinaire de <i>Piliostigma thonningii</i> en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace.....	91
Figure N° 30 : Morphologie racinaire de <i>Isberlinia doka</i> en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace.....	92
Figure N° 31 : Morphologie racinaire de <i>Terminalia avicennioides</i> en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace.....	95
Figure N° 32 : Morphologie racinaire de <i>Terminalia avicennioides</i> en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré moyennement profond sur cuirasse.....	96
Figure N° 33 : Morphologie racinaire de <i>Detarium microcarpum</i> en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace.....	98
Figure 34 : Morphologie et opportunisme racinaire de <i>Detarium microcarpum</i> sur sol ferrugineux tropical lessivé induré moyennement profond sur cuirasse.....	99
Figure 35 : Morphologie racinaire et importance du drageonnement de <i>Detarium microcarpum</i> sur Lithosol.....	100
Figure N° 36 : Morphologie racinaire et régénération par multiplication végétative de <i>Detarium microcarpum</i> sur une butte édifiée par <i>Tatera hophinoni</i>	101
Figure N° 37 : Cinétiques journalières du potentiel hydrique foliaire en début de saison sèche (Dss), en saison sèche (Ss) et en saison pluvieuse (Sp).....	103
Figure N° 38 : Courbes pression-volume de quatre espèces ligneuses soudaniennes de la forêt classée de Nazinon	106

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques du sol de semis des graines de <i>A. africana</i>	26
Tableau 2 : Caractéristiques des horizons du profil I.....	27
Tableau 3 : Caractéristiques des horizons du profil II.....	28
Tableau 4 : Influence du diamètre de coupe (DC) sur la multiplication végétative de <i>Detarium microcarpum</i> (n = 360).....	55
Tableau 5 : Influence de la hauteur de coupe (HC) sur la multiplication végétative de <i>Detarium microcarpum</i> (n = 360).....	55
Tableau 6 : Influence de la combinaison entre la hauteur et le diamètre de coupe sur la multiplication végétative de <i>Detarium microcarpum</i> (n = 360).....	56
Tableau 7 : Importance relative des graines de chaque espèce ligneuse par espèce Animale.....	61
Tableau 8 : Taux de germination des graines transitées par le tube digestif.....	61
Tableau 9 : Taux de germination des graines à dormance tégumentaire transitées par le tube digestif et scarifiées au couteau.....	62
Tableau 10 : Disparition des graines arillées de <i>A. africana</i>	64
Tableau 11 : Disparition des graines sans arille de <i>A. africana</i>	64
Tableau 12 : Disparition des graines de <i>A. africana</i> des tas hétérogènes	65
Tableau 13 : Caractéristiques chimiques et physiques des microbuttes	66
Tableau 14 : Comparaison de l'infiltration sur les différents états de surface.....	67
Tableau 15 : Coefficients de variation des débits d'infiltration.....	67
Tableau 16 : Influence du poids des semences sur la vigueur des plantules de <i>A. africana</i>	71
Tableau 17 : Comparaison de la croissance moyenne hebdomadaire cumulée du pivot des plantules sur sol gravillonnaire.....	86
Tableau 18 : Comparaison de la croissance moyenne hebdomadaire cumulée du pivot des plantules sur sol argileux-sableux.....	86
Tableau 19 : Comparaison interspécifique du potentiel de base (Pb), des amplitudes journalières du potentiel (ΔP) et des gains de potentiel (Gp).....	107
Tableau 20 : Paramètres dérivés des courbes pression-volume des rameaux coupés..	107

RESUME

Les habitants des pays du Sahel tirent l'essentiel de leurs produits de subsistance des formations végétales naturelles. Le renouvellement naturel des espèces végétales est devenu, ainsi au fil des temps, incapable à lui tout seul d'assurer la régénération des forêts. Les connaissances sur les mécanismes de la régénération naturelle qui devraient orienter la sylviculture des espèces végétales autochtones restent cependant insuffisantes.

C'est pour mieux appréhender les mécanismes de la régénération naturelle que nous avons entrepris des études sur la dissémination des semences, les facteurs d'installation et de croissance des plantules, les structures racinaires et le fonctionnement hydrique chez cinq principales espèces ligneuses de la forêt classée du Nazinon : *Terminalia avicennioides* Guill. et Perr., *Piliostigma thonningii* (Sch) Miln. Redh., *Isobertinia doka* Caib et Stapf, *Azelia africana* Sm. et *Detarium microcarpum* Guill. et Perr.

L'hétérogénéité de la structure des populations ligneuses reflète celle de la dissémination et de la prédation des semences ainsi que de l'adaptation différentielle des plantules aux conditions du milieu. Les plantules de toutes les espèces étudiées, sauf celles de *Azelia africana*, sont cryptogées. Le développement de bourgeons cotylédonaire actifs et la tubérisation précoce du pivot chez les plantules cryptogées confèrent à celles-ci une bonne capacité de rejet de souche et une meilleure adaptation au feu, au broutage, à la coupe répétée et à la sécheresse. Les plantules ont une croissance aérienne rythmique. Celles de *Detarium microcarpum* sont en plus géophytes en saison sèche. Les résultats révèlent également des différences de statut hydrique et de morphologie racinaire. Les paramètres hydriques ont permis d'ordonner les espèces selon leur xérophilie : *Isobertinia doka* < *Detarium microcarpum* = *Piliostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*. *Azelia africana* n'a pu être étudiée sur cet aspect. La différence de mécanismes d'installation des espèces suggère que l'écologie de la régénération séminale et végétative soit prise en compte dans la gestion des forêts.

Mots clefs : Espèce ligneuse, régénération naturelle, croissance, morphologie racinaire, statut hydrique, forêt du Nazinon, Burkina Faso

ABSTRACT

The population of sahelian countries rely on forest products to meet their daily needs. Because of the pressure, the natural regeneration of different plant species is no longer able to insure forests survival. However, the knowledges on the mechanisms of natural regeneration which should direct silviculture and use of species are limited.

To have a better understanding of the mechanisms of natural regeneration, a study on seed dissemination, populations installation, seedlings growth, root morphology and water status of five important woody species of classified forest of Nazinon : *Terminalia avicennioides* Guill. et Perr., *Piliostigma thonningii* (Sch) Miln. Redh., *Isobertia doka* Caib et Stapf, *Azelia africana* Sm. and *Detarium microcarpum* Guill. et Perr. was carried out.

The heterogeneousness of vegetation structure is due to seed dissemination and predation, and adaptation of young states of development. The seedlings of all species, except *Azelia africana*, are cyptogeal with an important development of cotyledonary buds. This characteristic improves seedling resistance to fire, browsing and repetitive cuttings. The stem of seedling has rythmic growth. Furthermore, seedlings of *Detarium microcarpum* are also geophytic during the dry season and survive thanks to a tuberous pivot. The results revealed diffrence among species regarding their water status and root-system morphology. The species can be classified according to drought tolerance on the basis of water parameters : *Isobertia doka* < *Detarium microcarpum* = *Piliostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*. *Azelia africana* was not studied on this aspect.

The difference in the mechanisms installation and water status suggest that the sexual and vegetative regeneration ecology have to be considered in forest management.

Keys words : Woody species, natural regeneration, rythmic growth, root morpholgy, water status, forest of Nazinon, Burkina Faso

INTRODUCTION

Pendant longtemps la notion de « sylviculture » a été préférée à celle « d'aménagement » et de « gestion durable » par les forestiers du Nord (BERTRAND *et al.*, 1999). Par cette notion il s'agissait de réunir les connaissances techniques qui permettraient à la forêt d'atteindre un rendement soutenu en bois (DUPUY, 1995). C'est de cette logique économique qu'ont été conçues les premières politiques forestières en Afrique surtout dans la partie humide où se sont installées des sociétés concessionnaires ou d'industriels d'origine occidentale (BERTRAND *et al.*, 1999). C'est ainsi que dans de nombreuses régions d'Afrique on a souvent défriché à l'aide de matériel lourd, la forêt naturelle pour y faire des plantations avec des espèces exotiques sans savoir ce qu'elles pouvaient donner dans les conditions locales.

Mais la raréfaction des produits forestiers, des pâturages naturelles et des terres cultivables et l'échec des plantations à grande échelle ont depuis plus d'une décennie, révélé la précarité du système. Ils ont rappelé une magnifique leçon de l'histoire de l'agriculture : une exploitation incapable d'assurer elle-même au moins la conservation de ses ressources naturelles est une exploitation en sursis qui ne peut prétendre ni à la reproductibilité ni à la durabilité (BUTTOUD, 1995). Il est évident que lorsque la croissance basée sur l'exploitation prend le pas sur la prudence, sur la bonne gestion et le recyclage des ressources locales, les communautés marginales ne peuvent plus vivre (HARRISON, 1991). Les ressources naturelles sont certes renouvelables, mais non inépuisables. Il était donc indispensable d'inventer un nouveau mode de gestion.

Concomitamment à cette prise de conscience, la multifonctionnalité des forêts tropicales a été de plus en plus reconnue et défendue : fonction de production, fonction sociale et fonction écologique. Cela a suscité un intérêt particulier pour les forêts naturelles. Elles sont par leur nature, plus que n'importe quelles plantations, celles qui renferment le maximum de produits utilisables par l'Homme (BELEM *et al.*, 1996). Le rôle des forêts dans le maintien de l'équilibre écologique mondial a été particulièrement souligné durant ces dernières années. Les forêts tropicales contiennent à elles seules 37 % du carbone total stocké par les forêts mondiales estimé à 80 % du carbone au-dessus du sol et à 40 % du carbone souterrain (LESCUYER et LOCATELLI, 1999). De plus au Sahel, les forêts naturelles et les jachères sont les pourvoyeuses naturelles des populations en biens divers. C'est le cas par exemple du Burkina Faso qui y tire

l'essentiel de sa subsistance. Elles fournissent le bois qui reste la principale source d'énergie. L'agriculture et l'élevage sont toujours extensifs et donc consommateurs d'espace. Elles pourvoient la pharmacopée traditionnelle et l'artisanat en matières premières. La durabilité de cette multifonctionnalité suppose une approche aménagiste qui garantit à chaque espèce végétale, des modes de gestion et les habitats nécessaires à la survie et au développement de sa population.

La forêt classée de Nazinon a été au Burkina Faso, l'une des premières formations végétales à être soumise au régime d'aménagement intégrant les populations riveraines à la gestion depuis 1986. Plus d'une décennie après l'application des nouvelles dispositions, les statistiques révèlent que la forêt a fourni à la ville de Ouagadougou de 1988 à 1996, 427.471 stères de bois de chauffe pour un prix d'achat total aux bûcherons évalué à 688.228.310 f cfa (M.E.E., 1997). A ces chiffres il faut ajouter ceux qui échappent au circuit de contrôle de l'administration.

Si le bilan économique peut être qualifié de satisfaisant, le bilan écologique quant à lui paraît mitigé. Les connaissances sur les capacités de régénération des espèces exploitées et l'influence des techniques de régénération extensives comme le semis direct sur la reconstitution du potentiel ligneux sont insuffisantes. C'est en cela que notre étude sur les capacités de régénération des ligneux en relation avec les activités d'exploitation forestières et l'analyse critique des méthodes de régénération artificielle adoptées par les populations est d'un intérêt majeur.

L'exploitation forestière, quelles que soient les raisons, oriente la dynamique de la végétation. Les espèces les plus exploitées, subissent plus la pression que les autres. Cela pose toujours le problème de l'équilibre de l'écosystème et de la reconstitution des populations végétales exploitées ou surexploitées et donc, du maintien de la trajectoire naturelle (ARONSON et *al.*, 1995) de la dynamique de la végétation. Ce qui invite à avoir constamment à l'esprit une question principale : Quelles sont les capacités de régénération naturelle et l'état structural de la végétation ligneuses ?

Le concept de régénération naturelle recouvre à la fois un sens statistique et dynamique (ALEXANDRE, 1989 ; BARITEAU, 1992). Au sens statistique la régénération naturelle est l'ensemble des semis naturels et de petites tiges existant dans un peuplement (BARITEAU, 1992). Le forestier dont le souci principal est de connaître le potentiel ligneux pour mieux planifier son exploitation, est particulièrement attentif à cette acception. Cependant pour l'écologue qui s'intéresse à la dynamique et au fonctionnement des écosystèmes, ce résultat statistique doit être expliqué. Car à chaque

stade de développement de la végétation, le modèle de distribution spatiale et la structure démographique résultent de l'interaction entre divers facteurs environnementaux (VETAAS, 1992 ; IZHAKI *et al.*, 1992) et des caractéristiques intrinsèques des espèces végétales (OLUSEGUN *et al.*, 1992 ; DIRIK, 2000 ; LOPEZ *et al.*, 2000 ; BATIONO *et al.*, 2001).

Citant SCHNELL (1971), MONNIER (1990) rapporte : « la régénération forestière, c'est-à-dire la restauration des populations végétales au fur et à mesure que les individus âgés disparaissent, est liée au porte-graines présents ainsi qu'aux modes de dispersion des diaspores soit dans l'environnement immédiat, soit à plus ou moins grande distance. Cette régénération est conditionnée par l'écologie des semis, sciaphile ou héliophile à des degrés divers, et par conséquent plus ou moins aptes à se développer dans le sous-bois intact ou altéré ». D'où au sens dynamique et fonctionnel, la régénération naturelle peut être considérée comme l'ensemble des processus de la série évolutive qui permet à un biotope dégradé de se reconstituer ou à un biotope en équilibre de se maintenir tel en dépit du vieillissement et de la mort de certaines parties (ALEXANDRE, 1989). La régénération naturelle est ainsi constamment sous l'influence des successions allogéniques ou autogéniques (RAMADE, 1994) et des opérations d'enrichissement. La conception dynamique et fonctionnelle de la régénération naturelle nécessite alors des réponses à des questions clefs dont :

- Quels sont les principaux modes et agents de dissémination des semences ?
- Quelle est l'autoécologie ou l'écophysiologie adaptative des populations ligneuses, notamment l'influence des perturbations, de la contrainte hydrique et des conditions édaphiques sur l'installation et le développement des espèces ?
- Quelle est la contribution des méthodes d'enrichissement telles que le semis direct ou la plantation, à la reconstitution des forêts naturelles ?

Le présent document s'articule autour de quatre parties. La première partie présente la zone d'étude et les espèces ligneuses étudiées. La deuxième partie expose le matériel et la méthode d'étude. Dans la troisième partie nous présentons les résultats obtenus suivis dans une quatrième partie de la discussion. Nous terminons par une conclusion dans laquelle nous dégagons quelques techniques sylvicoles à appliquer aux espèces étudiées et des axes de recherches complémentaires.

PREMIERE PARTIE :
PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE ET DES ESPECES LIGNEUSES
ETUDIEES

1.1 Zone d'étude

L'étude a été conduite dans le terroir de Sobaka, une enclave de la forêt classée du Nazinon. Cette forêt est une savane arborée et boisée par endroits, située dans la province du Ziro, à 100 km au sud de Ouagadougou, sur l'axe Ouaga-Sapuy-Léo (figure 1). C'est une forêt classée depuis 1952 par un texte colonial (SOME, 1996). Mais elle a été progressivement occupée par de nombreux paysans qui y ont installé leurs champs. A partir de 1986 l'aménagement de la forêt a conduit au déguerpissement des exploitants de telle sorte qu'il s'agit en fait d'anciennes jachères d'âge variable. Le terroir de Sobaka dans lequel s'est effectué notre étude à une superficie de 3.687 ha

1.1.1 Pédologie et géomorphologie

La forêt classée du Nazinon est constituée d'un plateau ondulé avec des pentes de l'ordre de 2 à 3 %. Le substratum géologique est formé de migmatites et de granites indifférenciés (DE BLIC et SOME, 1997). Quatre classes de sols peuvent être distinguées dans la forêt classée du Nazinon et particulièrement dans le terroir de Sobaka (ZOMBRE et al., 1997) :

- sols minéraux bruts (5 %),
- sols à sesquioxydes de fer et Manganèse (87 %),
- sols peu évolués (5 %),
- sols hydromorphes (3 %).

Les sols reposent généralement sur une cuirasse latéritique ou sur une carapace à des profondeurs variables. Leur taux d'humidité est de l'ordre de 12 à 19 % à la capacité au champ, 5 à 10 % au point de flétrissement, 7 à 9 % d'eau utile et un réservoir utilisable maximal de 1 à 1,35 mm / cm d'épaisseur (SOME, 1996). Les états de surfaces des sols sont caractérisés par la présence de microorganisations pelliculaires (croûtes) qui sont des symptômes de leur dégradation. La texture, sableuse à sablo-limoneuse vers la surface du sol, devient argilo-sableuse à partir de 30 cm de profondeur (DE BLIC et SOME, 1997).

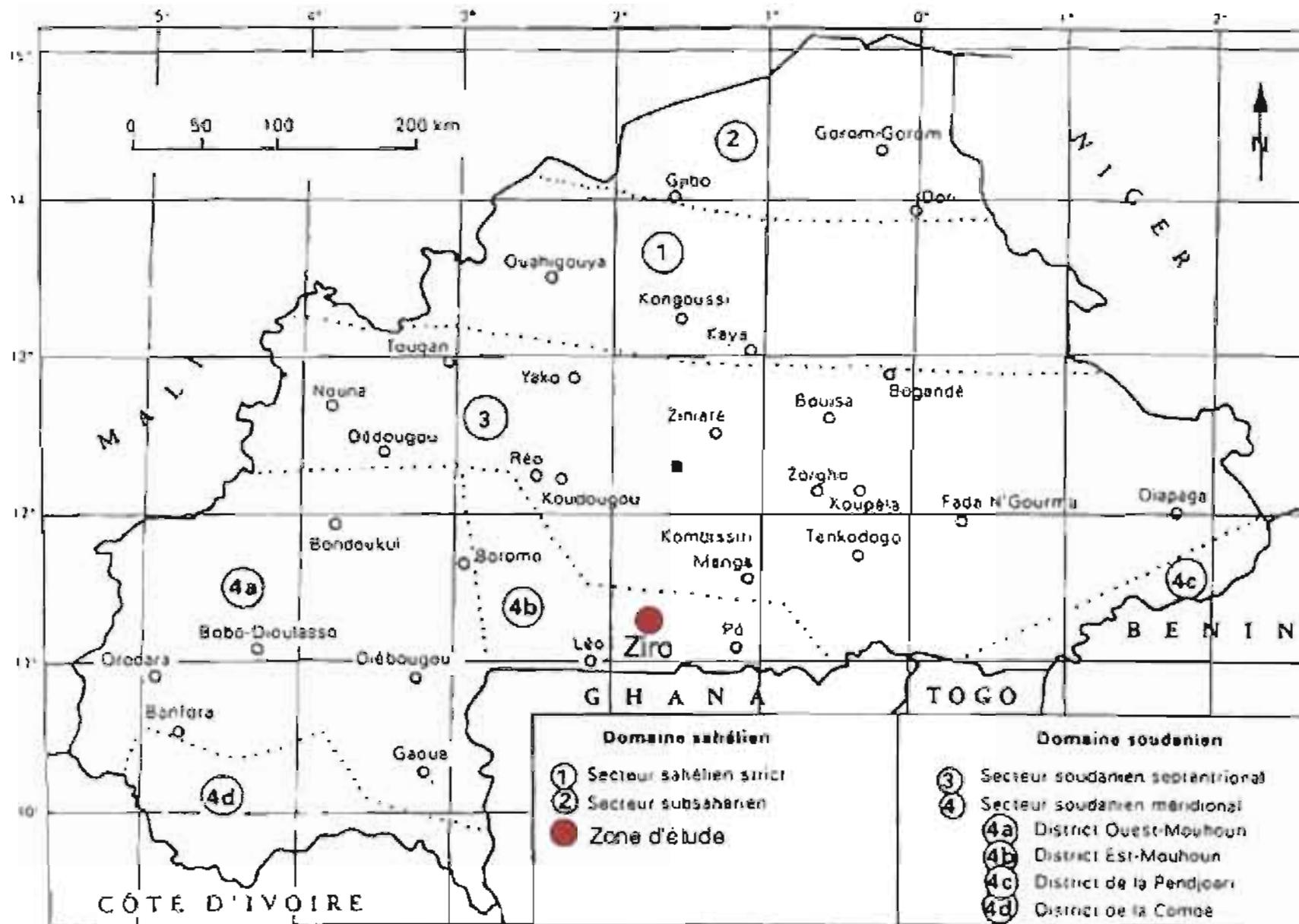


Figure 1 : Carte des territoires phytogéographiques du Burkina Faso (d'après GUINKO, 1984) et localisation de la zone d'étude

1.1.2 Climat et végétation

Le climat est de type soudanien (GUINKO, 1984 ; FONTES et GUINKO, 1995) avec une seule saison pluvieuse qui va de mai à octobre. Au cours de la dernière décennie (1990-1999) la pluviométrie moyenne annuelle a été de 914 mm / an (figure 2). Avril et mars sont les mois les plus chauds tandis que décembre et janvier sont les plus froids. Le mois d'août est le plus pluvieux avec une humidité relative de l'ordre de 80 % (figure 3).

La végétation de la forêt du Nazinon est le reflet de sa position géographique et de son histoire faite de classement, d'occupation et de déguerpissement. Elle est essentiellement constituée de savanes arborées, et boisées par endroits. Dans les jeunes jachères et le long des cours d'eau on observe une diversité de formations arbustives et ripicoles. Plus de cent espèces ligneuses ont déjà été recensées dans la forêt du Nazinon (ALEXANDRE, 1992) avec des arbres caractéristiques comme *Vitellaria paradoxa*, *Detarium microcarpum*, *Isobertinia doka*, *Burkea africana*. Les espèces abondantes comme *D. microcarpum*, *Terminalia* spp., impriment de loin, une monotonie aux formations végétales. Mais cette monotonie apparente masque en réalité une grande hétérogénéité propre aux formations végétales tropicales. Le parc agroforestier est dominé par *Vitellaria paradoxa* et *Parkia biglobosa*.

1.1.3 Démographie et socio-économie

Le village de Sobaka créé en 1920, compte environ 900 habitants dont 58 % de femmes (M.E.E., 1995). Les autochtones sont les Gourounsis, mais le village est aujourd'hui peuplé principalement par les Mossi venus de Bassawarga, un village voisin et par les Peuhls venus de Ziniaré à la recherche de pâturages. Les habitants de Sobaka pratiquent essentiellement une agriculture de subsistance. Les principales cultures sont les céréales (mil, maïs et sorgho), l'arachide et le pois de terre. L'élevage extensif de la volaille et des ruminants (caprins, ovins et bovins) y est également pratiqué. Le démarrage des activités du projet d'aménagement des forêts naturelles a favorisé le développement de nouvelles activités comme l'exploitation forestière et l'apiculture. L'exploitation du bois vert et du bois mort est la principale activité de contre-saison et procure des revenus substantiels aux familles. Un fond d'aménagement est constitué à partir de l'exploitation forestière et sert à financer les activités de régénération de la forêt (récolte des semences, semis direct, pare-feux, garde-forêts, etc.).

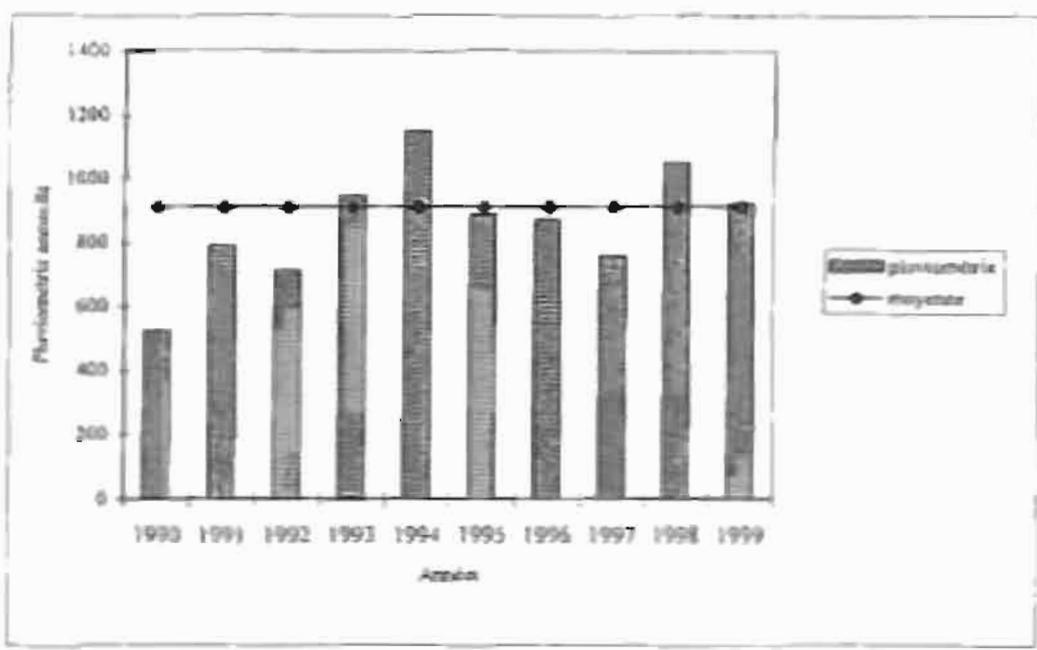


figure 2 pluviométrie annuelle de la station météorologique de Sapouy

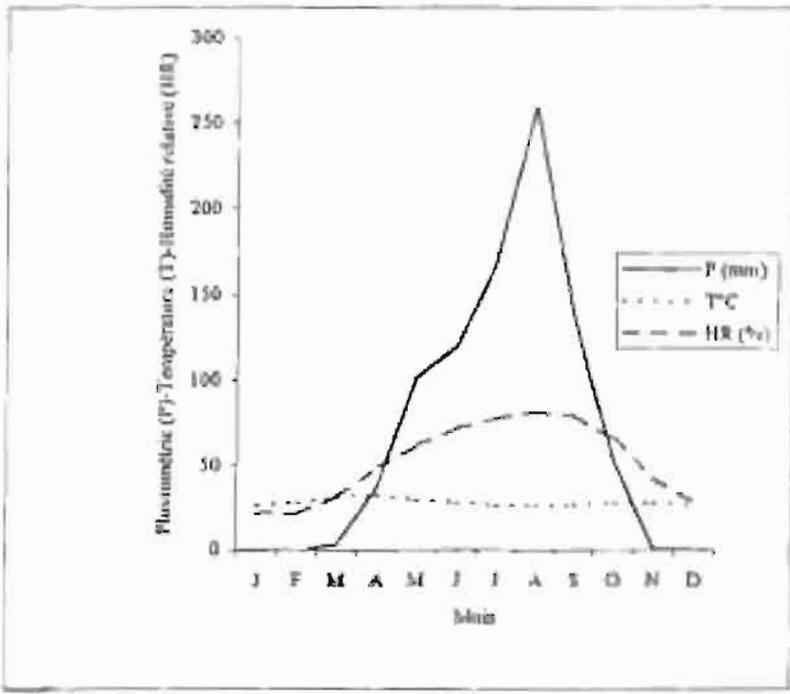


figure 3 Moyennes mensuelles de la pluviométrie, de la température et de l'humidité relative de 1997 à 1999 de la station météorologique de Sapouy

Depuis 1998 la culture du coton a fait son apparition. Malgré la diversité des activités économiques, le village de Sobaka reste peu influencé par l'extérieur et ne dispose pas encore d'une école ou d'un dispensaire.

1.2 Espèces ligneuses étudiées

Cinq espèces sont principalement concernées par cette étude (photo 1 à 5) : *Piliostigma thonningii* (Sch) Miln. Redh., *Isobertinia doka* Caib et Stapf, *Afzelia africana* Sm. et *Detarium microcarpum* Guill. et Perr. qui appartiennent à la famille des Caesalpinaceae et *Terminalia avicennioides* Guill. et Perr. appartenant à celle des Combretaceae.

Detarium microcarpum est un petit arbre atteignant 10 m de haut. Il est facilement reconnaissable par ses rameaux blancs ou rouge recouverts d'une sorte de pellicule de poussière qui s'enlève en frottant. L'écorce lisse chez les jeunes arbres devient écailleuse au stade adulte. La feuille composée comporte environ neuf folioles alternes et pubescentes sur les deux faces. Le limbe mat au-dessus et gris vert en dessous, est toujours criblé de points translucides. Le fruit est une drupe renfermant une seule graine.

C'est l'espèce la plus abondante et la plus exploitée comme bois d'énergie dans la zone (BLAFFART, 1990). Elle représente dans plusieurs endroits environ 90% du potentiel ligneux sur pied et assure plus de 50% (M.E.E., 1997) de la production totale en bois de chauffe. Elle produit également des fruits appréciés aussi bien des hommes que des animaux (surtout sauvages). Les fruits auraient des vertus contre la méningite. Ils sont également de plus en plus recherchés par la petite industrie agro-alimentaire pour la fabrication de jus, de siros et même de vins. Dans une étude précédente, RIETKERK et al. (1998) constatent sur les parcelles à *Detarium microcarpum*, que la biomasse herbacée diminue avec la réinstallation de *Detarium microcarpum* après la coupe. L'auteur n'a cependant pas discuté le rôle de la structure de la population de l'espèce après l'exploitation forestière.

Afzelia africana est un arbre qui peut atteindre 25 m de haut. Il se reconnaît par son écorce grise et écailleuse avec une tranche claire ou rouge pâle et une structure scléreuse. Les feuilles ont 4-5 paires de folioles, ovales ou largement elliptiques, pointus ou obtusément acuminés. Les nervures, les nervilles et les veinules forment un typique

réseau saillant sur les deux faces. Les fleurs, en racèmes paniculés à l'extrémité des rameaux, sont voyantes et très odorantes. Le calice est un tube très allongé, à 4 lobes en forme de coupe, imbriqués, duveteux et blanc verdâtre. La fleur a un seul grand pétale muni d'un très long onglet. Ordinairement elle porte 7-8 étamines fertiles. Le fruit est une gousse ligneuse, très épaisses, dans laquelle on observe des graines ellipsoïdes, entourées à la base d'un arille rouge.

L'arbre offre est un des excellents bois d'œuvre et constitue l'une des principales espèces fourragères des régions soudanaises (PETIT et DIALLO, 2001). Dans notre zone d'étude, les individus adultes existants sont fréquemment émondés pour l'alimentation du bétail. Elle est également abondamment utilisée dans l'alimentation humaine et dans la pharmacopée traditionnelle (BATIONO *et al.*, 2001, GUISSOU, 2001). L'espèce se caractérise cependant par de faibles densités malgré l'enrichissement annuel par semis direct effectué par le projet « aménagement des forêts naturelles » pour favoriser sa régénération. Elle est d'ailleurs menacée d'extinction dans plusieurs régions de l'Afrique de l'Ouest (FOFANA, 2000).

Isobertina doka est un grand arbre de 10-15 m de haut pouvant atteindre 20 m de haut. La feuille composée, a 2-4 paires de folioles opposées ou subopposées. Les foliolules sont ovées elliptiques, asymétriques à la base canéiforme, aiguë ou obtuse, ou arrondie. On note la présence de grandes stipules, ordinairement caduques, falciformes, soudées à la base, insérées entre le pétiole et le rameau. L'inflorescence en panicule porte des fleurs blanches et subsessiles avec deux bractées duveteuses sur les deux faces, 5 pétales plus ou moins égaux, 10 étamines et un ovaire velu (AUBREVILLE, 1950). Les fruits sont des gousses contenant plusieurs grosses graines rondes et aplaties. Après la déhiscence les valves s'enroulent sur elles-mêmes. L'espèce présente une situation comparable à celle de *Azelia africana* dans la forêt de Nazinon bien que l'espèce soit épargnée par l'exploitation forestière et l'émondage. Sa régénération par semis direct a donné des résultats médiocres et a été abandonnée dès les premiers essais. En plus de son bois qualifié de bon bois de chauffe, l'espèce présente un intérêt écologique majeur. Sa présence indique une zone soudanaise à pluviométrie annuelle supérieure à 900 mm (GUINKO, 1984). Sa régression inexplicable est cependant de plus en plus perceptible dans de nombreuses régions où elle était autrefois l'une des espèces dominantes (DEVINEAU, 1999).

Terminalia avicennioides se caractérise par une écorce profondément fissurée et noirâtre. Les feuilles, simples, sont grandes et alternes. Les bourgeons terminaux, les jeunes rameaux et les jeunes feuilles sont tomenteux. Au stade adulte les feuilles sont plus ou moins glabres dessus, tomenteux gris dessous, étroitement oblongues ou oblongues, obtuses aux deux extrémités (AUBREVILLE, 1950 ; MAYDELL, 1983). Les inflorescences en épis de petites fleurs blanches sont tomenteuses. Les fruits plats, oblongs, formés d'une aile plane entourant complètement la graine dans la partie centrale renflée, sont des samares.

Piliostigma thonningii est un arbuste. Les jeunes feuilles sont pubescentes en dessous, duveteuses rousses et se développent d'abord en restant pliées le long de la nervure centrale (MAYDELL, 1983). Les feuilles bilobées sont alternes à base profondément cordée, le sommet ayant une échancrure anguleuse profonde. Les fruits sont de longues gousses veloutées rousses, aplatis, coriaces, persistant longtemps sur le pied-mère. *Piliostigma thonningii* et *Terminalia avicennioides* ne fournissent pas de bons bois de feux. Ces espèces sont cependant recherchées pour l'artisanat, la construction et pour la pharmacopée. L'écorce de *Piliostigma thonningii* fournit particulièrement des fibres vendues sur les marchés locaux. Les feuilles sont utilisées comme acidifiant dans la préparation du « tô » (patte faite à base de farine de sorgho ou de maïs).

Ces deux espèces se rencontrent fréquemment dans les jeunes jachères (BATIONO, 1996 ; KAREN, 1998). Dans une étude des groupements à combretaceae dans l'Est du Burkina Faso, THIOMBIANO (1996) remarque la présence de *Terminalia avicennioides* à la fois sur des sols à humidité et à profondeur contrastées. *P. thonningii* est l'une des premières espèces ligneuses à s'installer après l'abandon des cultures et persiste à des degrés divers dans les vieilles jachères (BATIONO, 1996). Pourtant ces espèces ne sont pas des éléments constants du parc agroforestier. Les modes et les agents de dissémination ainsi que les potentiels floristiques et les facteurs de plasticité de ces espèces sont donc mal connus. L'étude des facteurs d'installation des espèces pionnières est cependant déterminante dans l'identification des espèces clefs de voûte (ARONSON *et al.*, 1995) et dans l'explication des mécanismes de la succession post-culturelle.



Photo 1 : rameaux fructifères de *Terminalia avicennoides*



Photo 2 , un pied de *Ptilostigma thommingii*



Photo 3 : rameaux fructifères de *Isobertinia doka*



Photo 4 : un pied de *Afzella africana*
émondé en régénération



photo 5 : rameaux fructifères et florifères de *Detarium microcarpum*

DEUXIEME PARTIE :

METHODOLOGIE

La méthode employée privilégie l'utilisation complémentaire des approches diachronique et synchronique. La combinaison de ces deux méthodes permet en effet de s'affranchir en partie des défauts inhérents à chacune de ces méthodes considérées isolement (LEPART et ESCARRE, 1983).

L'approche diachronique consiste à observer directement dans le temps les modifications de la végétation. Elle est de ce fait peu adaptée à l'étude de la dynamique de la végétation ligneuse à cause du temps nécessaire à des changements perceptibles. Par contre, elle est assez intéressante pour l'étude des premiers stades de la succession végétale. Elle est particulièrement adaptée aux observations plus fines sur le mode d'installation de la végétation, les conditions de survie et de développement des jeunes individus et l'influence de la variabilité microstationnelle sur la régénération naturelle.

La méthode synchronique, quant à elle, est basée sur l'analyse des variations spatiales de la structure et de la composition floristique des communautés végétales présentes à un instant donné dans un espace plus ou moins homogène (LEPART et ESCARRE, 1983). Bien que couramment utilisée pour l'étude des stades forestiers, cette approche ne peut aboutir à des résultats intéressants que si elle intègre à la fois la composition floristique, l'écologie des stations, les caractéristiques intrinsèques (biologie, écologie, écophysiologie,..) des espèces végétales et l'histoire des communautés végétales et de leur utilisation par l'homme.

2.1 Structure et fonctionnement des populations ligneuses

L'étude de la structure et du fonctionnement *in situ* des populations a combiné la méthode des transects et des placettes. Dans le terroir de Sobaka nous avons installé des placettes rectangulaires ou carrées après un échantillonnage par stratification des parcelles. L'échantillonnage a pris en compte l'âge des jachères, les conditions édaphiques et topographiques. L'étude de *D. microcarpum*, *T. avicennioides* et de *P. thonningii* dont les populations s'étendent sur de grandes surfaces a été faite sur des placettes de 2 500 m² (50 m x 50 m) de superficie. Celle de *Isobertinia doka* dont les populations sont peu présentes et localisées dans la zone a été faite sur une parcelle unique de 12 000 m² (200 m x 60 m).

Les plantules de *A. africana* sont principalement localisées sous le pied-mère. Les placettes installées (10 placettes correspondant à 10 semenciers) pour l'étude de sa

régénération avaient des superficies variables entre 1600 m² (40 m x 40 m) et 500 m² (25 m x 20 m) en fonction des dimensions du houppier des semenciers et de l'étendue de la régénération après les limites de la couronne.

L'étude des populations de *D. microcarpum* a été conduite sur trois sites de conditions édaphiques différentes : un site sur lithosol, un site sur sol moyennement profond sur cuirasse et le dernier sur sol profond sur carapace. Ces sites ont été choisis à partir de la carte pédologique du terroir (ZOMBRE *et al.* 1995). Sur chaque site trois placettes permanentes d'inventaire et d'observation ont été installées.

L'étude de la structure des populations de *T. avicennioides* a été faite dans 15 placettes réparties sur les sols profonds et moyennement profonds. La présence de *P. thonningii* dans la zone est hétérogène. L'étude de sa population a été faite le long de sept transects longs de 3 à 8 km.

Sur chaque parcelle, nous avons décrit la physionomie générale de la couverture végétale. Ensuite, tous les individus de *D. microcarpum*, *I. doka*, *T. avicennioides*, *P. thonningii* ou de *A. africana* observés sur la placette ont été inventoriés et positionnés grâce à leurs coordonnées (x,y), dans un repère orthogonal (XOY) dont les axes OX et OY sont représentés par les côtés de la placette d'inventaire. En plus de la cartographie, les sites germinatifs de *A. africana* ont été décrits et désignés par les lettres L, T et N selon que les semis ont été respectivement repérés dans la litière, les touffes herbeuses ou arbustives ou sur le sol nu.

La cartographie des populations des différentes espèces a permis une meilleure lisibilité de l'importance des conditions micro-stationnelles sur la structure horizontale des différents stades de développement. Elle a surtout permis de repérer des individus et de suivre leur fonctionnement pendant trois années.

Les données enregistrées sur les individus étaient la hauteur et le diamètre à 1,3 m ou à la base. Toutefois nous avons préféré la hauteur totale au diamètre à hauteur de poitrine ou diamètre à 1,3 m, parce qu'elle constitue dans le cas d'un inventaire systématique non sélectif, le paramètre mesurable au niveau de tous les individus des différents stades (plantule, cépées, adultes) et le plus fournisseur de renseignements explicatifs de la structure des populations végétales. Contrairement aux diamètres à 1,3 m, les hauteurs totales permettent en effet la construction des profils et de préciser la répartition des biomasses foliaires dans ceux-ci. Elles constituent donc une donnée

essentielle dans l'étude de la répartition des différents stades de développement en fonction du tempérament des espèces végétales. De plus, dans les études de la dynamique des populations végétales, les histogrammes des classes de hauteurs aboutissent à des commentaires et à des conclusions incluant généralement ceux qu'auraient suggérés les histogrammes des classes de diamètres (UNESCO-PNUE, 1979). Sur les placettes destinées à l'étude des populations de *A. africana*, nous avons enregistré sur chaque semencier 8 rayons de la couronne qui ont permis de calculer la projection de sa surface sur le sol.

Afin d'évaluer l'impact du semis direct sur la régénération de *Azelia africana* dans la forêt, un inventaire des plantules a été effectué en septembre 1997 sur les parcelles ensemencées en 1992, 1993, 1994, 1995 et 1996. Sur chaque parcelle l'inventaire a été réalisé le long de deux transects de 10 m de large suivant respectivement la longueur et la largeur de la parcelle. La longueur des transects variait entre 3,5 à 6 km. La levée des graines après le semis direct, la capacité des jeunes plantules à survivre à l'installation de la sécheresse et surtout aux feux précoces ont été ensuite suivies de septembre 1998 à janvier 1999. Les observations ont été faites sur la parcelle ensemencée par les bûcherons en juillet 1998 après l'exploitation. Le semis direct s'effectue suivant des lignes. Généralement deux ou trois graines sont semées par poquet. L'écartement est de 4 m entre les lignes et entre les poquets sur une même ligne. Sur la parcelle, deux transects de 1 km chacun et perpendiculaires en leur centre ont été identifiés. Le long de chaque transect, des placeaux de 10 m² pouvant contenir au maximum 9 poquets chacun, ont été installés à intervalles réguliers de 100 m. A l'intérieur de chaque placeau le nombre de poquets avec au moins une plantule et le nombre de plantules dans chaque poquet « fertile » ont été enregistré en début septembre. Les plantules vivantes ont ensuite été inventoriées environ un mois et demi après la saison pluvieuse (novembre), puis un mois après le passage des feux précoces (janvier).

2.1.1 Influence de la coupe sur la multiplication végétative de *D. microcarpum*.

Dans la forêt de Nazinon seuls les individus ayant un diamètre compris entre 10 et 25 cm sont exploités par les bûcherons. Il s'est agi dans cette expérience d'appréhender l'influence de la hauteur et du diamètre de coupe sur la multiplication

végétative. Ainsi avons-nous rangé les individus exploitables en 3 classes de diamètre (D) :

Classe 1 : $10 \text{ cm} \leq D \leq 15 \text{ cm}$;

Classe 2 : $15 \text{ cm} < D \leq 20 \text{ cm}$;

Classe 3 : $20 \text{ cm} < D \leq 25 \text{ cm}$.

La classe 3 est faiblement représentée de sorte que l'expérience a porté seulement sur les classes 1 et 2. Dans chacune de ces deux classes, nous avons retenu 6 hauteurs de coupe : 0 cm (à ras le sol), 10 cm, 20 cm, 30 cm, 40 cm et 50 cm. La parcelle de coupe d'une superficie de 2,5 ha (500 m x 50 m) a été échantillonnée et bornée sur la parcelle retenue par les services forestiers pour l'exploitation de l'année en cours. De plus, les coupes ont été effectuées en janvier, c'est-à-dire pendant la période de coupe classique. Cette étude n'a donc pas perturbé le système d'aménagement mis en place par les services forestiers. Pour chaque hauteur de coupe, 30 individus ont été coupés au hasard sur la parcelle échantillonnée afin de prendre en compte la variabilité édaphique. Au total donc, $30 \times 6 \times 2 = 360$ individus ont été coupés.

En mi-juillet de la même année, soit 6 mois après la mise en place de l'essai, nous avons relevé sur chaque souche les données suivantes :

- l'état de la souche (morte ou vivante) ;

- le nombre de rejets, qui est égal au nombre de rejets proventifs ou basaux (rejets dont le point d'insertion sur la souche se situe dans la zone du collet) plus le nombre de rejets adventifs (rejets insérés sur la partie de la souche au-dessus de la surface du sol) ;

- le nombre de drageons dans un rayon d'un mètre autour de la souche. Vu le développement du système racinaire latéral et l'enchevêtrement des racines de plusieurs individus, il est pratiquement impossible d'identifier et d'inventorier tous les drageons engendrés par un individu donné. Mais les « drageons-fils » au voisinage de la souche jouent un rôle essentiel. Ils contribuent à forger la physionomie des cépées et par conséquent, doivent être pris en compte dans la gestion sylvicole de celles-ci ;

- et enfin, les hauteurs et diamètres individuels des trois plus grands rejets. Ces rejets vigoureux sont en effet probablement les futures baliveaux de la souche.

2.2 Dissémination et prédation des semences forestières par les animaux

Nos observations ont particulièrement porté sur la faune fouisseuse (les rongeurs) et le bétail (ovins, bovins et caprins) qui sont respectivement parmi les principales composantes de la faune et du cheptel qui patûre la forêt.

2.2.1 Rôle disséminateur-prédateur de la faune

Le rôle des animaux fouisseurs dans la prédation et la dissémination des semences forestières a été appréhendé par la fouille des terriers. Les galeries de 150 terriers dont 20 termitières mortes ont été fouillées à travers la forêt. Les graines et les débris de graines observés lors des fouilles ont été collectés puis identifiés. Pour confirmer ou infirmer les observations de terrain, un échantillon des espèces animales observées a été capturé et maintenu en captivité dans des cages puis nourris avec des semences forestières. Par ailleurs des spécimens des rongeurs capturés ont été formolés ou photographiés et envoyés au laboratoire de mammalogie de l'Institut de Recherche pour Développement (IRD) au Niger où ils ont été identifiés.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à l'évolution démographique des semences de *A. africana* dans les conditions naturelles. L'attention particulière portée à cette espèce tient à la régression marquée de sa régénération naturelle constatée dans la zone et à l'intérêt particulier qui lui est accordé aussi bien par les populations locales que par les services forestiers. Des études préliminaires (BATIONO, 1996) ont révélé la faiblesse de la disponibilité des semences en saison pluvieuse c'est-à-dire pendant la période favorable à la germination *in situ*. Alors que pendant la dissémination en saison sèche, c'est une véritable «pluie» de semences que l'on observe sous les semenciers. Cela a suscité une question principale et deux questions secondaires : les graines disséminées sont-elles prédatées avant la saison pluvieuse ? L'arille coloré à la base des graines est-elle un signal attractif des animaux frugivores ? La couverture végétale basse peut-elle constituer un abri protecteur des graines disséminées ?

Pour répondre à ces questions, nous avons retenu en saison sèche deux parcelles à la couverture végétale contrastée. L'une déjà parcourue par les feux précoces qui ont décimé la strate herbacée et la litière, laissant le sol presque nu. L'autre protégée des feux depuis un an et demi. Sur cette dernière parcelle, la strate herbacée dense constituée entre autres de *Andropogon gayanus* et *A. ascinodis*, des sous-ligneux

comme *Cochlospermum planchonii* et *Cochlospermum tinctorium*, et de la litière, assurent une couverture de la surface du sol.

Sur chaque parcelle nous avons disposé alternativement le long d'un transect, des tas de graines arillées et non arillées. Deux tas consécutifs étaient distants de 20m. Trois types de tas comportant chacun 30 gaires, ont été disposés de la façon suivante :

Ga₁-Gn₁-GaGn₁-Ga₂-Gn₂-GaGn₂-Ga₃-Gn₃.GaGn₃.....Ga₁₀-Gn₁₀-GaGn₁₀ ;
avec :

Ga : tas de graines portant chacune l'arille coloré à la base (graines arillées),

Gn : tas de graines débarrassées de l'arille coloré (graines non arillées),

GaGn : tas hétérogène constitué au 1/3 (10 graines) de graines arillées.

L'indice numérique indique le énième tas de la même série depuis l'origine du transect. Sur chaque parcelle la suite Ga-Gn-GaGn, donc chaque type de tas, a été répétée 10 fois ; soit au total 900 graines réparties de la façon suivante :

- 10 x Ga = 10 x 30 = 300 graines arillées ;

- 10 x Gn = 10 x 30 = 300 graines non arillées ;

- $\frac{1}{3} \times 10 \times \text{GaGn} + \frac{2}{3} \times 10 \times \text{GaGn} = (\frac{1}{3} \times 10 \times 30) + (\frac{2}{3} \times 10 \times 30) = 100$
graines arillées + 200 graines non arillées = 300 graines.

Après la mise en place du dispositif, nous avons effectué chaque jour pendant une période continue de 8 jours, deux séries d'observations correspondant à deux moments distincts. L'une le matin entre 6h et 6h 30mn (T. U) et l'autre dans la soirée entre 18h et 18h 30mn. Au cours des observations, nous notons au niveau de chaque tas le nombre de graines disparues. Ces observations ont pour but d'appréhender la vitesse de disparition des graines au cours de la nuit et de la journée. Après la phase d'observations quotidiennes, les graines restantes ont été observées mensuellement jusqu'en saison pluvieuse. Les observations au cours de la saison pluvieuse ont consisté à la recherche et à la description des sites germinatifs d'éventuelles graines ayant survécues.

2.2.2 Influence des rongeurs fouisseurs sur les propriétés physico-chimiques des sols

Un type d'habitats a été fréquemment observé sur les sols gravillonnaires. Cet habitat est permanent et parsemé de plusieurs orifices. Il est construit par de petits mammifères de la taille d'une souris de maison. Les habitats sont restaurés chaque année en saison sèche. Les rejets successifs de terre dûs à la restauration des habitats aboutissent à la formation de microbuttes qui peuvent atteindre 0,5 m de haut et 8-10 m de large. Le travail du sol par ces petits mammifères modifie-t-il de façon significative les paramètres physico-chimiques du sol ?

Pour élucider cette question, plusieurs paramètres ont été observés ou mesurés sur les microbuttes et comparés à ceux obtenus sur le sol environnant. Ces travaux ont été effectués en saison sèche après une cartographie des microbuttes. Car les rejets pluriannuels créent une mosaïque de sols d'âge différent sur un même site.

L'étude des microbuttes a consisté d'abord en la caractérisation des états de surface par la méthode de CASENAVE et VALENTIN (1989). Sur chacun des états de surface distingués, nous avons mesuré l'infiltration et prélevé un échantillon composite de sol dans les quinze premiers centimètres du sol afin de déterminer au laboratoire, la granulométrie et les teneurs en matière organique, en azote, en potassium et en phosphore disponible. Les valeurs obtenues sur les buttes ont été comparées entre elles d'une part et d'autre part à celles du sol environnant considéré comme témoin.

La mesure de l'infiltration a été réalisée à l'aide d'un infiltromètre à membrane poreuse. C'est un appareil conçu pour mesurer les propriétés hydriques liées à l'arrangement spatial et à la distribution des macropores dans les sols présentant des voies d'écoulement préférentielles (biopores, fissures). Il permet d'effectuer des mesures d'infiltration *in situ* à l'échelle centimétrique sous des tensions d'eau négatives préalablement fixées. La théorie de la capillarité permet en effet d'évaluer le diamètre maximum des pores verticaux reliés à la surface du sol dans lesquels l'eau peut pénétrer sous l'action d'une tension (suction) déterminée. Plus la tension est élevée en valeur absolue, plus diminue le diamètre maximum des pores pouvant participer aux processus d'infiltration. La technique de mesure consiste préalablement à débarrasser soigneusement (sans perturber les états de surface) la surface du sol des débris végétaux

et des gravillons. Une mince couche de sable fin disposée à la surface du sol permet d'assurer un bon contact sol-membrane. Deux tensions (h) ont été pratiquées : $h_1 = -10$ mm et $h_2 = -60$ mm, avec 7 répétitions pour chacune d'entre elles sur chaque type d'état de surface. Pour chaque tension on note les quantités d'eau infiltrées en fonction du temps, jusqu'à l'obtention d'un régime permanent (lorsque la quantité d'eau infiltrée devient constante en fonction du temps). A partir des débits d'infiltration, les paramètres dérivés suivants ont été calculés : la conductivité hydraulique du sol, le diamètre moyen poral et la porosité fonctionnelle. La conductivité (K) a été calculée en s'inspirant de l'approximation de WOODING (1968) basée sur la relation exponentielle reliant la conductivité hydraulique à la tension.

$q_0 = K_0 (1 + 4/\pi r \alpha)$ et $K(h) = K_{sat} \exp(\alpha h_0)$, avec : q_0 , K_0 et h_0 : respectivement le débit d'infiltration en régime permanent, la conductivité hydraulique et la tension en condition non saturée du sol ;

K_{sat} : conductivité hydraulique à saturation ; α : paramètre textural et structural. La mesure du débit d'infiltration à plusieurs tensions permet de calculer les paramètres α et K_{sat} (REYNOLDS et ELRICKD, 1991). Le rayon poral caractéristique moyen (R_m) a été calculé en utilisant l'expression simplifiée de WHITE et SULLY (1987) ; $R_m = \rho \alpha / \sigma g$, avec :

ρ : la masse spécifique de l'eau, σ : la tension superficielle de l'eau et g : l'accélération de la pesanteur. La porosité fonctionnelle (P) a été estimée par la méthode de DUNN et PHILIPPS (1991). $P (\%) = N(r) \times \pi \times [{}_a\text{INTEGR}_b (r^2 dr) / {}_a\text{INTEGR}_b (dr)] \times 100$ où

$N(r) = (q_1 - q_2) 8\mu / \rho \pi g [{}_a\text{INTEGR}_b (r^{-4} dr) / {}_a\text{INTEGR}_b (dr)]$ est le nombre moyen de pores ;

a et b sont les rayons minimum et maximum en mètre de la classe de pores envisagés et μ , la viscosité de l'eau.

A la tension -10 mm, l'infiltration n'affecte que les pores de diamètre inférieur à 3 mm tandis qu'à -60 mm seuls les pores de diamètre inférieur à 0,5 mm sont concernés. D'où $a = 0,25 \cdot 10^{-3}$ m et $b = 1,5 \cdot 10^{-3}$ m.

2.2.3 Dissémination des semences forestières par le bétail

Le but de cette étude est d'appréhender l'importance quantitative et qualitative de l'endozoochorie et l'influence du transit intestinal sur la germination des semences forestières. L'étude a été faite à partir des excréments de chaque espèce animale. Chez les bovins, les graines sont incrustées dans la bouse. A travers les champs et les jachères, nous avons collecté en mars-avril 1998 un échantillon de 30 kg de bouse, répété trois fois. Celle-ci a été concassée puis tamisée à l'aide d'un tamis de 3 mm. Après le tamisage, les graines des espèces ligneuses ont été récupérées, lavées à l'eau, puis triées et dénombrées par espèce végétale. Celles faisant l'objet d'une confusion ou difficiles à identifier sur-le-champ l'ont été par comparaison avec des échantillons de graines connues, au Centre National des Semences forestières (CNSF) du Burkina Faso.

Hormis le mode de collecte des excréments, le procédé a été le même dans le cas des ovins et des caprins. Les excréments de ces espèces animales sont des crottes dont la taille est généralement inférieure à 1 cm. Les graines forestières ne s'y incrustent pas. Elles sont généralement libérées de façon isolée dans la nature. Une méthode d'étude fondée sur la collecte des excréments dans la nature ne fournira que des informations réductrices de l'importance de l'endozoochorie dont ces espèces animales sont capables. Pour minimiser ces obstacles objectifs, nous avons procédé à l'identification dans le village, de 10 enclos (cases à animaux). Cinq n'ont abrité depuis leur construction que des ovins et les cinq autres, des caprins. Dans chaque enclos nous avons prélevé un échantillon de trois brouettées de fumier de poids total variant entre 100 et 150 kg. C'est à partir de ce volume que nous avons, après tamisage et lavage, identifié les espèces ligneuses susceptibles d'être disséminée dans la nature par les ovins et les caprins par la voie endozoochore. Dans cette étude les graines épizoochores n'ont pas été prises en compte. Celles-ci se reconnaissent facilement par la présence d'appendices qui leur permettent de s'accrocher aux poils des animaux.

Afin de vérifier la capacité germinative des graines et l'influence du transit intestinal sur la germination, les graines extraites des excréments ont été mises à germer sur du papier filtre dans des boîtes de Pétri. Le nombre de graines mises à germer a été fonction de celui des semences extraites des excréments. Lorsque ce nombre est suffisant, 100 graines ont été mises à germer par essai. Selon les espèces végétales, les observations ont porté sur des graines scarifiées et non scarifiées.

2.3 Potentiel séminal édaphique (P.S.E.) de *Ptilostigma thonningii*

Il s'agit dans cette étude d'apprécier la profondeur du sol à laquelle la présence de graines viables de *Ptilostigma thonningii* est possible et, l'influence de l'environnement édaphique et des feux de brousse sur la viabilité des semences dans les conditions naturelles. Le Potentiel séminal édaphique a été étudié sur trois sites caractéristiques (plateau, mi-pente et bas de pente) d'une même toposéquence. Sur chaque site, 10 placeaux d'un mètre carré ont été matérialisés. Dans chaque placeau, le sol a été décapité à des profondeurs variables : 0-5 cm, 5-10 cm et 10-15 cm. Le sol décapité a été ensuite tamisé pour extraire les graines. L'influence des feux sur les semences dans les conditions naturelles a été étudiée par simulation. Deux expériences ont été conduites dans ce volet en saison sèche :

- expérience 1 : Simulation de l'impact des feux sur les semences à la surface du sol.

A la surface d'une couche de sable d'environ 3 cm, nous avons éparpillé des graines de *P.thonningii*. La surface a été ensuite recouverte d'une couche de paille formée de brins jointifs de *Andropogon gayanus*. La couche de paille a donc une épaisseur égale au diamètre des brins (environ 5 mm). Après une inflammation de celle-ci, les impacts visibles du feu sur les graines ont été relevés.

- expérience 2 : Simulation de l'impact du feu sur le potentiel séminal édaphique dans les 5 cm premiers du sol.

Les graines ont été éparpillées comme précédemment sur une couche de sable de 3 cm et recouverte par une deuxième couche de 3 cm. Une couche de paille d'*Andropogon gayanus* d'une épaisseur de 5 cm a été ensuite enflammée à la surface du sable. Après le passage du feu, le sable a été tamisé et les graines ont été récupérées.

Dans les deux cas, les graines récupérées ont été soumises à des tests de germination. Les tests de germination ont porté sur des lots de graines scarifiées et non scarifiées, et comparées à un lot de semences témoins non soumises à l'action des feux. Pour chaque essai, 100 graines ont été mises à germées.

2.4 Longévité des graines de *Afzelia africana* et de *Isobertlinia doka*

Pendant la dissémination nous avons récolté sous les semenciers un lot de graines de *Afzelia africana* et de *Isobertlinia doka* (fraîchement disséminées). Un échantillon de 100 graines de chaque espèce a été aussitôt prélevé et le poids frais (pf) individuel a été enregistré à l'aide d'une balance de sensibilité 10^{-3} g. Cet échantillon a été passé à l'étuve à 60 °C pendant une semaine, période au bout de laquelle un poids constant a été obtenu, et le poids sec (ps) de chaque graine a été mesuré. La teneur en eau par rapport au poids frais et au poids sec a été ensuite calculée respectivement par les formules suivantes utilisées par WILLAN (1992) : $100 \times (pf - ps)/pf$ et $100 \times (pf - ps)/ps$. Les graines restantes ont été conservées en sac dans une armoire en bois. Un échantillon de 100 graines de *Afzelia africana* a été ensuite successivement prélevé et mis à germer sans prétraitement, dans des boîtes de Pétri sur du papier filtre après 1, 15 et 33 mois de stockage. Les graines de *Isobertlinia doka* ont été mises à germer après 1, 3 et 5 semaines de stockage.

2.5 Vigueur et morphologie fonctionnelle des plantules

Cette étude comprend deux volets : l'influence de la variabilité du poids des graines de *Afzelia africana* sur les principaux paramètres de la vigueur des plantules et le suivi de la morphologie fonctionnelle des plantules en rhizotrons. Cette étude vise à mieux appréhender les mécanismes d'adaptation différentielle des plantules des espèces végétales aux conditions du milieu.

2.5.1 Influence du poids des graines sur la vigueur des plantules de *A. africana*

L'étude a été conduite sous une serre. Les graines de *A. africana* ont été rangées par classes de poids (g) P_1 , P_2 , P_3 , P_4 et P_5 de la façon suivante :

$$1 \text{ g} \leq P_1 \leq 1,5 \text{ g}$$

$$1,5 \text{ g} < P_2 \leq 2 \text{ g}$$

$$2 \text{ g} < P_3 \leq 2,5 \text{ g}$$

$$2,5 \text{ g} < P_4 \leq 3 \text{ g}$$

$$3 \text{ g} < P_5 \leq 3,5 \text{ g}$$

Nous avons ensuite semé 20 graines de chaque classe dans 20 sachets de polyéthylène sur un substrat de sol forestier ramené de la zone d'étude. Les caractéristiques du sol utilisé sont résumées dans le tableau 1.

Tableau 1 : caractéristiques du sol de semis des graines de *A. africana*

Sable total (%)	Argile totale (%)	Limon total (%)	pH _{eau}	Nitrates (ppm)	Ammonium (ppm)	P. disponible (ppm)	K (ppm)	MO (%)
69,29	5,75	24,96	6,45	8,007	6,439	1,64	941,06	1,06

MO = matière organique

L'arrosage a été manuel et quotidien pendant deux mois puis les plantules ont été dépouillées et sur chacune d'elle les paramètres suivants ont été mesurés : diamètre au collet, hauteur totale, hauteur du houppier, nombre de métamères (le complexe noeud-feuilles-entre-noeud), les matières sèches racinaire, caulinaire et foliaire. Les matières sèches ont été obtenues après un passage à l'étuve à 65 °C pendant une semaine.

2.5.2 Croissance des plantules en rhizotrons

Les rhizotrons sont des dispositifs qui permettent un suivi continu du développement comparé des parties aériennes et souterraines des plantules dans des conditions semi-controlées. Ils présentent des formes variées mais nous avons utilisé des rhizotrons à cadre en bois. Ce sont des parallépipèdes rectangles avec deux faces dont l'une est amovible. Une vitre claire d'une épaisseur de 8 mm et inclinée de 45 degrés par rapport à la verticale, subdivise le volume du rhizotron en deux compartiments. L'un est rempli avec le substrat de sol qui servira de support à la germination des graines et au développement des semis. L'autre, du côté de la face amovible, est vide et permet après ouverture, d'accéder à la vitre pour observer régulièrement la mise en place du système racinaire. Ces observations sont rendues possibles grâce à l'inclinaison de la vitre. Elle oblige en effet les racines à gravitropisme positif comme le pivot, à se développer plaquées contre la vitre. Mais l'utilisation des rhizotrons nécessite la résolution du problème lié à l'effet de la lumière blanche qui détruit chez certaines plantes, les hormones intervenant dans les phénomènes de tropisme et de croissance des

racines (LOMPO, 1992 ; ALEXANDRE, 1992). Par mesure de prudence, les observations ont été faites la nuit à l'aide d'une ampoule inactinique.

Nous avons utilisé deux substrats de sol correspondant à deux profils pédologiques I et II différents. Les profils pédologiques ont été reconstitués en pépinière à partir du sol des différentes couches, que nous avons séparément ramené de la zone d'étude dans des sacs. Le profil I formé de 3 horizons, est un sol gravillonnaire qui s'enrichit en éléments grossiers (gravillons) et en argile avec la profondeur. Le profil II constitué de 4 horizons, est un sol sans éléments grossiers mais qui s'enrichit également en argile avec la profondeur. Ce sont en fait, sur le plan macroscopique, les deux états caractéristiques des conditions édaphiques de la zone. Chaque profil est représenté dans 5 rhizotrons de contenance $0,5 \text{ m} \times 0,3 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times = 0,15 \text{ m}^3$. L'étude des 5 espèces végétales a nécessité au total 10 rhizotrons. Pendant le remplissage de chaque rhizotron, le sol est damé pour être proche des conditions naturelles. Un volume d'une hauteur de 5 cm est laissé au-dessus de la surface du sol et sert à recueillir les eaux d'arrosage et de pluie. La hauteur totale du rhizotron étant égale à 100 cm, il reste alors 95 cm occupés par les différents horizons de sol. Les 95 cm représentent également la profondeur totale susceptible d'être parcourue par les racines au cours de leur croissance. L'épaisseur des couches du haut en bas est le suivant selon les profils :

- profil I : $H_1 = 20 \text{ cm}$, $H_2 = 25 \text{ cm}$, $H_3 = 50 \text{ cm}$
- profil II : $H_1 = 15 \text{ cm}$, $H_2 = 20 \text{ cm}$, $H_3 = 20 \text{ cm}$, $H_4 = 40 \text{ cm}$.

L'épaisseur des couches tente de refléter les observations de terrain où le dernier horizon est généralement le plus épais. Les tableaux 2 et 3 récapitulent les caractéristiques des horizons des profils I et II.

Tableau 2 : caractéristiques des horizons du profil I

Horizons	H ₁	H ₂	H ₃
Sable total (%)	66,58	65,73	57,29
Argile (%)	5,75	14,75	23,25
Limon total (%)	27,67	19,52	19,26
Eléments grossiers (%)	16,65	39,93	44,56
Epaisseur (cm)	20	25	50

Tableau 3 : caractéristiques des horizons du profil II

Horizons	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
Sable total (%)	69,29	66,40	55,38	40,89
Argile totale (%)	5,75	11,75	28,25	37
Limon total (%)	24,96	21,75	16,37	22,11
Epaisseur (cm)	15	20	20	40

Après la mise en place des profils, nous avons semé 4 à 7 graines de chaque espèce végétale dans deux rhizotrons différents : l'un de profil I et l'autre de profil II. Les semis ont été effectués à proximité, à environ 1 à 2 cm, de la vitre. Cela permet à la racine d'être visible à travers la vitre dès son émergence. Les apports en eau ont été manuels et quotidiens jusqu'à la germination et à la reprise des plantules. A l'issue de cette phase, l'arrosage n'était assuré que par les eaux de pluie. Le suivi a duré 3 mois et demi (début-juillet à mi-octobre) et commençait dès l'émergence de la racine sur la vitre. Les observations consistaient en des enregistrements hebdomadaires des accroissements du pivot et de la hauteur cumulée de l'axe caulinaire principal. Le suivi de la croissance du pivot a nécessité deux stylos feutre de couleurs différentes qui nous permettaient de matérialiser alternativement par des tracés de couleurs différentes sur la vitre, les accroissements hebdomadaires du pivot. A la fin de l'expérience, la morphologie racinaire représentative des plantules de chaque espèce a été schématisée.

2.6 Etude de la morphologie du système racinaire *in situ*

Sur différents sites aux conditions édaphiques contrastées, nous avons repéré trois à dix individus représentatifs de chaque stade de développement de chaque espèce végétale. Une tranchée est ouverte au voisinage du collet à l'aide de matériel d'excavation (pelles, pioches, barres à mines, etc.). Cette tranchée dont la profondeur varie en fonction de celle de l'enracinement permet une vue de profil du système racinaire pivotant et des observations plus complètes sur le développement racinaire en fonction des horizons. Grâce à un déblayage latéral des horizons, nous avons appréhendé le mode et l'étendue du développement du système latéral. Cela a également permis d'apprécier les possibilités et l'importance du drageonnement éventuel.

Pendant les observations des profils racinaires nous avons, sur les mêmes sites et au niveau de chaque horizon, mesuré la résistance à la pénétration des racines et prélevé un échantillon composite de sol (mélange de trois prélèvements) pour la détermination de la granulométrie au laboratoire. Les mesures des résistances à la pénétration ont été faites 24 ou 48 h après une pluie. La résistance du sol après ressuyage renseigne en effet sur la progression du front d'humectation et les facilités d'enfoncement des racines (TARDIEU, 1990). Les mesures ont été faites à l'aide d'un pénétromètre de poche. C'est un appareil dont l'une de ses deux extrémités est munie d'un cône destiné à être enfoncé dans le profil préalablement lissé. A l'intérieur d'un tube cylindrique, glisse une règle également cylindrique et graduée en cm. Les forces de résistance à la pénétration pendant l'enfoncement de l'extrémité conique projettent hors du tube, du côté de l'autre extrémité, une partie de la règle graduée. La graduation correspondant à la longueur projetée est enregistrée et la valeur correspondante de la résistance à la pénétration en kg/cm^2 de l'horizon, est lue sur une table de valeurs. Après chaque mesure la règle graduée est ramenée à la graduation zéro avant la mesure suivante. Dans chaque horizon nous avons effectué 10 répétitions.

2.7 Etude du potentiel hydrique foliaire

Avant d'aborder le matériel et la méthode utilisés, il nous paraît indispensable de rappeler certains principes et concepts du continuum sol-plante-atmosphère et de l'étude des potentiels hydriques des arbres.

2.7.1 Les transferts de l'eau dans le Système Sol-Plante-Atmosphère (SSPA)

L'eau présente successivement deux états différents le long du trajet sol-plante-atmosphère : un état liquide à l'interface sol-plante et un état gazeux à l'interface plante-atmosphère. Le mouvement de l'eau dans un sens ou dans un autre dans le S.S.P.A., est lié à l'existence de différences de potentiel entre les différents points. L'eau circule des potentiels élevés vers les potentiels les plus bas. Dans le S.S.P.A., les potentiels les plus bas se rencontrent dans l'air atmosphérique (DIOUF, 1993). L'état hydrique instantané de la plante est ainsi sous la dépendance de l'évapotranspiration potentielle, de la disponibilité de l'eau dans le sol, de la réponse de l'espèce à la demande atmosphérique et de la variation des résistances aux transferts de l'eau le long du trajet sol-plante-

atmosphère (AUSSENAC et GRANIER, 1978 ; FOURNIER, 1993 ; MATIG, 1993, ROUPSARD, 1997).

2.7.1.1 Les résistances aux transferts de l'eau dans le S.S.P.A.

L'existence de résistances le long du trajet sol-plante-atmosphère (T. S. P. A.) est à l'origine de l'établissement de gradients de potentiels (GRANIER, 1985), donc de la répartition des flux et des potentiels hydriques en relation avec la demande et l'offre en eau (WHITEHEAD, 1985 ; GRANIER et COCHARD, 1991). Les résistances dans le S.S.P.A. sont nombreuses mais peuvent être regroupées en deux classes : l'une constituée des résistances montées en série (figure 4) et l'autre de celles montées en parallèle .

Les résistances montées en parallèle sont celles situées sur les trajectoires de circulation des eaux des réservoirs internes de la plante. L'existence de ces réservoirs internes a été mise en évidence par plusieurs auteurs qui ont constaté à certaines périodes de la journée des fluctuations de diamètre de certains organes tels que les racines, les troncs et les branches (GENARD *et al.*, 2001). Ces fluctuations de diamètres peuvent s'interpréter par les variations de stock d'eau dans les réservoirs de l'arbre au fur et à mesure que le potentiel hydrique varie (GRANIER, 1985 ; PINGLU, 1992). Si ces réservoirs jouent un rôle qualitatif (FOURNIER, 1993), leur participation au flux d'eau est peu importante (PARCEVAUX, 1964 ; ROUPSARD, 1997). Selon SALL (1988), seulement 1% de l'eau absorbée est stockée dans la plante et, sert au métabolisme et à l'hydratation cellulaire. Le reste (99%) sert à assurer la transpiration dont la feuille est le principal siège. De sorte que la circulation de l'eau le long du T.S.P.A est assimilée à un flux conservatif (absorption = transpiration). Le flux conservatif permet d'appliquer la loi d'Ohm à la circulation de l'eau dans le S.S.P.A (TURNER, 1988 ; WHITEHEAD, 1985 ; PINGLU, 1992 ; MATIG, 1993).

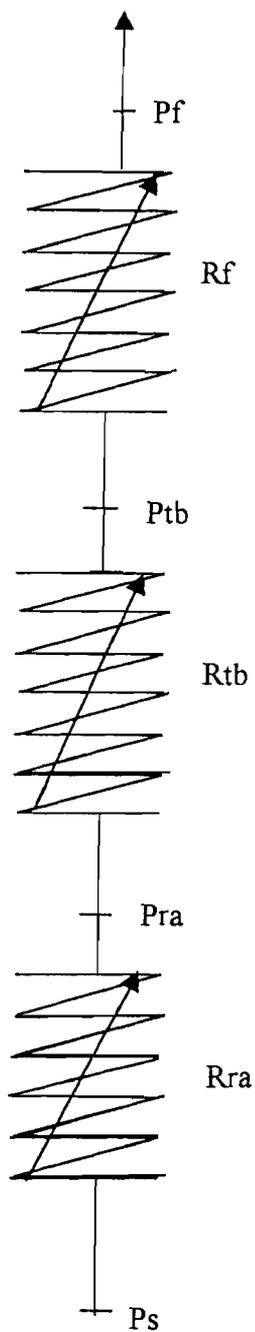


Figure 4 : Les résistances en série à la circulation de l'eau le long de l'arbre

Légende : P_f = potentiel hydrique de la feuille; R_f = résistance de la feuille;
 P_{tb} = potentiel hydrique des axes caulinaires; R_{tb} = résistance des axes caulinaires;
 P_{ra} = potentiel hydrique de la racine;
 R_{ra} = résistance des racines; P_s = potentiel hydrique du sol

2.7.1.2 La loi d'Ohm

La circulation d'un courant électrique à travers la série de conducteurs d'une portion de circuit électrique AB est liée à l'existence d'un champ électrique à l'intérieur de ces conducteurs et, par conséquent à celle d'une différence de potentiel U . La loi d'Ohm stipule que la différence de potentiel ou de tension U , entre les extrémités AB d'une résistance morte, est égale au produit de la résistance R par l'intensité I du courant : $U = RI$. On appelle résistance morte, une portion de circuit dans laquelle l'énergie est intégralement transformée en chaleur par effet joule. C'est sur ce principe physique que repose l'étude des potentiels hydriques dans le système sol-plant-atmosphère où le courant I est assimilé au flux d'eau.

L'analogie avec la loi d'Ohm de la figure 4 permet d'écrire :

$$\begin{aligned} P_s - P_f &= (P_s - P_r) + (P_r - P_{tb}) + (P_{tb} - P_f) \\ &= R_{ra} \times \text{flux} + R_{tb} \times \text{flux} + R_f \times \text{flux} \\ &= (R_{ra} + R_{tb} + R_f) \times \text{flux} \\ &= R \times \text{flux}, \quad \text{avec } R = R_r + R_{tb} + R_f \end{aligned}$$

$$\text{D'où } P_s = P_f + R \times \text{flux} \quad (1)$$

La cinétique journalière du potentiel hydrique foliaire de chaque espèce végétale passe par trois valeurs remarquables correspondant à trois périodes différentes de la journée. Celles-ci doivent retenir particulièrement l'attention, parce qu'elles sont d'une grande signification écologique et physiologique.

2.7.2 Les valeurs caractéristiques du potentiel hydrique foliaire.

Les valeurs du potentiel hydrique foliaire auxquelles l'on doit être attentif pendant les mesures sont le potentiel de base (P_b), le potentiel minimum (P_m) et le potentiel de récupération (P_r).

2.7.2.1 Le potentiel de base

Considérons l'équation (1) : $P_s = P_f + R \times \text{flux}$. Si le flux d'eau est nul, $P_s = P_f$. En d'autres termes, si la transpiration s'annule, le potentiel hydrique foliaire s'équilibre avec celui du sol où les racines sont actives. Le P_f obtenu dans ces conditions est appelé potentiel hydrique de base (P_b) ou d'équilibre. C'est un indicateur de l'état hydrique de

la partie du sol dans laquelle la plante s'alimente en eau. Il est de ce fait souvent utilisé comme critère d'évaluation du stock d'eau dans le sol exploité par les racines (FOURNIER, 1993 ; HORTON *et al.*, 2001). Sa valeur est mesurée en fin de nuit entre 4h et 5h du matin, au moment où la transpiration stomatique est pratiquement nulle (MATIG, 1993). AUSSENAC et GRANIER (1978) ont introduit la notion de potentiel critique de base (P_{bo}), qui est défini comme le potentiel de base à partir duquel les fonctions physiologiques telles que la photosynthèse, les échanges gazeux et la croissance sont bloquées.

2.7.2.2 Potentiel hydrique minimum

Pendant les premières heures de la journée, le flux transpiratoire augmente avec la température et le rayonnement solaire (HELLER, 1981). Cela s'accompagne d'une diminution progressive de la résistance au transfert d'eau et du potentiel hydrique foliaire. Mais à partir d'une valeur du rayonnement et de la température, la transpiration tend à devenir progressivement supérieure à l'absorption racinaire. Il s'ensuit une limitation des pertes d'eau par la fermeture progressive des stomates, donc par une augmentation progressive de la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau à l'interface feuille-atmosphère. Le potentiel hydrique foliaire qui a amorcé une baisse depuis le début de la journée, atteint aux heures les plus chaudes, une valeur minimale appelée potentiel minimum (P_m). Il mesure le déficit hydrique interne maximum de la plante. Sa valeur dépend à la fois de l'évapotranspiration potentielle, de la disponibilité de l'eau dans le sol, de la capacité d'absorption racinaire et de la régulation stomatique de chaque espèce végétale. La connaissance des valeurs des potentiels de base (P_b) et minimum (P_m) permet de calculer une amplitude maximale de variation journalière de la tension de sève (ΔP). C'est un paramètre synthétique, qui intègre la transpiration et la conductivité hydraulique du S.S.P.A. Il mesure l'intensité de la fermeture des stomates.

$$\Delta P = P_m - P_b$$

2.7.2.3 Potentiel de récupération

Après la tombée du soleil, les pertes d'eau étant extrêmement limitées, l'absorption devient supérieure à la transpiration et la plante amorce alors sa réhydratation. Le potentiel de récupération (P_r) mesuré après la tombée du soleil, comparée au potentiel de base permet d'apprécier la vitesse de récupération hydrique de la plante après la contrainte hydrique liée à la forte demande atmosphérique de la

journée. L'obtention des trois valeurs caractéristiques du potentiel hydrique foliaire permet de calculer un paramètre global estimant le gain de tension (Gt) acquis par rapport au potentiel de base.

$$Gt = (P_r - P_m)/(P_b - P_m).$$

2.7.3 Matériel et techniques de mesure du potentiel hydrique foliaire

2.7.3.1 La chambre à pression

Comme appareil de mesure nous avons utilisé la chambre à pression SKPM 1400. La chambre à pression utilisée depuis des décennies s'est adaptée à l'évolution scientifique pour s'imposer de nos jours comme l'un des appareils les plus utilisés pour les mesures du potentiel hydrique foliaire, caulinaire et racinaire (MATIG, 1993 ; ROUPSARD, 1997 ; COCHARD *et al.*, 2001). En 1988, TURNER lui a consacré une synthèse où il retrace son histoire, ses performances et ses domaines d'utilisation. Il rapporte que la chambre à pression a été utilisée pour la première fois en 1914 par DIXON pour mesurer le statut hydrique foliaire des plantes. Après cette découverte la méthode est restée inutilisée pendant un demi siècle. Il note qu'en 1964, SCHOLANDER apporte des améliorations à la méthode d'utilisation et favorise son emploi à grande échelle. Puis WEATHERLEY (1970) et PASSIOURA (1980) approfondissent les principes scientifiques sur lesquels repose l'utilisation de la chambre à pression. Ils montrent qu'elle présente des analogies avec la membrane à pression utilisée dans les études physiques des sols et par conséquent, permet de mesurer le potentiel hydrique matriciel de l'apoplaste. Ils démontrent par ailleurs que le potentiel matriciel de l'apoplaste est assimilable au potentiel hydrique foliaire. COCHARD *et al.*, (2001) confirment la fiabilité des résultats obtenus avec la chambre à pression après les avoir comparés à ceux obtenus par d'autres méthodes.

2.7.3.2 Techniques de mesure et précaution d'emploi de la chambre à pression

Les mesures ont été faites selon une démarche qui a commencé par l'identification des sites où les mesures seront effectuées. Sur chaque site, 4 individus sains et représentatifs de chaque espèce végétale ont été échantillonnés et étiquetés par des attaches. Pendant les mesures l'appareil est positionné à moins de 10 m de l'arbre échantillonné le plus éloigné. Cela vise à minimiser le temps qui s'écoule entre le prélèvement de l'échantillon sur l'arbre et la mesure. Un grand écart de temps entre ces

deux événements est source de valeurs aberrantes dues aux pertes d'eau par transpiration de l'échantillon prélevé. La proximité de l'appareil de l'arbre à étudier nous a permis d'effectuer les mesures dans un écart de temps acceptable de 2 à 3 mn après les prélèvements. Une fois l'appareil installé dans les conditions convenables, nous procédons aux prélèvements des échantillons.

Les échantillons prélevés sont des feuilles individuelles lorsque le pétiole est suffisamment long pour apparaître à l'extérieur du joint de l'appareil (cas de *T. avicennioides* et de *I. doka*) ou des rameaux de deux ou trois feuilles. Le prélèvement s'est fait à l'aide d'un couteau tranchant ; car la surface de section doit être franche pour permettre une meilleure visibilité des vaisseaux xylémiques.

Sur chaque arbre l'échantillonnage s'est fait sur la partie la plus exposée aux rayons solaires, et sensiblement à la même hauteur ou sur le même verticille lorsque l'espèce en dispose. Cette précaution permet d'une part d'obtenir la valeur du potentiel hydrique foliaire qui correspond à la contrainte hydrique maximale instantanée et d'autre part, d'éviter un grand écart d'âge entre les échantillons. L'échantillon prélevé est ensuite introduit dans la chambre à pression et mis sous pression en activant l'arrivée de l'air comprimé. Aidés d'une loupe binoculaire et d'une lampe, nous observons attentivement l'apparition de la sève au niveau des vaisseaux xylémiques de la section du pétiole ou de la tige du rameau. Une attention particulière est accordée à l'observation pour éviter la confusion entre les bulles de gaz issues du phloème et la sève issue des vaisseaux xylémiques. Dès l'apparition de la sève, la source d'alimentation de l'air comprimé est arrêtée. Le potentiel hydrique foliaire en bars est fixé et lu sur le manomètre. Pour chaque arbre la mesure a été répétée trois fois.

L'étude n'a pu s'effectuer sur *A. africana* pour les raisons suivantes :

dans la zone d'étude la densité des populations de cette espèce est très faible (inférieure à un pied / ha). Les individus qui y existent sont donc éloignés les uns des autres. Ce qui rend pratiquement impossible la répétition des mesures sur 4 individus au même moment et dans des conditions édaphiques voisines. De plus, la plupart des individus ont une taille supérieure à 10 m. Dans ces conditions, l'écart de temps entre le prélèvement de l'échantillon à l'aide d'une perche et la mesure, se situera obligatoirement au-delà du seuil critiques de 3 mn.

2.7.3.3 Calendrier et périodicité des mesures

Les mesures du potentiel hydrique foliaire commençaient chaque fois à 4 h du matin avec une périodicité de 2 h. La dernière mesure a été enregistrée à 18 h ou à 20 h selon la rapidité de la récupération. Les mesures ont été répétées pendant trois périodes caractéristiques de l'année, correspondant à trois saisons et à trois états phénologiques foliaire différents :

- fin octobre-début novembre qui correspond au début de la saison sèche et froide ; cette période est caractérisée par un jaunissement des feuilles qui annonce la chute totale ou partielle du feuillage,

- fin mars-début avril correspondant à la pleine saison sèche et chaude ; cette période est caractérisée par la mise en place du nouveau feuillage. Pendant cette période, les mesures n'ont pu s'effectuer sur *D. microcarpum* dû à l'absence de feuilles saines et bien développées ;

- le mois de septembre qui correspond à la saison pluvieuse. Cette période qui se situe tout juste après les abondantes pluies d'août est en principe celle où le stock d'eau du sol est le plus élevé. A cette période la plupart des feuilles ont atteint leur maturité.

2.7.3.4 Etablissement des courbes pression-volume

En fin septembre, au moment où les feuilles sont mûres, les courbes pression-volume ont été réalisées sur un échantillon de trois rameaux coupés de chaque espèce. Les rameaux coupés ont été mis à flotter dans l'eau déminéralisée dans une glacière et, transportés de la zone d'étude au laboratoire où ils ont été saturés pendant 18 h dans l'obscurité. Les mesures ont été ensuite faites dans une salle climatisée à 25 °C. Elles consistaient à l'enregistrement alternatif du poids et du potentiel hydrique foliaire correspondant, d'abord toutes les dix minutes puis toutes les vingt minutes après les cinquante premières minutes. Le poids des échantillons de feuilles a été enregistré à l'aide d'une balance de sensibilité 10^{-3} g. L'exploitation graphique des courbes a permis de déterminer le potentiel osmotique à pleine turgescence (PI_{100}), le potentiel osmotique au point de perte de turgescence (PI_0), le volume symplasmique (V_s) et la teneur relative en eau au point de perte de turgescence (TRE_0). Les résultats ont été analysés à l'aide du logiciel Statitcf et le test de Newman Keuls au seuil de 5% a été utilisé pour la comparaison des moyennes.

TROISIEME PARTIE :**RESULTATS**

L'hétérogénéité structurale des populations ligneuses, la dissémination des formes reproductives et l'expression des potentiels de régénération (séminal et végétatif) sont autant d'éléments qui favorisent la compréhension et l'explication de la dynamique des formations végétales.

3.1 Structure des populations ligneuses

L'analyse structurale s'intéresse à la structure verticale et horizontale ou répartition spatiale des individus. Notre démarche dans l'analyse de la structure verticale, fait correspondre les classes de hauteur à des stades de développement. Elle prend en compte en effet, la biologie de la régénération des espèces, notamment les caractères distinctifs des différents stades successifs de développement, et les probabilités d'affranchissement des individus de certains facteurs traumatisants du milieu. Dans ce dernier cas, le comportement vis-à-vis des feux précoces qui constituent un outil de gestion de la forêt, est un critère important dans la définition des stades de développement. Ainsi le nombre de classes de hauteur et l'amplitude de celles-ci, varient-ils selon l'espèce et le stade de développement. La structure horizontale ou répartition spatiale est aussi d'une extrême importance. Elle fournit des informations sur les voies de dissémination des semences et le rôle des microsites dans l'installation et le développement des premiers stades de la régénération.

3.1.1 Structure des populations de *Terminalia avicennioides* et de *Piliostigma thonningii*

T. avicennioides et *P. thonningii* sont des espèces de jachères où elles forment par endroits des formations monospécifiques. *P. thonningii* est une espèce plastique. Elle est présente sur tous les types de sols. Elle est cependant faiblement représentée sur les lithosols. Dans les jachères de village et le long des pistes à bétail, on observe les formations monospécifiques de *P. thonningii* où cohabitent très souvent tous les stades de développement. Par contre dans les jachères de brousse (éloignées du village) peu parcourues par le bétail, les populations sont éparées. *P. thonningii* est l'une des premières espèces ligneuses à s'installer dans les jeunes jachères.

T. avicennioides est fréquent sur les sols à horizons supérieurs sableux ou argilo-sableux. La population de *T. avicennioides* a été subdivisée en 5 classes de hauteur correspondant à 5 stades de développement. La classe I est formée par les jeunes

plantules dont la hauteur est inférieure ou égale à 10 cm. Ils sont vulnérables aux feux précoces. Et d'autant plus que la quantité de combustible est importante. Le système racinaire de cette sous population se résume à un pivot filiforme avec souvent de petites radicelles qui lui donnent un aspect fasciculé.

La classe II regroupe l'ensemble des individus dont la hauteur est comprise entre 0,10 m et 0,5 m. Elle est essentiellement constituée de rejets de jeunes souches. Le système racinaire se caractérise par un pivot bien individualisé et renflé dans sa partie supérieure. On y observe la mise en place d'un système racinaire latéral chez certains individus. Les parties aériennes sont vulnérables aux feux précoces. Mais cette sous population se distingue de la première par la capacité qu'ont certaines souches de rejeter après le passage des feux.

La sous population formée par les individus dont la hauteur est comprise entre 0,5 m et 1m forment la classe III. Après le passage du feu et selon son intensité, la mort des rejets est plus ou moins échelonnée dans le temps. Certains résistent et survivent jusqu'à la saison pluvieuse. C'est à partir de ce stade de développement que la hauteur totale observée peut être considérée comme cumulative des accroissements annuels.

La classe IV regroupant les individus de hauteur comprise entre 1 m et 2 m est moins sensible aux feux précoces. L'écorce de la tige principale s'épaissit et constitue un facteur de résistance aux feux. Les individus de plus de 2 m formant la classe V sont des semenciers potentiels. A partir de ce stade, les feux précoces n'ont plus d'impacts significatifs sur les individus. Le diamètre à la base est supérieur à 5 cm et l'écorce protectrice atteint une épaisseur de l'ordre de 1 cm.

La structure verticale de la population de *T. avicennioides* présente des allures variées sur les différentes parcelles (figure 5). Dans la jachère de plus de 35 ans la structure présente une allure en « L » (figure 5a). Les stades I et II y atteignent respectivement de fortes densités de 8000 et 4000 individus / ha. Comparativement à ces premiers stades, les autres stades sont presque inexistantes. Le rapport stade I / stade VI qui est un indicateur de l'importance des plantules par rapport au nombre de semenciers potentiels, donne une valeur de 97,17. La structure des populations peut être très différente épousant parfois une allure en « J », entre des parcelles de même âge en fonction du taux de couverture de la végétation herbacée et ligneuse (figure 5 b et c).

La répartition spatiale des stades plantules et semenciers de *T. avicennioides* révèle sur certaines parcelles un zonage dans l'installation des plantules par rapport au semenciers. La structure spatiale de la régénération sur la parcelle de 35 ans en est un exemple (figure 6). Dans le secteur $\{(0 \text{ m} ; 20 \text{ m}) ; (30 \text{ m} ; 50 \text{ m})\}$ la densité des plantules est de 0,86 plantules / m² alors qu'elle est de l'ordre de 4 / m² dans le secteur $\{(0 \text{ m} ; 20 \text{ m}) ; (0 \text{ m} ; 30 \text{ m})\}$ malgré la répartition régulière des semenciers. Les zones faiblement colonisées sont caractérisées par une strate arborée ou une couverture herbacée ou encore une couche de litière importante.

3.1.2 Structure des populations de *I. doka*

Nous avons distingué chez *I. doka* 6 stades de développement selon les intervalles de hauteur (h) et les caractéristiques suivantes :

$0 < h \leq 0,1 \text{ m}$: sous population des plantules ; la partie aérienne est décimée par le passage des feux précoces. Le suivi diachronique a montré qu'après le passage des feux, moins de 30 % des individus survivent jusqu'en saison pluvieuse ;

$0,1 < h \leq 0,5 \text{ m}$: sous population de rejets de jeunes souches ; le système racinaire de la majorité des individus se caractérise par un pivot bien individualisé qui atteint 0,5 à 1 m sur les sols profonds et le développement d'un système racinaire latéral. La partie aérienne reste toujours vulnérable au passage des feux. Mais environ 40 % des souches suivies sont restées vivantes en saison sèche et ont survécu jusqu'en saison pluvieuse où elles ont rejeté ;

$0,5 < h \leq 1 \text{ m}$: Ce sont les rejets de souches âgées. Les souches de cette sous population ont la particularité de pouvoir rejeter après le passage des feux.

$1 < h \leq 2 \text{ m}$: C'est le stade de développement qui marque le début d'affranchissement aux feux. La tige aérienne est désormais pérenne ;

$2 < h \leq 3 \text{ m}$: C'est le stade de développement que nous assimilons à la sous population des « subsemenciers ». On voit en effet apparaître chez quelques individus les premières fleurs ;

$h > 3 \text{ m}$: désigne la sous population des semenciers potentiels.

La structure des stades de développement présente une forme en « L » (figure 7).

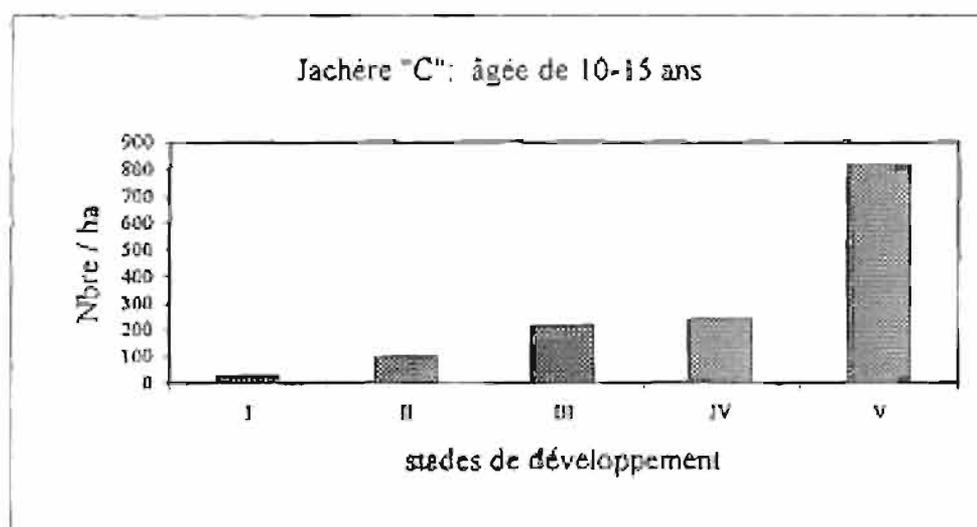
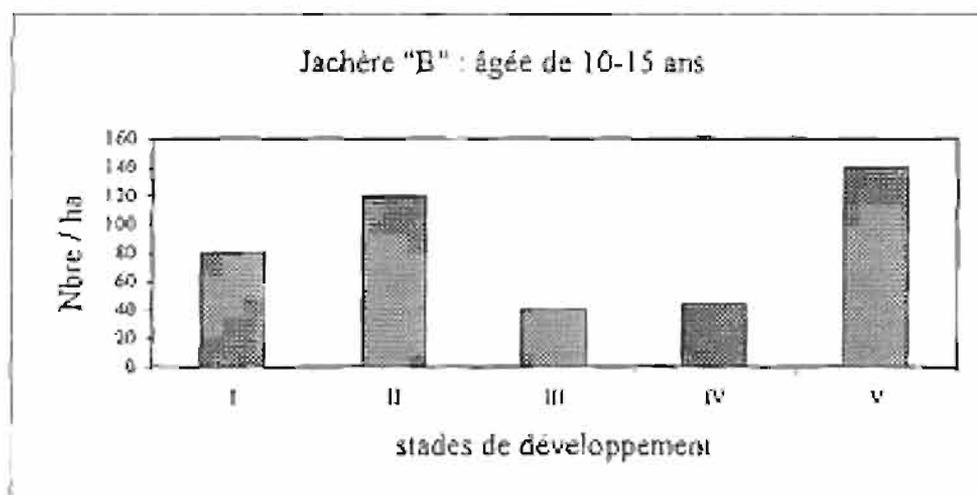
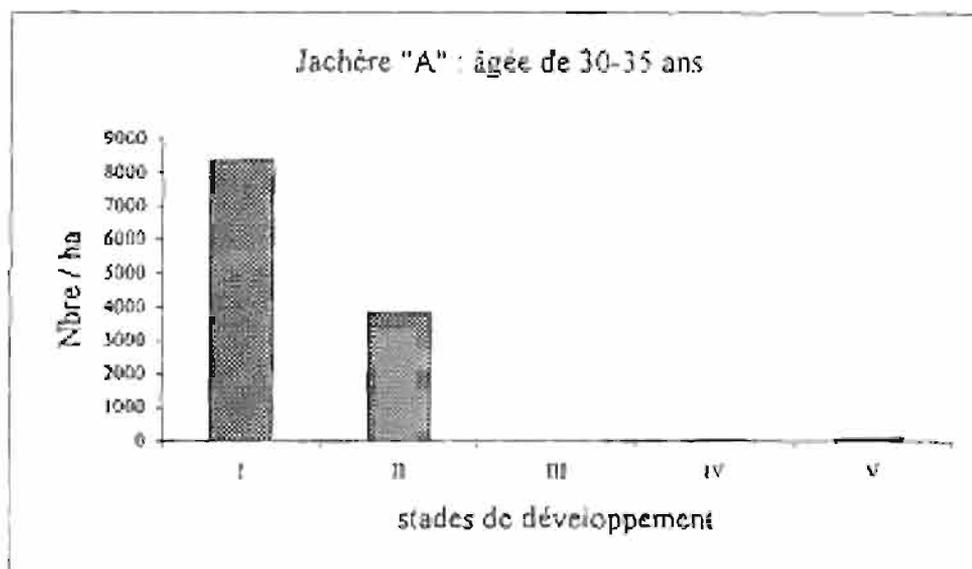


Figure 5 : Structure des populations de *T. avicennioides* sur différents sites

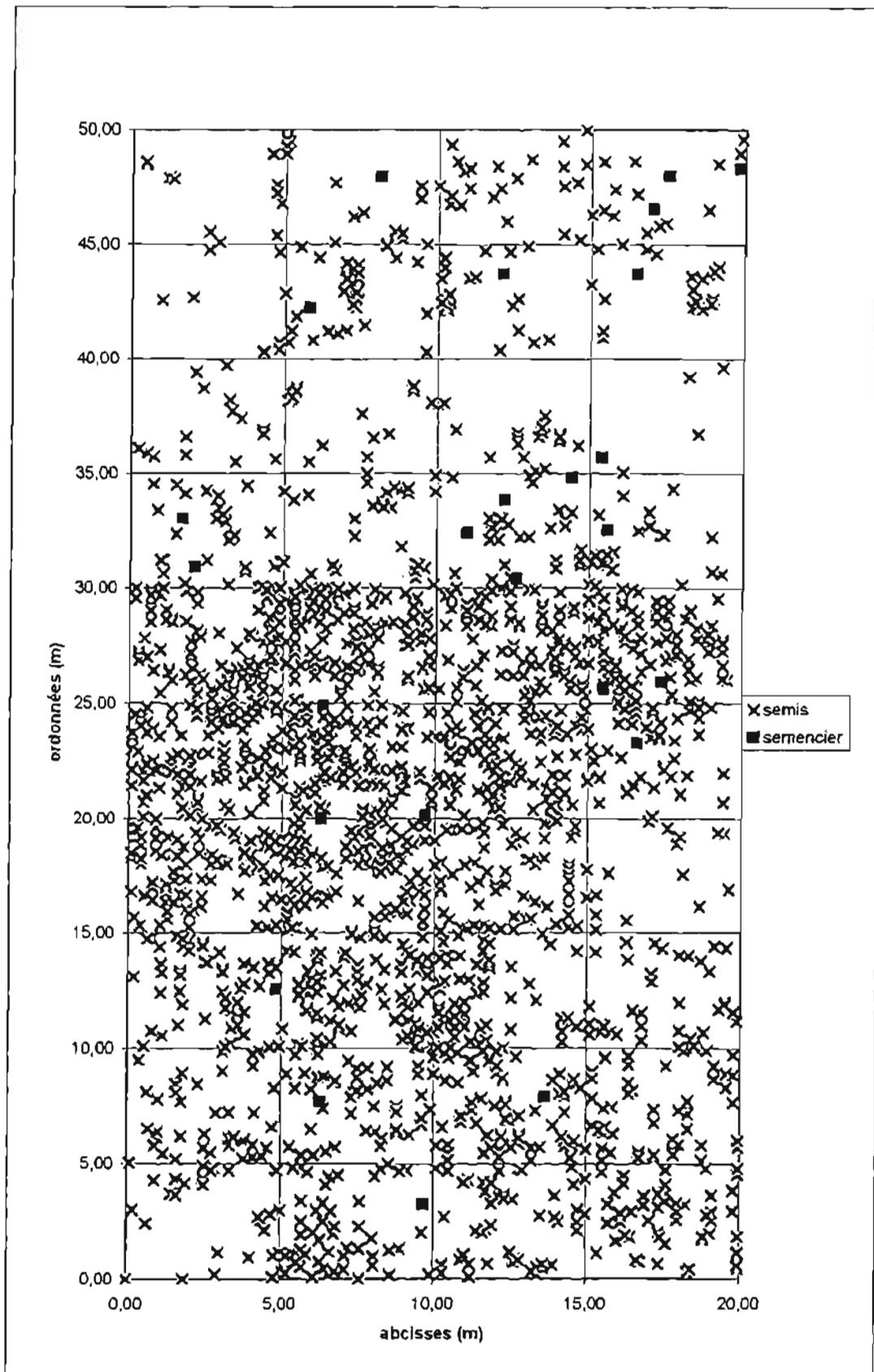


Figure 6 : Régénération et distribution spatiale des semis de *T. avicennioides* dans une jachère fortement pâturée âgée de 30-35 ans

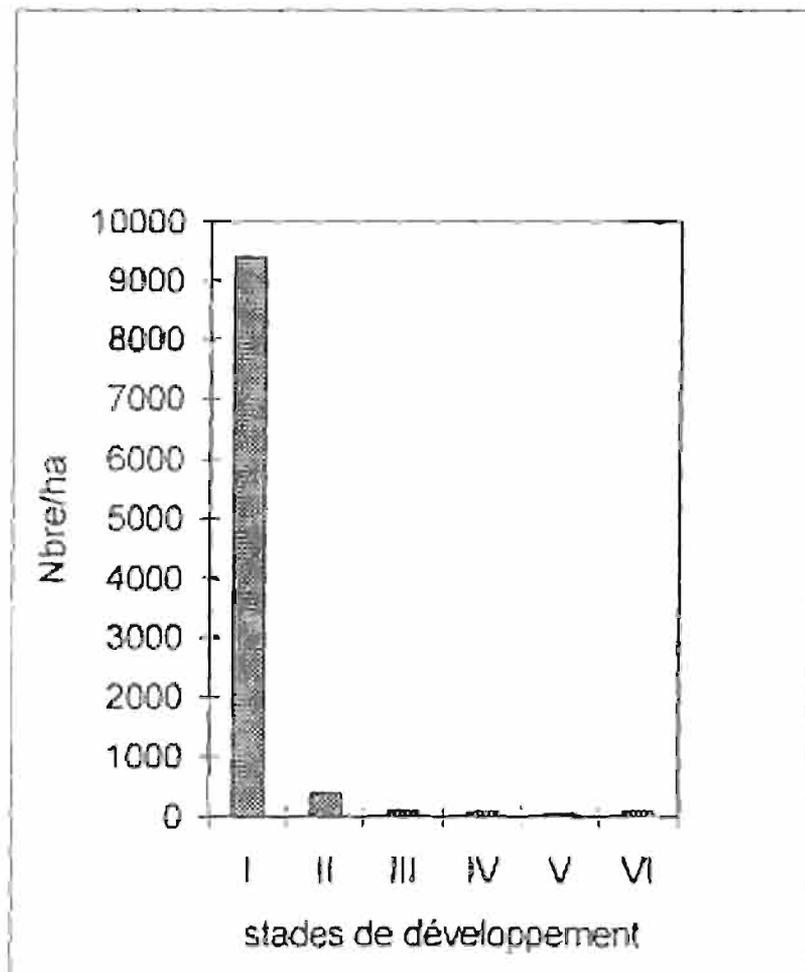


Figure 7 : densité des stades de développement de *I. doka*

La densité des plantules (stade I) dépasse 9000 plantules / ha alors que les autres ont chacun une densité inférieure 100 individus / ha. La structure horizontale (figure 8) montre une répartition spatiale agrégative très marquée de la population de *I. doka*. L'importance de l'installation des premiers stades de la régénération varie selon les stations. La présence des plantules est liée à la proximité des semenciers. Les fortes densités s'observent sous ou aux alentours de la couronne de la plante-mère où la densité atteint par endroits 5 à 10 plantules / m².

La structure horizontale de la population suggère également, selon les sites de germination, des difficultés variables dans le passage du stade plantule aux stades supérieurs. Les stations [(0 m ; 20 m) ; (140 m ; 180 m)] et [(30 m ; 60 m) ; (80 m ; 120 m)] (figure 9) offrent des conditions différentes au développement des différents stades. La densité des plantules est élevée et la répartition spatiale y est homogène.

Mais la densité chute de façon drastique au fur et à mesure qu'on s'élève dans les stades supérieurs et les individus se réfugient sur des surfaces plus rétrécies. Dans la première zone, le stade II existe sous forme de deux agrégats distants d'environ 20 m (figure 9) ; les stades III, IV et V ne sont représentés chacun que par moins de 5 individus.

Contrairement à la station précédente, les différents stades cohabitent avec des densités relativement importantes dans la deuxième station. La description des états de surface révèle une surface gravillonnaire et une croûte de ruissellement dans le secteur [(0 m ; 20 m) ; (140 m ; 180 m)]. Le secteur [(30 m ; 60 m) ; (80 m ; 120 m)] est par contre une légère dépression avec un sol limono-argileux où se forme généralement une croûte de dessiccation.

3.1.3 Structure des populations de *D. microcarpum*

L'étude diachronique de la germination *in situ* et des premiers stades des plantules de *Detarium microcarpum* montre que la germination est peu sensible à la nature du sol. Pendant la germination le noyau posé à plat sur le sol se fend suivant son épaisseur et non dans le sens de l'ouverture des cotylédons comme on pourrait l'imaginer. La germination *in situ* est favorisée par les termites phytophages. Ceux-ci enterrent le fruit par leurs constructions et maintiennent ainsi, même sur les sols squelettiques, une certaine humidité. La sélection édaphique intervient après la germination. Lorsque les plantules de *D. microcarpum* s'installent, elles manifestent un géophytisme plus ou moins persistant en saison sèche. Selon le fonctionnement des individus, quatre stades de développement peuvent être distingués :

- le stade I qui regroupe les individus dont la partie aérienne est formée de petites tiges de diamètre à la base et de hauteur respectivement inférieure ou égale à 0,5 cm et à 0,5 m à la fin de la période végétative (photo 6). La principale caractéristique de ce stade est le dessèchement et la chute systématique de la partie aérienne en début de saison sèche avant même le passage des feux précoces. Les organes souterrains sont durant toute la saison sèche, les seuls organes pérennants. Ceux-ci se maintiennent à des profondeurs variables du sol avec un taux de survie de l'ordre de 80 %, puis rejettent avec les premières pluies. Les rejets suivant la première abscission sont généralement au nombre de deux quelquefois quatre insérés en deux points diamétralement opposés dans la zone du collet, puis leur nombre augmente avec l'âge ;

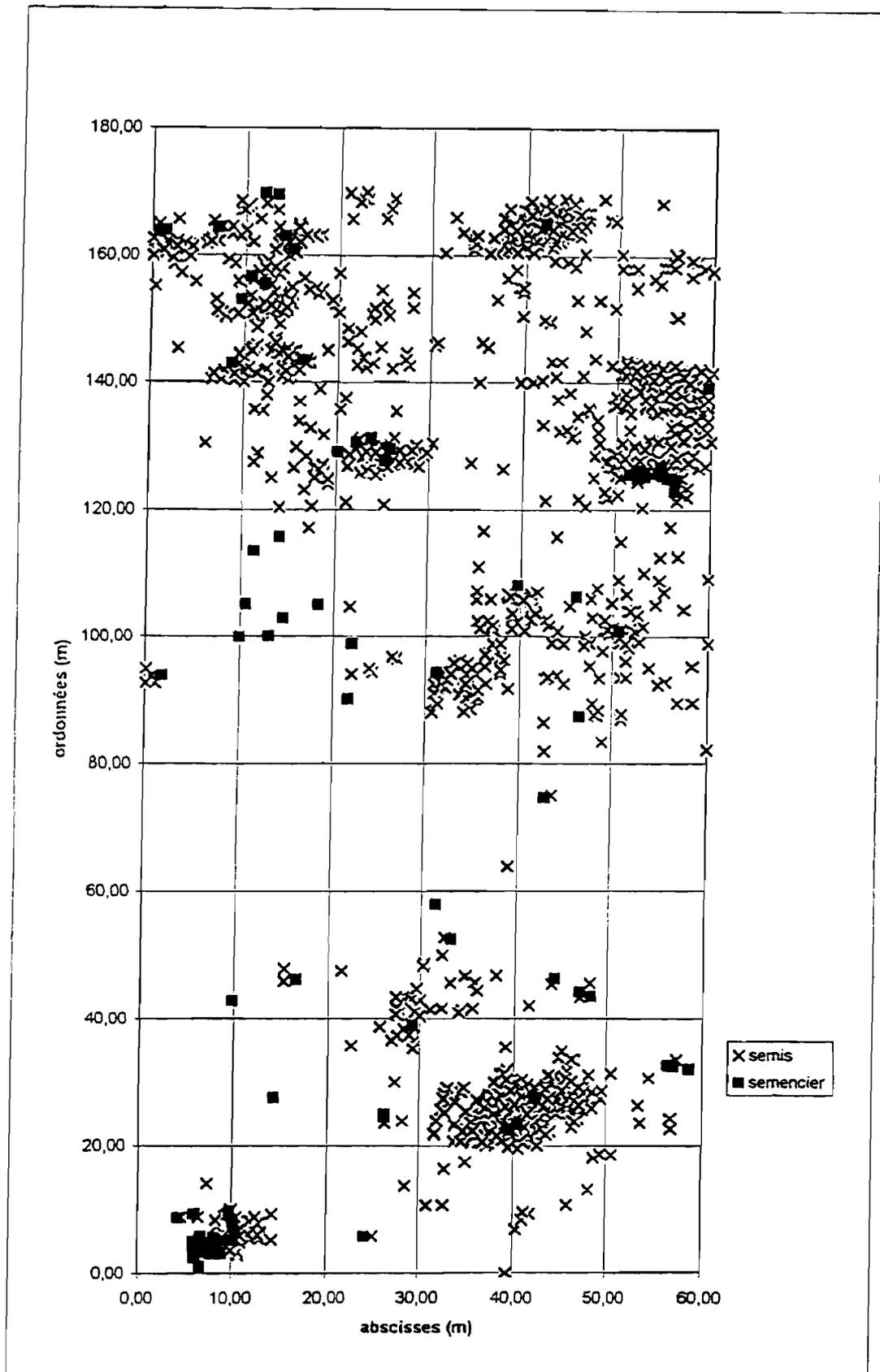


Figure 8 : Distribution spatiale des semis de *I. doka* par rapport aux semenciers

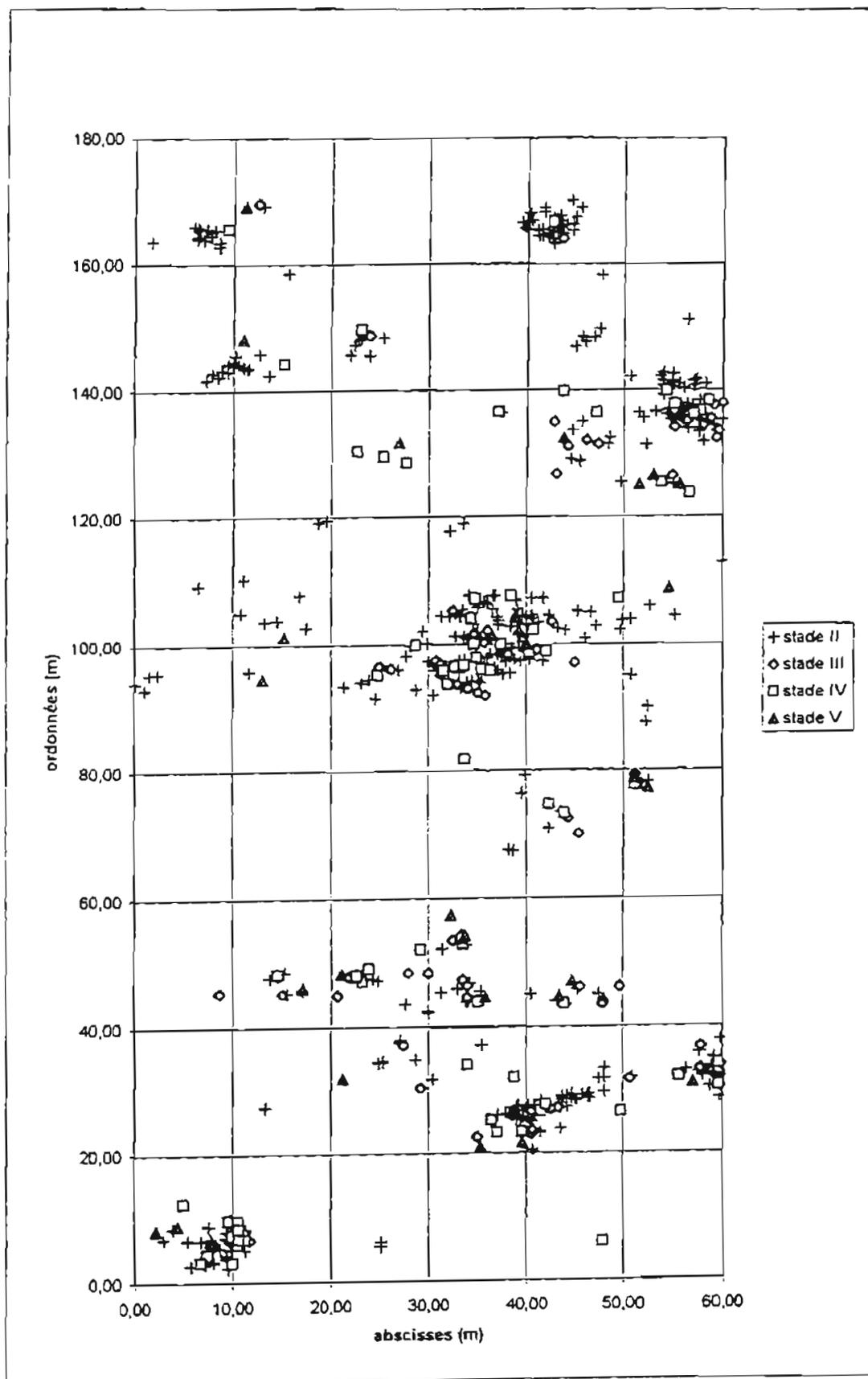


Figure 9 : Distribution spatiale et développement des populations de *I. doka* en fonction des sites germinatifs

- le stade II est constitué de rejets dont la hauteur est comprise entre 0,5 et 1 m avec un diamètre basal variant de 0,5 à 1,5 cm à la fin de la période végétative. Comme au stade I, les rejets sont également caduques. Leur abscission commence en début de saison sèche et s'accroît avec les feux précoces. La particularité par rapport au stade précédent, c'est la capacité des souches à émettre après le passage des feux précoces, des rejets qui croissent en pleine saison sèche. L'abscission cyclique des rejets dure plusieurs années ;

- le stade III est constitué de rejets vigoureux et à la fin de la période végétative leur hauteur totale varie entre 1 et 2 m. L'abscission des rejets est sélective et échelonnée dans le temps en fonction des dimensions de ceux-ci. Les tiges dont le diamètre à la base atteint 3 cm, ne sont plus caduques. Il se produit alors un balivage naturel qui n'épargne à terme en moyenne trois ou quatre rejets par souche ;

- le stade IV est formé par la population des subsemenciers et des semenciers. Les subsemenciers sont les rejets sur lesquels on observe les premiers boutons floraux. A ce stade la tige principale devient définitivement permanente. Les hauteurs sont supérieures à deux mètres et les diamètres à la base dépassent 5 cm.

Au regard des stades décrits et de leurs caractéristiques, au cours d'une même année la structure des populations de *D. microcarpum* varie en fonction des saisons. Les parties aériennes des stades de développement I et II sont totalement caduques en saison sèche. Quelques semaines après les feux précoces et avant le démarrage des pousses d'après-feux, la physionomie de la population n'est principalement définie que par le stade IV dont les parties aériennes sont pérennes. Puis, le stade II s'installe progressivement avec le développement des pousses d'après-feux. Le stade I ne contribue à forger la structure de la population que pendant la saison pluvieuse qui est en fait la période où tous les stades de développement coexistent. C'est à ce moment que l'inventaire fournit les densités et la structure réelles des populations sur les différents sites. A cette période l'histogramme des densités moyennes des stades de développement sur les différents types de sol épouse une allure en « L » (figure 10) avec une prédominance sur tous les types de sols du stade I (plantules). Le rapport des densités du stade I par les stades II et III ($I/II+III$) qui indiquent l'importance de la régénération séminale par rapport à la multiplication végétative sur les lithosols, les sols profonds et moyennement profonds, donne respectivement les valeurs 0,75, 1,30 et 2,40.

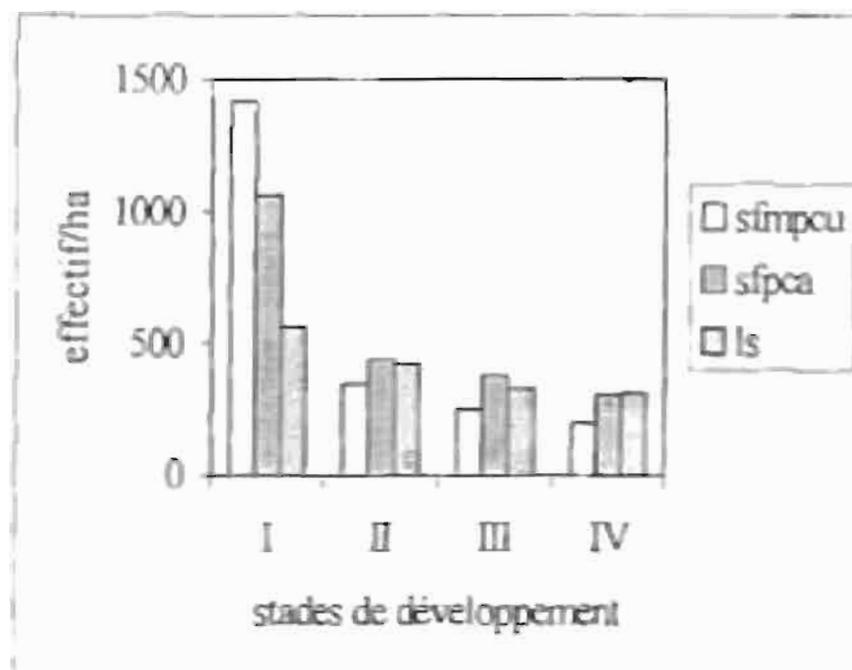


Figure 10 Densité moyenne des stades de développement de *Detarium microcarpum* sur sol ferrugineux moyennement profond sur cuirasse (sfmpcu), sol ferrugineux profond sur carapace (sfpca) et sur lithosol (ls) en saison pluvieuse

La structure horizontale élucide la répartition spatiale des stades de développement les uns par rapport aux autres. Elle met en évidence l'influence du microrelief et des conditions édaphiques sur les capacités de manifestation des différents potentiels de régénération. La répartition spatiale des plantules tend à refléter celle des semenciers (figure 11). Les fortes densités s'observent sous la couronne des pieds-mères. En mi-pente, les plantules se distribuent le long des voies de ruissellement et s'accumulent en bas de pente et dans les dépressions

Sur les lithosols la régénération séminale est relativement moins importante. Elle se manifeste préférentiellement dans les alluvions, aux pieds des rejets ou sur les surfaces du sol remanié par les animaux fouisseurs. Sur ces sols minces la régénération essentiellement végétative est plus agrégative (figure 12)

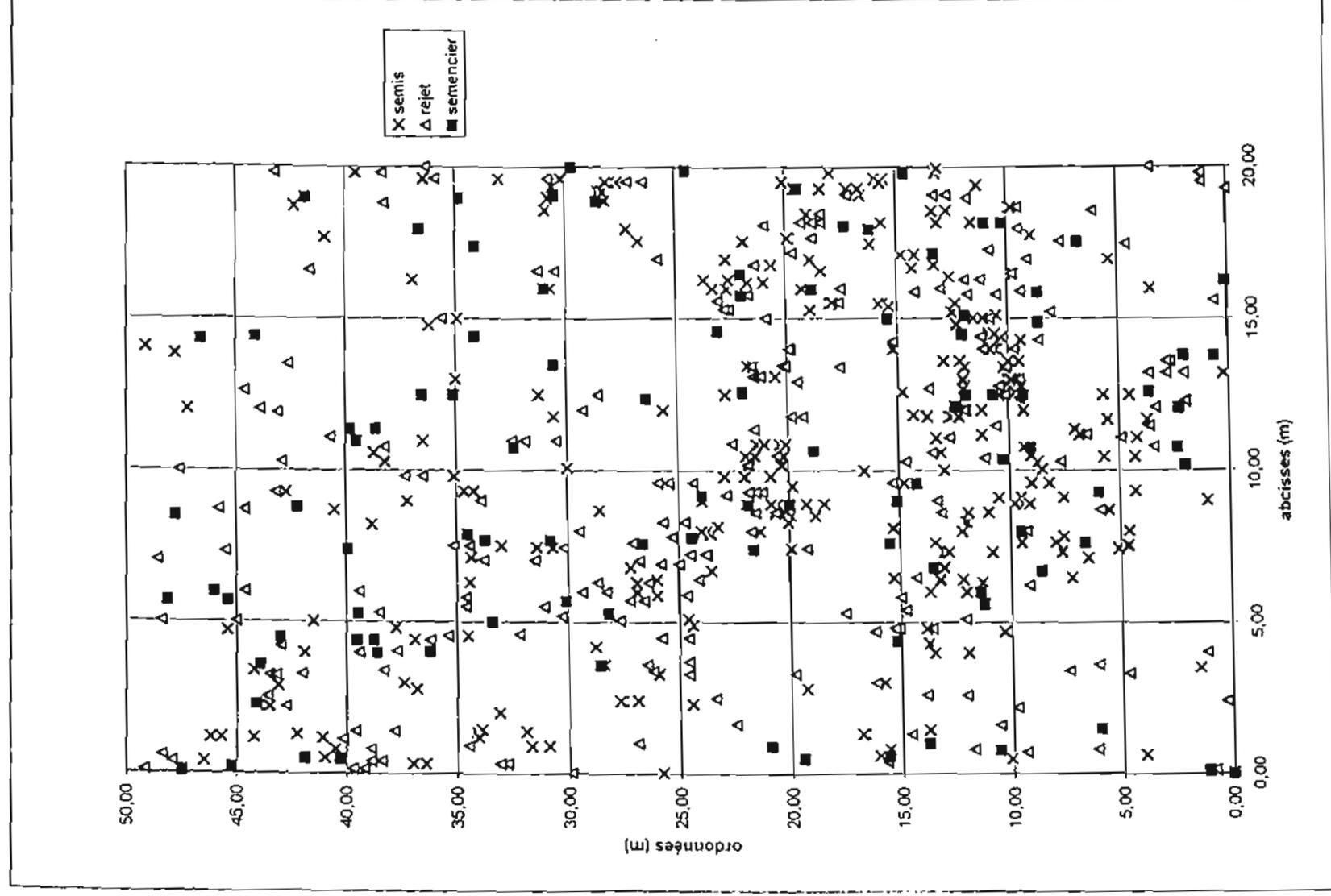
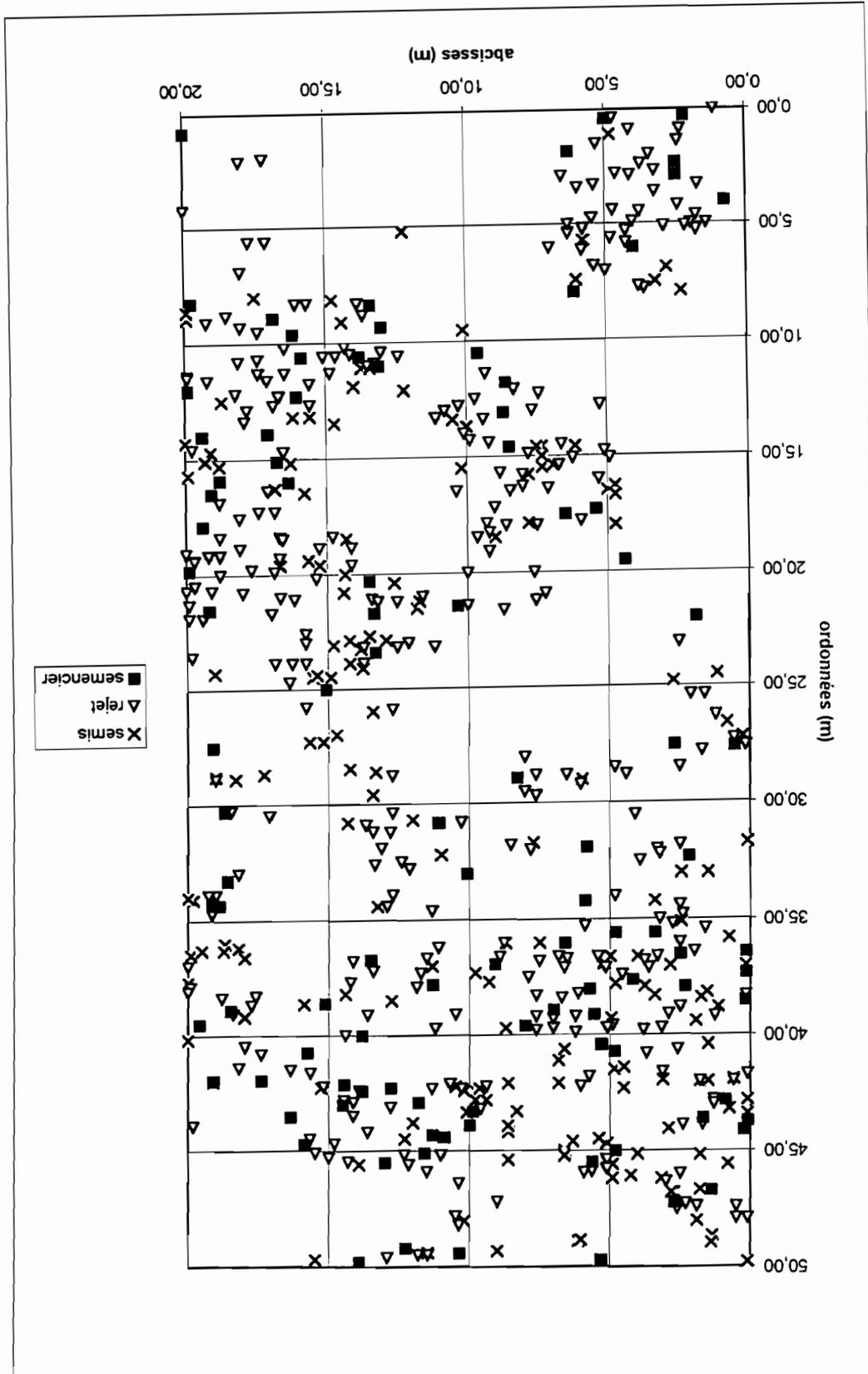


Figure 11 : Distribution spatiale de la régénération séminale et végétative de *D. microcarpum* sur sol ferrugineux lessivé induré profond sur carapace

Figure 12 : Distribution spatiale de la régénération séminale et végétative de *D. microcarpum* sur lithosol



3.1.3.1 Régénération par souches de *D. microcarpum* : influence de la hauteur et du diamètre de coupe

D. microcarpum est de loin l'espèce la plus exploitée pour approvisionner la ville de Ouagadougou en bois de chauffe. La physionomie et la reconstitution de la population après l'exploitation, dépend énormément de sa capacité de régénération par souches.

Les essais de coupe ont permis de situer la capacité de régénération par souche et la vigueur des cépées. Huit mois après l'essai de coupe, le taux de survie des souches était de 100 %. Trois années après la coupe, il était de 98,61 % et quelques rejets affranchis portaient les premiers fruits. La mort des souches n'affecte pas toutes les racines dont certaines survivent et rejettent (photo 7). Deux types de rejets ont été observés : les rejets proventifs, dont le point d'insertion se situe à la base de la souche, généralement au-delà de 5 cm sous-terre et les rejets adventifs insérés le long de la souche au-dessus du sol. Les rejets proventifs sont les plus nombreux et ceux dont l'apparition est systématique quelle que soit la hauteur de coupe (photos 8 et 9). La partie de la souche au-dessus de la surface du sol se dessèche et est fréquemment brûlée par le feu (photo 10). La comparaison des moyennes au seuil de 5 % montre que le diamètre de coupe influe significativement sur le nombre des rejets proventifs, le diamètre moyen des rejets et le nombre moyen de drageons par souche. La moyenne de ces paramètres est significativement plus élevée lorsque le diamètre de coupe est compris entre 15-20 cm (DC2) qu'entre 10-15 cm (DC1) (tableau 4). La hauteur de coupe n'a pas une influence significative sur la moyenne des paramètres mesurés au seuil de 5 %, sauf sur le nombre moyen de rejets proventifs où seules les hauteurs de coupes les plus élevées (40 et 50 cm) favorisent en moyenne l'émergence d'un rejet par souche. Même si statistiquement la hauteur de coupe n'a pas une influence sur le nombre moyen de drageons, il convient de remarquer que les plus faibles moyennes sont enregistrées au niveau des plus hautes hauteurs de coupe (tableau 5).



photo 6 : un individu de *D. microcarpum* au stade I



photo 7 : rejet d'une racine de *D. microcarpum* à 5 m de la base de la souche tuée par le feu



Figure 9 : la coupe n'affecte pas les capacités de rejet de souche de *L. microcarpum*



Figure 8 : rejet de deux ans d'une souche de 50 cm de hauteur de *L. microcarpum*. On observe l'insertion basale des rejets et le dessèchement de la souche au-dessus de la surface du sol



Photo N°10 . La souche desséchée entretient le feu nocif aux rejets de
D. microcarpum

Tableau 4 : Influence du diamètre de coupe (DC) sur la multiplication végétative de *Detarium microcarpum* (n = 360)

Diamètre de coupe	DC ₁ : 10-15 cm	DC ₂ : 15-20 cm
Nbre moyen de rejets/souche dans la zone du collet	13,14 b $\sigma = 6,23$	14,67 a $\sigma = 7,13$
Nbre moyen de rejets / souche au-dessus de la surface du sol	0,61 a $\sigma = 1,58$	0,41 a $\sigma = 1,19$
hauteur moyenne (m) des rejets / souche	1,42 a $\sigma = 0,23$	1,43 a $\sigma = 0,30$
diamètre moyen (cm) des rejets / souche	1,74 b $\sigma = 0,38$	1,91 a $\sigma = 0,47$
Nbre moyen de drageons / souche	2,68 b $\sigma = 0,67$	5,33 a $\sigma = 1,72$

Tableau 5 : Influence de la hauteur de coupe (HC) sur la multiplication végétative de *Detarium microcarpum* (n = 360)

Hauteur de coupe	HC ₁ :	HC ₂ :	HC ₃ :	HC ₄ :	HC ₅ :	HC ₆ :
	0 cm	10 cm	20 cm	30 cm	40 cm	50 cm
Nbre moyen de rejets/souche dans la zone du collet	12,95 a $\sigma = 6,58$	15,12 a $\sigma = 6,67$	13,68 a $\sigma = 7,13$	14 a $\sigma = 6,63$	14,4 a $\sigma = 6,73$	13,27 a $\sigma = 6,54$
Nbre moyen de rejets/souche au-dessus de la surface du sol		0,08 b $\sigma = 0,38$	0,12 b $\sigma = 0,37$	0,50 b $\sigma = 1,27$	1,12 a $\sigma = 2,28$	1,17 a $\sigma = 2,10$
hauteur moyenne (m) des rejets / souche	1,35 a $\sigma = 0,30$	1,44 a $\sigma = 0,28$	1,47 a $\sigma = 0,24$	1,45 a $\sigma = 0,31$	1,43 a $\sigma = 0,26$	1,41 a $\sigma = 0,24$
Diamètre moyen (cm) des rejets/souche	1,79 a $\sigma = 0,44$	1,18 a $\sigma = 0,42$	1,83 a $\sigma = 0,36$	1,89 a $\sigma = 0,54$	1,84 a $\sigma = 0,40$	1,84 a $\sigma = 0,41$
Nbre moyen de drageons / souche	4,17 a $\sigma = 6,46$	5,52 a $\sigma = 7,13$	4,08 a $\sigma = 5,54$	4,27 a $\sigma = 7,60$	3,75 a $\sigma = 5,31$	2,27 b $\sigma = 1,45$

NB : dans les tableaux 4 et 5, sur une même ligne il n'existe pas de différence significative au seuil de 5 % entre les moyennes accompagnées d'une même lettre.

La combinaison des facteurs hauteur de coupe (HC) x diamètre de coupe (DC) n'induit pas de différence significative sur la régénération des souches au seuil de 5%. Mais nous observons que pour les rejets preventifs sauf HC₃, le diamètre à la base des rejets et le nombre de drageons, les moyennes des combinaisons HC x DC₂ sont plus élevées que celles des combinaisons HC x DC₁. Le tableau 6 donne les moyennes des combinaisons HC x DC des paramètres étudiés (n = 360)

Tableau 6 : Influence de la combinaison entre la hauteur et le diamètre de coupe sur la multiplication végétatives de *Detarium microcarpum* (n = 360)

Hauteur de coupe (cm)	Diamètre de coupe (cm)	Nbre moyen par souche de rejets à partir du collet		Nbre moyen par souche de rejets au-dessus de la surface du sol		Hauteur moyenne des rejets par souche (cm)		Diamètre moyen des rejets par souche (cm)		Nbre moyen de drageons par souche	
		Moy.	σ	Moy.	σ	Moy.	σ	Moy.	σ	Moy.	σ
Coupe rase]10-15]	11,57	6,83	0	-	1,36	0,25	1,68	0,41	3,27	3,34
]15-20]	14,33	6,45	0	-	1,34	0,35	1,90	0,47	5,05	8,59
10]10-15]	13,47	4,91	0,07	0,37	1,47	0,29	1,76	0,40	3,47	4,07
]15-20]	16,77	8,31	0,10	0,40	1,40	0,27	1,79	0,44	7,57	9,32
20]10-15]	14,43	8,28	0,17	0,46	1,47	0,23	1,81	0,37	2,77	3,37
]15-20]	12,93	5,94	0,07	0,25	1,48	0,26	1,86	0,36	5,40	6,63
30]10-15]	12,90	5,86	0,5	1,22	1,44	0,24	1,80	0,42	2,60	3,37
]15-20]	15,10	7,42	0,5	1,33	1,47	0,38	1,99	0,65	5,93	10,31
40]10-15]	13,60	6,32	1,47	2,42	1,37	0,19	1,64	0,36	1,87	3,33
]15-20]	15,20	7,22	0,077	2,18	1,48	0,31	2,05	0,45	5,63	6,81
50]10-15]	12,87	5,15	1,33	2,64	1,40	0,23	1,79	0,36	2,13	2,79
]15-20]	13,67	7,78	1,00	1,41	1,41	0,25	1,88	0,46	2,40	2,20

σ = Ecart-type ; Moy. = Moyenne

3.1.4 Structure des populations de *Azelia africana*

Seulement deux stades de développement ont été distingués : le stade plantule et le stade adulte (semenciers). Les stades intermédiaires sont quasi-inexistants dans la zone d'étude. Toutes les plantules inventoriées avaient une hauteur inférieure à 30 cm et s'étaient installées pendant la saison pluvieuse en cours. Elles étaient donc âgées de moins de 6 mois. La régénération est localisée sous la couronne des semenciers (figure 13). Au-delà des limites de celle-ci, les plantules se raréfient et sont absentes 5 à 10 m

après les limites du houppier. Cependant, nous avons observé des plantules sous les houppiers des arbres tels que *Lannea acida*, *D. microcarpum* etc., loin des pieds-mères. Sous un même semencier l'importance de la régénération diffère selon les microsites germinatifs. La figure 14 traduit la distribution des plantules par microsite. L'effectif pour chaque microsite correspond à la moyenne des 10 relevés sous les 10 semenciers, rapportée à l'hectare. Les germinations *in situ* sont plus fréquentes dans la litière (L) et dans les touffes (T) d'herbes ou d'arbustes que sur le sol nu (N). Après les feux précoces, aucune plantule vivante n'a été observée dans les zones parcourues par les feux.

La contribution du semis direct à la régénération de *A. africana* dans la forêt est pratiquement nulle. Le parcours des transects dans les parcellesensemencées de 1992 à 1996 n'a révélé la présence d'aucune plantule. Pourtant le taux de levée des graines après le semis est important. Les observations sur la parcelle nouvellementensemencée montrent que deux mois après le semis, le nombre de poquets ayant au moins une plantule « poquets fertiles » était en moyenne de 7,84 poquets / placeau soit un taux de réussites de 87 %. Pendant la même période au total 460 plantules ont été recensées sur l'ensemble des 20 placeaux. Toutefois l'évolution démographique de ces plantules (figure 15) a montré une forte mortalité précoce. Un mois et demi après la saison pluvieuse, la mortalité des plantules atteignait 47 % dont 15 % par dessèchement de la plantule entière et le reste suite aux traumatismes de la partie aérienne, dûs principalement aux herbivores. Le dessèchement est plus fréquent chez les plantules installées dans les couches épaisses de litières où des nécroses des axes racinaires ont été observées. Un mois après les feux précoces, en janvier, seules 3 % des plantules vivaient encore et s'observaient dans les microsites non parcourus par les feux.

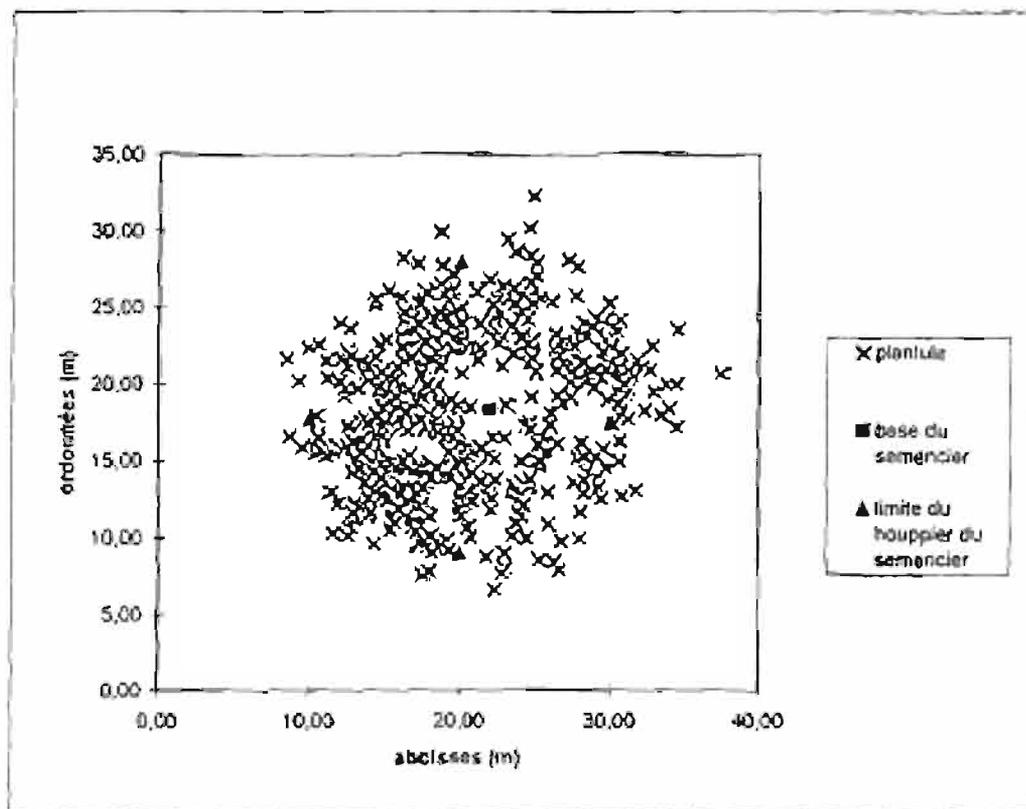


Figure 13 : Distribution spatiale des plantules de *A. africana* par rapport au semencier

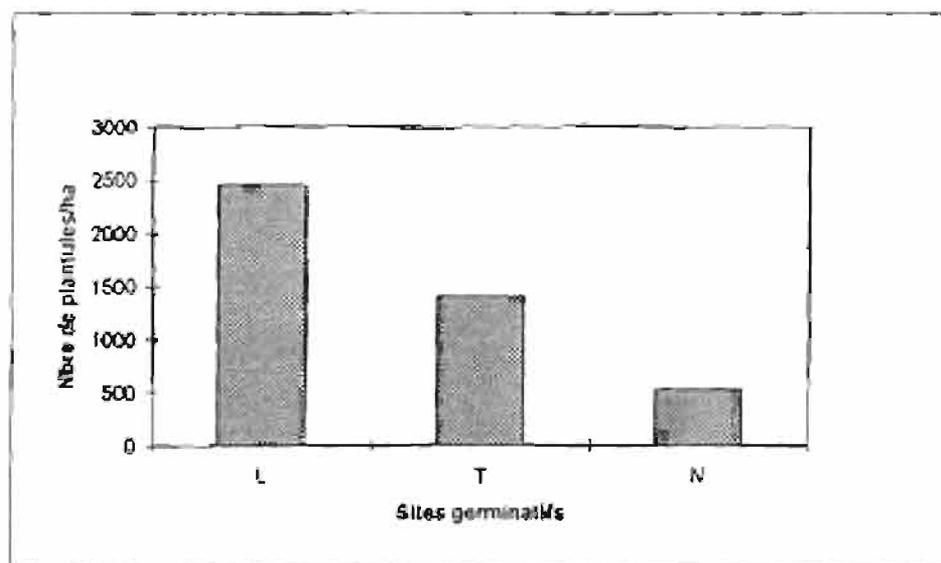


Figure 14 : influence des micro-sites : Litière (L), Touffes (T) et sol Nu (N), sur la levée *in situ* des graines de *A. africana*

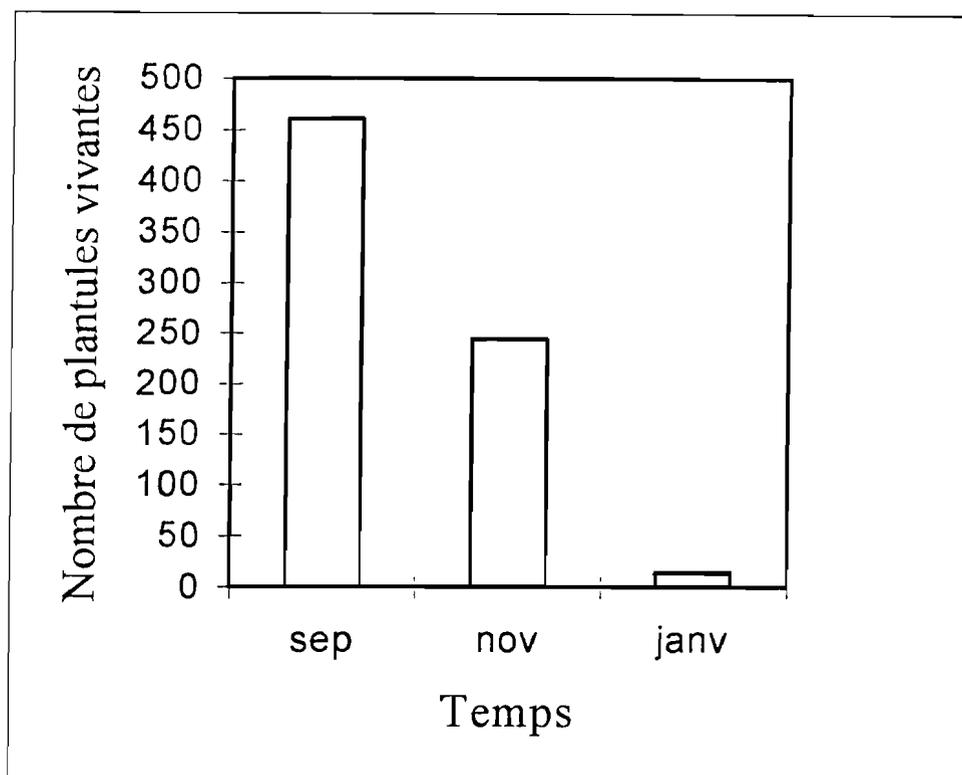


Figure 15 : Evolution de la survie des plantules issues du semis direct de *A. africana*

dans la forêt classée de Nazinon parcourue par les feux précoces

3.2 Dissémination et prédation des semences forestières

La dissémination des semences est assurée soit par le vent (*Terminalia avicennioides*), par autochorie (*I. doka* et *A. africana*) et par barochorie (*D. microcarpum* et *P. thonningii*). A cette dispersion primaire succède une dispersion secondaire assurée par l'eau et les animaux. Le rôle des animaux est ambivalent : ils sont à la fois disséminateurs et prédateurs des semences.

3.2.1 Dissémination par le bétail

L'étude de l'endozoochorie a mis en évidence l'important rôle joué par le bétail dans la dissémination et donc dans la régénération naturelle des espèces forestières. Les résultats de cette étude n'ont pas pour ambition d'aboutir à une quelconque classification des espèces animales selon l'importance de la dissémination de telle ou telle espèce végétale. En effet la quantité de graines obtenues par exemple à partir du fumier ramassé dans les enclos, dépend du nombre d'animaux qui y vivent. L'étude est donc plus qualitative que quantitative. Il s'agit d'identifier les espèces ligneuses

susceptibles d'être disséminées par voie endozoochore par telle ou telle espèce animale. La comparaison quantitative est par contre possible entre les différentes espèces végétales recensées dans les excréments d'une même espèce animale.

Au total les graines de 11 espèces ligneuses ont été observées dont 10 chez les bovins, 8 chez les ovins et 7 chez les caprins. *Tamarindus indica* observée chez les ovins et les caprins est absente dans les excréments des bovins. De même, les graines de *Strychnos spinosa*, *Acacia macrostachya* et *Acacia pennata* absentes dans les excréments des ovins et des caprins, sont présentes dans ceux des bovins. *Acacia dudgeoni* n'est recensée que chez les caprins.

Les graines les plus abondamment observées dans les excréments des bovins sont par ordre décroissant celles de *Dichrostachys cinerea* (67,86 %), *Piliostigma thonningii* (19,8 %) et *Cassia sieberiana* (6,24 %). Quant aux ovins, ce sont celles de *Cassia sieberiana* (39,78 %), *Piliostigma thonningii* (13,55%) et *Prosopis africana* (13,2 %) alors que chez les caprins les graines de *Cassia sieberiana* (40,02 %), *Dichrostachys cinerea* (30,08) et de *Acacia sieberiana* (18,14 %) prédominent. Le tableau 7 expose l'importance relative des graines des espèces ligneuses observées dans les excréments de chaque espèce animale. Pour chaque espèce ligneuse, le pourcentage est exprimé par rapport au nombre total de graines recensées dans l'échantillon d'excrément considéré.

3.2.1.1 Influence du transit intestinal sur la germination

Les essais de germination des graines ayant transitées par le tube digestif des bovins, ovins et caprins montrent que l'influence du transit intestinal sur la levée de la dormance tégumentaire des graines de *Acacia sieberiana*, *Cassia sieberiana*, *Prosopis africana*, *Piliostigma thonningii* et *Dichrostachys cinerea* est plus perceptible chez les ovins et les caprins que chez les bovins mais elle reste dans tous les cas modeste. Les taux de germination sont dans tous les cas inférieurs à 40 %. Le transit intestinal n'affecte pas le pouvoir germinatif des graines intactes ; puisque les graines ayant transitées par le tube digestif et scarifiées au couteau, ont un taux de germination compris entre 76 et 100 %. Cependant, certaines portant des marques profondes de dents ne germent pas. Les tableaux 8 et 9 indiquent respectivement l'influence du transit intestinal et de la scarification sur la germination.

Tableau 7 : Importance relative des graines de chaque espèce ligneuse par famille animale

espèces ligneuses	Bovins	Ovins	Caprins
<i>Acacia siebertana</i>	3,62 %	24 %	18,14 %
<i>Cassia sieberiana</i>	6,24 %	39,78 %	40,02 %
<i>Prosopis africana</i>	1,79 %	13,2 %	5,65 %
<i>Piliostigma thonningii</i>	19,8 %	13,55 %	5,65 %
<i>Diospyros mespiliformis</i>	0,06 %	0,54 %	0,18 %
<i>Dichrostachys cinerea</i>	67,86	8,85 %	30,08 %
<i>Strychnos spinosa</i>	0,14 %	-	-
<i>Acacia dudgeoni</i>	0,15 %	0,02 %	-
<i>Acacia macrostachya</i>	0,13 %	-	-
<i>Acacia pennata</i>	0,2 %	-	-
<i>Tamarindus indica</i>	-	0,05 %	0,27 %
Nbre total de graines (de toutes espèces confondues)	17682	5419	1097

Tableau 8 : Taux de germination des graines transitées par le tube digestif

Espèces ligneuses	graines non traitées (témoins)	bovins	ovins	caprins
<i>Acacia sieberiana</i>	0/100*	8/100	36/100	32/100
<i>Cassia sieberiana</i>	0/100	0/100	6/100	10/100
<i>Prosopis africana</i>	0/100	0/100	12/100	6/30
<i>Piliostigma thonningii</i>	0/100	2/100	20/100	5/30
<i>Dichrostachys cinerea</i>	6/100	22/100	28/100	38/100
<i>Strychnos spinosa</i>	0/100	5/20		
<i>Diospyros mespiliformis</i>	86/100	9/9	18/28	2/2
<i>Acacia dudgeoni</i>	92/100	16/19		
<i>Acacia pennata</i>	80/100	21/24		
<i>Acacia macrostachya</i>	76/100	20/23		
<i>Tamarindus indica</i>	84/100		3/3	1/3

* : le numérateur indique le nombre total de graines germées et le dénominateur, le nombre de graines mises à germer.

Tableau 9 : Taux de germination des graines à dormance tégumentaire transitées par le tube digestif et scarifiées au couteau

espèces ligneuses	bovins (%)	ovins (%)	caprins (%)
<i>Acacia sieberiana</i>	100	100	98
<i>Cassia sieberiana</i>	88	98	84
<i>Prosopis africana</i>	80	100	76
<i>Piliostigma thonningii</i>	98	100	93
<i>Dichrostachys cinerea</i>	93	98	95

3.2.2 Dissémination et prédation des semences forestières par la faune

La disparition des graines de *A. africana* est la plus perceptible dans la nature. Le suivi de la disparition des graines artificiellement disséminées montre que la prédation est liée à la présence de l'arille coloré et à l'état de la strate végétale basse (figure 16).

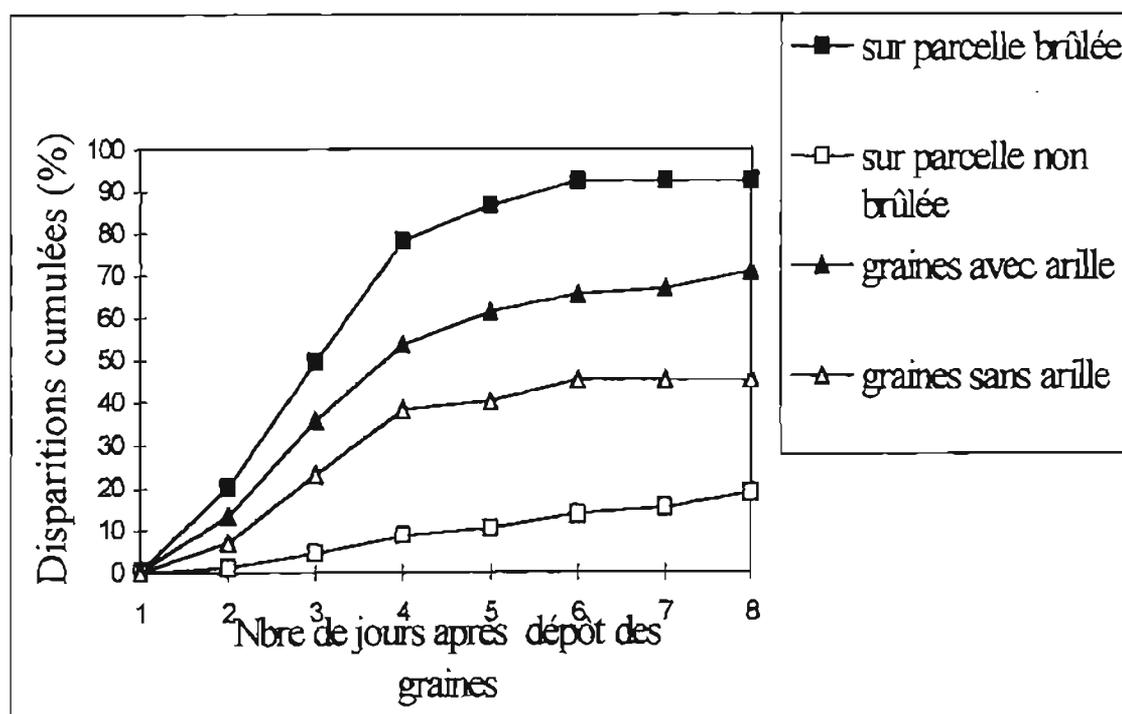


Figure 16 : Disparition des graines arillées et sans arille de *Azelia africana* sur les parcelles brûlées et non brûlées dans la forêt classée du Nazinon

Sur la parcelle brûlée, 100 % des graines arillées disparaissent contre 43,6 % sur la parcelle protégée en moins d'une semaine après le dépôt. On constate également que 72,66 % des graines disparues l'ont été au cours de la nuit (tableau 10).

Les taux de disparition des graines des tas sans arille sont inférieurs à ceux des graines arillées. Les disparitions cumulées de ces graines durant la période d'observation atteignent 80 % sur la parcelle brûlée contre seulement 10 % sur la parcelle protégée des feux (tableau 11). La disparition des graines des tas hétérogènes suit la même tendance que celle des tas homogènes. La présence de quelques graines arillées dans un tas rend tout le lot vulnérable dans les conditions de parcelle brûlée. Sur cette parcelle, 100 % des graines arillées et 91 % des graines sans arille étaient absentes à la fin de la période d'observation. Par contre sur la parcelle protégée, les proportions ont été respectivement de 35 % et 0,5 % seulement (tableau 12).

Après la phase d'observations quotidiennes, il restait au total 781 graines sur les sites. C'est avec ce nombre qu'a commencé la phase des observations mensuelles. Pendant ces observations, nous n'avons repéré que des graines sans arille et uniquement sur la parcelle protégée du feu. Après un mois, il ne restait au total que 184 graines et 92 graines après deux mois. En saison pluvieuse (en juillet) nous avons inventorié 56 germinations sur la parcelle protégée, dont certaines sur les voies de ruissellement des eaux. Aucune germination n'a été observée sur la parcelle brûlée où toutes les graines ont disparues pendant l'inter-saison.

La fouille des terriers de la faune fouisseuse a révélé l'importance de celle-ci dans la prédation et la dissémination des semences forestières. Elle a permis de capturer un échantillon de 16 spécimens morphologiquement identiques de l'espèce animale responsable des buttes sur les sols gravillonnaires dans les formations à *D. microcarpum*. Il s'agit de *Tatera hopkinsoni* (photo 11), un rongeur de la famille des Gerbillidés. Dans 30 % des terriers de *Tatera hopkinsoni* fouillés, nous avons noté la présence de noyaux de fruits de *D. microcarpum*. Cependant dans les termitières mortes, les graines de diverses espèces ligneuses ont été identifiées : *Detarium microcarpum*, *Strychnos spinosa*, *Vitellaria paradoxa*, *Balanites aegyptiaca*, *Sterculia setigera*, *Annona senegalensis*, *Azelia africana* et *Terminalia spp.* Toutefois *D. microcarpum* a été l'espèce la plus fréquente (95 %) et la plus abondante. *Cricetomys gambianus* (photo 12), un rongeur de la famille des Cricetomyidés, a été l'espèce animale observée dans ces termitières mortes. Les noyaux de fruits de *D. microcarpum* dans les termitières

mortes différaient de ceux observés dans les habitats de *T. hopkinsoni*, par la diversité des marques de dents qu'ils portaient et par leur perforation pour extraire la graine.

Tableau 10 : Disparition des graines arillées de *A. africana*

Nbre de jours après dépôt	parcelle brûlée		parcelle protégée	
	nuit	jour	nuit	jour
1	0	1	1	0
2	71	9	9	0
3	89	16	31	0
4	58	30	5	16
5	0	26	5	5
6	0	0	27	0
7	0	0	2	0
8	0	0	30	0
Total par période	218	82	110	21
Total par parcelle	300/300		131/300	

Tableau 11 : Disparition des graines sans arille de *A. africana*

Nbre de jours après dépôt	parcelle brûlée		parcelle protégée	
	nuit	jour	nuit	jour
1	0	1	0	0
2	30	0	0	0
3	88	0	30	0
4	90	0	0	0
5	0	0	0	0
6	31	0	0	0
7	0	0	0	0
8	0	0	0	0
Total par période	239	1	30	0
Total par parcelle	240/300		30/300	

Tableau 12 : Disparition des graines *A. africana* des tas hétérogènes

nbre de jours après dépôt	parcelle brûlée				parcelle protégée			
	graines arillées		graines sans arille		graines arillées		graines sans arille	
	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit	jour
1	1	0	0	0	0	0	10	0
2	20	9	40	0	0	0	0	0
3	14	15	42	0	0	0	0	0
4	20	0	60	0	14	0	0	0
5	19	1	20	0	6	0	0	0
6	0	0	20	0	2	3	0	0
7	0	0	0	0	9	0	0	0
8	0	1	0	0	1	0	0	0
Total par période	74	26	182	0	32	3	1	0
Total par état (arillé ou non)	100/100		182/200		35/100		1/200	
Total par parcelle	282/300				36/300			

Les traces de dents de *T. hopkinsoni* et de *C. gambianus* en captivité sur les noyaux des fruits ont confirmé les observations de terrain. Le premier s'intéresse principalement à la pulpe sucrée du fruit, tandis que le second s'intéresse à la fois à la pulpe et à la graine à l'intérieur du noyau. En plus de son rôle dans la prédation et la dissémination des semences, *Tatera hopkinsoni* influence l'installation des plantules par la modification des horizons de surface du sol.

3.2.3 Rôle de *Tatera hopkinsoni* dans l'évolution des caractères physico-chimiques des sols

Dans la forêt de Nazinon les microbuttes édifiées par *Tatera hopkinsoni* présentent des tailles variables pouvant atteindre 0,2 à 0,5 m de hauteur et 8 à 10 m de largeur. La cartographie de ces microbuttes révèle trois états de surface caractérisant les microbuttes récentes, moyennement anciennes et anciennes. Les rejets de terre âgés de

moins d'un an sont constitués d'éléments bien individualisés. Ils se caractérisent par une consistance friable et l'absence de croûte en surface.

Ces états de surface sont caractéristiques des rejets en saison sèche. En saison pluvieuse les agrégats préalablement disjoints subissent l'action des pluies et il se développe en surface une croûte structurale reposant sur un horizon à structure faiblement développée. Puis progressivement, avec l'âge et sous l'action répétée des pluies, il s'effectue un tri granulométrique qui laisse au-dessus de la croûte structurale une couche de graviers libre couvrant 50 à 90 % de la surface du sol. A ce stade s'installent progressivement une végétation herbacée pérenne : *Andropogon ascinodis* et *A. gayanus*, des sous-ligneux : *Cochlospermum planchonii* et *Cochlospermum tinctorium* et des ligneux dont particulièrement *Detarium microcarpum* qui colonise la butte en quelques années par multiplication végétative (photo 13). Sur la surface du sol hors microbutte prédominent les croûtes de ruissellement et d'érosion.

La teneur des éléments chimiques et la granulométrie ne diffèrent pas significativement d'un état de surface à un autre sauf pour l'ammonium, le potassium disponible et le pH (tableau 13). Ces états de surface présentent cependant des aptitudes différentes à l'infiltration des eaux. Le sol hors microbutte (Témoin) et les microbuttes moyennement anciennes ont présenté les paramètres d'infiltration les plus médiocres (tableau 14) alors que les meilleures valeurs ont été obtenues sur les microbuttes récentes, mais avec des coefficients de variation élevés (tableau 15). Les microbuttes anciennes ont occupé une position intermédiaire.

Tableau 13 : Caractéristiques chimiques et physiques des microbuttes

	MO (%)	P.disp. (ppm)	C (%)	K.disp (ppm)	Nitrates (ppm)	Am. (ppm)	pH	Argiles (%)	Limons (%)	Sables (%)	E.G. (%)
T	3 a	1,8 a	5,8 a	128 a	5 a	5,6 c	6,6 a	10 a	25 a	65 a	64 a
Ma	2,7 a	1,5 a	4 a	91 b	6,7 a	3,7 c	6,3 ab	14 a	23 a	63 a	68 a
Mma	2,3 a	1,3 a	4,4 a	90 b	6,8 a	14 b	5,6 c	18 a	22 a	60 a	72 a
Mr	2,8 a	1,7 a	5,3 a	125 a	6 a	33,7 a	6 bc	16 a	21 a	63 a	79 a

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une même lettre au seuil de 5 %.

Légende : Am : ammonium ; P. disp. : phosphore disponible ; k. disp. : potassium disponible ; C : carbone ; MO : matière organique ; E.G. : éléments grossiers.

Tableau 14 : Comparaison de l'infiltration sur les différents états de surface

	Rm (μm)	p (%) $\times 10^{-4}$	q10 (mm/h)	q60 (mm/h)	q10/q60	k10 (mm/h)	k60 (mm/h)	k10/k60	Cvq10 (%)	Cvq60 (%)
T	63 c	53 c	53 c	34 a	1,5 c	12 c	7 b	1,5 c	45 b	33 b
Ma	135 b	174 b	101 b	39 a	2,7 cb	39 b	13 b	2,7 cb	45 b	28 b
Mma	162 b	85 c	46 c	15 b	3,3 b	19 c	6 b	3,2 b	41 b	33 b
Mr	347 a	1339 a	529 a	44 a	15,6 a	331 a	25 a	15,6 a	97 a	70 a

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une même lettre au seuil de 5 %.

Légende : T : témoin (sol hors butte) ; Ma : microbutte ancienne ; Mma : microbutte moyennement ancienne ; Mr : microbutte récente ; Rm : rayon poral moyen ; p : porosité fonctionnelle ; qn : débit en régime permanent à la tension n ; kn : conductivité hydraulique en régime permanent à la tension n ; cvq10 et cvq60 : coefficients de variation des débits d'infiltration aux tensions -10 mm et -60 mm.

Tableau 15 : Coefficients de variation des débits d'infiltration

état de surface	q10	q60
T	45 %	33 %
Ma	45 %	28 %
Mma	41 %	33 %
Mr	97 %	70 %



photo 11 : *Tatera hopkinsoni* (adulte formolé)



photo 12 : *Cricetomys gambianus*



photo 13 : régénération par multiplication végétative de *D. microcarpum*
sur une butte construite par *T. hopkinsoni*

3.3 Potentiel séminal édaphique et impact des feux sur les graines de

Piliostigma thonningii

3.3.1 Potentiel séminal édaphique

La recherche de graines dans le sol a révélé que la couche 0-5 cm abrite la quasi-totalité du stock de graines de *P. thonningii* enfouies dans le sol. Elle a également montré qu'au cours d'une même année, le stock de semences varie en fonction des saisons. En saison pluvieuse, le potentiel séminal édaphique estimé atteint en moyenne dans la couche 0-5 cm, 600 à 1000 graines / m² dans les jachères à *P. thonningii* de village. En saison sèche après les feux précoces, sur les mêmes parcelles, les valeurs sont faibles (inférieures à 50 graines / m²) ou nulles. Dans la couche 5-10 cm, nous avons enregistré dans tous les cas moins de 60 graines / m². Aucune graine n'a été observée dans la couche 10-15 cm.

3.3.2 Impact des feux sur le stock de graines de *P. thonningii* dans le sol

Les feux ont un effet destructeur sur les graines à la surface et dans la couche 0-5 cm du sol. Après l'inflammation de la couche de paille, la totalité des graines éparpillées à la surface du sable a brûlé. La majorité de celles qui sont insérées entre les deux couches de sable (simulation du stock de graines dans la couche 0-5 cm) portait des marques dues à l'action du feu (craquelures ou brûlures des téguments). Le taux de germination des graines scarifiées par le feu a été nul. Les semences non visiblement entamées (sans craquelures ou brûlures) et scarifiées au couteau ont donné un taux de germination de l'ordre de 40 % ; ce qui est inférieur au taux de germination de 100 % enregistré sur les graines qui n'ont pas subi l'action du feu.

3.4 Longévité des graines et vigueur des plantules

3.4.1 Longévité des graines

L'étude de la longévité des graines a concerné celles de *A. africana* et de *I. doka* à propos desquelles les connaissances sont presque inexistantes. La teneur en eau des graines de *A. africana* a été de 8,33 % et 9,15 % respectivement par rapport au poids frais et au poids sec. Alors que celle de *I. doka* était respectivement de 13,11 et 15,09 %. La germination des graines de *A. africana* s'est étalée sur une période d'environ un

mois. Les graines fraîchement récoltées ont présenté un taux de germination supérieur à 90 %. Ce taux atteignait toujours 80 % 33 mois après la récolte et le stockage dans les conditions ambiantes (figure 17). Celle de *I. doka* s'est étalée sur 2 à 4 jours. Après la récolte et jusqu'à une semaine de conservation dans les conditions ambiantes, les graines avaient un taux de germination de l'ordre de 100 %. Après 3 semaines de stockage le taux de germination a chuté à 62 % et 5 semaines après la récolte, les graines n'étaient plus capables de germer (figure 18).

3.4.2 Influence du poids des graines sur la vigueur des plantules de *Afzelia*

africana

Le poids des graines n'affecte pas le taux de germination qui atteint dans toutes les classes de poids 90 %. Par contre, comme le montre le tableau 16, le poids des graines affecte significativement tous les paramètres mesurés (hauteur totale, hauteur du houppier, diamètre au collet, matières sèches caulinaire et foliaire), sauf la matière sèche racinaire. Les graines les plus lourdes donnent les moyennes significativement les plus élevées. Les écarts sont plus accentués au niveau de certains paramètres que d'autres. C'est le cas des matières sèches caulinaire et foliaire des plantules issues de graines de poids P_5 (3-3,5 g) qui sont légèrement plus du double de celles des plantules issues des graines de poids P_1 (1-1,5 g) après deux mois de croissance. De même, la hauteur totale des plantules de P_5 est en moyenne supérieure d'environ 17 cm à celle de P_1 , tandis que l'écart moyen entre les hauteurs du houppier est de l'ordre de 7 cm.

Tableau 16 : Influence du poids des semences sur la vigueur des plantules de *A.*

africana

Classe de poids	Diamètre au collet	Hauteur totale	Nombre de métamères	Matière sèche foliaire	Matière sèche caulinaire	Matière sèche racinaire
P_1	0,49 c	24,38 c	3 b	1,15 d	0,60 c	1,32 a
P_2	0,53 cd	35,90 b	4,2 ab	1,71 c	0,99 b	1,60 a
P_3	0,56 bc	38,29 ab	3,8 ab	1,72 c	0,97 b	1,22 a
P_4	0,59 ab	38,7 ab	4,3 ab	2,26 b	1,25 a	1,44 a
P_5	0,62 a	41,5 a	4,5 a	2,49 a	1,31 a	1,30 a

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une même lettre au seuil de 5 %.

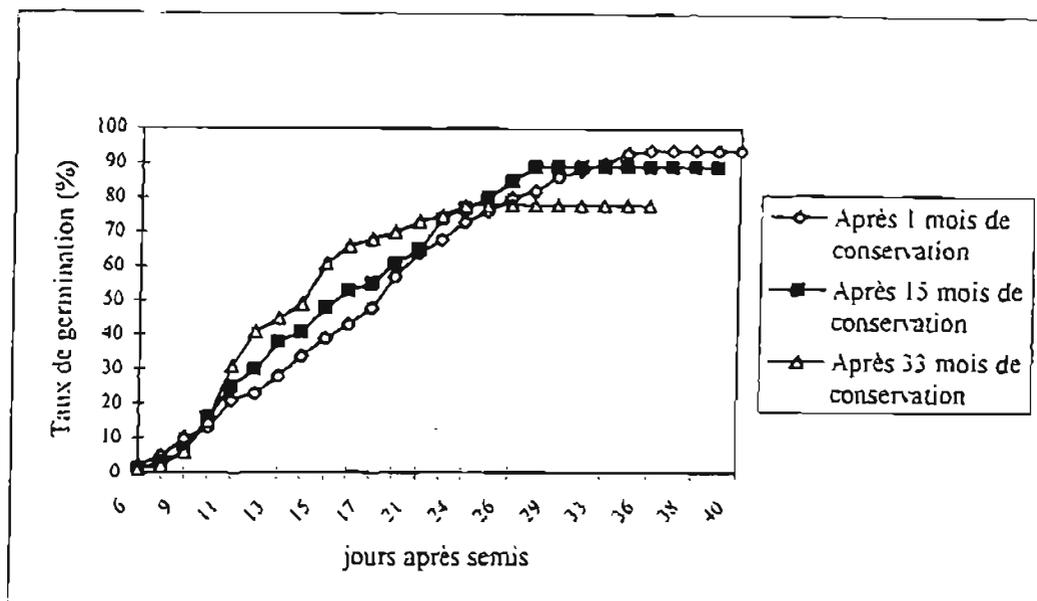


Figure 17 : Influence de la durée de conservation dans les conditions ambiantes sur la germination des graines de *Afzelia africana*

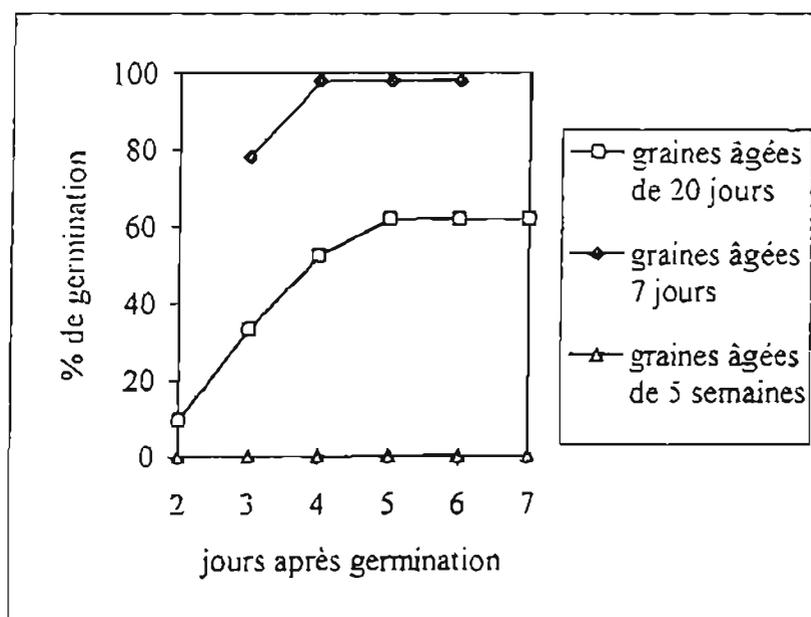


Figure 18 : Influence de la durée de conservation dans les conditions ambiantes sur la germination des graines de *Isoberlinia doka*

3.5 Morphologie et croissance des plantules élevées en rhizotrons

3.5.1 Morphologie de la germination des plantules

Nous avons distingué les plantules selon le type de germination et la nature des cotylédons.

3.5.1.1 Classification selon la nature des cotylédons

Selon la nature des cotylédons, les espèces étudiées se répartissent en deux groupes : les plantules à cotylédons foliacés : *P. thonningii* et *T. avicennioides*, et les plantules à cotylédons charnus : *I. doka*, *A. africana* et *D. microcarpum*. Les plantules de cette dernière catégorie diffèrent principalement par la persistance variable des cotylédons. Les cotylédons de *D. microcarpum* et de *A. africana* sont caducs au bout d'une à deux semaines après la germination. Par contre, ceux de *I. doka* persistent sur la plantule pendant 4 à 5 semaines où ils sont progressivement resorbés.

3.5.1.2 Classification selon le type de germination

Selon l'ancienne classification des plantules (CHADEFAUD et EMBERGER, 1960 ; DE LA MENSBRUGE, 1966) qui ne prenaient en compte que la longueur de l'hypocotyle, nous distinguons deux types de plantules : les plantules épigées et semi-hypogées. Les plantules épigées sont *D. microcarpum* et *A. africana* dont l'hypocotyle est développé. *I. doka*, *P. thonningii* et *T. avicennioides* dont l'hypocotyle très réduit laisse les cotylédons à la surface du sol, sont de type semi-hypogé.

Mais cette classification indépendante des conditions stationnelles, fournit peu d'informations sur les stratégies adaptatives des plantules aux conditions du milieu. En cela, les classifications de DUKE (1965), JACKSON (1974) et de BURROWS *et al.* (1992), inspirées d'observations dans différents milieux tropicaux, retiennent plus l'attention. Tous ces auteurs procèdent à la classification selon les conditions du milieu et introduisent la notion de plantule ou de germination « cryptogée ».

DUKE (1965) parlait de plantule « cryptocotyle » lorsque les cotylédons sont enfermés dans les téguments de la graine, et de plantule « phanérocotyle » quand les cotylédons émergent des téguments. Pour JACKSON (1974) les plantules « cryptogées » sont celles dont l'allongement des pétioles cotylédonaires enfonce le collet sous terre. BURROWS *et al.* (1992) incluent dans le groupe des plantules

« cryptogées » toutes celles dont les cotylédons (charnus ou foliacés) sont soudés. Il existe dans ces définitions apparemment variables de la notion de plantule « cryptogée », une constante : la cache des bourgeons cotylédonaires. Les plantules de toutes les espèces étudiées sont « cryptogées » sauf celles de *A. africana*. Les plantules de *P. thomingii* et de *T. avicennioides* répondent à la définition de JACKSON (1974), alors que celles de *I. doka* et de *D. microcarpum* satisfont à la définition de BURROWS *et al* (1992).

3.5.2 Morphologie des organes souterrains des plantules élevées en rhizotrons

La mise en place du système racinaire des plantules comprend trois principales phases : une phase d'élongation rapide suivie 3 à 4 semaines après d'une phase de tubérisation de la partie supérieure du pivot ; la troisième phase est le développement à plus ou moins longue échéance d'un système racinaire secondaire.

Pendant la phase d'élongation, les pivots de *T. avicennioides* et *P. thomingii* sont filiformes. Leur diamètre, comparable à celui des herbacées, est inférieur à 1 mm. Sur le sol argilo-sableux, des épaississements sont observables sur les apex des pivots de *T. avicennioides* qui se ramifient parfois en pivots surnuméraires (figure 19). Par contre, le pivot des plantules à grosses graines (*I. doka*, *A. africana* et *D. microcarpum*) a, pendant la phase d'élongation, un diamètre de l'ordre de 1 à 1,5 mm.

Après 3 mois et demi de développement, la morphologie du pivot des plantules présentait chez toutes les espèces une forme conique due à une tubérisation plus ou moins importante. La partie renflée, située dans les 5 à 10 premiers centimètres du sol, atteint selon les espèces, 0,5 à 1,3 cm de diamètre. La décroissance est rapide et le coefficient de décroissance métrique du diamètre basal atteint 40 % à 20-25 cm de profondeur. Après la zone tubérisée, le pivot présente un aspect quasiment cylindrique sur tout le reste de sa longueur. La zone de transition tige-racine permet de scinder les plantules en deux groupes. Les plantules « cryptogées » : *T. avicennioides*, *D. microcarpum* (figure 20), *P. thomingii* (figure 21) et *I. doka* (figure 22) qui ont montré une zone de transition nette entre la racine et la tige. Le collet est situé 1 à 3 cm sous terre, où la tige s'insère au sommet d'un pivot tubérisé. Cette disposition n'existe pas chez la plantule non « cryptogée » de *A. africana* dont l'hypocotyle et la racine semblent former un axe vertical cylindrique continu, sans une zone de transition nettement visible (figure 23). Mais le développement des racines secondaires dans les

deux premiers centimètres du sol, indique que la zone de transition tige-racine (le collet) se situe tout juste à la surface du sol.

Les plantules de *P. thonningii* et *A. africana* se particularisent par le développement précoce d'un système racinaire latéral sur la partie renflée du pivot. Chez *P. thonningii*, il s'agit de longues radicules à croissance oblique de diamètre inférieur à 0,5 mm et fortement ramifiées. Ces observations couplées à celles de terrain qui ont montré chez les plantules de plus de deux ans un pivot relativement glabre, suggèrent que les racines secondaires précocement initiées s'élaguent naturellement avec l'âge de la plantule. Le système racinaire secondaire de *A. africana* est plus dense. Il s'agit de racines secondaires plus grosses, bien individualisées et abondamment ramifiées, atteignant au bout de trois mois et demi, un diamètre basal de 1 à 2,5 mm.

3.5.3 Croissance de la tige principale

L'établissement des courbes de croissance de la tige principale (figure 24) permet de scinder les plantules en deux groupes. D'une part les plantules à croissance continue sur toute la période d'observation : *P. thonningii* et *T. avicennioides* ; et d'autre part, les plantules à croissance discontinue, caractérisées par une longue période de repos après quelques semaines de croissance continue : *I. doka*, *A. africana* et *D. microcarpum*. Les courbes de croissance caulinaire en fonction du temps des plantules à croissance discontinue permettent de définir des asymptotes horizontales d'équations $y = h$; h étant la hauteur moyenne maximale (hauteur à partir de laquelle la croissance caulinaire est stoppée). *D. microcarpum* et *A. africana* ont des courbes très proches. La croissance est continue selon les conditions du milieu sur 5 à 10 semaines et la hauteur moyenne asymptotique se situe aux environs de 26 cm. La période de croissance continue de *I. doka* s'étend en moyenne sur 6 ou 7 semaines et la hauteur moyenne maximale est inférieure à 7 cm. Après trois mois et demi de croissance, *P. thonningii* et *T. avicennioides*, espèces à croissance continue, avaient respectivement une hauteur moyenne de l'ordre de 23 cm et de 10 cm. Les deux types de sol (sol gravillonnaire et sol argilo-sableux) utilisés n'induisent pas d'importantes différences ni sur la croissance en hauteur ni sur la période de croissance continue des plantules, sauf chez *A. africana* où la croissance est continue sur 10 semaines sur sol gravillonnaire alors qu'elle est réduite à 5 semaines sur sol argilo-sableux.

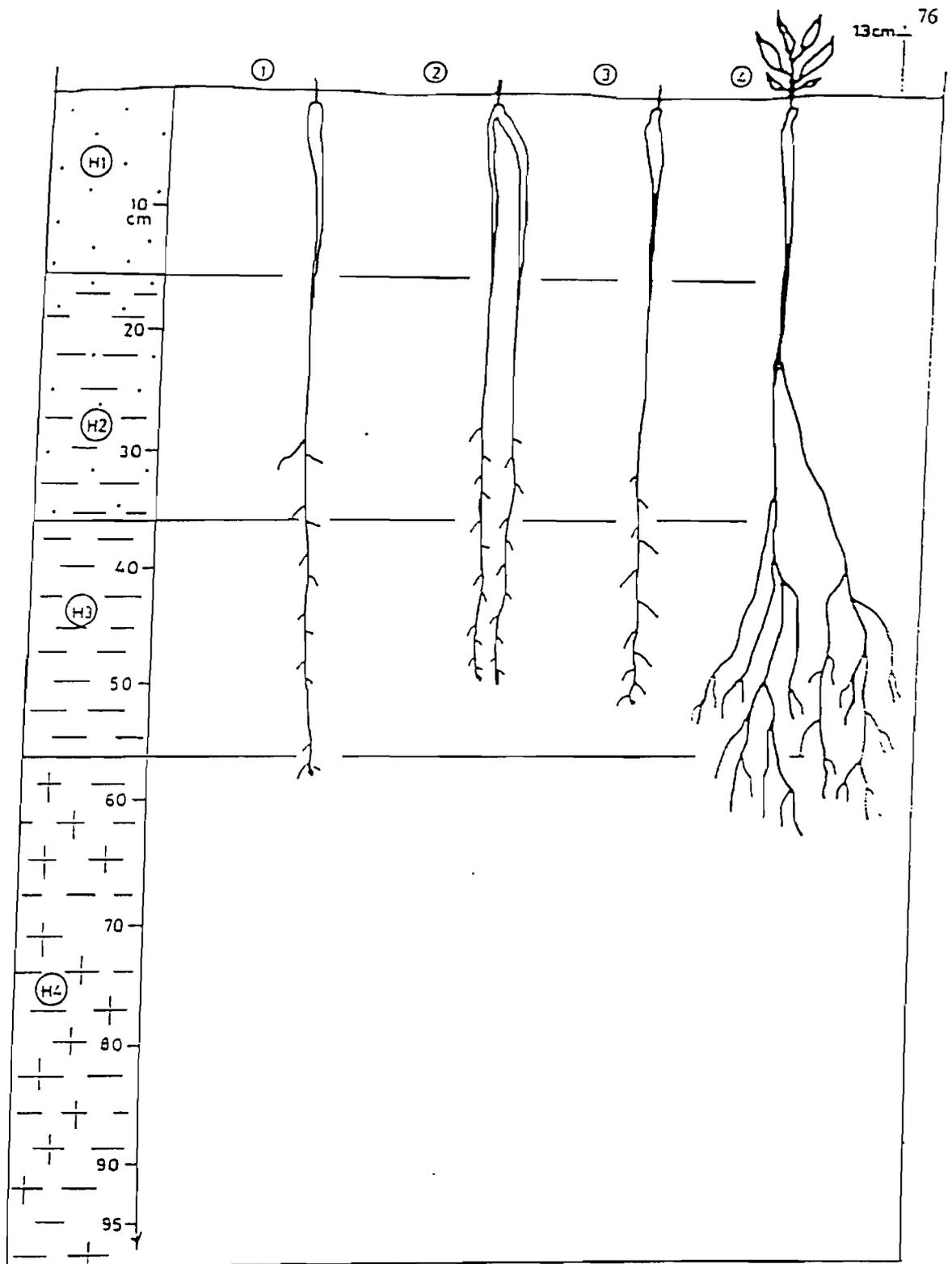


Figure 19 : Morphologie racinaire des plantules de *Terminalia avicennioides* de trois mois sur sol argilo-sableux en rhizotron

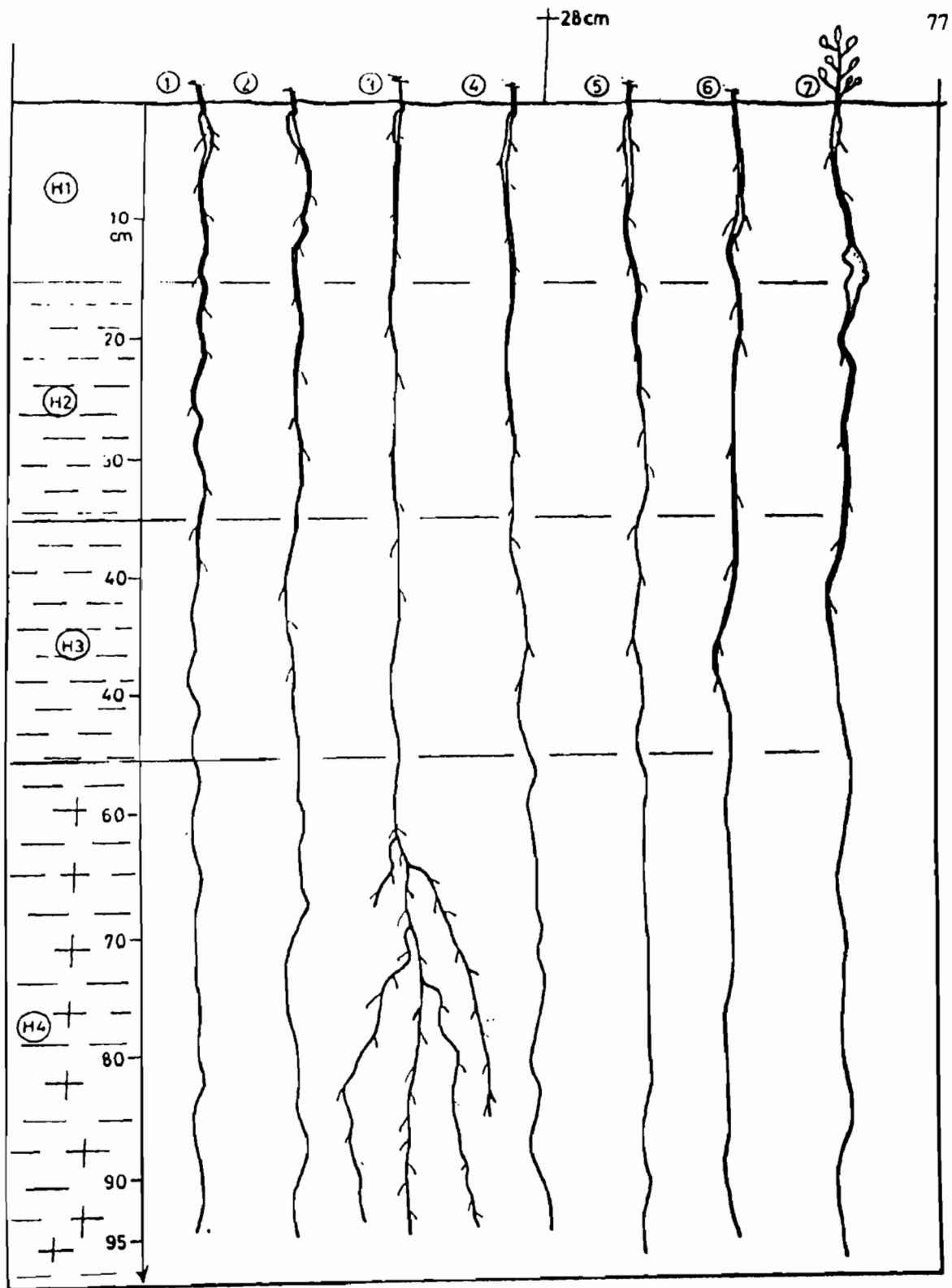


Figure 20 : Morphologie racinaire des plantules de *D. microcarpum* de trois mois sur sol argilo-sableux en rhizotron

Légende : Hn = horizon n

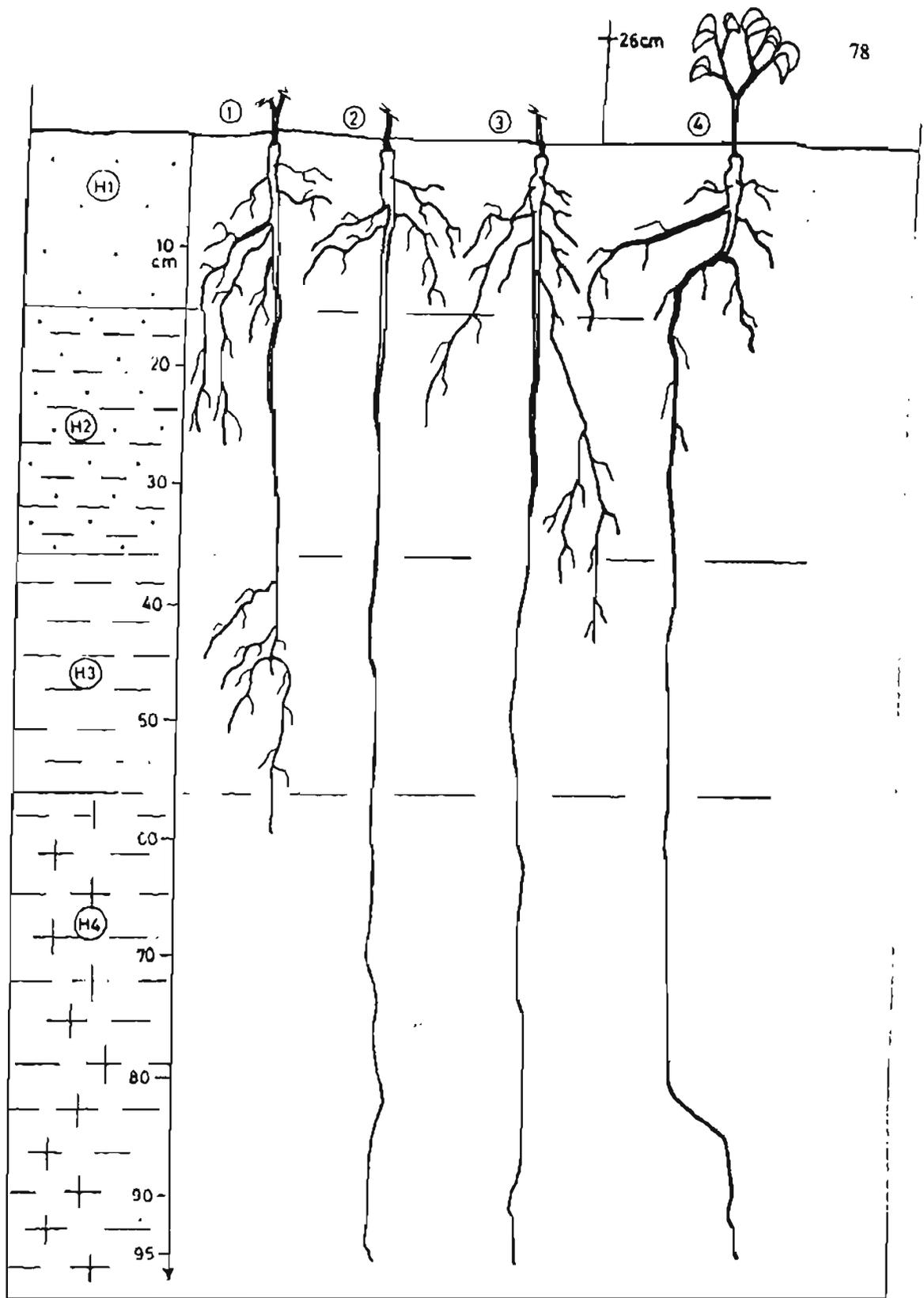


Figure 21 : Morphologie racinaire des plantules de *Piliotigma thonningii* de trois mois sur sol argilo-sableux en rhizotron

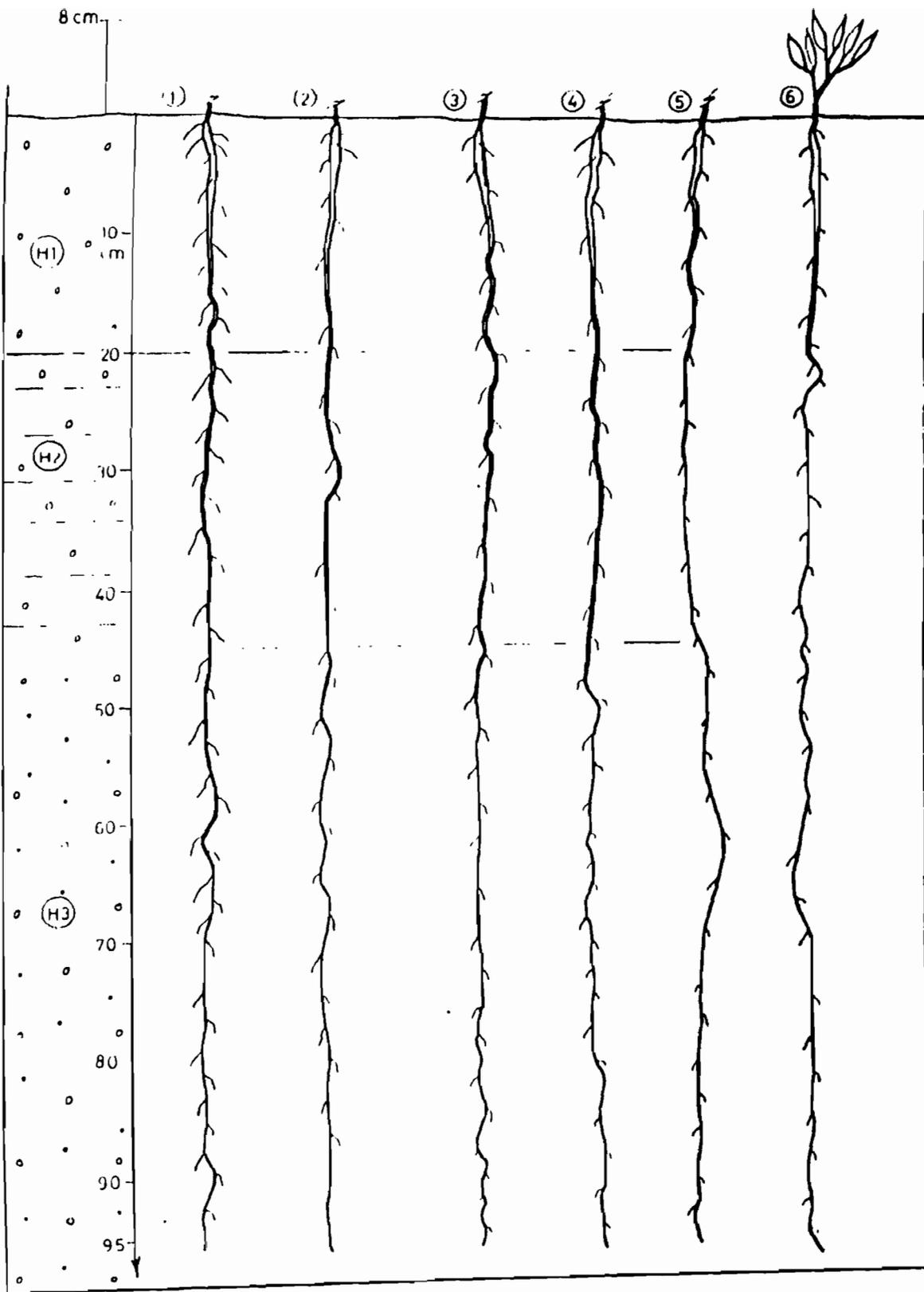


Figure 22 : Morphologie racinaire des plantules de *Isoberlinia doka* de trois mois sur sol gravillonnaire en rhizotron

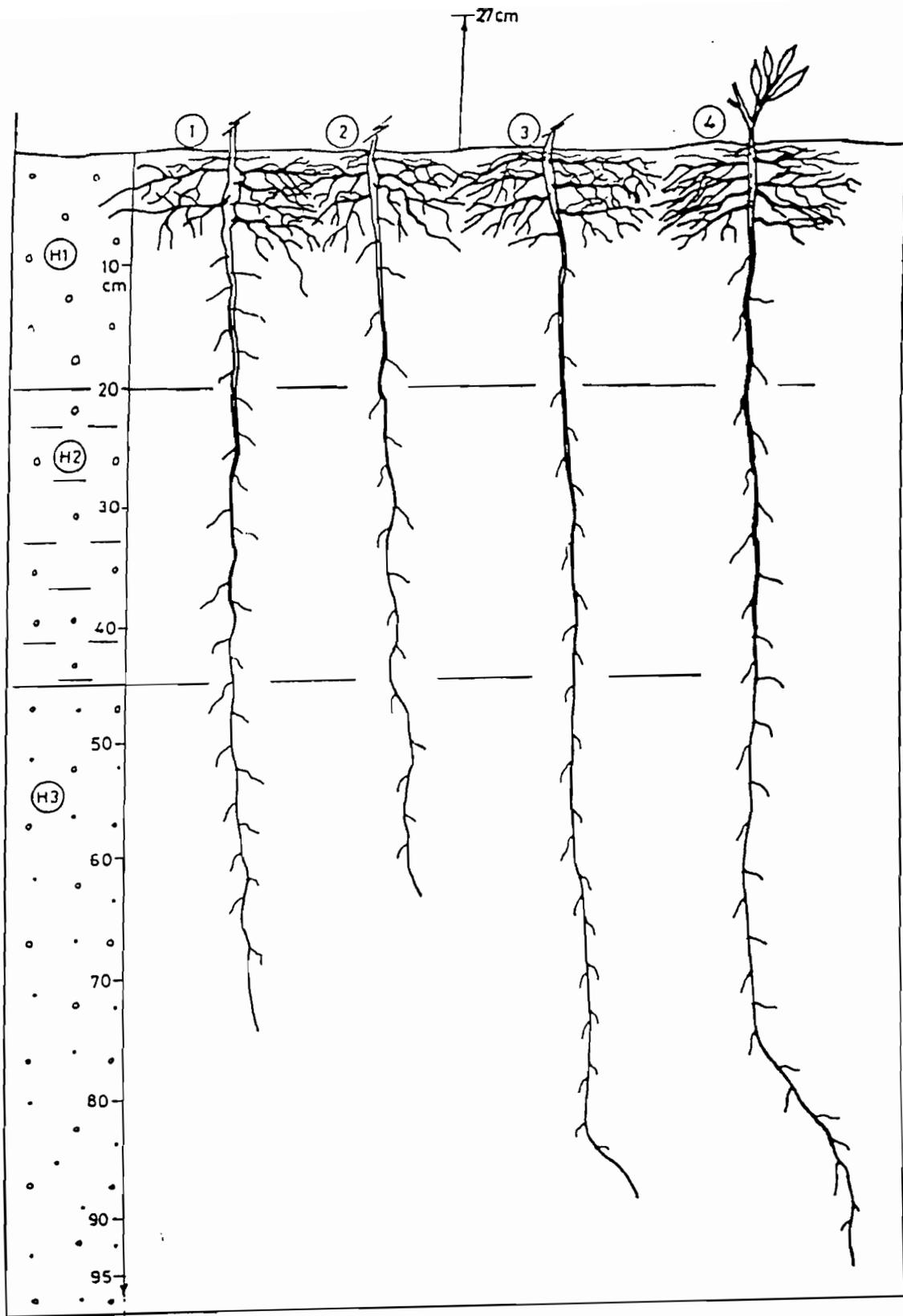


Figure 23 : Morphologie racinaire des plantules de *Afzelia africana* de trois mois sur sol gravillonnaire en rhizotron

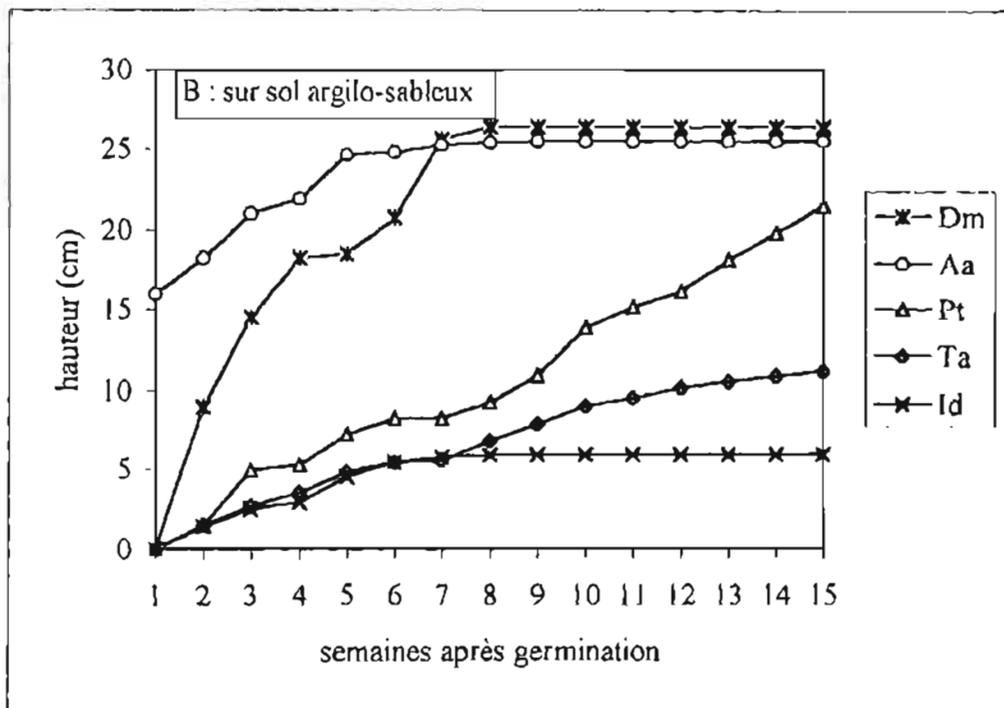
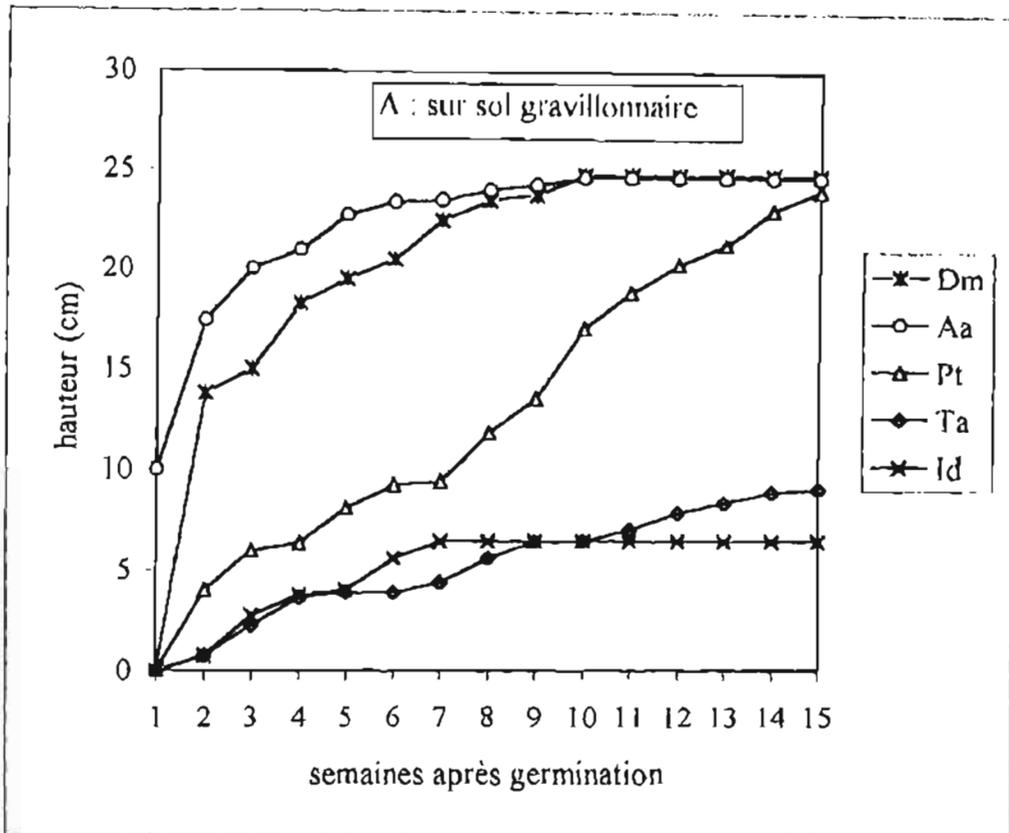


Figure 24 : Courbes de croissance cumulée de la tige principale des plantules élevées en rhizotron

Légende : Ta = *T. avicennioides*, Aa = *A. africana*, Pt = *P. thonningii*,
Id = *I. doka*, Dm = *D. microcarpum*

3.5.3.1 Croissance rythmique de la tige principale des plantules

L'enregistrement successif des accroissements moyens hebdomadaires révèlent chez toutes les espèces une croissance rythmique de l'axe caulinaire. Des vagues de croissance alternent avec des phases de faible croissance ou de repos (figure 25). Les plantules de toutes les espèces étudiées montrent pendant la première ou les deux premières semaines une croissance relativement élevée. Mais la plus forte croissance est observée chez *D. microcarpum* et *A. africana* où les accroissements des premières semaines atteignent en moyenne 10 cm à 16 cm / semaine alors qu'il est de l'ordre de 1 cm à 3 cm / semaine au cours des semaines suivantes. La croissance est très faible chez les autres espèces. La moyenne des accroissements calculée sur toute la période de croissance continue sur les deux types de sols est de l'ordre de 1,5 cm / semaine pour *P. thonningii*, 1 cm pour *I. doka* et 0,7 cm / semaine pour *T. avicennioides*.

3.5.4 Croissance du pivot

D. microcarpum présente le potentiel d'enracinement pivotant le plus élevé. Le pivot parcourt la profondeur du rhizotron (95 cm) en 5 ou 6 semaines ; puis suivent dans l'ordre décroissant *I. doka*, *P. thonningii*, *A. africana* et enfin *T. avicennioides* qui présente le potentiel de croissance le plus faible (figure 26). Cette dernière espèce parcourt en 11 semaines 67 cm de profondeur sur sol gravillonnaire et 48,3 cm sur sol argilo-sableux, soit respectivement une vitesse moyenne de 6,09 et 4,39 cm par semaine contre 15,8 et 18 cm par semaine pour *D. microcarpum*.

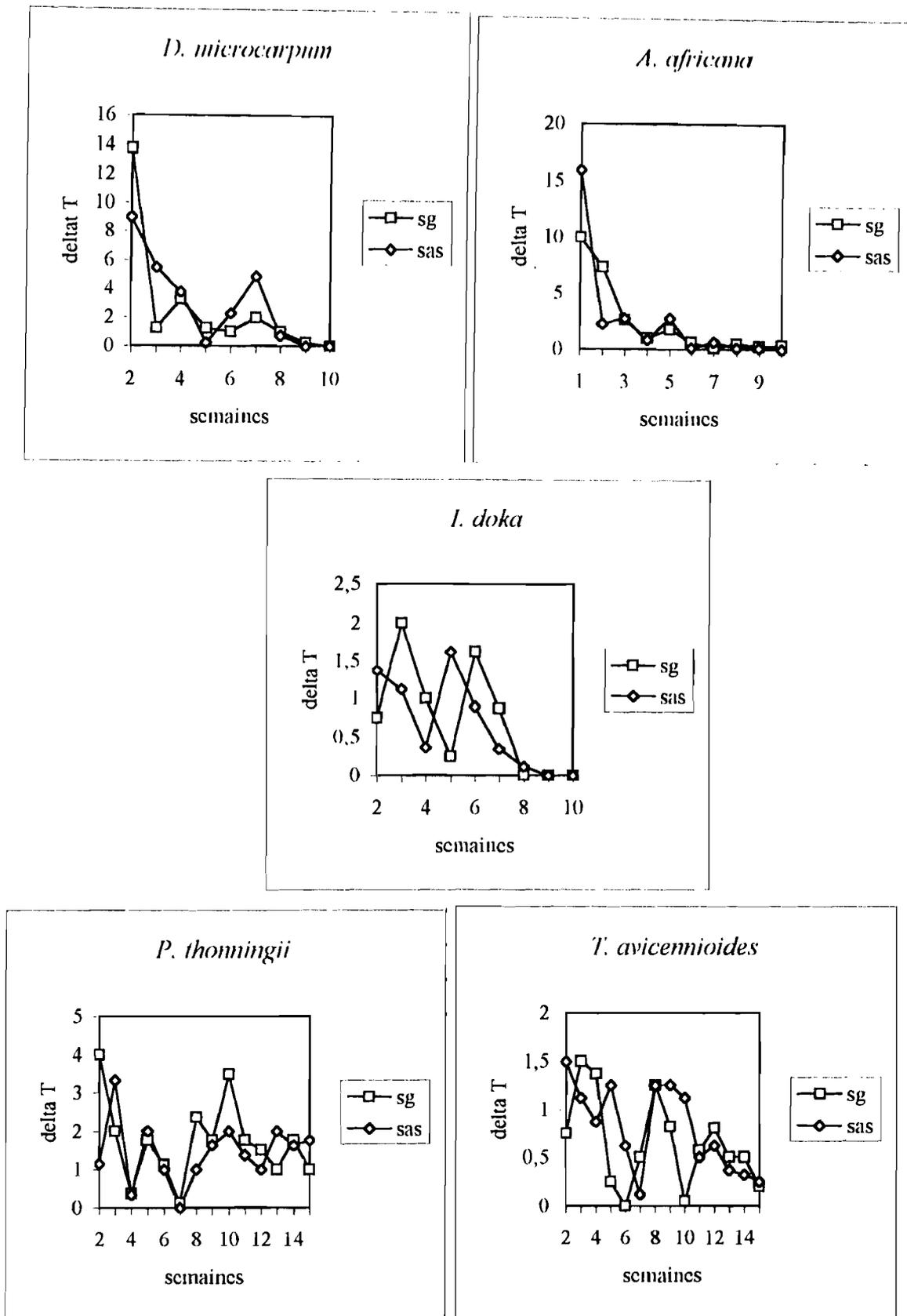


Figure 25 : Croissance rythmique de la tige principale des plantules en rhizotron sur sol gravillonnaire (sg) et sol argilo-sableux (sas)

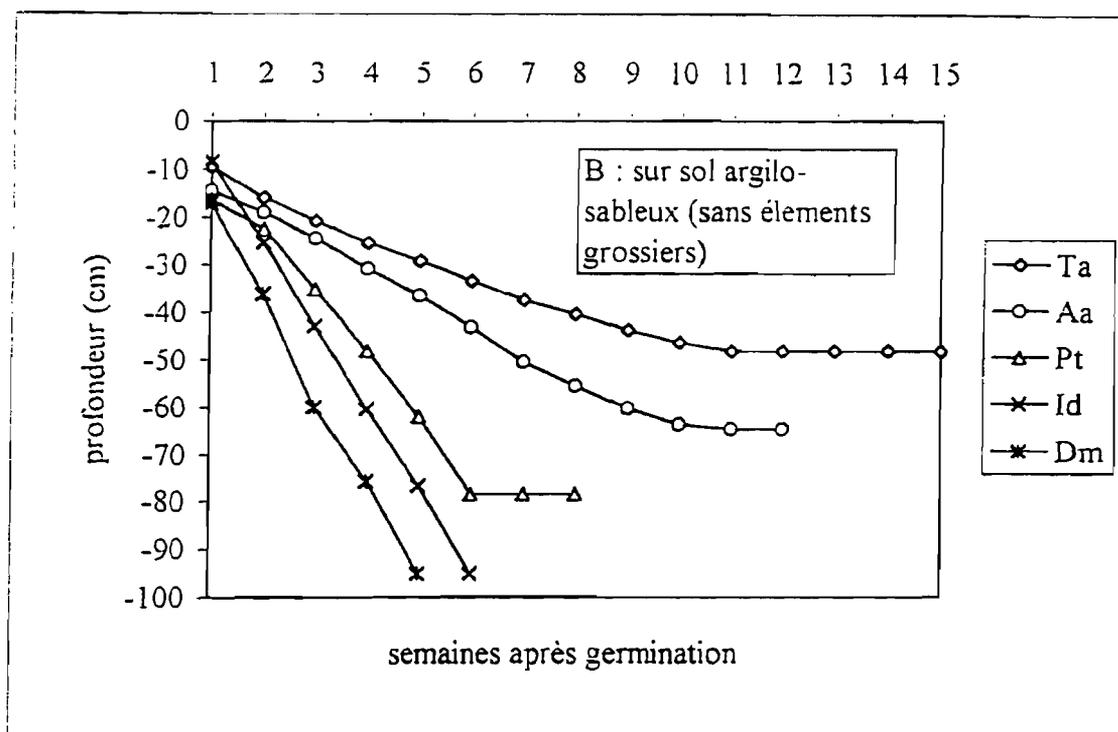
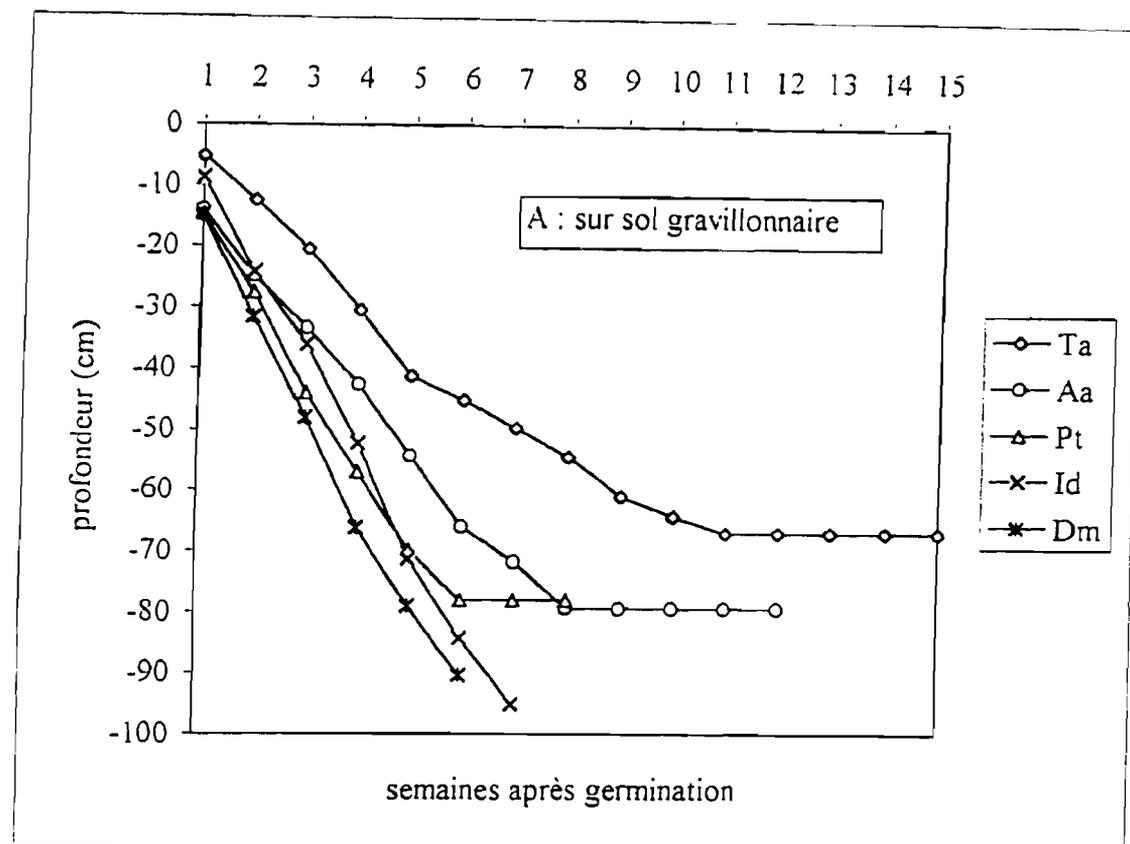


Figure 26 : Courbes de croissance cumulée du pivot des plantules élevées en rhizotron

Légende: Ta = *T. avicennioides*, Aa = *A. africana*, Pt = *P. thonningii*, Id = *I. doka*, Dm = *D. microcarpum*

La comparaison de la croissance moyenne hebdomadaire cumulée met en évidence des différences significatives entre les potentiels de croissance des pivots, et des phases de relais ou d'acquisition de fortes capacités de croissance au cours du développement de la plantule. Autrement dit, il arrive que des pivots qui ont une faible croissance pendant les premiers moments de la germination, acquièrent au fil des semaines une capacité de croissance plus élevée. Par exemple nous avons observé sur le sol gravillonnaire que la croissance du pivot de *D. microcarpum* maintient sa suprématie depuis la première semaine jusqu'à la 6^e semaine où il atteint le fond du rhizotron. Par contre, *I. doka* qui occupait le 4^e rang pendant les deux premières semaines, passe au 3^e rang à partir de la 3^e semaine, puis au 2^e rang à partir de la 5^e semaine. Le même phénomène s'observe sur le sol argilo-sableux (tableaux 17 et 18).

Contrairement à la croissance caulinaire, la croissance du pivot n'a pas révélé une croissance rythmique. Le caractère brisé (figure 27) des courbes, surtout sur le sol gravillonnaire, semble être lié à la forte hétérogénéité de la résistance du sol à la pénétration des racines. Les courbes de *D. microcarpum* et *I. doka* sont relativement croissantes sur le sol argilo-sableux traduisant une influence négligeable de la texture des horizons du sol sur la croissance du pivot. *A. africana* et *T. avicennioides* sont par contre sensibles aux conditions du sol argilo-sableux. La courbe de *A. africana* est croissante de la 2^e à la 7^e semaine, puis décroissante dans les couches plus riches en argile. *T. avicennioides* est l'espèce dont la croissance racinaire des plantules est la plus sensible à la texture du sol. La courbe de croissance du pivot est décroissante sur toute la période d'observation sur le sol argilo-sableux.

3.5.5 Croissance comparée de l'axe caulinaire et du pivot

Chez toutes les espèces étudiées, sauf *A. africana*, l'émergence du pivot précède d'environ 1 semaine celle de la tige. Au moment de l'émergence de celle-ci, le pivot a atteint déjà en moyenne un enfoncement variant entre 7 et 16 cm. Le rapport accroissement moyen hebdomadaire du pivot / accroissement moyen hebdomadaire de la tige ($\Delta R/\Delta T$), calculé sur les cinq premières semaines où la croissance de la tige et de la racine est continue chez toutes espèces, est supérieur à 1 (figure 28).

Tableau 17 : Comparaison de la croissance moyenne hebdomadaire cumulée du pivot
des plantules sur sol gravillonnaire

1 ^{er} semaine		2 ^e semaine		3 ^e semaine		4 ^e semaine		5 ^e semaine		6 ^e semaine	
espèces	Moy. (cm)	espèces	Moy. (cm)	espèces	Moy. (cm)	espèces	Moy. (cm)	espèces	Moy. (cm)	espèces	Moy. (cm)
Dm	17,13 a	Dm	31,63 a	Dm	48 a	Dm	66,13 a	Dm	79 a	Dm	90,25 a
Pt	14,75 a	Pt	27,63 a	Pt	44 a	Pt	58,13 b	Id	71,25 a	Id	84,10 a
Aa	14 a	Aa	24,88 a	Id	36,13 b	Id	52,25 b	Pt	69,75 b	Pt	79 ab
Id	8,75 b	Id	24,25 a	Aa	33 50 b	Aa	42,63 c	Aa	54,4 b	Aa	65,88 bc
Ta	6 b	Ta	13,38 b	Ta	23,75 c	Ta	35,88 c	Ta	49,38 b	Ta	57,13 c

Tableau 18 : Comparaison de la croissance moyenne cumulée hebdomadaire cumulée
du pivot des plantules sur sol argileux-sableux

1 ^{er} semaine		2 ^e semaine		3 ^e semaine		4 ^e semaine		5 ^e semaine	
espèces	Moy (cm)	espèces	Moy (cm)	espèces	Moy (cm)	espèces	Moy (cm)	espèces	Moy (cm)
Dm	17,13 a	Dm	36 a	Dm	60 a	Dm	75,75 a	Dm	95 a
Pt	16,25 a	Id	25,25 b	Id	42,88 b	Id	60 b	Id	78 b
Aa	14,38 a	Pt	22,38 bc	Pt	35,13 c	Pt	48,13 c	Pt	62 c
Ta	9,4 b	A a	19 bc	Aa	24,38 d	Aa	30,75 d	Aa	36,38 d
Id	8,38 b	Ta	15,82 c	Ta	20,75 d	Ta	25,33 d	Ta	29,13 d

Légende : Moy = moyenne ; Dm = *Detarium microcarpum* ; Id = *Isoberlinia doka* ;

Pt = *Piliostigma thonningii* ; Aa = *Azelia africana* ; Ta = *Terminalia avicennioides*

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une même lettre dans les tableaux 17 et 18.

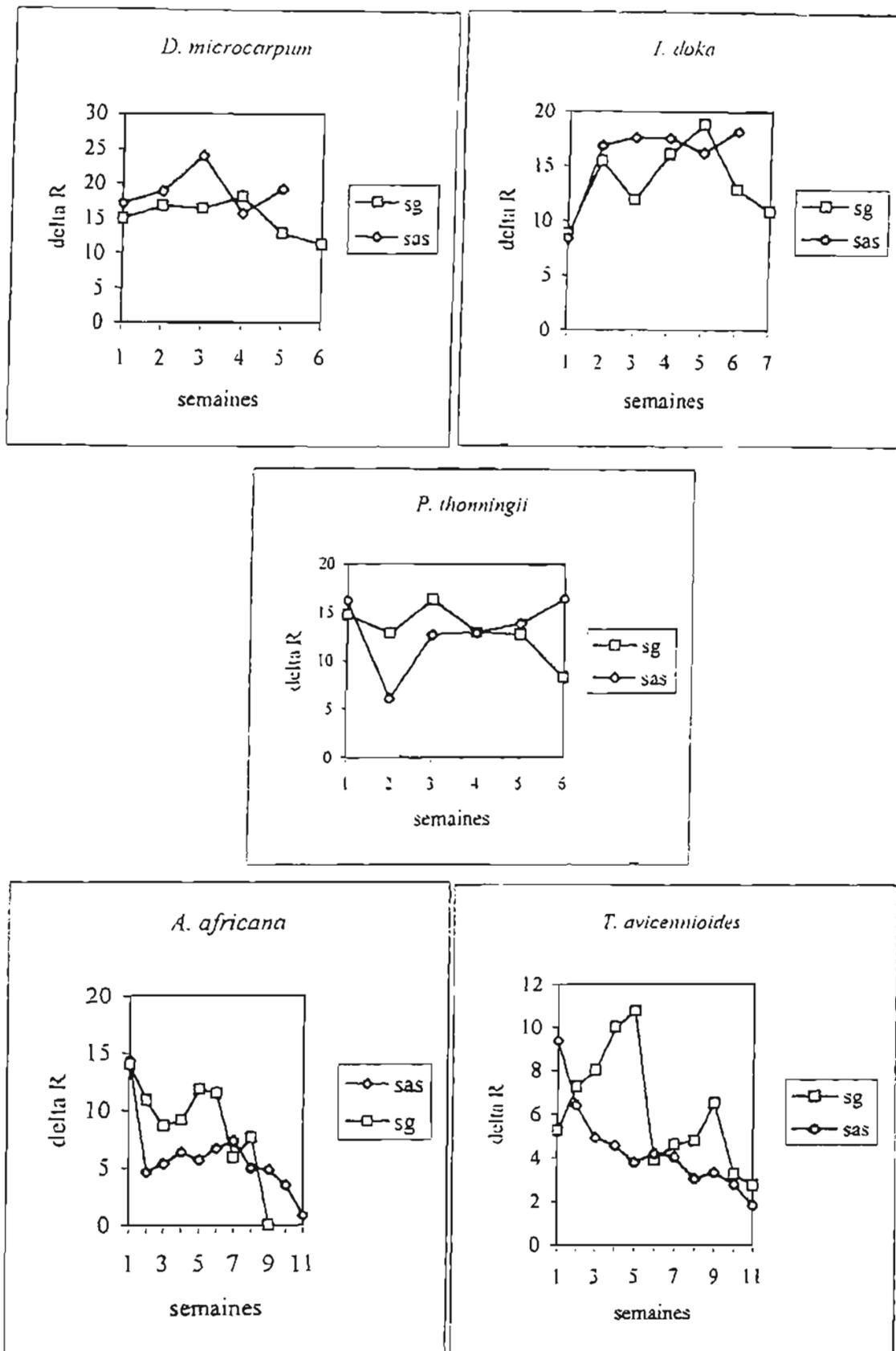


Figure 27 : Accroissement moyen hebdomadaire du pivot des plantules en rhizotron sur sol gravillonnaire (sg) et sol argilo-sableux (sas)

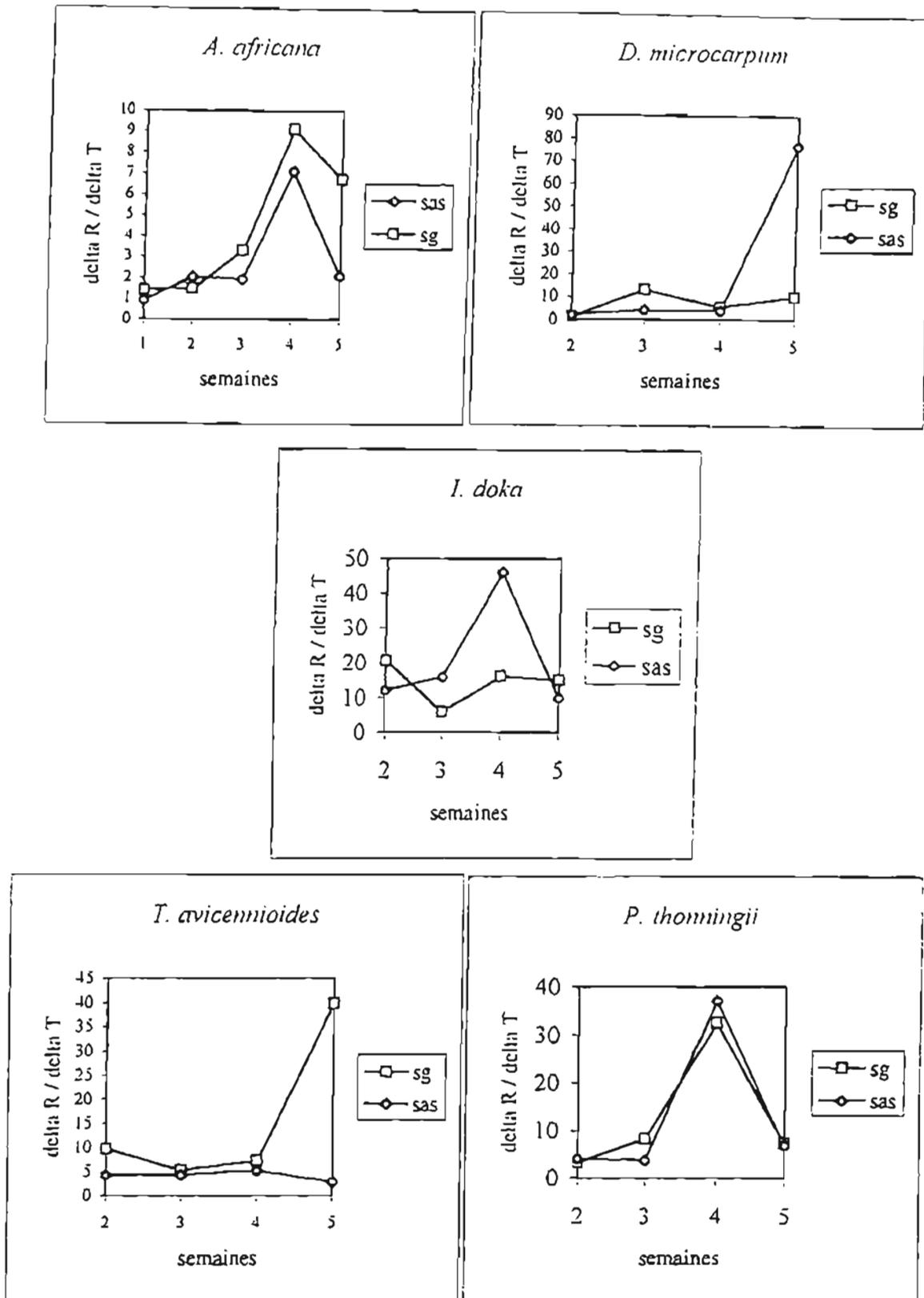


Figure 28 : Ratio accroissement moyen hebdomadaire du pivot / accroissement moyen hebdomadaire de la tige principale des plantules en rhizotron sur sol gravillonnaire (sg) et sur sol argilo-sableux (sas)

3.6 Morphologie et plasticité des structures racinaires *in situ*

La mise en place du système racinaire est une succession de plusieurs étapes de durée variable selon les conditions du milieu et l'espèce. Toutes les espèces étudiées présentent au stade adulte un système racinaire mixte, à la fois traçant et pivotant.

3.6.1 Morphologie racinaire de *Afzelia africana*

L'étude du système racinaire de *A. africana* dans les conditions naturelles a porté seulement sur les plantules. La morphologie racinaire *in situ* est comparable à celle observée en rhizotron. La croissance du pivot est ralentie ou déviée vers l'horizontale au contact des horizons argileux plus compacts. Les racines latérales sont très superficielles et se développent essentiellement dans les premiers centimètres du sol et même dans les interstices de la litière en décomposition. Toutefois dans les conditions naturelles les racines secondaires meurent progressivement avec l'installation de la sécheresse. En début de saison sèche le système racinaire est réduit à un pivot conique sans racines secondaires développées.

3.6.2) Morphologie racinaire de *Piliostigma thonningii*

Le système racinaire des rejets de jeunes souches observées dans les conditions naturelles se résume à un pivot renflé dans sa partie supérieure et dont le coefficient de décroissance du diamètre atteint 50 % à 20 cm de profondeur. Le collet est le plus souvent enfoui de 2 à 6 cm sous terre. Le rejet à ce stade est généralement monocaule. L'insertion en « baïonnette » le long de la tige enfouie, des empreintes laissées par la destruction du rejet due au passage des feux annuels, permet d'apprécier l'impact traumatisant des feux sur le développement de la plantule. Le renflement du pivot reste bien visible au stade adulte et lui confère ainsi une forme légèrement conique. Le pivot est régulier dans les premiers horizons moins compacts. Il devient par contre rapidement sinueux dans les horizons profonds (figure 29), riches en argiles et où les résistances à la pénétration sont plus élevées. Sa croissance s'estompe au contact de la carapace ou de la cuirasse.

L'importance du système latéral de *P. thonningii* s'observe dans les horizons supérieurs. Sa densité semble être liée à l'environnement édaphique. Les fortes densités se manifestent dans les horizons riches en éléments grossiers. Les racines secondaires

s'initient préférentiellement sur la partie renflée et âgée du pivot. Elles ont une croissance initiale plagéotrope et donnent naissance dans leurs parties distales à de nombreuses ramifications.

3.6.3) Morphologie racinaire de *Isobertinia doka*

Le pivot primaire a une forme conique bien nette. Son diamètre diminue rapidement avec la profondeur. Sur la figure 30, le coefficient de décroissance par rapport au diamètre à la base du pivot atteint 60 % au seuil de l'horizon quatre où la résistance moyenne à la pénétration atteint 28 kg / cm².

L'essentiel du système racinaire secondaire se développent dans les 50 premiers centimètres du sol. Le système racinaire secondaire est constitué de racines coniques à croissance horizontale. Les racines secondaires faiblement ou fortement oblique puis pivotantes, jouent le rôle de pivots surnuméraires. Sur les racines pivotantes, des crosses racinaires alternent parfois avec des parties rectilignes. Dans les conditions favorables, les racines superficielles drageonnent abondamment pendant la dégénérescence de l'arbre. Par ce biais les individus se renouvellent et engendrent parfois des bosquets surtout après les chablis (photo 14).

Caractéristiques pédologiques du profil

horizons	H1	H2	H3
Couleur à l'état humide	10 YR 3/3	5 YR 5/4	2,5 YR 6/8
Argile (%)	5,75	14,25	41,25
Sable (%)	66,58	65,73	35,73
Limon (%)	27,67	19,52	23,02
Éléments grossiers (%)	16,65	39,93	< 0,1
Résistance à la pénétration (Kgf/cm ²)	3,38	6,81	38,34

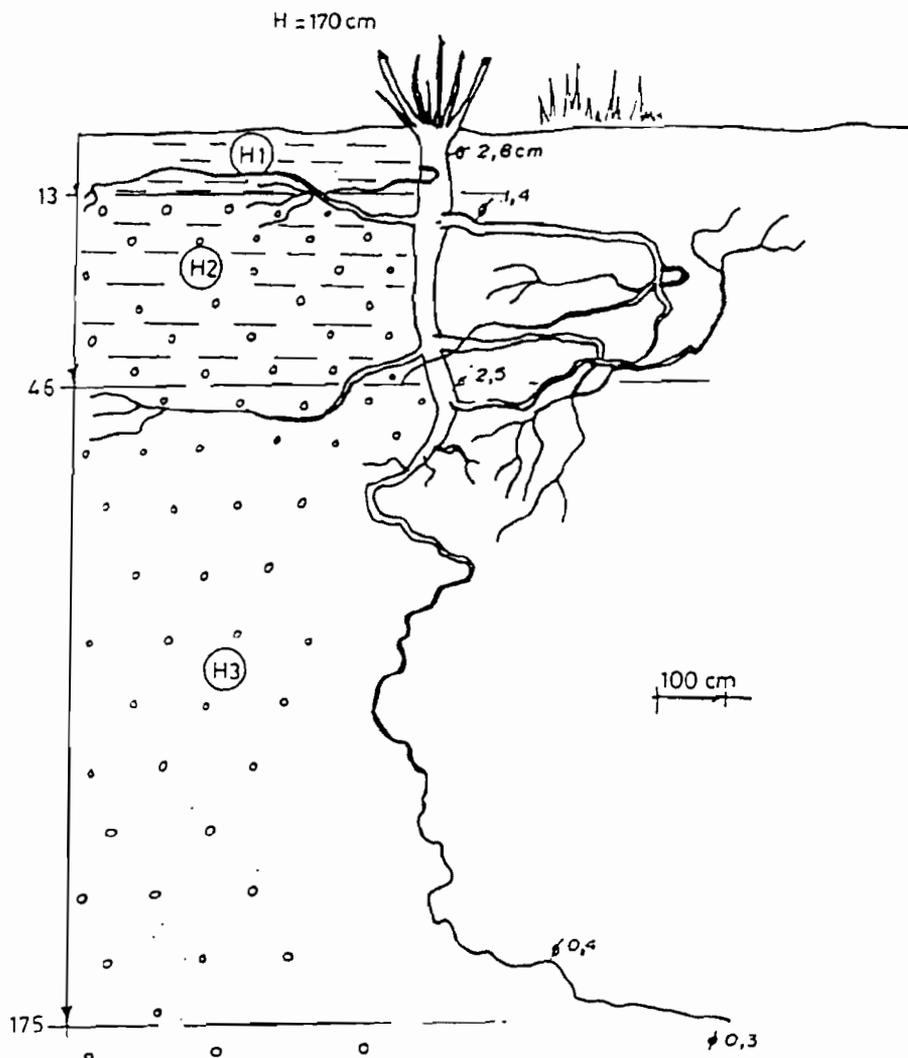


Figure 29 : Morphologie racinaire de *Piliostigma thonningii* en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace

Caractéristiques pédologiques du profil

horizons	H1	H2	H3	H4
Couleur à l'état humide	10 YR 3/2	10 YR 5/3	7,5 YR 6/6	5 YR 4/8
Argile (%)	11,5	12,5	22,5	26,25
Sable (%)	65,46	67,63	56,66	55,62
Limon (%)	23,03	19,87	20,84	18,13
Éléments grossiers (%)	< 0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
Résistance à la pénétration (Kgf/cm ²)	5,01	11,19	28,59	33,15

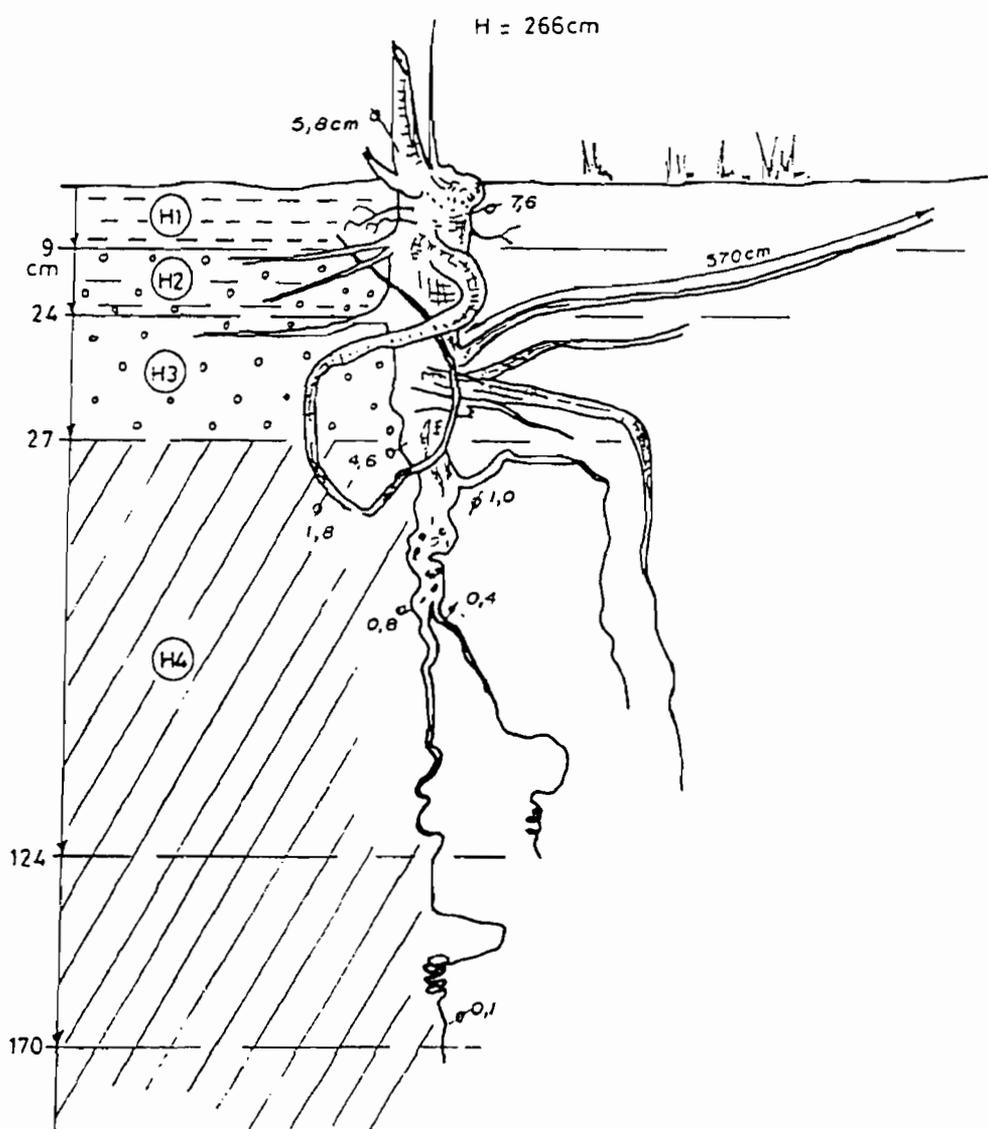


Figure 30 : Morphologie racinaire de *Isoberlinia doka* en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace



Photo N°14 : Régénération de *Isoberlinia doka* par drageonnement après un chablis d'un pied adulte

3.6.4 Morphologie racinaire de *Terminalia avicennioides*

La morphologie du système racinaire des rejets de jeunes souches de *T. avicennioides* est comparable à celle de *P. thonningii*. Au stade adulte l'architecture racinaire est fonction des conditions édaphiques. Sur les sols profonds (figure 31), le pivot a une croissance orthotrope. Le long de ce pivot se développent des racines secondaires légèrement conique et à croissance horizontale dans les horizons supérieurs. Dans les horizons profonds plus argileux et plus compacts, il se développe sur l'axe primaire pivotant et sur la face inférieure de certains axes secondaires, des pivots surnuméraires. Dans certaines conditions, ces pivots se ramifient à leur tour pour donner naissance à des pivots d'ordre trois, quatre, etc, ou forment parfois des crosses racinaires dans les cavités du sol. Les pivots surnuméraires et leurs ramifications distales cheminent préférentiellement dans les biopores créés par les termites, les vers de terre et les racines mortes.

Le pivot avorte au contact de la cuirasse ou de la carapace de forte résistance (figure 32). Le système racinaire latéral, très extensif et rayonnant, serpente alors dans les horizons superficiels. Dans la majorité des cas, il se développe une racine secondaire qui relaie le pivot avorté. Celle-ci amorce une croissance ascendante vers les horizons supérieurs où elle serpente sur une distance de plusieurs mètres.

3.6.5 Morphologie racinaire de *Detarium microcarpum*

En plus des conditions édaphiques, la morphologie racinaire de *D. microcarpum* dépend de la voie de régénération de l'individu (sexuée ou asexuée). Il existe une corrélation positive entre le fonctionnement des parties aériennes et le niveau de développement atteint par les structures racinaires. Le stade I est formé par les plantules et les rejets de jeunes souches ou de petites racines latérales. Le stade II provient de rejets de grosses racines latérales ou de souches adultes chez lesquelles le système racinaire latéral s'est déjà constitué. Aux premiers stades de développement des individus issus de graine, le système racinaire est formé d'une racine primaire pivotante et tubérisée.

horizons	H1	H2	H3	H4
Couleur à l'état humide	7/5 YR 4/2	7,5 YR 4/5	7,5 YR 5/6	9,5 YR 6/6
Argile (%)	5,75	11,75	28,25	37
Sable (%)	69,29	66,40	55,38	40,89
Limons (%)	24,96	21,75	16,37	22,11
Éléments grossiers (%)	< 0,1	< 0,1	0,36	< 0,1
Résistance à la pénétration (Kg/cm ²)	2,68	15,13	20,20	32,23

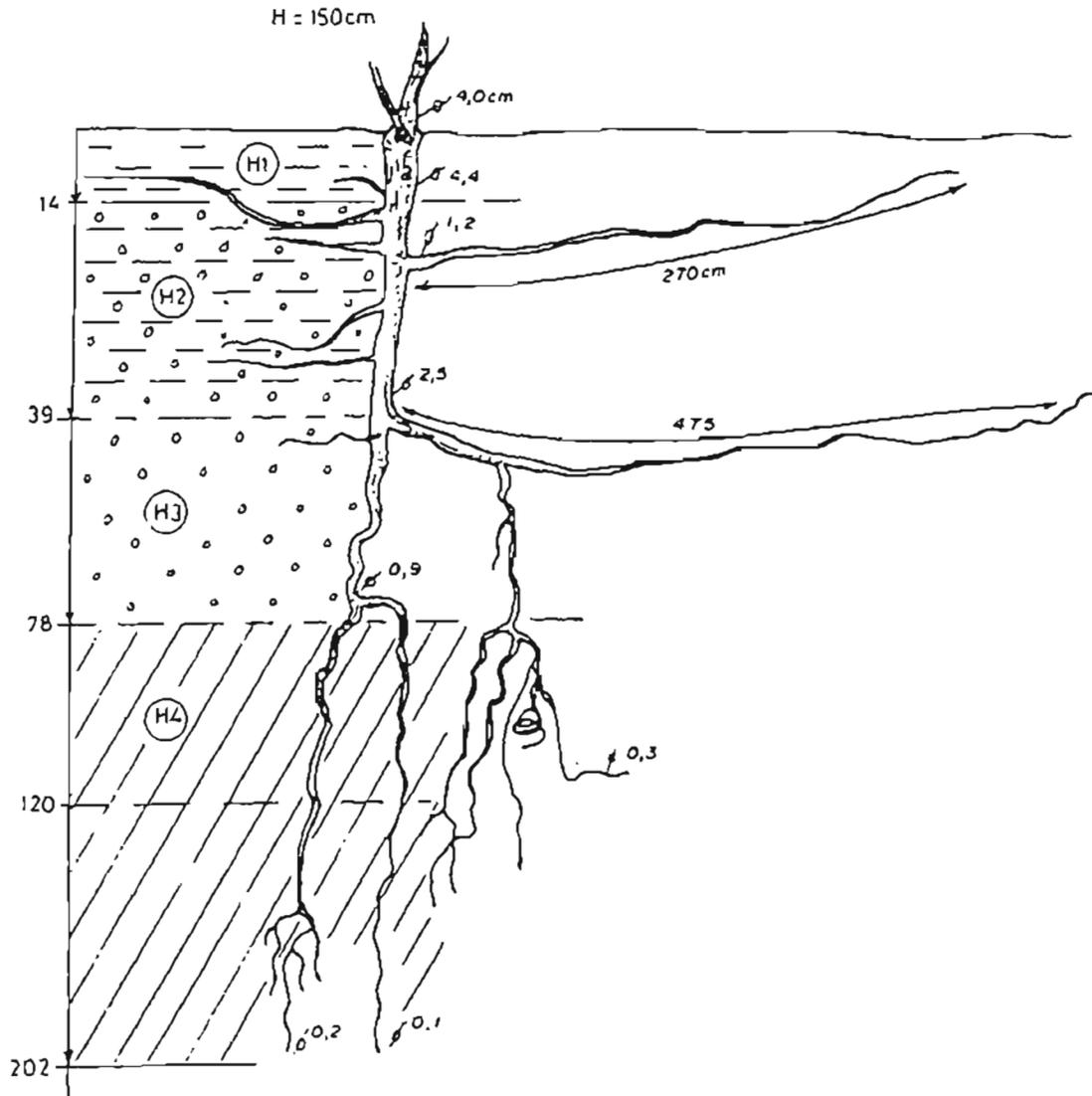


Figure N° 31 : Morphologie racinaire de *Terminalia avicennioides* en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace

Caractéristiques pédologiques du profil

horizons	H1	H2	H3
Couleur à l'état humide	10 YR 4/3	10 YR 5/4	7,5 YR 5/6
Argile (%)	9	13,25	18,75
Sable (%)	61,75	64,23	61,67
Limon (%)	29,25	22,52	19,58
Eléments grossiers (%)	< 0,1	1,88	37,67
Résistance à la pénétration (Kg/cm ²)	3,60	5,50	36,40

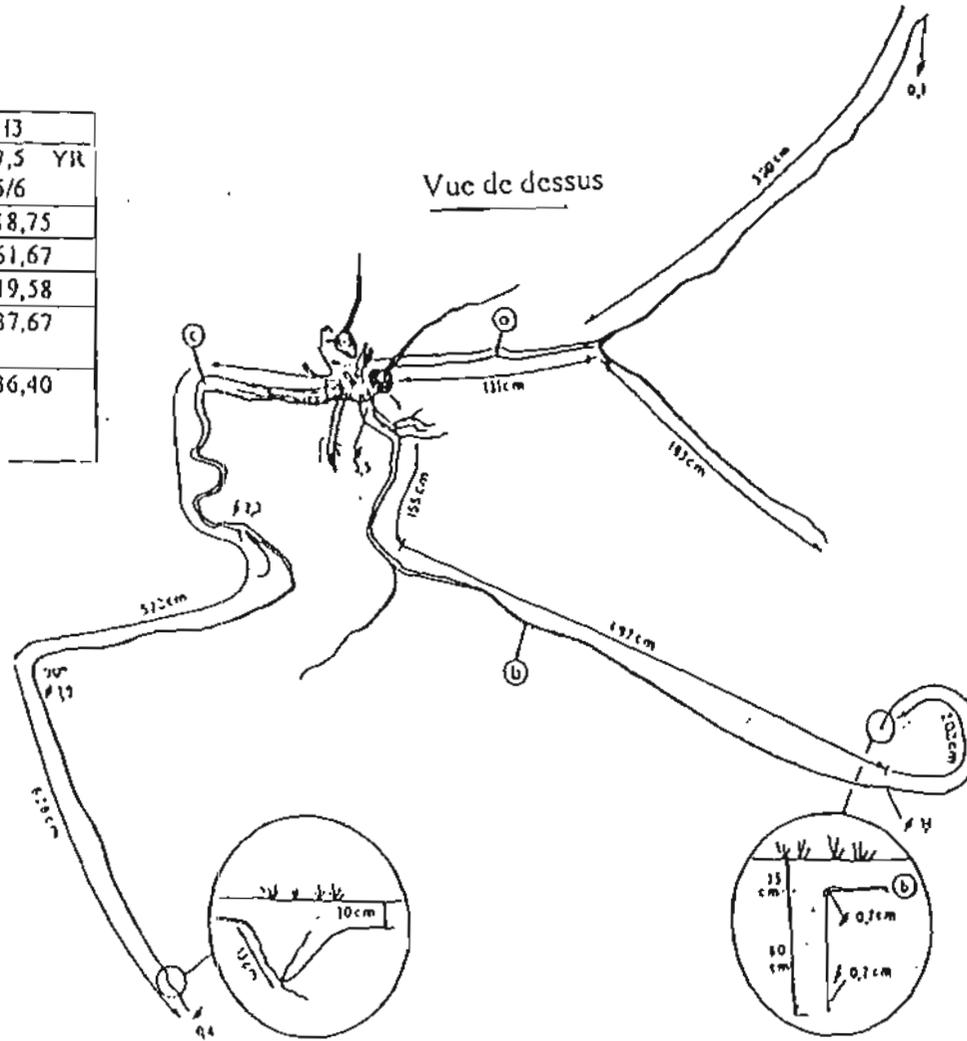
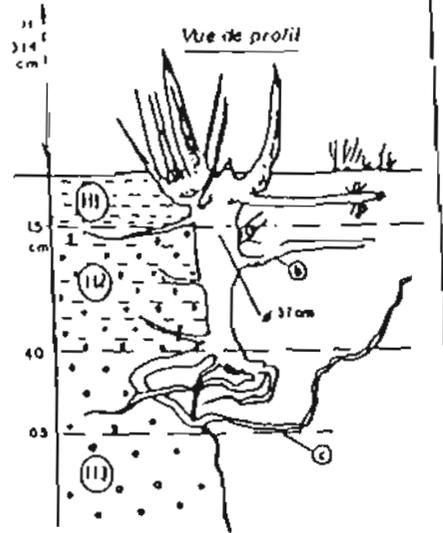


Figure N° 32 : Morphologie racinaire de *Terminalia avicennioides* en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré moyennement profond sur cuirasse

Les parties aériennes des premiers stades de développement de *Detarium microcarpum* étant annuelles, le système racinaire constitue pendant la saison sèche le seul organe pérennant qui assure la survie de la plantule jusqu'à la prochaine saison pluvieuse.

Aux stades adultes, le pivot reste renflé dans les premiers centimètres du sol. Il décroît rapidement avec la profondeur épousant ainsi une forme conique. Sur la figure 33 représentant la morphologie racinaire sur un sol profond, le coefficient de décroissance du diamètre du pivot atteint 24 % à environ à 80 cm de profondeur. Dans les couches profondes et compactes le pivot s'amincit et on observe tout au long de celui-ci des zones d'étranglement. La croissance du pivot s'estompe au contact de la cuirasse ou des horizons trop compacts (figure 34).

La quasi-totalité des racines latérales s'initient sur la partie supérieure renflée du pivot, dans les horizons supérieurs du sol. Comme le pivot, les racines secondaires ont une forme conique. Le diamètre décroît rapidement avec l'éloignement au point d'insertion sur la souche. Les racines secondaires superficielles, responsables parfois de légers contreforts, atteignent des diamètres à la base de l'ordre 10 à 15 cm. Le système racinaire secondaire a un développement opportuniste et plus centripète (figure 35).

Les racines cheminent préférentiellement selon les zones de moindre résistance et riches en humus. Elles se développent préférentiellement dans le sol à proximité des souches, le long des racines préexistantes et, pivotent ou croissent horizontalement dans les macrobiopores et dans les chenaux laissés par les racines mortes. Dans la recherche systématique de lignes de moindre résistance, il arrive fréquemment que la pression mécanique due au contact entre deux ou plusieurs racines engagées dans une même zone restreinte, aboutisse à un écrasement de l'écorce et parfois à un « ancrage » entre ces racines. Mais nous n'avons jamais observé d'anastomoses racinaires (soudures entre les racines).

Le phénomène de pression mécanique entre racines est très fréquent sur les sols peu épais et dans les fourrés sur les buttes édifiées par *Tatera hopkinsoni* (figure 36). Sur ces sols gravillonnaires, le système racinaire latéral se développe dans les 20 premiers centimètres du sol travaillés par les rongeurs. La couche sous-jacente, très compacte ne favorise pas le développement d'un système racinaire pivotant.

Caractéristiques pédologiques				
Horizons	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
Couleur à l'état humide	10R Y 4/3	10YR 5/6	7,5YR 5/6	10YR 7/6
Argile (%)	7,75	11,25	35,75	28,50
Sable (%)	67,25	64,38	40,03	48,85
Limon (%)	25	24,37	24,22	22,65
Éléments grossiers (%)	< 0,1	0,49	< 0,1	23,70
Résistance à la Pénétration (kgf/cm ²)	2,06	4,83	6,30	30,98

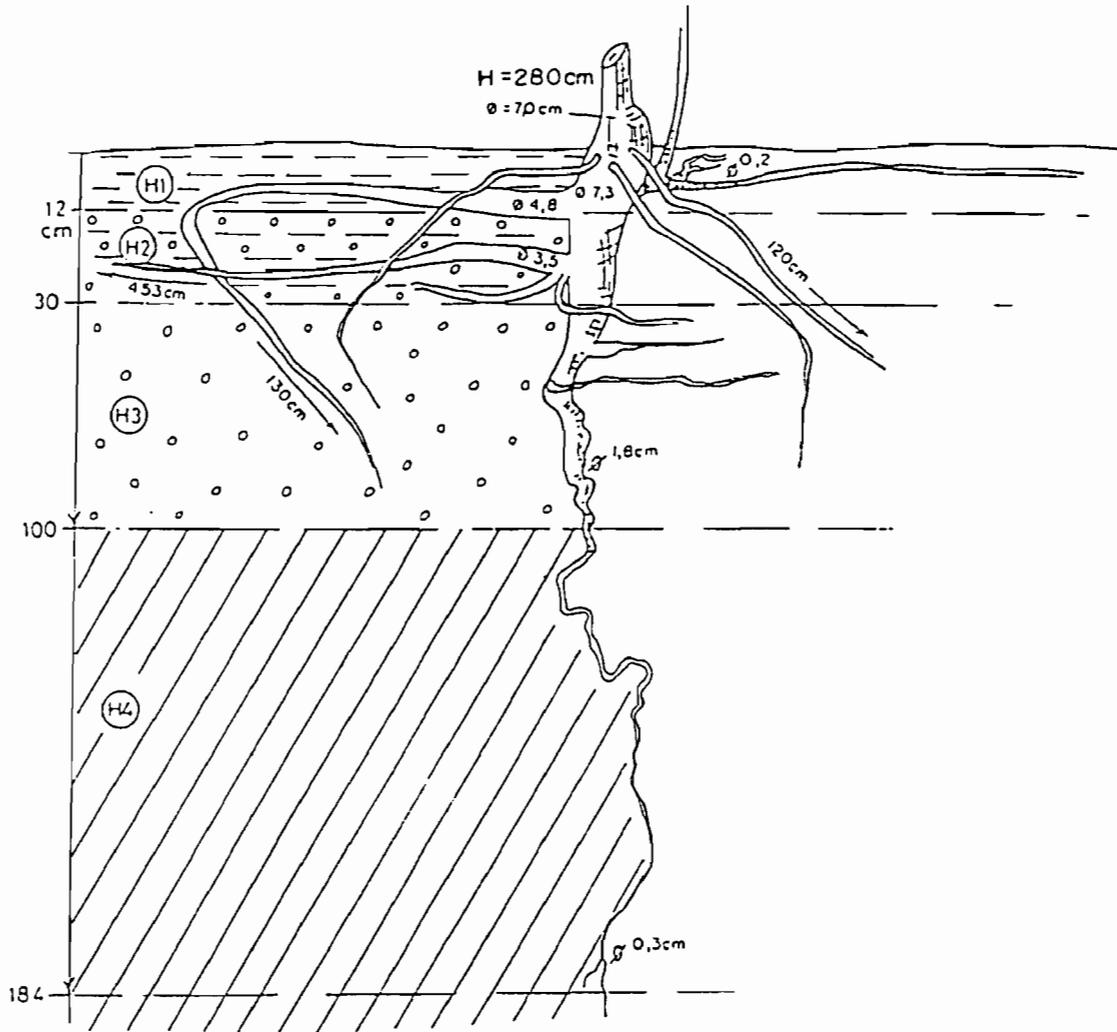
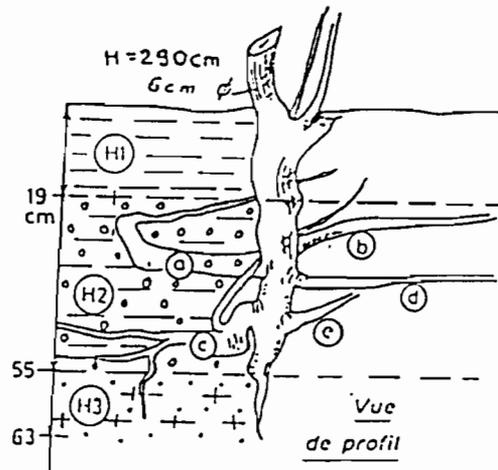


Figure 33 : Morphologie racinaire de *Detarium microcarpum* en milieu naturel sur sol ferrugineux tropical lessivé induré profond sur carapace



Caractéristiques pédologiques

Horizons	H ₁	H ₂
Couleur à l'état humide	10YR 3/2	10YR 5/4
Argile (%)	11,25	11,75
Sable (%)	57,03	62,36
Limon (%)	31,72	25,89
Éléments grossiers (%)	0,49	< 0,1
Résistance à la pénétration (kgf/cm ²)	3,17	2,06

H₃ : cuirasse latéritique de résistance à la pénétration supérieure à 40 kgf/cm²

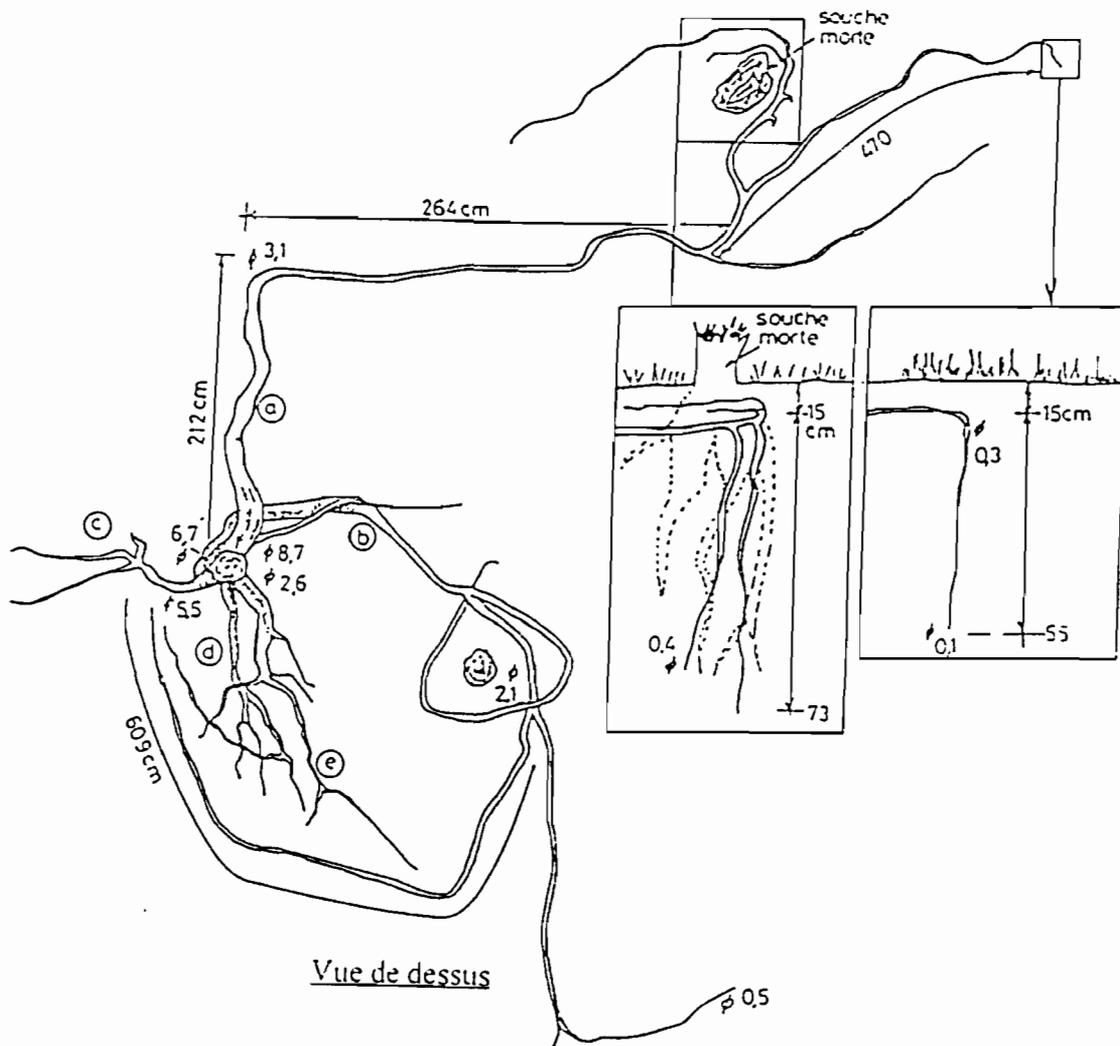


Figure 34 : Morphologie et opportuniste racinaire de *Detarium microcarpum* sur un sol ferrugineux tropical lessivé induré moyennement profond sur cuirasse

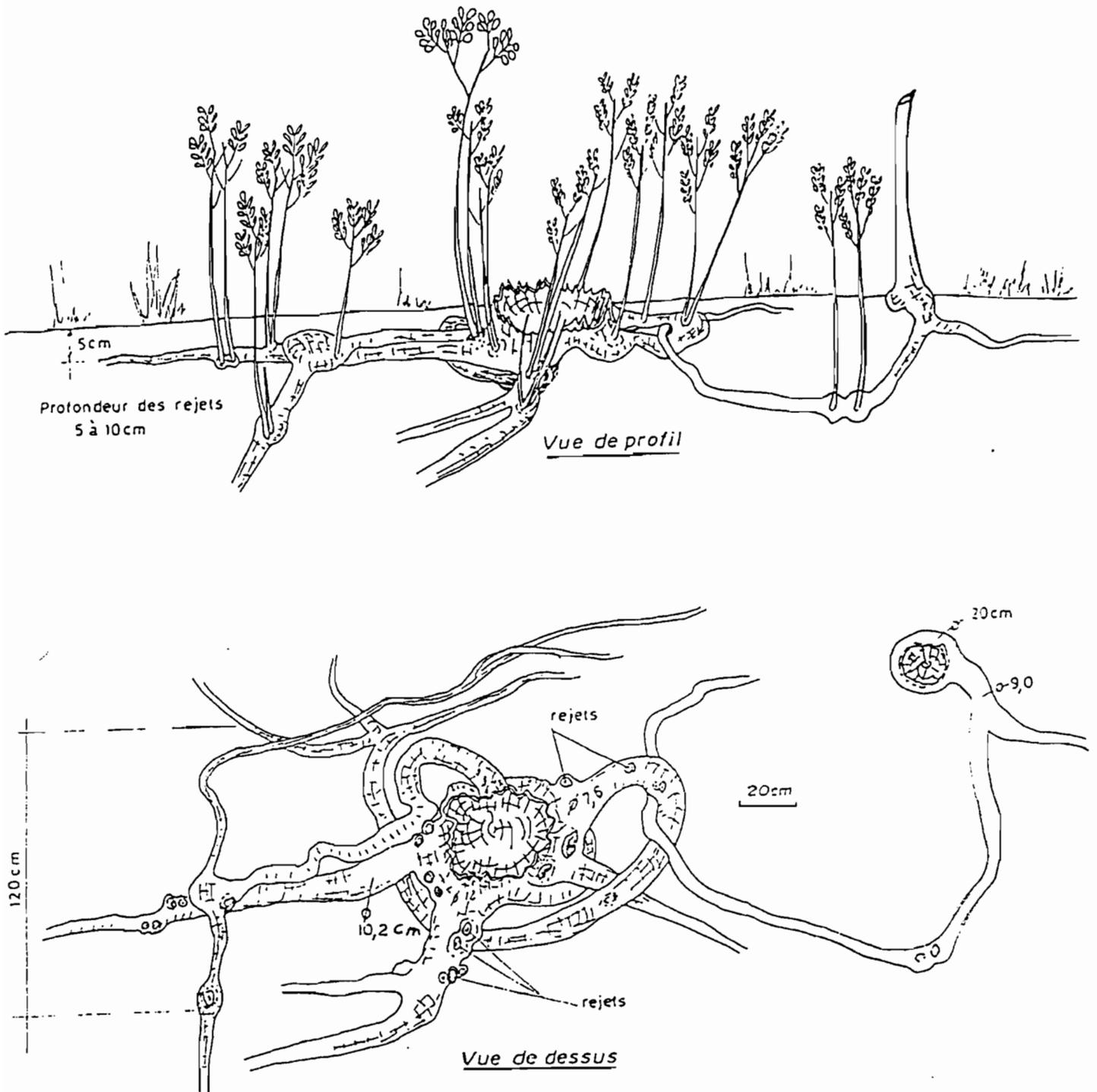


Figure 35 : Morphologie racinaire et importance du drageonnement de *Detarium microcarpum* sur un lithosol



Figure 36 : Morphologie racinaire et régénération de *Detarium microcarpum* par multiplication végétative sur une butte édifée par *Tatera hopkinsoni*

D. microcarpum est caractérisée par une forte capacité de renouvellement racinaire. Pendant la période végétative on observe une prolifération de nombreuses radicules qui forment un chevelu. Cela est particulièrement remarquable dans les zones de fortes densités de population. Le système racinaire des individus issus de la multiplication végétative est dominé par le système latéral, se résumant parfois à la racine-mère qui assure l'approvisionnement du drageon en tous les nutriments nécessaires à son développement. La dégénérescence progressive de la racine-mère s'accompagne du développement d'un système racinaire pivotant qui favorise l'« autonomisation » du drageon.

3.7 Potentiel hydrique foliaire

Rappelons que le potentiel de sève étant une tension tendant à faire passer l'eau de l'extérieur vers l'intérieur est par principe négatif (figure 37).

3.7.1 Cinétique journalière de la tension de sève

Le potentiel de sève brute a montré une évolution variable selon les saisons et l'espèce ligneuse. Mais les séquences de la cinétique journalière restent les mêmes pour toutes les espèces au cours de toutes les saisons : diminution du potentiel de sève (augmentation en valeur absolue) depuis le lever du soleil jusqu'à un minimum (P_m : potentiel minimum) en milieu de journée, puis augmentation (diminution en valeur absolue) en début de soirée vers le potentiel d'équilibre (P_b : potentiel de base). Les différences se situent plutôt au niveau de l'intensité et de la durée des séquences.

3.7.1.1 Comparaison des potentiel de base (P_b)

Les fortes variations interspécifiques du potentiel de base sont constatées en début de saison sèche. Toutes les espèces étudiées présentent les potentiels de base les plus élevés en saison pluvieuse.

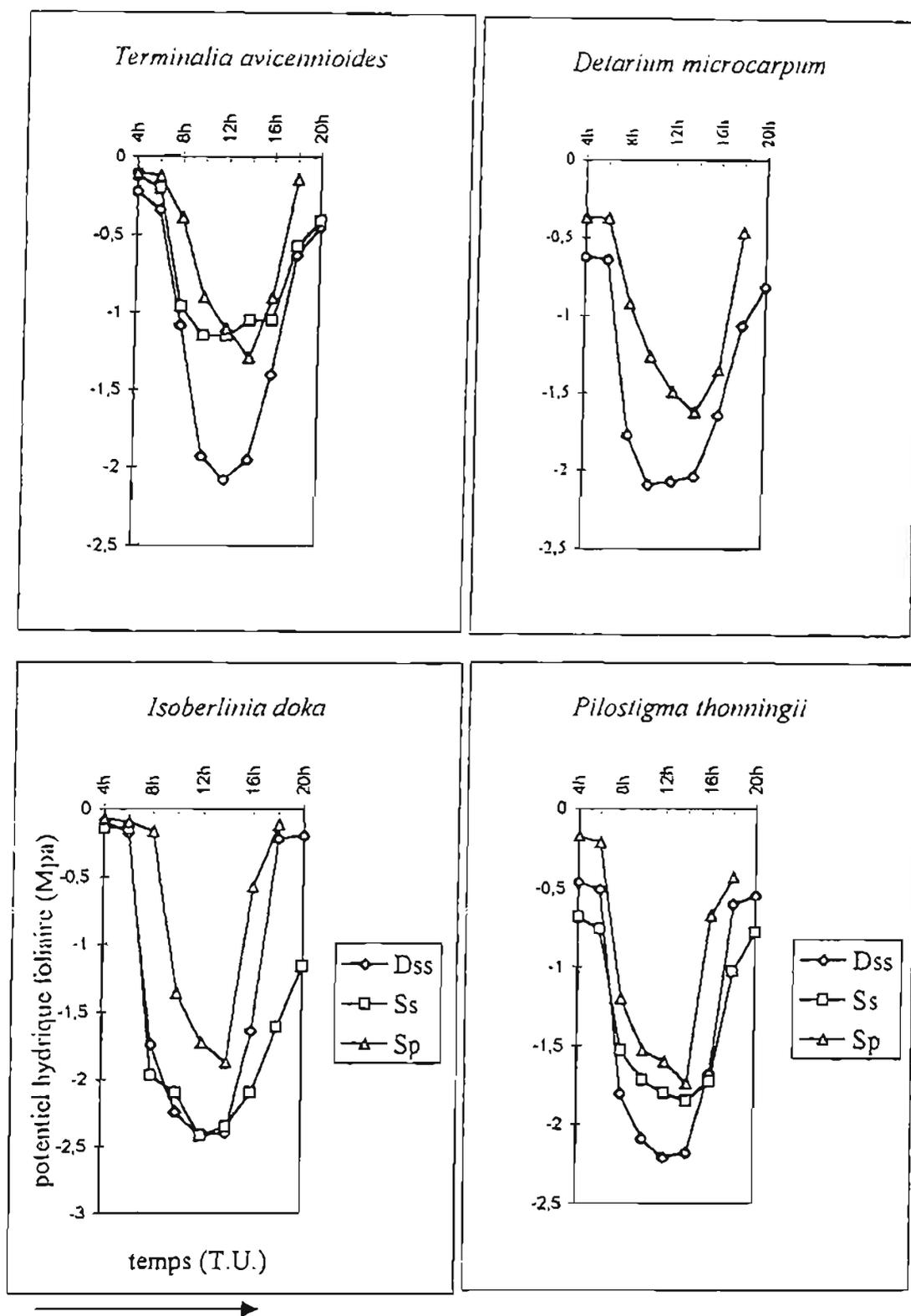


Figure 37 : Cinétiques journalières du potentiel hydrique foliaire en début de saison sèche (Dss), en saison sèche (Ss) et en saison pluvieuse (Sp) de quatre espèces ligneuses soudanaises

On observera que la valeur de -0.08 MPa enregistrée chez *I. doka* en début de saison sèche est près de 8 fois supérieure à celle de *D. microcarpum* et près de 6 fois celle de *P. thonningii* à la même période (tableau 19).

Un autre fait remarquable est la quasi-stabilité du potentiel de base de *T. avicennioides* en début de saison sèche et en saison sèche. Ces résultats semblent être en contradiction avec le niveau de sécheresse édaphique croissant avec l'installation de la saison sèche. Il ressort de l'analyse des potentiels de base, que *D. microcarpum* et *P. thonningii* montrent au cours de toutes les saisons, les valeurs les plus faibles, *I. doka* les plus élevées, alors que *T. avicennioides* occupe une position intermédiaire.

3.7.1.2 Amplitudes journalières de la tension de sève ($\Delta P = P_b - P_m$)

Contrairement aux potentiels de base, les amplitudes en début de saison sèche de *D. microcarpum* et de *P. thonningii* sont les plus faibles. Par contre, elles sont significativement plus élevées au niveau de *I. doka* alors que *T. avicennioides* occupe une place intermédiaire. *I. doka* maintient en saison sèche une amplitude sensiblement égale à sa valeur constatée en début de saison sèche.

3.7.1.3 Dynamique du potentiel hydrique foliaire au cours de la journée

L'analyse séquentielle et plus fine de la cinétique journalière du potentiel hydrique foliaire, montre une diminution rapide du potentiel de sève au cours des premières heures de la journée, surtout entre 6h et 8h.

A cette séquence de baisse rapide, succède une phase de chute progressive puis de stabilité ou de quasi-stabilité du potentiel en milieu de journée qui se traduit par la présence d'un plateau ou d'un pic au sommet des courbes. Le prolongement horizontal du sommet de la courbe sur l'axe des ordonnées permet d'obtenir le potentiel de sève correspondant à la contrainte hydrique maximale de la plante : c'est le potentiel minimum (P_m). La projection verticale des deux extrémités du plateau de la courbe sur l'axe des abscisses permet d'obtenir la durée de la contrainte hydrique maximale.

La cinétique journalière du potentiel de sève se particularise en saison pluvieuse par l'absence de plateau. Les sommets des courbes sont sous forme de pics. Les pics correspondant à *T. avicennioides*, *D. microcarpum*, *P. thonningii* et *I. doka* ont respectivement pour coordonnées (14h ; -1,29 MPa), (14h ; -1,62 MPa), (14h ; -1,74

MPa) et (14h ; -1,87 MPa). Pour toutes les espèces donc, le potentiel minimum est atteint aux environs de 14 h.

3.7.1.4 Récupération hydrique en fin de journée

Après la phase de stabilité, on assiste en début de soirée à une remontée du potentiel de sève vers le potentiel d'équilibre (P_b). La rapidité de la remontée (de la récupération) est exprimé par les gains de tension (G_t) par rapport au potentiel de base (tableau 19). Il apparaît qu'en début de saison sèche, la récupération est satisfaisante. Elle est plus efficace chez *P. thonningii* et *I. doka* où le taux de récupération à 20h atteint 95 %, que chez *T. avicennioides* et *D. microcarpum* où il est inférieur à 90 %. Elle est par contre lente en saison sèche, surtout au niveau de *I. doka* chez laquelle la récupération n'était que de 55 % à 20 h. Elle est par contre rapide en saison pluvieuse où dès 18h, le taux de récupération avoisine 100 %.

3.7.2 Les courbes pression-volume

Les courbes pression-volume ont une partie curvilinéaire et une partie linéaire (figure 38). L'extrapolation de la partie linéaire permet d'obtenir sur l'axe des abscisses, le volume symplasmique et sur l'axe des ordonnées, l'inverse du potentiel osmotique à pleine turgescence ($1/P_{100}$). De même, la projection des coordonnées du point de départ de la partie linéaire permet d'obtenir sur l'axe des ordonnées, l'inverse du potentiel osmotique à turgescence nulle ($1/P_{I_0}$) et sur l'axe des abscisses, la teneur relative en eau pour laquelle la turgescence s'annule (TRE_0). Les paramètres dérivés des courbes pression-volume diffèrent également selon les espèces (tableau 20).

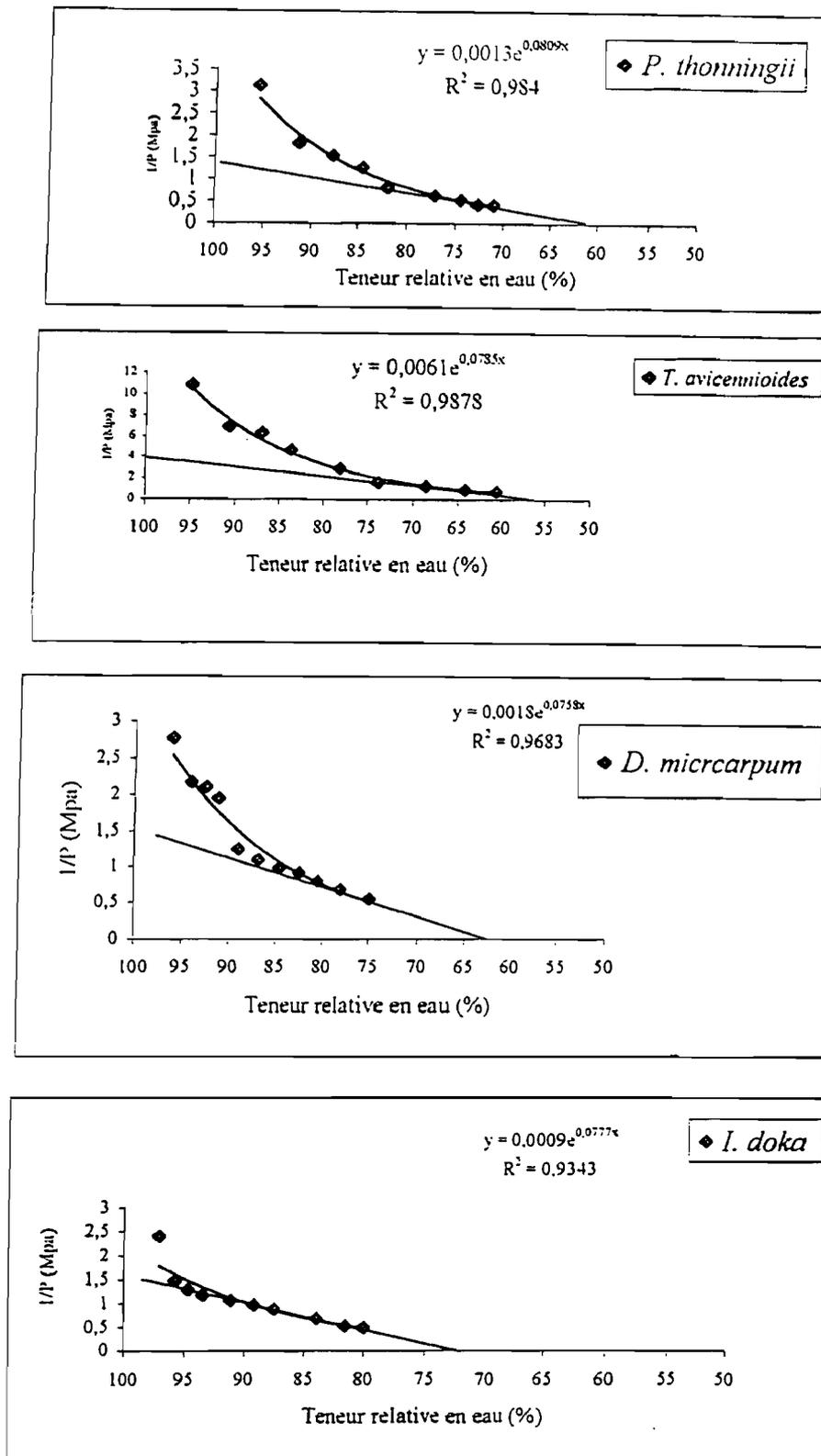


figure 38 : courbes pression-volume de quatre espèces ligneuses soudanaises de la forêt classée de Nazinon

Tableau 19 : Comparaison interspécifique du potentiel de base (Pb), des amplitudes journalières du potentiel (ΔP) et des gains de potentiel (Gp)

Espèces	Debut-saison sèche			Saison sèche			Saison pluvieuse		
	Pb (MPa)	ΔP (MPa)	Gp (%)	Pb	ΔP	Gp	Pb	ΔP	GP
<i>Detarium microcarpum</i>	-0,62 a	1,51 d	87 a				-0,37 a	1,24 b	93 a
<i>Piliostigma thonningii</i>	-0,45 b	1,73 cd	95 a	-0,65 a	1,20 b	90 a	-0,22 b	1,54 b	95 a
<i>Terminalia avicennioides</i>	-0,26 c	1,93 bc	85 a	-0,24 b	1,18 b	74 a	-0,12 c	1,26 b	97 a
<i>Isobertinia doka</i>	-0,08 d	2,42 a	95 a	-0,14 b	2,30 a	55 b	-0,07 c	1,81 a	97 a

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une même lettre au seuil de 5 %.

Tableau 20 : Paramètres dérivés des courbes pression-volume des rameaux coupés

Espèces	PI ₁₀₀ (MPa)	PI ₀ (MPa)	TRE ₀ (%)	Vs (%)
T. avicennioides	- 0,3 b	- 0,5 c	68 c	57 b
P. thonningii	- 0,7 a	- 2 a	75 bc	62 b
D. microcarpum	- 0,7 a	- 1b	79 b	62 b
I. doka	- 0,7 a	- 1 b	89 a	72 a

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une même lettre au seuil de 5 %.

Légende : PI₁₀₀ : potentiel osmotique à pleine turgescence ; PI₀ : potentiel osmotique au point de perte de turgescence ; TRE₀ : teneur relative en eau au point de perte de turgescence ; Vs : volume symplasmique.

QUATRIEME PARTIE :

DISCUSSION

4.1 Structure des populations ligneuses

La structure en « L », c'est-à-dire lorsque la fréquence des jeunes stades est significativement supérieure à celle des stades adultes, est interprétée comme une bonne régénération de l'espèce (FRENSHMAM et BOWMAN, 1992). Cependant l'absence ou la faible fréquence des individus de certaines classes intermédiaires peut traduire l'existence d'un événement historique instantané qui a décimé les individus d'une même cohorte ou de phénomènes de blocage de la succession (UNESCO-PNUE, 1979 ; FRENSHMAM et BOWMAN, 1992). La structure en « J » traduit par contre un déséquilibre caractérisé par la régression des stades juvéniles. L'hétérogénéité de la structure de la végétation ligneuse reflète donc celle du milieu physique (AUSSENAC et BBECKER, 1968 ; OUEDRAOGO et ALEXANDRE, 1994 ; SAMBOU *et al.*, 1994), des modes de dissémination, des capacités d'installation ainsi que des exigences et des stratégies adaptatives des différents stades de développement des espèces (BATIONO *et al.*, 2001b ; 2001c).

4.1.1 Rôle des modes de dissémination des semences

La dissémination est un processus fondamental de la régénération des forêts (KENNETH *et al.*, 1998 ; FORGET *et al.*, 1999). *T. avicennioides* est principalement anémochore et hydrochore. Le caractère ailé du fruit et la maturité des semences en saison sèche pendant la période des grands vents, sont des facteurs favorables à l'anémochorie (ALEXANDRE, 1980). Il convient cependant de noter que la forte sociabilité, favorisant des formations monospécifiques denses, la hauteur peu élevée des semenciers et le poids relativement élevé des fruits, limitent la dissémination de ses semences par le vent. L'anémochorie a certes, l'avantage de favoriser l'accessibilité des diaspores à des biotopes non prédéterminés, parfois marginaux mais conduit de ce fait, à des pertes énormes. Selon WILSON (1992), l'anémochorie efficace ne favorise pas l'extrême colonisation des zones. Elle prend par contre de l'ampleur avec l'abondance de la production semencière et la faible mobilité des semences (LEPART et ESCARRE, 1983). Cela semble être le cas de *T. avicennioides* dont la présence des plantules est liée à la proximité des semenciers.

La régénération agrégative ou centrée sous les semenciers telle que nous l'avons observée chez *D. microcarpum*, *I. doka* et *A. africana*, reflète la barochorie ou

l'autochorie (PUIG *et al.*, 1989 ; BARITEAU, 1992 ; BATIONO, 1996). Ces modes de dissémination primaire qui caractérisent les espèces à grosses graines, ne favorisent pas l'expansion de l'espèce (ERNST *et al.*, 1992 ; FORGET, 1992). FORGET (1992) remarque par exemple chez *Eperua grandifolia*, espèce barochore, que la majorité des graines sont dans un rayon de 10-20 m autour du tronc. Nos observations corroborent celles de GORSE (1994) qui constate une quasi-absence des graines de *A. africana* après les limites de la couronne. C'est donc l'importance de la dispersion secondaire des semences et de la diversité des agents disséminateurs qui déterminent l'étendue des aires de présence des espèces barochores et autochores (BARITEAU, 1992).

L'eau, les animaux et l'homme sont les principaux agents de la dissémination secondaire de ces espèces. C'est le cas par exemple de *D. microcarpum* dont les fruits sont à la fois comestibles, consommés par de nombreuses espèces d'animaux sauvages (HIEN *et al.*, 2000 ; BATIONO *et al.*, 2001d) et moins denses que l'eau (flottent sur l'eau). L'hydrochorie est bien mise en évidence par la structure horizontale des plantules qui se concentrent en bas de pente, dans les alluvions aux pieds des cépées ou des obstacles le long des voies de ruissellement. Mais en dehors de la colonisation des îles et de la succession en milieux humides, l'hydrochorie jouent un rôle moins important que la zoochorie (LEPART et ESCARRE, 1983).

Les animaux jouent un rôle ambivalent. Ils sont à la fois disséminateurs et prédateurs (ALEXANDRE, 1978 ; VAZQUEZ-YANES et OROSCO-SEGOVIA, 1986 ; LESCOURRET et GENARD, 1986). La suprématie de l'un ou l'autre des deux rôles suit la loi de l'offre et de la demande ou plus exactement du rapport prédateurs / proies. Dans le cas des espèces végétales abondantes et à forte production semencière comme *D. microcarpum*, les animaux frugivores n'affectent pas de façon importante la disponibilité des graines (l'offre dépasse la demande). Par contre, la prédation peut être un obstacle majeur à la régénération naturelle des espèces ligneuses (DOMINIQUE et MARTIN, 1991 ; MARCO, 1997), comme *A. africana*, dont le nombre de semenciers et la production semencière sont limités.

4.1.2 Rôle disséminateur-prédateur de la faune

Les études sur la zoochorie ont souvent négligé ou peu élucidé le rôle de la faune alors qu'elle constitue plus que le bétail, une composante essentielle de la forêt (STARTS, 1986). Le rôle disséminateur-prédateur de la faune est très perceptible sur les

semences de *D. microcapum* et *A. africana*. La prédation prend le pas sur la dissémination dans le cas de *A. africana* dans les conditions naturelles. La prédation est due à la faune à activités nocturnes comme le montre les résultats sur la disparition des graines. Elle est favorisée dans le cas de *A. africana* par la présence de l'arille coloré à la base des graines qui signale leur présence et attire les animaux frugivores (PUIG *et al.*, 1989 ; MERCEDES et LINDA, 1998).

Le mode primaire de dissémination autochore ou barochore qui concentre les graines sous le pied-mère facilite le repérage de celles-ci et développe chez les animaux l'instinct de prédation (UNESCO-PNUE, 1979 ; DUVIARD, 1981).

Les animaux prédateurs de *A. africana* sont principalement les gros oiseaux et les rongeurs que nous avons particulièrement observés. Le comportement des rongeurs en captivité confirme leur instinct de dissimulation de la nourriture. Certaines graines transportées dans les habitats peuvent échapper à la consommation et être ainsi disséminées. FORGET (1992) et CARLOS *et al.* (1997) rapportent des comportements similaires d'autres espèces de rongeurs tels que l'agouti (*Dasyprocta spp.*). FORGET (1992) a particulièrement noté qu'en 28 jours *Dasyprocta punctata* a emporté 85,5 % des graines de *Gustavia superba* soumises à observation sous le semencier. Il a constaté par ailleurs que 47,5 % des graines emportées ont été enfouies. Ce mode de dissémination appelé dyszoochorie (LEPART et ESCARRE, 1983) est très fréquent chez les animaux fouisseurs. Il a l'avantage de mettre les graines à l'abri d'autres prédateurs tout en favorisant la germination grâce à l'enfouissement. La rondochorie (dissémination par les rongeurs) peut être ainsi un facteur déterminant de la composition floristique des forêts (VICTOR et ROBERTO, 1998).

La disparition des graines de *A. africana* au cours de la journée est l'œuvre des oiseaux. Les gros oiseaux dont le rôle dans la destruction et la dissémination des grosses graines a été déjà évoqué par ALEXANDRE (1989), dans la forêt humide de Côte d'Ivoire et par CLERGEAU (1991) dans la forêt tempérée, semblent s'intéresser ici plus à l'arille qu'à la graine. C'est pendant l'extraction de l'arille que les graines sont projetées à quelques mètres du tas.

L'ornithochorie peut augmenter les chances de transport sur de longues distances (SNOW, 1981 ; LLORET et ZEDLER, 1991) et justifier ainsi la présence des plantules ou des graines de *A. africana* sous les arbres perchoirs loin des semenciers. La

présence des plantules ou des semences dans ces endroits corrobore également la thèse soutenue par plusieurs auteurs (LEPART et ESCARRE, 1983 ; MANDERS, 1990 ; CLERGEAU, 1991 ; MESLEARD et LEPART, 1991 ; JIMENEZ et AMERSTO, 1992) selon laquelle, l'ornithochorie augmente avec la complexité de la structure verticale de la végétation. La complexité de la structure assure en effet l'abondance et la diversité des perchoirs donc la diversité de l'avifaune. Ainsi l'invasion de la végétation ornithochore se produirait-elle au milieu de la succession ; c'est-à-dire au moment où les habitats de l'avifaune prolifèrent. La dissémination des graines de *A. africana* par les oiseaux ne peut être qu'endozoochore. Les semences ne présentent pas des dispositions favorisant l'épizoochorie.

L'étude de la prédation des semences de *A. africana* a révélé également l'important rôle joué par la couverture végétale basse. Elle rend en effet les graines moins repérables par les prédateurs et constitue de ce fait une protection contre la prédation. Des résultats similaires ont été obtenus par RANDALL et PICKETT (1993) qui ont constaté que le taux de prédation des semences était plus élevé sous la végétation ligneuse que sous la végétation herbacée. La suppression de la strate basse de la végétation et de la litière par le feu expose aux prédateurs certaines graines qui par leur taille, ne peuvent pas facilement s'incruster dans le sol et survivre sous forme de potentiel séminal édaphique. Cet effet indirect du feu n'est pas toujours perçu par les études.

4.1.3 Dissémination des semences par le bétail

La liste de 11 espèces ligneuses recensées dans les excréments des bovins, ovins et caprins traduit l'importance du bétail dans la régénération de la forêt étudiée. L'endozoochorie explique l'omniprésence de *P. thonningii* et la forte présence de celle-ci dans les zones de pâture (jachères de case et pistes à bétail). L'endozoochorie peut induire par ailleurs dans certains cas l'hydrochorie. Des graines non hydrochores lorsqu'elles sont isolées, comme la plupart des graines observées, peuvent en effet être disséminées par l'eau lorsqu'elles sont incrustées dans la bouse de vache facilement transportable par l'eau. Ce mode de transport secondaire occupe une place importante dans la dissémination de *P. thonningii* dont 100 à 200 graines peuvent être incrustées dans une seule laissée d'un bovin. Les graines transportées sont progressivement libérées au fur et à mesure que le bloc de bouse de vache se désintègre sous l'effet de

l'humectation assurant ainsi l'éparpillement des graines et la diversité des lits de semences.

La bouse de vache a également l'avantage, lorsqu'elle fond sur place, de constituer un îlot de fertilité (fumure organique) et de maintenir pendant longtemps l'humidité favorable à la germination des graines et au développement des plants. Les plants observés dans ces conditions présentent en effet un aspect végétatif meilleur à celui des plants sur le sol environnant. Des observations analogues ont été faites par ALEXANDRE (1978) qui a constaté dans la forêt de Taï en Côte-d'Ivoire, que les crottins des éléphants augmentaient considérablement la vitesse de germination des graines de nombreuses espèces ligneuses. Il a noté également une amélioration notable de la croissance des parties aériennes et de la ramification des racines des plantules qui y croissent.

Mais l'incrustation des graines dans la bouse de vache n'a pas que des avantages. La forte concentration de graines dans la bouse de vache entraîne de nombreuses germinations dans un espace réduit. Cela augmente la concurrence intraspécifique ou interspécifique et la mortalité des plants. Le principal inconvénient reste cependant lié au feu très associé à la savane et qui est devenu un outil de gestion des formations naturelles au Sahel. La bouse de vache est un matériel très combustible. Lors du passage des feux les graines qui y sont incrustées sont carbonisées. Dans les zones où le bois d'énergie est rare, les ménages accentuent le phénomène en utilisant la bouse de vache comme combustible.

Contrairement aux bovins, la petite taille des crottes des ovins et caprins ne permet pas l'incrustation des graines. Elles sont libérées directement dans la nature. Ce mode de dissémination a l'avantage de favoriser selon les espèces, la formation rapide d'un potentiel séminal édaphique. Il évite également la germination groupée et ses corollaires.

Si le rôle de l'endozoochorie dans la dynamique de la végétation fait l'unanimité (UNESCO-PNUE, 1979 ; LEPART et ESCARRE , 1983 ; ERNST *et al.*, 1992 ; VAN ANDEL *et al.*, 1993), l'influence du transit intestinal sur la germination regorge encore des zones d'ombre (VAZQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA, 1986 ; AARON *et al.*, 1993 ; OUEDRAOGO, 1994). Il ressort des essais de germination que le transit intestinal n'améliore pas de façon spectaculaire le taux de germination des graines à

dormance tégumentaire. Le taux de germination après une période de deux mois de toutes les graines à dormance tégumentaire était inférieur à 40 %. Il est par contre intéressant de remarquer que le transit intestinal n'entame pas la viabilité des graines intactes qui ont eu après scarification un taux de germination supérieur à 75 %. Nos résultats corroborent ceux de OUEDRAOGO (1994) qui a constaté également que le transit intestinal n'améliorait pas de façon significative le taux de germination des graines dormantes de *Faidherbia albida*. ALEXANDRE (1978) puis HIEN *et al.* (2000) ont noté cependant des améliorations variables des taux de germination des graines transitées par le tube digestif des éléphants respectivement en forêt dense et en savane. ALEXANDRE (1978) attribue cependant le fort taux de germination de 100 % observé chez *Massularia acuminata*, plus à la sélection de la digestion qui n'épargne que les graines viables difficiles à digérer, qu'à l'effet du transit intestinal. Selon VAZQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA (1986) certains facteurs influençant la germination tels que la température, le pH, le potentiel osmotique et les ions varient d'un tube digestif à un autre. Ces auteurs constatent en effet une modification de la photosensibilité des graines de *Cecropia obtusifolia* selon le tube digestif transité.

Malgré ces résultats mitigés, les taux de 15 à 38 % observés chez les graines à dormance tégumentaire transitées par le tube digestif des bovins, ovins et caprins, contre 0 % obtenu avec les graines témoins (non transitées par le tube digestif), sont loin d'être négligeables en milieu naturel. Même si en pépinière cela peut être qualifié de médiocre.

Les principales causes qui permettent d'obtenir des taux de germination un peu plus élevés avec les graines transitées par le tube digestif des caprins et des ovins qu'avec celles transitées par le tube digestif des bovins restent mal connues. Mais la scarification dentaire plus perceptible chez les caprins et les ovins pourrait être un des facteurs explicatifs. La mastication trop accentuée peut toutefois avoir l'inconvénient de détruire les graines et diminuer ainsi la quantité de semences viables disséminées.

La dissémination est un maillon essentiel de la régénération naturelle. Sa réussite résulte de la conjugaison de plusieurs facteurs dont l'abondance de la production semencière, la période de dissémination des graines, le mode et les agents de dissémination. Elle est le précurseur de la succession dont l'effectivité se mesure par la viabilité et la capacité de germination *in situ* des graines disséminées, et le développement des plants.

4.2 Longévité des semences

La longévité des semences dans la nature dépend de plusieurs facteurs dont la nature des graines (PEREZ-NASSER et VAZQUEZ-YANES, 1986 ; VAZQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA, 1990 ; WILLAN, 1992 ; VAZQUEZ-YANES *et al.*, 1992), le lit des semences (OROZCO-SEGOVIA et VAZQUEZ-YANES, 1990), l'action des feux et des prédateurs (BATIONO *et al.*, 2000 et 2001d).

ROBERTS (1973) et WILLAN (1992) distinguent des graines récalcitrantes et orthodoxes selon leur teneur en eau. Les graines orthodoxes résistent à la baisse de leur teneur en eau jusqu'à 5 % (du poids frais) et peuvent être conservées à des températures basses ou proches du point de congélation pendant de longues périodes. Par contre, les graines récalcitrantes doivent garder une teneur en eau relativement élevée et ne peuvent pas être conservées pendant de longues périodes. La teneur en eau exprimée en pourcentage du poids frais est l'un des principaux paramètres qui affectent la longévité des graines (WILLAN, 1992). Selon cet auteur une teneur en eau de 4 % à 8 % est favorable à un entreposage des graines sans précaution particulière. C'est le cas des graines de *Azelia africana* dont la teneur en eau est de l'ordre de 8 %. Celles-ci sont orthodoxes avec des téguments relativement durs. Ces téguments peu perméables à l'eau pourraient protéger les graines contre l'humidité qui occasionne parfois de fortes variations de la teneur en eau. Ces téguments induisent ainsi une légère et différentielle dormance tégumentaire des graines, qui s'oppose à une germination groupée et homogène (BATIONO *et al.*, 2001a). Cela évite les fortes mortalités des plantules lorsque les germinations groupées sont suivies d'une période de sécheresse. L'échelonnement de la levée *in situ* des graines est en effet une stratégie d'adaptation des espèces végétales à la forte variabilité de la pluviométrie (GROUZIS, 1988).

Les graines de *I. doka* sont récalcitrantes. Leur enveloppe séminale très mince n'assure pas une bonne protection de l'amande. Leur teneur en eau de l'ordre 15 % est favorable au développement de champignons (WILLAN, 1992). Tout cela explique la durée de vie courte de 1 à 4 semaines. La dissémination en saison pluvieuse et sous la couronne de la plante-mère est donc une stratégie adaptative de la biologie des graines. Les poches de sécheresse trop prolongées pendant la dissémination sont causes de mortalités des semences.

Les fruits de *T. avicennioides* et de *D. microcarpum* ont une graine protégée par un tégument ligneux. Celui-ci est détérioré par les micro-organismes et les termites qui libèrent la graine en saison pluvieuse. Dans la nature leur durée de vie n'excède pas généralement un an. De toutes les espèces étudiées, les graines de *P. thonningii* présentent la plus grande longévité dans les conditions naturelles. Les graines sont orthodoxes avec des téguments durs. Ces derniers favorisent une dormance tégumentaire profonde. Les semences disséminées se conservent dans le sol sous forme de potentiel séminal édaphique (BATIONO, 1996).

Le potentiel séminal édaphique joue un rôle primordial dans la restauration et la succession des séries végétales (SUSAN, 1991 ; PAUL *et al.*, 1992 ; SKOGLUND, 1992 ; MCDONALD *et al.*, 1996). UNGAR et WOODSELL (1993) constatent une corrélation entre la composition de la banque de semences et celle de la végétation. Le potentiel séminal édaphique favorise la précocité d'installation (MCDONALD, 1993) et explique ainsi la prédominance de *P. thonningii* dans les premiers stades de la végétation ligneuse post-culturale. La banque de semences du sol des parcelles en culture provient principalement de la dissémination directe par le bétail lors de la pâture et de l'épandage de la fumure organique riche en semences forestières. Mais dans les milieux savanicoles, le feu contribue à définir la place du potentiel séminal édaphique dans la dynamique de la végétation.

4.2.1 Impact des feux sur les semences disséminées

Le feu a, de façon classique, deux actions contradictoires sur les semences. Les craquelures tégumentaires provoquées par le passage du feu peuvent rendre les téguments plus perméables à l'eau et lever ainsi la dormance tégumentaire (MAURY, 1979). Cependant une intensité trop élevée du feu peut entamer la vie de l'embryon et aboutir dans le pire des cas à une carbonisation de la semence entière (UNESCO-PNUE, 1979 ; HODGKINSON et OXLEY, 1990).

Le passage des feux est très préjudiciable à la vie des semences de *P. thonningii* dans la nature, surtout dans les zones de fortes densités d'herbacées où l'action du feu est plus violente. Une grande partie des graines à la surface et dans la couche 0-5cm du sol est carbonisée ou perd son pouvoir germinatif après le passage des feux. Cela explique la prédominance de *P. thonningii* dans les jeunes jachères à faible couverture

végétale combustible. C'est dans ces zones que le taux de survie des graines dans le sol est le plus élevé après le passage du feu.

Par contre le feu est sans grand dommage sur les graines de *D. microcarpum* et de *A. africana*. La dissémination de ces deux espèces a lieu en saison sèche après les feux précoces. Toutefois les feux tardifs peuvent être nocifs, surtout chez *A. africana* dont les graines qui échappent à la prédation sont celles qui se réfugient dans la litière et dans les touffes herbeuses ou arbustives. Les graines de *I. doka* sont celles sur lesquelles l'impact des feux est presque inexistant car la période de dissémination et la vie des semences se situent dans la saison pluvieuse.

4.3 Germination et développement des plantules en milieu naturel

La disponibilité du site germinatif est un facteur essentiel qui, parfois est plus limitant de la régénération naturelle que la disponibilité des semences (VAN ANDEL *et al.*, 1993).

4.3.1 Régénération séminale de *I. doka*, *D. microcarpum*, *A. africana* et *T. avicennioides*

Les plantules de *I. doka*, *D. microcarpum* et *A. africana* sont préférentiellement localisées sous les semenciers. Ce mode de régénération groupée reflète la dissémination barochore et autochore (FORGET, 1992 ; BARITEAU, 1992) et caractérise les espèces à grosses graines à cotylédons généralement charnus (MIQUEL, 1987 ; OLUSEGUN *et al.*, 1992 ; LUSK, 1995 ; DALLING *et al.*, 1997) sensibles à la dessiccation (ALEXANDRE, 1989). Dans une étude de la morphologie fonctionnelle des plantules de la forêt humide au Gabon, MIQUEL (1987) note que 60 à 80 % des plantules de sous-bois ont des cotylédons charnus alors que ce type morphologique représente moins de 40 % des plantules du recrû forestier dans les jeunes jachères. La persistance d'un microclimat humide favorisé par la couronne parentale, permet une bonne imbibition des graines nécessaire à la germination (GROUZIS, 1988) et une prolongation de la durée de vie des cotylédons riches en réserves. C'est au dépens de ces réserves que vivent les premiers stades des plantules dans ce milieu ombragé caractérisé par un faible niveau de radiation photosynthétique active (OLUSEGUN *et al.*, 1992 ; BURSLEM *et al.*, 1996). JIANHUA et MAUN (1991) notent en effet que le principal facteur déterminant de la vigueur des plantules

durant les premiers stades, est la quantité de réserves énergétiques dans l'endoderme ou dans les cotylédons. LEPART et ESCARRE (1983) rapportent également que les grosses graines sont dotées d'importantes réserves qui leur permettent de faire face aux contraintes du milieu et à la compétition avec les autres espèces. Selon SALISBURY (1942) et BASKET (1972), l'installation des plantules à cotylédons charnus dans le sous-bois (dans l'ombre) est liée à leur capacité d'allocation de réserves au système racinaire. JIANHUA et MAUN (1991) constatent en effet que l'ablation des cotylédons se caractérise par une diminution de la matière sèche racinaire. Ainsi l'allocation de matières énergétiques aux organes souterrains permet-elle aux plantules de développer précocement un important système racinaire qui favorise l'adaptation (JURADO et WESTOBY, 1992). Ces caractéristiques contribuent à expliquer la faible sensibilité à la concurrence herbacée des plantules de *D. microcarpum*, *A. africana* et de *I. doka*. Toutefois ALEXANDRE (1982a) note que la germination en sous-bois peut être une stratégie de maintien sous forme de potentiel végétatif des espèces dont les semences ne peuvent pas rester longtemps viables dans la nature.

Il y a en effet deux stratégies principales de maintien des formes juvéniles des espèces végétales dans les conditions naturelles. Soit par la graine, sous forme généralement de potentiel séminal édaphique ou banque de semences du sol (SUSAN, 1991 ; ELINA et RAUL, 1991 ; SKOGLUND, 1992). C'est le cas des graines qui manifestent une dormance tégumentaire comme celle de *P. thommingii*. La deuxième stratégie est l'existence par la plantule sous forme de potentiel végétatif (ALEXANDRE, 1982b ; MITJA et HLADIK, 1989) ou « banque de semis ». Ce dernier cas intéresse la quasi-totalité des graines à courte durée de vie qui doivent germer ou mourir dès la dissémination.

Les plantules de *I. doka* évoluent du stade juvénile au stade adulte sous le pied-mère, formant avec celui-ci un bosquet dont la multiplicité confère une distribution grégaire à l'espèce. Cela traduit la capacité de l'espèce à photosynthétiser durant tout son cycle dans des conditions de faible luminosité après l'épuisement des réserves cotylédonaires et une absence de toxicité (allélopathie) liée à la plante-mère. Mais la répartition spatiale montre que les populations de *I. doka* sont sensibles à l'état hydrique du site germinatif et de développement. Les graines disséminées sur les sites secs comme les sols squelettiques et gravillonnaires à états de surface fortement encroûtés, meurent généralement. Les rares plantules qui s'y installent ne se développent pas et

sont vouées à une mort prochaine. Sur ces sites, comme le montre bien la représentation de la répartition spatiale, il n'existe pas de corrélation positive entre la présence des semenciers et celle des plantules.

L'abondance des germinations et le développement des plants sur les stations caractérisées par une stagnation temporaire d'eau, un ruissellement diffus et la présence d'une couverture végétale (litière, couverture herbacée et arborée) sont liés au bilan hydrique plus favorable de ces micro-sites. La stagnation de l'eau favorise la formation d'une croûte de dessiccation. Celle-ci aboutit sur les surfaces argilo-limoneuses plus réceptives aux graines, à des fentes de retrait ou à des fissurations favorables à la levée des graines (CASENAVE et VALENTIN, 1989).

Nous n'avons pas nettement observé de plantules parvenues au stade adulte sous la voûte des semenciers de *D. microcarpum*. Les bosquets observés sont le fait du drageonnement local ou des cépées d'une même cohorte. Après la germination les plantules mènent une vie ralentie caractérisée par une abscission cyclique de la partie aérienne. La stagnation ou la croissance des plantules sous couvert, traduit la différence de tempérament de celles-ci (ALEXANDRE, 1977 ; TURNER et NEWTON, 1990 ; ANDERSSON, 1991 ; FLORES, 1992). Certaines espèces forestières évoluent dans le temps d'une sciaphilie à une héliophilie absolue en fonction du stade de développement atteint par l'individu (SEIWA et KIKUZAWA, 1991 ; MACK *et al.*, 1999). Dans une étude comparative de la croissance en hauteur de *Eperua grandiflora* sous les semenciers vivants et morts, FORGET (1992) constate par exemple, que la croissance sous les semenciers morts est en moyenne supérieure de 100 cm à celle des plantules sous les semenciers vivants. Des résultats similaires ont été également obtenus par POPMA et BONGERS (1991).

Nos observations ne permettent pas d'envisager une discussion sur le tempérament des stades de développement de *A. africana* ; car seuls les stades plantule et semencier (adulte) existent dans la zone d'étude. Les caractéristiques des stations préférentielles de développement après le stade plantules sont donc inconnues.

Cependant le caractère charnu des cotylédons et la régénération groupée sous les semenciers peuvent être préjudiciables à la survie des plantules. Ils accentuent la prédation (BARITEAU, 1992 ; FORGET, 1992 ; RANDALL et PICKETT, 1993 ; BATIONO, 1996) et le parasitisme des plantules (PUIG *et al.*, 1989 ; ALEXANDRE, 1977 ; FACELLI, 1994). Il faut ajouter aux obstacles à la survie des plantules sous les

houppiers des pied-mères, celui lié à l'allélopathie (OUEDRAOGO, 1994). L'abondance de la litière favorable à la régénération de *A. africana* et *D. microcarpum* à cause de l'humidité qu'elle entretient (DAY *et al.*, 1986), constitue souvent une barrière à l'émergence des tiges grêles des plantules de *I. doka*.

Mais c'est chez *T. avicennioides* que l'influence de la litière sur la germination *in situ* paraît plus perceptible. Il ne s'agit pas d'un simple étouffement des axes caulenaires, mais d'une inhibition apparente de la germination (BATIONO, 1996). L'inhibition de la germination par la litière a été particulièrement étudiée (VAQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA 1990 et 1992 ; VAQUEZ-YANES *et al.*, 1992 ; VAQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA, 1993a et 1993b). L'enfouissement inhibe la germination de nombreuses espèces pionnières à photosensibilité positive (VAQUEZ-YANES et OROZCO-SEGOVIA, 1990 ; JOSE., 1994). Cela est lié à une modification de la qualité de la lumière transmise par la litière ou à l'insuffisance de la luminosité (DAVID, 1994). La litière peut également pendant sa décomposition, produire des substances chimiques qui inhibent la germination (CAMPBELL *et al.*, 1989).

Mais de toutes les causes explicatives de la faible installation de *T. avicennioides* sous végétation, celles liées au tempérament des plantules et à la concurrence herbacées nous semblent plus probables. La dynamique des populations de *T. avicennioides* suggère en effet une certaine héliophilie tout au long du cycle de développement des individus. L'espèce est caractérisée par une faible installation sous ombrage et dans les zones à strate herbacée dense. Ses sites privilégiés sont les jeunes jachères et certaines vieilles jachères ouvertes caractérisées par un blocage dans la succession ou surpâturées. THIOMBIANO (1996) a également constaté dans l'Est du Burkina Faso que *T. avicennioides* se développait dans les zones où le taux de couverture végétale est inférieur à 30 %.

Le pâturage et les feux précoces en éliminant la strate herbacée concurrente favorisent l'installation des espèces ligneuses (RIVARD et WOODARD, 1989, READER, 1991 ; HOW, 1990 ; HOBBS et ATKINS, 1991) non appétées et résistantes au feu, comme *T. avicennioides*. La tendance héliophile se confirme par le fait que sur les parcelles, les populations évoluent par cohorte et celles qui ont le plus accès à la lumière s'imposent. Une faible densité de la strate arborée accroît la lumière au sol et favorise une bonne installation des plantules. Par contre la présence d'arbres à feuillage

dense comme *Vitellaria paradoxa*, interceptent la lumière qui devrait favoriser la germination. La faible croissance aérienne et souterraine de *T. avicennioides* prédispose les plantules à la concurrence herbacées.

Les pratiques culturales n'épargnent pas les semenciers de *T. avicennioides* sur les parcelles en culture. De plus la coque ligneuse des fruits, facilement décomposable dans les conditions naturelles, ne favorise pas la formation d'un potentiel séminal édaphique persistant. La régénération après la période de culture est donc assurée par un potentiel adventif ; c'est-à-dire par des graines provenant des semenciers de la forêt avoisinante (MITJA et HLADIK, 1989). La réussite de la régénération naturelle de l'espèce sur la parcelle abandonnée dépend ainsi de la proximité des semenciers, du dynamisme des agents disséminateurs et de sa précocité d'installation avant le démarrage des espèces concurrentes.

L'arrivée précoce des graines en nombre suffisant sur les parcelles dès leur abandon, permet à l'espèce d'occuper le maximum de sites germinatifs et d'aboutir grâce à sa sociabilité, à une formation monospécifique. *T. avicennioides* fait ainsi partie des espèces ligneuses pionnières dont la persistance est liée, non pas systématiquement à l'âge de la jachère, mais à la rapidité du changement des conditions du milieu qui conditionnent la vitesse d'installation des espèces concurrentes. En cela, les formations monospécifiques à forte densité, assurent leur persistance en laissant peu de possibilité à l'installation d'autres espèces végétales concurrentes. Les facteurs de blocage de la succession aboutissent également au même résultat (DEBRA et WILLIAM, 1994). C'est ainsi que l'on assiste toujours à une forte installation des plantules de *T. avicennioides* sur des parcelles âgées de 35 à 40 ans alors qu'elle amorce sa régression sur d'autres âgées seulement de 10 à 15 ans.

Dans cette analyse des conditions favorables à la germination et au développement des plantules *in situ*, le rôle d'un rongeur fouisseur (*Tatera hopkinsoni*) dans la régénération de *D. microcarpum* revêt une importance qui mérite qu'on s'y attarde.

4.3.1.1 Rôle de *Tatera hopkinsoni* dans la régénération de *D. microcarpum*

Plusieurs facteurs se conjuguent pour expliquer le développement préférentiel de *D. microcarpum* sur les microbuttes édifiées par *T. hopkinsoni*. Il y a d'abord la capacité de transport et d'enfouissement des graines par ces rongeurs (DJIMAS, 1983 ;

GAUTUN, 1985 ; 1996). Le mode de consommation du fruit par *Tatera hopkinsoni* qui s'intéresse préférentiellement à la pulpe, n'est pas destructeur de l'embryon. De plus, *Tatera hopkinsoni* creuse des galeries superficielles (GAUTUN *et al.*, 1986). La graine légèrement enfouie s'apparente donc à un semis direct. L'émergence de la tige dans ces conditions n'est pas obstruée par le sol au-dessus de la semence. Il y a ensuite l'amélioration des propriétés physiques des sols des microbuttes qui sont les lits des semences.

4.3.1.1.1 Amélioration des propriétés physiques du sol par *Tatera hopkinsoni*

Deux obstacles majeurs compromettent la régénération ligneuse sur les sols gravillonnaires. Il s'agit de la forte résistance à la pénétration qui entrave le développement racinaire et la sécheresse édaphique qui accentue la mortalité des plantules en saison sèche (BATIONO, 1996). Sur les microbuttes, le travail du sol par le rongeur réduit considérablement la résistance à la pénétration et améliore le bilan hydrique. Le rayon moyen poral, la porosité totale, les débits d'infiltration et la conductivité hydraulique des sols des microbuttes sont dans la majorité des cas supérieurs à ceux des sols environnants (témoin).

Le rayon poral moyen est dans tous les cas, supérieur à 50 μm . Il s'agit de macropores d'origine essentiellement biologique. Sur le sol hors microbutte, toute la gamme de porosité participe convenablement au processus d'infiltration. C'est là qu'on enregistre le rapport q_{10} / q_{60} le plus faible. Ce rapport plus élevé sur les microbuttes indique que c'est la gamme porale 0,5-3 mm qui assure l'essentiel de l'infiltration. Le rayon poral est de même ordre de grandeur sur les microbuttes anciennes et moyennement anciennes alors que la porosité fonctionnelle sur les microbuttes moyennement anciennes est deux fois inférieure à celle des microbuttes anciennes. Cela indique un nombre de pores plus faible sur les microbuttes moyennement anciennes.

La meilleure infiltration a été observée sur les microbuttes récentes. L'état des microbuttes récentes est cependant éphémère et son efficacité n'est effective que pendant les premières pluies. Il évolue ensuite très rapidement vers un deuxième état de surface caractérisé par la formation d'une croûte structurale qui limite l'infiltration (CASENAVE et VALENTIN, 1989). Le passage de l'état 1 à l'état 2 est d'autant plus rapide que le sol est riche en argile. CASENAVE et VALENTIN (1989) ont montré que

sur un sol argileux, 17 mn d'une pluie de 60 mm / h suffisaient à transformer l'état 1 à l'état 2. Toutefois sur les sols gravillonnaires, les effets de la croûte sont progressivement atténués par le tri granulométrique qui favorise la couverture de la surface de la butte par une couche de graviers qui interceptent les gouttes de pluies et limite le ruissellement. Sur ces sols généralement accidentés, les microbuttes peuvent constituer des micro-diguettes anti-érosives qui favorisent l'accumulation et l'infiltration des eaux en amont.

Tatera hopkinsoni apparaît ainsi comme un agent facilitateur de l'installation de *D. microcarpum* sur ces sols ordinairement peu favorables à sa régénération séminale. Ces observations satisfont VAN ANDEL *et al.* (1993) pour qui la conception du modèle de « facilitation » ne doit pas se ramener uniquement à l'interaction plante-plante comme semblent le concevoir CONNELL et SLATYER (1977). VAN ANDEL *et al.* (1993) notent en effet qu'au cours de la succession, la facilitation de l'installation d'une espèce végétale peut directement résulter de l'interaction plante-plante mais aussi indirectement de l'interaction entre les plantes et d'autres facteurs biotiques ou abiotiques.

4.3.1.1.2 Chronologie dans l'installation de *T. hopkinsoni* et de *D.*

microcarpum

Il est difficile d'établir une antériorité entre la présence de *T. hopkinsoni* et *D. microcarpum* sur une microbutte. *T. hopkinsoni* se nourrit à la fois de graines et de rhizomes (GAUTUN, 1984). Sa présence peut être postérieure à l'installation de *D. microcarpum*, attiré par le pivot tubérisé riche en eau et en amidon des plantules (BATIONO, 1996). De plus *T. hopkinsoni* est un rongeur qui, généralement, ne transporte pas les semences sur de longues distances (GAUTUN, com. pers.). Des constatations similaires ont été également faites par CARLOS et BAIDER (1997). La distance est certainement encore plus faible dans le cas de *D. microcarpum* dont le fruit est relativement gros. L'instinct de l'animal serait donc de construire son habitat à proximité des semenciers déjà existants. Cependant l'association de *D. microcarpum* aux buttes construites par *T. hopkinsoni* peut être initiée par les graines transportées et disséminées sur les buttes ou à proximité par le rongeur. Ce qui est certain c'est que l'activité de *T. hopkinsoni* favorise le drageonnement de *D. microcarpum*.

Comme nous venons de le voir, la réussite de la régénération séminale est sous la dépendance de plusieurs facteurs et sujette à d'énormes pertes. La capacité de multiplication végétative est un atout essentiel qui permet aux espèces végétales de diversifier leurs sites d'installation et surtout d'assurer leur régénération sur des stations où la régénération séminale serait compromise.

4.4 Rôle de la multiplication végétative dans la régénération naturelle

La multiplication végétative a certes, l'inconvénient d'aboutir à des individus génétiquement identiques (MARGARA, 1984) et sensibles aux même maladies. Mais elle présente le grand avantage, dans les conditions naturelles où les phénomènes de concurrence sont souvent rudes, d'engendrer des individus plus vigoureux que les semis (OUEDRAOGO, 1993). Les individus issus de la multiplication végétative bénéficient en effet directement des nutriments élaborés par la plante-mère et d'un système racinaire déjà développé.

Un facteur important de la multiplication végétative est l'intensité de la dominance apicale ; c'est-à-dire de l'inhibition de croissance exercée par le bourgeon terminal sur les bourgeons préadaptatifs (MARGARA, 1984). Toutes les espèces étudiées, sauf *A. africana* chez laquelle nous n'avons pas nettement observé des formes de multiplication végétative, présentent un bon pouvoir de rejet de souche. Dans le cas des arbres, l'apparition des rejets à la base est favorisée par l'éloignement des bourgeons terminaux. Toutefois les bourgeons peuvent échapper à la dominance apicale, lorsqu'ils prennent naissance sur des organes âgés en voie de dégérescence (MARGARA, op. cit.). C'est le cas particulier de *I. doka* dont le drageonnement se manifeste pendant la phase de dégénérescence de l'arbre.

De toutes les espèces étudiées, l'importance de la multiplication végétative de *D. microcarpum* mérite qu'on s'y attarde. De plus, elle est de loin l'espèce la plus exploitée dans la zone.

4.4.1 Place de la multiplication végétative dans la régénération naturelle de *D.*

microcarpum.

Comme nous l'avons déjà signalé, l'appareil souterrain est l'organe pérennant des premiers stades de développement de l'espèce. La capacité de rejet par souche est donc le principal déterminant de sa régénération.

Le nombre moyen de 2 à 5 drageons / souche dans un rayon de 1m autour de la souche, révélé par les essais de coupe, traduit le fort pouvoir de drageonnement de l'espèce. Les bosquets fréquemment observés sur les parcelles et qui forgent une distribution agrégative de la population résultent généralement de l'intensité du drageonnement local. De même, le drageonnement permet à l'espèce de se développer sur des sols marginaux comme les sols gravillonnaires squelettiques (lithosols) où la régénération séminale est défectueuse.

Le taux de survie de 98,60 % des souches trois années après la coupe, et la forte densité des cépées révèlent une bonne adaptation de l'espèce à l'exploitation forestière. La prédominance des rejets basaux (proventifs) suggère cependant des remarques sur les techniques d'exploitation forestière mises en place. Il est en effet systématiquement recommandé aux bûcherons une hauteur de coupe théorique de 10 à 15 cm et en pente pour toutes les espèces. Cela faciliterait le rejet et éviterait la stagnation de l'eau sur la section qui entraînerait des pourritures préjudiciables à la vie de la souche. Mais après la coupe, la partie de la souche au-dessus de la surface du sol se dessèche et se décompose à plus ou moins brève échéance. Le comportement de la souche ainsi décrit amplifie les problèmes dont la résolution a pourtant guidé la mise en place des techniques de coupe. Cela s'explique par le fait que :

- la souche une fois sèche, devient un combustible qui entretient et attise le feu. Ce qui rend l'action du feu plus violente sur les rejets et les organes souterrains ;
- la souche en décomposition stocke plus d'eau qui amplifie les phénomènes de pourriture qu'on craignait.

Il apparaît donc que dans le cas de *D. microcarpum*, les grandes hauteurs de coupe sont préjudiciables non seulement à la vie de la souche mais constituent également un volume de bois perdu. Ce, d'autant plus que la hauteur de coupe n'influe pas significativement sur la survie et le nombre de rejets de la souche. Les volumes

individuels perdus rapportés à l'échelle de la parcelle annuelle de coupe qui atteint généralement 200 ha / groupement villageois sont considérables.

En prenant notre parcelle (2,5 ha) de coupe expérimentale comme référence et, en considérant :

- une hauteur moyenne (H) de coupe de 12,5 cm (c'est en supposant que les bûcherons respectent les normes théoriques proposées) ;
- un diamètre moyen basal (D) de 15 cm ;
- et en supposant une forme cylindrique de la souche, nous pouvons calculer une valeur indicative du volume de bois laissé sur la parcelle villageoise de coupe.

Volume (V_s) d'une souche ; $V_s = (D/2)^2 \pi H$;

Volume (V_r) qui serait resté sur la parcelle de référence (360 individus ont été coupés sur 2,5 ha) ; $V_r = V_s \times 360 \times 2,5$ ha ;

Volume (V_v) qui serait resté sur une parcelle villageoise de coupe (la parcelle villageoise a en moyenne 200 ha) ; $V_v = (V_r/2,5) \times 200$.

$V_v = [(0,15/2)^2 \times 3,14 \times 0,125 \times 360 \times 200]/2,5 = 63,58 \text{ m}^3$, soit une perte de 115 079,8 fCFA (63,58 x 1810 f).

Ces chiffres bien que réducteurs de la réalité, révèlent l'inadéquation de la systématisation des techniques de coupe sans tenir compte de la biologie des espèces, notamment de leur mode de multiplication végétative.

La capacité de développement de rejets proventifs revêt une importance considérable en sylviculture. Contrairement aux rejets adventifs qui apparaissent le long du tronc, les rejets basaux sont peu vulnérables aux vents. Ils épuisent moins la souche car le fait qu'ils soient directement insérés dans le sol leur permet de développer un système racinaire pour pallier la sénescence et la dégénérescence du système racinaire préexistant. Cela assure un rajeunissement de la souche, accroît les capacités d'affranchissement des rejets et, d'exploration et d'absorption racinaire. Les rejets insérés directement sur la souche au-dessus de la surface du sol ne bénéficient pas de ces alternatives. De plus, leur état sanitaire est fortement lié à celui de la souche sur laquelle ils sont insérés.

Le développement des rejets basaux à partir de bourgeons localisés sur le périmètre du plateau de la souche, suggère que leur nombre soit plus fonction du diamètre du plateau que de celui de la base du tronc. Car plus le périmètre est grand plus le nombre de sites potentiels d'insertion des rejets est élevé.

La hauteur des rejets, qui avoisine en moyenne 1,50 m après 3 à 5 mois de croissance, invite à nuancer certains écrits (BHATNAGAR *et al.*, 1993) généralisateurs selon lesquels, les espèces autochtones ont une croissance lente. Le problème dans le cas de *D. microcarpum* réside plutôt dans la pérennisation des rejets. La biologie de la multiplication végétative de *D. microcarpum* est caractérisée en effet par l'abscission naturelle en début de saison sèche de la plupart des rejets dont le diamètre basal est inférieur à 3 cm.

Les causes de l'abscission sont mal connues. Mais le fait qu'elle survienne en début de saison sèche autorise à penser qu'il s'agit d'une stratégie d'adaptation à la sécheresse ou d'économie de réserves. Surtout que l'abscission intéresse principalement les organes jeunes. Les zones d'abscission se situent en effet à deux niveaux : au niveau du collet (cas des cépées) et au départ des jeunes rameaux. La chute des jeunes tiges serait alors, comme celle des feuilles en saison sèche, une stratégie qui consiste à réduire au maximum la surface transpirante de la plante pendant la contrainte hydrique. Mais selon ALEXANDRE (1992), les zones d'abscission sont bien programmées. L'abscission aurait alors une origine génétique. Cette hypothèse est accréditée par la disposition régulière des zones d'abscission à la base des rejets. L'abscission annuelle de la partie aérienne des plantules est une stratégie qui permet à l'espèce de constituer une banque de semis, appelée « potentiel végétatif » (ALEXANDRE, 1989) par comparaison au potentiel séminal édaphique.

4.5 Croissance et morphologie fonctionnelle des plantules en rhizotrons

Les plantules de toutes les espèces étudiées présentent une croissance rythmique de l'axe caulinaire principal. Nos résultats corroborent ceux de PARMENTIER *et al.* (1991) selon lesquelles l'ontogenèse de l'architecture racinaire traduit une apparition successive de caractères morphogénétiques et une influence des facteurs exogènes tels que les conditions édaphiques.

4.5.1 Croissance de la tige principale des plantules

T. avicennioides a la croissance la plus lente. Mais cette faible croissance est cependant compensée par la précocité d'installation de l'espèce qui lui permet de bénéficier de l'avantage du « premier occupant » (DEVINEAU *et al.*, 1984). De même, la forte sociabilité de l'espèce est un atout qui favorise la formation d'une population dense qui élimine la strate herbacée concurrente (DEVINEAU, *op. cit.*).

L'inhibition de la croissance après une période de croissance continue chez les plantules de *I. doka*, *A. africana* et *D. microcarpum*, est une caractéristique des espèces ligneuses à potentiel floristique végétatif où la forme biologique d'attente de l'espèce est la plantule. On remarquera d'ailleurs que ces trois espèces produisent de grosses graines à cotylédons charnus et à durée de vie courte dans la nature. L'arrêt de croissance pourrait donc être la conséquence d'un épuisement des réserves cotylédonnaires ou de l'inhibition stratégique de l'activité du méristème apical : l'arrêt de croissance de la partie aérienne permet une recharge beaucoup plus efficace des réserves souterraines (CORBINEAUT, 1985). La destruction précoce des cotylédons peut donc constituer une contrainte majeure à la survie et à la croissance des plantules (GAMPINE et BOUSSIM, 1995).

4.5.1.1 Détermisme de la croissance rythmique de la tige principale des plantules

La croissance rythmique est un phénomène très fréquent chez les arbres, particulièrement tropicaux (PARMENTIER *et al.*, 1991). L'une des applications concrètes de ce caractère est le fonctionnement rythmique du cambium qui permet dans certaines conditions de dater les arbres à partir des cernes produits. Si la croissance rythmique chez les espèces ligneuses ne fait plus l'objet d'un doute, les principaux déterminismes quant à eux restent encore mal élucidés. La bibliographie sur la croissance rythmique est peu abondante et basée sur plusieurs hypothèses qui peuvent se résumer aux questions suivantes : la croissance rythmique des ligneux trouve-t-elle son origine dans le fonctionnement du méristème apical de la tige ? Dans l'intervention des feuilles ? Dans l'activité du système racinaire ? Ou dans le jeu des corrélations entre organes ? De même, l'hypothèse d'une participation des facteurs exogènes est-elle envisageable ? Ou s'agit-il d'une action exclusivement endogène ?

Les arbres étant des êtres vivants, il n'est pas impossible qu'à un moment donné leur fonctionnement soit fortement influencé ou déterminé par les facteurs de l'environnement (MNACHERE et MILLET, 1979 ; NG, 1979 ; URBANSKA-WORYTKIEWICZ et SCHWANK, 1979). Mais c'est l'origine endogène qui a été beaucoup documentée.

MILLET *et al.* (1991) montrent sur le mandarinier que l'allongement rythmique des entre-nœuds est une conséquence du fonctionnement rythmique du méristème apical. L'alternance des phases de formation et de débourrement du bourgeon terminal, lorsqu'elle est régulière, peut en effet induire une croissance rythmique de la tige. Les phases de repos temporaire ou de faible croissance désigneraient alors le temps nécessaire à la formation du bourgeon. Les vagues de croissance seraient-elles, liées au débourrement du bourgeon qui se manifeste par l'épanouissement des feuilles et la formation successive des entre-nœuds. Il se pose alors la question du rôle des feuilles, organes assimilateurs et des racines, organes d'approvisionnement de la plante en substances hydriques et minérales.

L'importance des feuilles a été mise en évidence par FOURNIOUX et BESSIS (1979), MIALOUNDAMA (1991) et KENGUE (1996) qui ont constaté respectivement chez *Vitis vinifera*, *Gnetum africanum* et *Dacryodes edulis* que l'ablation régulière des feuilles au fur et à mesure de leur apparition éliminait le caractère rythmique de la croissance et favorisait une croissance continue de la tige principale. Ces observations plaident en faveur de l'hypothèse d'une synthèse par les jeunes feuilles d'inhibiteurs qui agirait sur le fonctionnement du méristème apical. Mais pour FOURNIOUX et BESSIS (1979) et KENGUE (1996), l'entrée en repos du méristème apical est liée au fait que les jeunes feuilles en croissance détourneraient à leur profit l'essentiel de l'alimentation hydrique et minérale de la plante. La croissance rythmique aurait alors une origine trophique.

Cela met en évidence le rôle du système racinaire dans le fonctionnement rythmique des axes caulinaires (MIALOUNDAMA, 1991 ; PARMENTIER *et al.*, 1991). PARMENTIER *et al.* (1991) constatent par exemple que l'avortement répété du pivot inhibe la croissance rythmique de la tige principale du chêne pédonculé. Il note, toujours chez la même espèce, une modification de la rythmicité de la croissance en fonction de la composition chimique du milieu de culture. Il est raisonnable de penser en effet que toute nouvelle poussée racinaire augmente le potentiel d'absorption de la

plante, donc à terme la surface foliaire dont le rôle dans la croissance rythmique des axes caulinaires a été bien établi.

4.5.2 Le système racinaire : organe de réserves

La tubérisation des pivots traduit une accumulation de réserves (MARGARA, 1984 ; MIQUEL, 1987 ; BORY et CLAIR-MACZULATYS, 1991). L'accumulation des réserves est plus précoce chez *T. avicennioides* et *P. thonningii* dont la partie tubérisée est longue et la forme conique du pivot apparaît nettement 4 à 5 semaines après la germination. Cela est peut-être le reflet de leur statut d'espèces pionnières. Car le plus souvent les espèces pionnières possèdent un système souterrain qui représente la zone principale d'accumulation de réserves (BORY et CLAIR-MACZULATYS, 1991). Mais l'accumulation de réserves souterraines est une stratégie d'adaptation de nombreuses espèces sahéliennes. La nature des réserves est mal connue. Mais ALEXANDRE (1992) pense que celles de *D. microcarpum* sont amylicées. CERCEAU-LARRIVAL (1979), BORY et CLAIR-MACZULATYS (1991) notent qu'en générale les réserves des racines orthotropes sont constituées d'amidon.

4.5.3 Morphologie des plantules et adaptation aux conditions du milieu.

La morphologie des plantules est un des principaux éléments qui déterminent la survie, le développement et la sylviculture dans les conditions d'une station donnée.

4.5.3.1 Adaptation au feu, au broutage et aux coupes répétées

Dans la savane le feu et le pâturage sont parmi les principaux facteurs de la dynamique de la végétation (MENAUT *et al.*, 1990 ; ELISABETH *et al.*, 1992 ; ROGER, 1992 ; NE'EMAN *et al.*, 1992 ; SINGH, 1993). Cependant MENAUT *et al.* (1990) émettent l'hypothèse que les contraintes tels que les feux n'auraient d'influence que sur des paramètres tels que la taille et la densité des individus mais n'affecteraient pas la nature de la structure (type de distribution). Ce point de vue ne semble pas être partagé par NE'EMAN *et al.* (1992) qui notent que le feu ne modifie pas de façon importante le modèle de distribution spatiale de la végétation que si elle est dominée par les espèces résistantes aux feux. C'est le cas de *I. doka*, *D. microcarpum*, *T. avicennioides* et *P. thonningii*. A partir d'un certain stade de développement ces espèces rejettent abondamment après le passage du feu.

La capacité de rejet de souche, et d'une manière générale, de survie des espèces au traumatisme de la partie aérienne dépend à la fois de facteurs exogènes et endogènes. Parmi les facteurs exogènes, on peut citer entre autres l'intensité, la fréquence et la période de l'événement traumatisant (LLORET et LOPEZ-SORIA, 1993) et les conditions physiques du milieu.

Le feu précoce en fin octobre-début novembre est moins nocif. Il survient à une période où l'intensité du feu est moins violente (la végétation est moins sèche) et la contrainte hydrique moins sévère. Selon les travaux de GRANIER et CABANIS (1976) rapportés par OUEDRAOGO (1997), les repousses après le feu sont dues au choc thermique qui entraînerait une mobilisation des substances de réserves (nitrates) accumulées dans les racines et à l'eau disponible dans la plante. Pour MONNIER (1979) ces reprises sont favorisées par les cendres incorporées au sol, qui stimuleraient les divisions cellulaires et l'activité du système racinaire. Ces cendres ont également des effets, encore mal élucidés, sur la germination *in situ* des semences (RIVARD et WOODARD, 1989).

Mais ce sont les facteurs intrinsèques de la plante qui ont été le plus documentés. Le stade de développement atteint au moment du traumatisme joue un rôle important. C'est ainsi qu'avant un certain stade de développement, les agressions traumatiques peuvent être fatales aux plantules. C'est le cas chez *A. africana* dont les plantules supportent mal le feu ni et le pâturage.

Les facteurs de la résistance différentielle des premiers stades de la régénération des espèces végétales aux traumatismes de la partie aérienne sont variés. La bonne résistance de *Acacia xanthophlea* au feu serait par exemple liée à une sélection de « génotypes tolérants » (PELLEW, 1984 cité par MAPONGMETSEM *et al.*, 1999). Cependant les arguments les plus sérieux sur l'adaptation des plantules aux traumatismes tels que le feu et le pâturage sont ceux qui ont pris en compte la morphologie fonctionnelle des plantules.

JACKSON (1974) a été parmi les premiers à lier la résistance au feu de certaines espèces ligneuses telles que le karité (*Vitellaria paradoxa*) à leur type de germination cryptogée qui enfouit le collet dans le sol par le prolongement des pétioles cotylédonaire. Des résultats similaires ont été ensuite obtenus par d'autres auteurs (MIQUEL, 1987 ; BURROWS *et al.*, 1992, BATIONO, 1994) sur d'autres espèces ligneuses. Tous ces auteurs admettent l'existence de bourgeons cotylédonaire situés

dans la zone du collet qui, du fait qu'ils sont enfouis dans le sol avec le collet échappent aux agressions et permettent à la plante de repousser rapidement ou de survivre lorsque la partie aérienne est détruite. *D. microcarpum*, *T. avicennioides*, *P. thonningii* et *I. doka* en sont des exemples. L'absence de cette prédisposition chez *A. africana* explique en partie la vulnérabilité des plantules au feu et au pâturage. La faible résistance de *A. africana* au feu a été également signalée par PONCE de LEON (1982) qui constate dans une savane ivoirienne que sa régénération ne s'installe véritablement qu'après 11 ans de protection contre le feu.

MOLINAS et VERDAGUER (1992) ont pu décrire chez *Quercus suber* le processus de développement des bourgeons cotylédonaire, principaux responsables de la capacité de formation des rejets proventifs sur les souches. Selon cet auteur, la mise en place de ces bourgeons débute dès la germination. Ils sont localisés dans la zone de transition tige-racine (dans la zone du collet). Ces bourgeons ont la particularité d'être riches en substances de réserve. Dans le cas de *D. microcarpum*, les bourgeons cotylédonaire forment à terme un anneau autour du collet. Ce qui explique une insertion circulaire des rejets sur la souche.

Mais l'existence de bourgeons cotylédonaire bien que déterminante, ne peut à elle seule expliquer la résistance des espèces végétales à la destruction répétée de la partie aérienne. La disponibilité des substances de réserves dans les bourgeons cotylédonaire et dans les organes souterrains est essentielle. La tubérisation du pivot traduit l'accumulation de réserves (MARGARA, 1984). Celles-ci permettent aux plantules de *P. thonningii*, *T. avicennioides*, *I. doka* et de *D. microcarpum* de survivre, de repousser et de croître ensuite en saison sèche. Il a été d'ailleurs établi chez de nombreuses espèces ligneuses que la base du tronc, zone d'insertion des rejets, est préférentiellement une zone de localisation de réserves métabolisables (BORY et CLAIR-MACZULATYS, 1991).

4.5.3.2 Importance de la vitesse d'enracinement des plantules

Pour toutes les plantules des espèces étudiées sauf *A. africana*, la tige n'amorce son émergence qu'après une profondeur d'enracinement du pivot supérieure ou égale à 10 cm. Des observations analogues ont été également faites par OUEDRAOGO (1994) sur les plantules de *Faidherbia Albida*. Selon certains auteurs, la capacité des plantules à développer rapidement leur système racinaire pivotant dans les premiers stades de

développement est une stratégie d'adaptation à la sécheresse édaphique (MISRA, 1954 ; LIEFFERS et ROTHWELL, 1986 ; SMUCKER et AIKEN., 1992 ; OUEDRAOGO, 1993 ; PETER *et al.*, 1999) et à la concurrence interspécifique (BACILIERI, 1993). Selon HUANG et FRY (1998) et WU et COSGROVE (2000), le développement pivotant des plantules peut être induit par l'installation de la sécheresse édaphique. Cette faculté permettrait à la plantule de mieux supporter la sécheresse en exploitant précocement les couches profondes plus humides.

Pour d'autres comme REYNOLDS et D'ANTONIO (1996) et FRANSEN *et al.* (1999), l'importance du développement racinaire est corrélée à la richesse du milieu notamment en azote et en phosphore. Cependant FITTER *et al.* (1998) notent que l'enrichissement du milieu en azote et en phosphore peut influencer la densité racinaire mais ne modifie pas la topologie racinaire. Ainsi READER *et al.* (1992) notent-ils que la composante génétique spécifique à chaque espèce est aussi déterminante dans la morphologie racinaire des plantules. Dans une étude comparative de la profondeur d'enracinement du pivot de 42 espèces ligneuses soumises à différents niveaux de contrainte hydrique, ils constatent en effet que la croissance du pivot de 7 espèces augmente significativement avec la contrainte hydrique ; celle de 5 espèces diminue avec la sécheresse édaphique, alors le reste (30 espèces) est insensible aux niveaux de contraintes hydriques appliquées. Mais dans les zones sahéliennes marquées par une longue saison sèche, l'enracinement précoce des plantules est sans doute un facteur d'adaptation.

D. microcarpum et *I. doka* présentent les plus forts potentiels de croissance racinaire pivotante, *P. thonningii* occupe une position intermédiaire alors que *T. avicennioides* manifeste la plus faible croissance. Il est logique de penser que dans les mêmes conditions édaphiques, pendant l'installation de la sécheresse édaphique, l'accessibilité des plantules aux couches plus humides s'établit dans le même ordre.

Pendant les cinq premières semaines de développement, le ratio accroissement du pivot / accroissement de la tige principale est toujours supérieur à 1. Ce qui confirme la tendance déjà évoquée par OKALI et DODOO (1973) et OUEDRAOGO (1993), de nombreuses espèces ligneuses des zones arides et semi-arides à privilégier la croissance racinaire au détriment de celle de la partie aérienne dans les premiers stades de développement.

La diminution marquée du potentiel de croissance pivotante chez *T. avicennioides* et chez *A. africana* sur le sol argilo-sableux est due à la compacité du sol, elle-même liée à la richesse en argile compacte à l'état sec. La compacité du sol quelle que soit son origine, induit des différences de croissance et de morphologie du système racinaire (CALLOT *et al.*, 1982 ; TARDIEU, 1990 ; 1990 ; LIANG *et al.*, 1999). Elle oppose une résistance mécanique à la pénétration des racines. Les signes apparents d'un tel phénomène sont l'émission de pivots surnuméraires et l'hypertrophie des apex des racines liée à l'augmentation du volume des cellules apicales comprimées (TARDIEU, 1990). Ces modifications physiologiques sont observables sur les plantules de *T. avicennioides* en rhizotron. Sur le sol compact, la diffusion de l'oxygène, élément essentiel de la respiration racinaire (DUCHAUFOR, 1991), ainsi que la dynamique de l'eau sont réduites. Cela affecte l'élongation racinaire. L'enracinement superficiel qui en résulte accentue la sécheresse édaphique et la concurrence des herbacées.

La forte sensibilité de l'enracinement profond aux conditions édaphiques des plantules de *T. avicennioides* pourrait expliquer en partie la localisation de sa régénération (DEBRA et WILLIAM, 1994). Contrairement à cette espèce, la faiblesse de l'enracinement pivotant de *A. africana* est compensée par le développement précoce et dense du système racinaire latéral qui lui permet de prospecter un volume important de sol (ALBRECHT et CLAASSEN, 1997 ; RABESANDRATANA, 1999). Le déficit hydrique stimulerait le développement des racines fines (LEUSCHMER *et al.*, 2001) afin d'augmenter la capacité d'absorption racinaire (VUUREN VAN *et al.*, 1996).

Le développement trop superficiel des racines a cependant l'inconvénient de rendre les plantules particulièrement sensibles à la sécheresse et aux feux (MISRA, 1954). Il faut noter également le fait que les systèmes racinaires denses requièrent d'importantes quantités de carbone pour la production et le maintien des tissus (SMUCKER et AIKEN, 1992). Ce qui suggère la nécessité pour le développement des plantules de *A. africana*, d'un sol relativement fertile ayant un bilan hydrique favorable. L'élagage précoce des racines secondaires en saison sèche en milieu naturel semble traduire ces contraintes (FORDE et LORENZO, 2001). Mais c'est dans les conditions naturelles, sur les individus adultes, que l'influence des conditions édaphiques est très remarquable. C'est là également que l'on peut observer toute la complexité des systèmes racinaires.

4.6 Développement racinaire *in situ*

L'étude des structures racinaires en rhizotrons couplée aux observations en milieu réel sur des individus de différents âges a mis en évidence les différentes étapes successives du développement racinaire. De même, la comparaison de la morphologie racinaire d'une même espèce sur plusieurs sites pédologiquement différents a permis de distinguer les caractères spécifiques à l'espèce de ceux inhérents au milieu édaphique. Ces observations confirment celles de nombreux auteurs (COUTTS et NICOLL, 1991 ; FENSHMAM et KIRPATRICK, 1992 ; SMUCKER et AIKEN, 1992 ; FITTER *et al.*, 1998) selon lesquelles, la morphologie racinaire des ligneux est sous la dépendance de facteurs endogènes liés à la génétique de l'espèce et aux facteurs exogènes dus au substrat sur lequel ils se développent.

Le système racinaire de toutes les espèces étudiées est mixte, à la fois pivotant et traçant. Cette morphologie mixte vise à satisfaire deux exigences indispensables à la vie de la plante : assurer d'une part l'ancrage de la plante (STOKES *et al.*, 1996) et d'autre l'approvisionnement en quantités nécessaires en substances minérales et en ressources hydriques (ENNOS et FITTIER, 1992 ; LYNCH, 1995). L'extension des racines latérales permet en effet à la plante d'explorer suffisamment les horizons superficiels du sol plus riches en nutriments (MARTIN et KELLMAN, 1990 ; COUTTS et NICOLL, 1991). Le développement préférentiel du système racinaire latéral dans les trente premiers centimètres du sol et les apparitions spécifiques chez *P. thonningii*, des ramifications fines distales, sont une adaptation à cette exigence (BECKER et CASTILLO, 1990 ; SKENE, 2000 ; NEUMANN *et al.*, 2000 ; ROBINSON, 2001). L'initiation des racines secondaires sur la partie supérieure tubérisée du pivot a été également observée chez plusieurs ligneux (ATGER, 1991). Elle y est favorisée par la présence d'importantes quantités de réserves, nécessaires à la formation des ébauches racinaires (MARGARA, 1984). De même, l'enracinement profond assure l'alimentation en eau, surtout en saison sèche, en exploitant les horizons profonds plus humides (FENSHMAM et KIPATRICK, 1992 ; OUEDRAOGO, 1993).

Le cheminement sinueux et les étranglements le long des pivots dans les horizons inférieurs, traduisent à la fois la recherche des zones de faible résistance et une contrainte à l'accroissement du diamètre. Dans ces horizons argileux dont la résistance à la pénétration augmente progressivement avec la baisse du taux d'humidité, les biopores

créés par la faune édaphique telle que les vers de terre et les termites, jouent un rôle essentiel. Ils constituent des voies privilégiées d'enracinement et de drainage vertical des eaux (SMUCKER et AIKEN, 1992 ; LOGSDON et LINDEN, 1992 ; CASENAVE et VALENTIN, 1989).

Ce phénomène est particulièrement observable chez *T. avicennioides* sur les sols profonds, où il apparaît souvent des pivots surnuméraires et des ramifications distales qui s'engouffrent dans les biopores. L'apparition de pivots surnuméraires est donc ici engendrée par l'hétérogénéité de la compacité de l'horizon, comme nous l'avons également observé dans une étude antérieure sur *Guiera senegalensis* (BATIONO, 1994). Cependant ATGER (1991) observe chez *Laetia procera*, l'apparition de pivots surnuméraires avec le traumatisme répété de la partie aérienne. RAIMBAULT (1991) constate chez le pommier (*Malus pumila*) l'apparition de pivots surnuméraires suite à une croissance vigoureuse et prélude à l'installation définitive de l'arbre. De nombreuses observations sur plusieurs espèces ligneuses ont permis au même auteur d'émettre d'autres hypothèses selon lesquelles des pivots surnuméraires pourraient se développer après la disparition des corrélations liées à l'éloignement ou aux divisions successives des apex racinaires.

Tout comme le pivot, l'ultime configuration du système racinaire latéral est largement déterminée par les conditions environnementales telles que les facteurs édaphiques. La recherche des lignes de moindre résistance mécanique par les racines latérales est systématique chez *T. avicennioides* et *D. microcarpum*. Cela se traduit par un serpentement très marqué des racines dans les horizons. Les horizons supérieurs dans lesquels se développe l'essentiel des racines secondaires ont généralement en moyenne une résistance à la pénétration inférieure à 7 kgf/cm².

Le mode de développement du système racinaire secondaire de *D. microcarpum* suggère, en plus de la recherche des zones de moindre résistance, l'exigence d'un certain niveau de fertilité du sol. Ce qui explique la croissance centripète des racines dans le sol à proximité des souches, le long des racines préexistantes et dans les chenaux des racines mortes. Ces zones sont en effet caractérisées par un taux d'humus plus élevé lié à la production et à la décomposition de la litière racinaire. Cette exigence de *D. microcarpum* fait d'elle une espèce des jachères anciennes où la reconstitution de la fertilité du sol a atteint un certain niveau. Mais le taux de renouvellement racinaire,

comme nous l'avons constaté, est si important qu'une fois qu'un individu est installé, il crée lui-même progressivement les conditions de son développement racinaire.

Le développement des racines dans les « îlots » de fertilité, peu étendus, aboutit souvent à une surpopulation de l'espace favorable à l'extension des racines. Ce phénomène est très remarquable dans les bosquets sur les microbuttes édifiées par *T. hopkinsoni*, où souvent les conditions contraignantes du sol obligent les racines à ce concentrer dans les limites du sol remanié par les rongeurs. La surpopulation racinaire s'accompagne d'une mortalité des racines liée à la concurrence pour l'espace vital, mais aussi d'une prolifération de racines fines pendant la période de croissance à cause du taux élevé d'humus (ATGER, 1991). La concurrence pour l'espace vital est attestée par les liaisons entre les racines pouvant aller jusqu'à l'écrasement des écorces et à une déformation des racines aux points de contact avec la pression mécanique. Les travaux de RATHEENKO (1958) et BKHUVANASVARI (1959) rapportés par LEROY-DEVAL (1973), ont montré que des échanges physiologiques pouvaient se faire à travers ces points de contact, en absence de toute anastomose.

4.7 Fonctionnement différentiel du potentiel hydrique foliaire des espèces.

Le fait remarquable de cette étude est la différence de statut hydrique des espèces. Le potentiel hydrique foliaire est un paramètre résultant et explicatif de plusieurs mécanismes de fonctionnement écophysologique. De tous les paramètres décrivant le fonctionnement hydrique des arbres, le potentiel hydrique foliaire est l'un des plus pertinent (AUSSENAC et GRANIER, 1978). Il existe en effet une corrélation entre le potentiel hydrique foliaire et les autres paramètres hydriques comme la turgescence relative des tissus (GENARD *et al.*, 2001), la photosynthèse (KÖRNER *et al.*, 1979), la transpiration (JARVIS et JARVIS, 1963 ; TYNDALL *et al.*, 1986 ; CHONE *et al.*, 2001) et la conductance stomatique (LAFFRAY et LOUGUET, 1991 ; NAOR, 1998). Des corrélations ont été également établies entre le potentiel hydrique foliaire et l'acide abscissique qui joue un rôle déterminant dans la régulation stomatique (LIN *et al.*, 1986 ; BOREL *et al.*, 2001 ; LIU *et al.*, 2001). On sait par exemple que lorsque le potentiel hydrique foliaire augmente, la transpiration diminue et vice versa (AUSSENAC et GRANIER, 1978). Il est montré également que la teneur en acide abscissique croît exponentiellement avec l'abaissement du potentiel hydrique (LIN *et al.*, 1986). De même, la photosynthèse diminue avec le potentiel de base (ROUPSARD,

1997) jusqu'à un seuil critique où elle s'annule. A cette valeur, la croissance est inhibée (AUSSENAC et GRANIER, 1978 ; TYNDALL, *et al.*, 1986). De même, le potentiel hydrique des plantules pendant la transplantation peut renseigner sur l'habilité de celles-ci à développer de nouvelles racines (MENA-PETITE *et al.*, 2000).

Les échanges d'eau au niveau de la plante sont complexes et sont étroitement liés à l'état hydrique du sol, de la plante elle-même et à la demande évaporative (FOURNIER, 1993). Les courbes d'évolution du potentiel hydrique foliaire présentent une similarité. Cette similarité apparente de fonctionnement masque cependant des variations interspécifiques et intersaisonnières remarquables au niveau du potentiel de base, du potentiel minimum et de la récupération. Les différences résultent de la conductance hydraulique sol-racine (PORPORATO *et al.*, 2001), des propriétés liées aux racines qui contrôlent l'absorption (SCHMIDHALTER, 1997), des feuilles qui contrôlent la transpiration (TURNER, 1988) et des résistances le long du trajet plante-atmosphère.

Le potentiel de base est un indicateur de l'état hydrique du sol dans la zone rhizosphérique (DIOUF, 1993 ; HORTON *et al.*, 2001 ; ARNDT *et al.*, 2001). Les valeurs relativement élevées de ce paramètre, en particulier chez *I. doka*, pendant les périodes sèches témoignent d'une certaine accessibilité des ressources hydriques disponibles du sol.

L'amplitude des variations journalières du potentiel (ΔP) reflète l'intensité de la transpiration (HINCKLEY *et al.*, 1980 ; AUSSENAC et GRANIER, 1978 ; FOURNIER, 1993) donc de la fermeture stomatique. *P. thonningii*, *D. microcarpum* et plus particulièrement *T. avicennioides* sont plastiques et plus économes des ressources hydriques du sol que *I. doka*. Elles transpirent abondamment lorsque les conditions hydriques et climatiques sont satisfaisantes et évitent la dessiccation pendant les périodes de stress hydrique en limitant la transpiration par une fermeture progressive et précoce des stomates.

Cela se traduit par une réduction des valeurs de ΔP . La baisse de la conductance stomatique a été longtemps attribuée à la faible capacité d'extraction de l'eau du sol, liée elle-même à la faible profondeur d'enracinement ou à la résistance racinaire à la circulation de l'eau (PARKS ET MUYI, 1992 ; TARDIEU *et al.*, 1992 ; CHANG et CORAPCIOGLU, 1997). Le développement de pivots surnuméraires chez *I. doka*

pourrait accroître sa capacité d'extraction d'eau. Le système racinaire essentiellement superficiel prédispose par contre *D. microcarpum* à un stress hydrique précoce qui se traduit par des potentiels de base plus bas et une abscission systématique des feuilles et des jeunes rameaux dès le début de la saison sèche. La forte plasticité stomatique de *T. avicennioides* et dans une moindre mesure de *P. thonningii* est conforme à leur statut d'espèces pionnières (BAZZAZ et CARLSON, 1982).

Cependant, des études ont révélé le rôle de l'âge de la feuille dans la conductance stomatique. Plus les feuilles vieillissent plus elles perdent leur capacité de régulation stomatique et maintiennent leurs stomates ouverts à des potentiels plus faibles (JARVIS et JARVIS, 1963 ; LAFFRAY et LOUGUET, 1991). Les feuilles nouvellement installées de plusieurs espèces à feuilles caduques montrent une chute rapide de la conductance stomatique avec l'installation de la sécheresse (BREDA *et al.* 1992, FOURNIER 1993 ; RHIZOPOULOU et DAVIES, 2001) et un taux d'assimilation photosynthétique plus élevé que les feuilles âgées (LEUSCHMER *et al.*, 2001). Le renouvellement des feuilles en saison sèche apparaît ainsi comme une stratégie de résistance à la sécheresse.

La fermeture précoce des stomates permet d'éviter la sécheresse mais augmente la résistance à la diffusion gazeuse limitant ainsi la croissance (MATIG et DREYER, 1991 ; MATIG, 1993). Inversement, le maintien d'une transpiration stomatique non négligeable en saison sèche pourrait favoriser chez *I. doka* une assimilation photosynthétique et une croissance continue. Cette stratégie écophysologique assure une bonne croissance et permet à l'espèce de maintenir une position dominante dans le recru. Elle pourrait accélérer cependant l'épuisement des ressources hydrique du sol (AUSSENAC et GRANIER, 1978) et rendre l'espèce plus vulnérable à une sécheresse sévère (WU et COSGROVE, 2000).

Par ailleurs les teneurs relatives en eau au point de perte de turgescence (TR_{E_0}) qui diminuent avec la croissance de la xérophilie (ALEXANDRE, 1991), indiquent que *I. doka* est l'espèce la moins xérophylite ($TR_{E_0} = 89 \%$) et *T. avicennioides* la plus xérophylite ($TR_{E_0} = 68 \%$). Les exigences hydriques de *I. doka* avaient été déjà évoquées par GUINKO (1984) qui a noté que sa présence dans une zone indiquait une pluviométrie annuelle de plus de 900 mm. C'est ainsi qu'on assiste, avec la péjoration des conditions climatiques, à son remplacement par des espèces plus résistantes à la sécheresse dans l'Ouest du pays où elle était autrefois l'une des principales espèces des

forêts sèches (DEVINEAU, 1999). La regression des espèces ligneuses avec la péjoration des conditions climatiques est d'ailleurs couramment évoquée au Sahel (GANABA *et al.*, 1998). La dynamique du potentiel hydrique foliaire et les courbes pression-volume permettent d'ordonner les différentes espèces végétales selon leur xérophilie : *Isobertinia doka* < *Detarium microcarpum* = *Piliostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'hétérogénéité structurale des populations ligneuses étudiées est le reflet des modes de dissémination, des potentiels floristiques privilégiés et de l'adaptation différentielle des différents stades de développement aux conditions du milieu. La germination cryptogée, l'enracinement et l'accumulation précoces de réserves dans les organes souterrains des plantules de *Isobertinia doka*, *Detarium microcarpum*, de *Piliostigma thonningii* et de *Terminalia avicennioides* accroissent leur résistance aux feux, à la sécheresse et leur pouvoir de rejet de souche. La capacité de rejet de souche est essentiellement assurée par les bourgeons cotylédonaire localisés dans la zone du collet. L'absence de régénération de *Azelia africana* serait peut-être due à l'action de la sécheresse et des feux sur les plantules à système racinaire latéral superficiel.

Le rôle du bétail et de la faune dans la disponibilité et la dissémination des semences, a été confirmé. La prédation des graines de *A. africana* par les rongeurs et les gros oiseaux est l'une des principales causes de sa mauvaise régénération dans la forêt classée de Nazinon. Par contre le remaniement des horizons supérieurs des sols gravillonnaires par *Tatera hopkinsoni* facilite l'installation et le développement de *D. microcarpum*.

L'étude du fonctionnement hydrique a permis d'ordonner les différentes espèces végétales selon leur xérophilie : *Isobertinia doka* < *Detarium microcarpum* = *Piliostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*. *Azelia africana* n'a pu être étudiée. La différence de statut hydrique est en partie liée à la morphologie des systèmes racinaires. La prédominance du système racinaire superficiel chez *Piliostigma thonningii* et *Detarium microcarpum* peut entraîner une sensibilité précoce à la sécheresse édaphique, se traduisant par une baisse des potentiels de base. L'abscission systématique des parties transpirantes telles que les feuilles et les jeunes rameaux en

début de saison sèche apparaît comme une stratégie d'évitement de la sécheresse par *Detarium microcarpum*. De même, les amplitudes journalières du potentiel suggèrent une transpiration plus importante, même en période sèche, chez *I. doka*. Ainsi la péjoration des conditions climatiques de ces dernières années est-elle l'une des causes de la régression de *Isobertinia doka* dont les populations supporteraient moins une sécheresse trop prononcée.

La prédominance de *Detarium microcarpum* dans la forêt classée de Nazinon est liée à ses caractéristiques écophysiologiques qui assurent aux stades juvéniles une bonne adaptation aux principaux facteurs traumatisants du milieu tels que la sécheresse, les feux et surtout la coupe répétée. La capacité de régénération à la fois par graine et par voie végétative ainsi que la plasticité racinaire lui permettent d'occuper différents biotopes.

Le fonctionnement des populations des différentes espèces ligneuses étudiées permet de tirer d'importants enseignements sylvicoles :

- La régénération de *A. africana* dans la forêt de Nazinon nécessite une protection des parcelles contre les feux et le pâturage afin d'assurer une protection des graines disséminées et des plantules ;

-Les populations de *I. doka* ont montré une faible régulation stomatique qui se traduit par une transpiration plus importante. La capacité des plantules à se développer sous les pieds-mères jusqu'aux stades adultes, traduit leur capacité à photosynthétiser dans des zones à faible luminosité. Cela est une stratégie d'évitement de la contrainte hydrique. L'exposition rapide ou trop brutale des plantules aux rayons solaires peut être fatale. L'utilisation de cette espèce, exigeante en eau, dans les campagnes de reboisement doit se faire avec la plus grande prudence en se limitant aux zones à bilan hydrique favorable.

-Contrairement à *I. doka*, les individus de *T. avicennioides* ont une régulation stomatique efficace qui leur permet de limiter les pertes en eau lorsque les conditions hydriques deviennent sévères. De plus, les individus ont une tendance héliophile et, une croissance aérienne et souterraine lente. Toutes ces caractéristiques prédisposent les populations de *T. avicennioides* à la concurrence interspécifique, notamment herbacée, pour la lumière et les éléments nutritifs. L'épanouissement des plantules nécessite une élimination régulière de cette concurrence.

- le semis direct de *D. microcarpum* n'est pas nécessaire après la coupe lorsque la densité de la population est importante. Parce qu'il existe déjà sur ces parcelles une banque de semis végétatifs. Par ailleurs la régénération y sera rapidement assurée par le rejet de souche et le drageonnement. Par contre le semis direct sera conseillé dans les jeunes jachères où *D. microcarpum*, qui n'est pas une espèce constante du parc agroforestier, est régulièrement absente pour pallier la médiocrité de sa dissémination et déclencher les processus de la régénération ;

- le rejet de souche de *D. microcarpum* étant assuré par les bourgeons cotylédonaire situés dans la zone du collet, la hauteur de coupe doit être la plus réduite possible afin d'éviter une perte de volume de bois et de protéger la souche et les rejets contre les feux ;

- l'inventaire de *D. microcarpum* pour prendre en compte tous les stades de développement, doit s'effectuer en saison pluvieuse après l'expression de tous les potentiels floristiques. Sinon il exclurait le stade I qui est géophyte en saison sèche. Cela est surtout important dans l'évaluation du semis direct pour éviter de conclure hâtivement à la mortalité des plantules.

Enfin, cette étude suscite des axes de recherche complémentaires qui pourraient améliorer davantage la gestion et la régénération des populations ligneuses étudiées. Dans la perspective d'une utilisation de la banque de semis végétatifs et des jeunes drageons, il est souhaitable que l'influence de la transplantation sur la survie et le développement de ceux-ci, soit élucidée. Des résultats concluants dans ce domaine permettraient de régénérer facilement les parcelles et surtout d'éviter les dépenses liées à la production des plants en pépinière :

- en ce qui concerne *D. microcarpum*, le temps nécessaire à une plantule, après la germination, pour s'affranchir de l'abscission cyclique de sa partie aérienne d'une part, et pour porter ses premiers fruits d'autre part, est jusqu'à présent inconnu. Trois ans d'observation ne nous ont pas permis de tirer de conclusions satisfaisantes sur ces aspects. Cela mérite cependant d'être élucidé en fonction des propriétés physico-chimiques et hydriques des sols. Dans le même ordre d'idées, des études devront appréhender l'influence du balivage artificiel sur l'affranchissement et la croissance des rejets. Le nombre de rejets après la première année de coupe dépasse en effet généralement 10 rejets / souche alors qu'à terme, la souche ne supporte en moyenne que 3 ou 4 rejets. La plupart des rejets sont peut-être des gourmands. L'élimination précoce

de ces gourmands permettrait-elle d'allouer les réserves qu'ils devraient utiliser, aux 3 ou 4 rejets les plus vigoureux qui auraient été épargnés ? Ou bien ces rejets surnuméraires accélèrent-ils l'accumulation de réserves dans les organes souterrains du fait de leur caducité ?

- les plantules de *A. africana* sont les plus sensibles aux feux. Il serait intéressant de connaître le stade de développement à partir duquel les plants supportent sans grand dommage le passage des feux précoces. Cela permettrait de définir la période durant laquelle les parcellesensemencées devront être protégées contre les feux.

- sur cinq espèces ligneuses étudiées, quatre ont des plantules cryptogées. Il serait intéressant d'appréhender la proportion relative des différents types morphologiques des plantules de toutes les espèces ligneuses inventoriées dans la forêt du Nazinon. Cela permettrait, à partir du type morphologique dominant, d'apprécier l'importance des facteurs perturbateurs récurrents sur la sélection de la végétation ligneuse.

- enfin comme nous l'avons souligné dans la première partie de ce document, le village de sobaka est dépourvu de structures sanitaires modernes et ses habitants fréquentent très peu les formations sanitaires des villages voisins distantes généralement de plus de 10 km. Pourtant depuis 1993, date à laquelle nous avons commencé à fréquenter ce village, nous n'avons pas observé ni entendu parler de problèmes particuliers de santé des populations. Même les épidémies de méningite de ces dernières années semblent avoir épargné ce village. L'absence de la médecine moderne a-t-elle développé chez ces populations une meilleure connaissance et utilisation des plantes médicinales ? Il s'agit là d'une question importante de recherche à investiguer.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] AARON M. E., JULIE S. D., BETTE A. L. and DANLO B. M., 1993 – Seed and seedlings ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology*, 74, 1733-1749.
- [2] ALBRECHT J. and CLAASSEN N., 1997 – Ion diffusion in the Soil-Root System. *Advances in Agronomy*, 61, 53-110.
- [3] ALEXANDRE D-Y., 1977 – Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire : *Turraeanthus africana* Pellegr. *Oecologia Plantarum* 3, 241-262.
- [4] ALEXANDRE D-Y., 1978 – Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, en Côte-d'Ivoire. *La terre et la vie*, 32, 48-71.
- [5] ALEXANDRE D-Y., 1980 – Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte-d'Ivoire. *Terre et Vie*, 34, 335-350.
- [6] ALEXANDRE D-Y., 1982 – Croissance et démographie des semis naturels en Forêt de Taï. *In Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*, pp : 193-200.
- [7] ALEXANDRE D-Y., 1982 – Aspect de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire. *Candolla*, 37, 579-588.
- [8] ALEXANDRE D-Y., 1989 – Morphologie racinaire en relation avec l'organisation du sol de deux espèces pionnières de guyane française : *Gouphia glabra* et *Vismia guianensis*. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, 25, 417-422.
- [9] ALEXANDRE D-Y., 1989 – Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire. *Etudes et thèses, Orstom*, 102 p.
- [10] ALEXANDRE D-Y., 1991 - Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais : *Trema micrantha*, *Gouphia glabra* et *Eperua gandifolia*. *Ann. sc. For.*, 48, 101-111.
- [11] ALEXANDRE D-Y., 1992 – Quelques observations sur la physiologie des semences et des plantules forestières de la zones du Nazinon. *In tree seeds problems with special reference to Africa*, ed. by SOME L. M. et de KAM M. Buckhuys, pp : 203-209.
- [12] ANDERSON C., 1991 – Distribution of seedlings and saplings of *Quercus robur* in a grazed deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 2, 279-282.

- [13] ARNDT S. K., CLIFFORD S. C., WANER W., JONES H. G. and POPP M., 2001
– Physiological and morphological adaptations of fruit tree, *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiology*, 21, 705-715.
- [14] ARONSON J., FLORET C. LE FLOC'H E., OVALLE C. et PONTANIER R.,
1995 – Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zone arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts. *In l'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ?* Ed. par Pontanier R., M'hiri A., Akrimi N., Aronson J. et Le floch. John Libbey Eurotext, Paris, France, pp : 11-29.
- [15] ATGER C., 1991 – L'architecture racinaire est-elle influencée par le milieu ? *In* L'arbre, Biologie et développement. *Naturalia Monspeliensia*, pp : 71-82.
- [16] AUSSÉNAC G. et BECKER M., 1968 – Ecologie d'un massif forestier sur sols hydromorphes : la forêt de charmes (Vosges). Contribution à la mise au point d'une méthode d'étude dynamique du milieu forestier. *Ann. Sci. For.*, 24, 291-332.
- [17] AUSSÉNAC G. et GRANIER A., 1978 - Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sc. For.*, 35, 19-32.
- [18] AUBREVILLE A., 1950 – Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F.-Cameroun, A.E.F. Soc. d'Ed., Géog., Marit. Et Ecol., Paris, France, 523 p.
- [19] BACILIERI R., BOUCHET M. A., BRAN D., GRANDJANNY M. PERRET P. and ROMANE F., 1993 – Germination and regeneration mechanisms in Mediterranean degenerate forests. *Journal of Vegetation Science*, 4, 241-246.
- [20] BASKET H. G., 1972 – Seed weight in relation to environment conditions in California. *Ecology*, 53, 997-1010.
- [21] BARITEAU M., 1992 – Régénération naturelle de la forêt tropicale humide de Guyane : étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Eperna falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus f. *Ann. For. Sci.*, 49, 359-392.
- [22] BATIONO B. A., 1994 – Etude des potentialités agroforestières, de la multiplication et des usages de *Guiera senegalensis*. Mémoire d'Ingénieur des Eaux et Forêts, Université de Ouagadougou, 67 p.
- [23] BATIONO B. A., 1996 - Etude de la régénération séminale des ligneux dans les jachères de Sobaka (forêt classée du Nazinon, Burkina Faso). Mémoire de DEA, Université de Ouagadougou, 62p.

- [24] BATIONO B. A., OUEDRAOGO S. J. et BOUSSIM I. J., 2000 – *Azelia africana* Sm. (Caesalpinaceae) : étude de la prédation des graines dans une savane boisée du Burkina Faso. Bois et Forêts des Tropiques, 264, 55-56.
- [25] BATIONO B. A., OUEDRAOGO S. J. et GUINKO S., 2001a– Longévité des graines et contraintes à la survie des plantules de *Azelia africana* Sm. dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso). Ann. Sci. For., 58, 69-75.
- [26] BATIONO B. A., OUEDRAOGO S. J. et GUINKO S., 2001b - Stratégies de régénération naturelle de *Detarium microcarpum* Guill. et Perr. dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso). Fruits, 56, 271-285.
- [27] BATIONO B. A., OUEDRAOGO S. J., ALEXANDRE D-Y. et GUINKO S., 2001c – Statut hydrique de quatre espèces ligneuses soudaniennes dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso). Sécheresse, 12, 87-94.
- [28] BATIONO B. A., OUEDRAOGO S. J, SOME N. A. et GUINKO S., 2001d – Rongeurs fouisseurs et régénération naturelle (forêt classée de Nazinon, Burkina Faso). Bois et Forêts des Tropiques, 271 (sous presse).
- [29] BATIONO B. A., OUEDRAOGO S. J., SOME N. A. PALLO F. et BOUSSIM I. J., 2001e – Ecologie de la régénération naturelle de *Isobertinia doka* Caib et stapf dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso). (soumis à la revue Cahier d'agriculture), 13 p manuscrites.
- [30] BAZZAZ F. A. and CARLSON W. R., 1982 – Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia, 54, 313-316.
- [31] BECKER P. and CASTILLO S., 1990 – Root architecture of shrubs and saplings in the understory of a tropical moist forest in lowland Panama. Biotropica, 22, 242-249.
- [32] BELEM M., BOGNOUNOU O., OUEDRAOGO S. J. et MAIGA A. A., 1996 – Les ligneux à usages multiples dans les jachères et les champs du plateau central du Burkina Faso, JATBA, 38, 251-272.
- [33] BERTRAND A., BABIN D. et NASI R., 1999 – Evolution de la diversité du concept d'aménagement forestier. Bois et Forêts des Tropiques, 260, 33-40.
- [34] BHATNAGAR N., BHANDARI D. C. and KAPOOR P., 1993 - Competition in the early establishment phases of an even aged mixed plantation of *Leucaena leucocephala* and *Acacia nilotica*. Forest Ecology and Management, 57, 213-231.

- [35] BLAFFART H., 1990 – Etude de la régénération de la savane arborée en relation avec l'alimentation en bois de chauffe de la ville de Ouagadougou. Mémoire de fin d'étude de la faculté des sciences agronomiques de Gembloux, Belgique, 109 p.
- [36] BOREL C., FREY A., MARION-POLL A., TARDIEU F. and SIMONNEAU T., 2001 – Does engineering abscisic acid biosynthesis in *Nicotiana plumbaginifolia* modify stomatal response to drought ? *Plant cell and environment*, 24, 477-489.
- [37] BORY G. et CLAIR-MACZULAJTYS D., 1991 – Les métabolites de réserves : un outil de perception de la physiologie de l'arbre entier. *In* physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides. Ed. par Groupe d'étude de l'arbre, Paris, France, pp :97-115.
- [38] BREDA N., COCHARD H., DREYER E. and GRANIER A., 1992 - Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. for. Res.*, 23, 1136-1143.
- [39] BURROW G. E., BOAG T. S. and STOCKEY R. A., 1992 – A morphological investigation of unusual cryptogeal germination strategy of bunya pine (*Araucaria bidwillii*) an Australia rainforest conifer. *Int. J. Plant Sci.*, 153, 503-512.
- [40] BURSLEM D. F. R. P., GRUBB P. J. and TURNER I. M., 1996 – Responses to simulated drought and elevated nutrient supply among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical forest in Singapore. *Biotropica*, 28, 636-648.
- [41] BUTTOUD G., 1995 – La forêt et l'Etat en Afrique sèche et à Madagascar : changer de politique forestière. Ed. Karthala, Paris France, 267 p.
- [42] CALLOT G., CHAMAYOU H., MAERTENS C. et SALSAC L., 1992 – Mieux comprendre les interactions sol-racines, incidence sur la nutrition minérale, INRA, Paris, France, 325 p.
- [43] CAMPBELL B. D., RICHARDSON P. M. and ROSAS A., 1989 – Field screening for allelopathy in tropical forest trees, particularly *Duroia hirsuta*, in the brazilian Amazon. *Biochem. System. Ecol.*, 17, 55-80.
- [44] CARLOS A. P. and BAIDER C., 1997 – Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil-nut trees (*Bertholletia excelsa*) in south-eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 595-616.

- [45] CARLOS A. P., SCHIESARI C. L. and DIAS-LEME C. L., 1997 – Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian crop : a test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 69-79.
- [46] CASENAVE A. et VALENTIN C., 1989 – Les états de surface de la zone sahélienne : influence sur l'infiltration, ORSTOM, Paris France, 227 p.
- [47] CERCEAU-LARRIVAL M-TH., 1979 – Type particulier de développement de certaines plantules d'ombellifères. *Bull. Soc. Fr.*, 126, 183-186.
- [48] CHADEFAUD M. et EMBERGER F., 1960 – *Traité de botanique systématique*. Masson éd., 2 t., 1016 p.
- [49] CHANG Y. Y. and CORAPCIOGLU M., 1997 – Effect of roots on water flow in unsaturated soils. *Journal of irrigation and drainage engineering-asce*, 123, 202-209.
- [50] CHONE X., VAN LEEUWEN C., DUBOURDIEU D. and GAUDILLERE J. P., 2001 – Stem potential is a sensitive indicator of grapevine water status. *Annals of Botany*, 87, 477-483.
- [51] CLERGEAU P., 1991 – Rôle de la structure de la végétation sur le recrutement de plantes ornithochores dans l'ouest de la France. *Bull. Soc. Bretagne*, 2, 73-90.
- [52] CONNELL H. and SLATYER R. O., 1977 – Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *The american Naturalist*, 111, 1119-1141.
- [53] CORBINEAUT F., 1985 – Quelques caractéristiques de la germination des graines et de la croissance des plantules de *Cedrela odorata* L. (Méliacées). *Bois et Forêts des Tropiques*, 207, 17-21
- [54] COUTTS M. P. and NICOLL B. C., 1991 – Développement of surface root of trees. *In L'arbre, Biologie et développement*, Ed. par Naturalia Monspeliensia : 62-70.
- [55] DALLING J. W., HARMS K. E. and AIZPRUA R., 1997 – Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 481-490.
- [56] DAVID R., 2001 – Root proliferation, nitrate inflow and their carbon cost during nitrogen capture by competing plants in patchy soil. *Plant and Soil*, 232, 41-50.

- [57] DAVID T.B, 1994 – Interaction of fire, temperature and light in the germination response of species from the *Eucalyptus marginata* forest of South-Western Australia. *Aust. J. Bot.*, 42, 501-509.
- [58] DAY A. D., LUDEKE K. L. and THAMES J. L., 1986 – Revegetation of coal mine soil with forest. *J. arid Environ.*, 11, 249-253.
- [59] DE BLIC Ph. et SOME N. A., 1997 – Etat structural d'horizons superficiels sableux sous culture ou jachère herbacée en Afrique de l'ouest (Burkina Faso). *Etude et gestion des sols*, 4, 17-24.
- [60] De La MENSBRUGE G., 1966 – La germination et les plantules des semences arborées de la forêt dense humide de la Côte-d'Ivoire. CTFT Nogent, Paris, France, 389 p.
- [61] DEBRA P. and WILLIAM K., 1994 – Successional dynamics of a semiarid grassland : effects of soil texture and disturbance size. *Vegetation*, 110, 67-82.
- [62] DEVINEAU J-L., 1999 - Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow farming system (south-west Burkina Faso). *Journal of Tropical Ecology*, 15, 497-513.
- [63] DEVINEAU J-L., LECORDIER C. et VUATTOUX R., 1984 – Evolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lomto, Côte-d'Ivoire). *Candollea*, 39, 104-134.
- [64] DIOUF M., 1993 – L'eau dans le système sol-plante-atmosphère : concepts, méthodes d'étude, applications. Mémoire de DEA, Université Cheikh Anta Diop, Dakar Sénégal, 132 p.
- [65] DIRIK H., 2000 – Effet du stress hydrique osmotique sur la germination des graines chez les provenances de Cède du Liban (*Cedrus libani* A. Rich) d'origine turque. *Ann. For. Sci.*, 57, : 361-367.
- [66] DJIMAS M., 1983 – Contribution à l'étude des rongeurs nuisibles en Haute-Volta. Mémoire d'Ingénieur des Eaux et Forêts, Université de Ouagadougou, 50 p.
- [67] DOMINIQUE B. and MARTIN K., 1991 – The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 69-83.
- [68] DUCHAUFOUR Ph., 1991 – Pédologie : sol, végétation, environnement. 3^e édition, Masson, Paris, 289 p.

- [69] DUKE J. A., 1965 – Keys for identification of seedlings of some prominent wood species in eight forest type in Puerto-Rico. *Ann. Missouri bot. Garden*, 52, 314-350.
- [70] DUNN G. H. and PHILLIPS R. E., 1991 – Macroporosity of a well drained soil under no-till and conventional tillage. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 50, 817-823.
- [71] DUPUY B., 1995 - Plantations mélangées en forêt dense humide ivoirienne. *Bois et Forêts des tropiques*, 245, 33-39.
- [72] DUVIARD D., 1981 – Les *Dystercus* du cotonnier en Afrique occidentale : écologie et migration. ORSTOM, Paris, France, 172 p.
- [73] ELINA R. and RAUL G-B., 1991 – Seed and forest dynamic : a theoretical framework and an example from the neotropics. *Am. Nat.*, 137, 133-154.
- [74] ELISABETH A. H., WILLIAM J. P., JAMES K. and LYNE D., 1992 – Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *Am. Nat.*, 140, 685-706.
- [75] ENNOS A. R. and FITTER A. H., 1992 – Comparative functional morphology of the anchorage systems of annual dicots. *Functional ecology*, 6, 71-78.
- [76] ERNST W. H. O., VEENENDAAL E. M. and KEBAKILE M. M., 1992 – Possibilities for dispersal in animal and perennial grasses in a savanna in Bostwana. *Vegetatio*, 102, 1-11.
- [77] FACELLI J. M., 1994 – Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of wood seedlings in old fields. *Ecology*, 75, 1727-1735.
- [78] FITTER A. H., NICHOLS R. and HARVEY M. L., 1998 – Root system architecture in relation to life history and nutrient supply. *Functional Ecology*, 2, 345-351.
- [79] FLORES S., 1992 – Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology*, 8, 299-305.
- [80] FOFANA S., 2000 – Rôle de la jachère naturelle dans la conservation de la biodiversité et de la production au Fouta Djallon (Guinée Conakry). *In* Jachère en Afrique tropicale : Rôles, Aménagements, Alternatives. Ed. par Ch. FLORET et R. PONTANIER, John Libbey Eurotext, Paris, France, pp : 378-389.
- [81] FONTES J. et GUINKO S., 1995 – Notice de la carte de la végétation naturelle et de l'occupation du sol. Toulouse-Ouagadougou : LET/ICIV UPS et IDR/FAST, 66 p.

- [82] FORDE B. and LORENZO H., 2001 – The nutritional control of root development. *Plant and Soil*, 232, 51-68.
- [83] FORGET P.-M., 1992 – Regeneration ecology of *Eperua grandiflora* (Caesalpiniaceae), a large-seeded tree in French Guiana. *Biotropica*, 24, 146-156.
- [84] FORGET P.-M., KITAJIMA K. and FORSTER R. B., 1999 – Pre- and post-dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpiniaceae) : effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 61-81.
- [85] FOURNIER C., 1993 - Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahélienne (région du Ferlo, Nord-Sénégal). Thèse de Doctorat, Université Paris Sud, centre d'ORSAY, 156 p.
- [86] FOURNIOUX J. C. et BESSIS R., 1980 – Effet d'un effeuillage régulier sur la croissance et l'organogenèse du rameau de la vigne. *Bull. Soc. Fr.*, 127, 23-34.
- [87] FRANSZEN B., BLIJENBERG J. and DE KROON H., 1999 – Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient patches. *Plant and Soil*, 211, 179-189.
- [88] FRENHAM R. J. and KIRPATRICK J. B., 1992 – Soil characteristics and tree species distribution in the savannah of Melville Island, Northern Territory. *Aust. J. Bot.*, 40, 311-333.
- [89] FRENHAM R. J. and BOWMAN D. M. J. S., 1992. – Stand structure and the influence of overwood on regeneration in tropical *Eucalyptus* forest on Melville Island. *Aust. J. Bot.*, 40, 335-352.
- [90] GAMPINE et BOUSSIM J. I., 1995 – Etude des contraintes à la régénération de quelques espèces locales de Combretaceae et de Caesalpinaceae au Burkina Faso. *Etude flor. Vég., Burkina Faso*, 2, 33-41.
- [91] GANABA S., OUADBA J.-M. et BOGNOUNOU O., 1998 - Les ligneux à usage de bois d'énergie en région sahélienne du Burkina Faso : préférence des groupes ethniques. *Sécheresse*, 9, 261-268
- [92] GARDNER W. R., 1958 – Some steady-state solutions of the unsaturated moisture flow equation with application to evaporation from a water table. *Soil Sci.*, 85, 228-232.

- [93] GAUTUN J. C., 1984 – Contribution à la connaissance des petits rongeurs nuisibles à la canne à sucre dans la plantation de la SOSU-HV à Banfora (Haute-Volta). Orstom, 41 p.
- [94] GAUTUN J. C., 1985 – Liste préliminaire des rongeurs du Burkina Faso (ex Haute-Volta). *Mammalia*, 4, 537-541.
- [95] GAUTUN J. C., 1996 – Les rongeurs dans le Sahel. *AGRHYMET Info* 4, 6-8.
- [96] GAUTUN J. C., SANKHON I. et TRANIER M., 1986 – Nouvelle contribution à la connaissance des rongeurs du massif guinéen des monts Nimba (Afrique occidentale). *Systématique et aperçu quantitatif. Mammalia*, 2, 205-215.
- [97] GENARD M., FISHMAN S., VERCAMBRE G., HUGUET J. G., BUSSI C., BESSET J. and HABIB R., 2001 – A biophysical analysis of stem and root diameter variation in woody plants. *Plant Physiology*, 126, 188-202.
- [98] GORSE V., 1994 – Reproduction sexuée et hétérogénéité spatiale des semis chez quelques arbres du Nazinon, Burkina Faso. ORSTOM, Ouagadougou, 37 p.
- [99] GRANIER A. et COCHARD H., 1991 – Fonctionnement et dysfonctionnement hydraulique des arbres. *In* *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Ed. par Groupe d'Etude de l'arbre, Paris, France, pp : 13-20.
- [100] GRANIER A., 1985 – Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brut dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.*, 42, 193-200.
- [101] GROUZIS M., 1988 – Structure, productivité et dynamique des écosystèmes écologiques sahéliens (mare d'Oursi, Burkina Faso). ORSTOM, Paris, France, 335 p.
- [102] GUINKO S., 1984 - La végétation de la Haute-volta. Tome I, Thèse de Doctorat ès Sciences naturelles. Bordeaux 3, France, 318p.
- [103] GUISSOU T., 2001 – La symbiose mycorhizienne à arbuscules chez des espèces ligneuses : diversité des Glomales, dépendance mycorhizienne, utilisation des phosphates naturels et tolérance à un stress hydrique. Thèse de Doctorat de l'Université de Ouagadougou, 124 p+ annexes.
- [104] HAHN-HADJALI K., 1998 - Les groupements végétaux des savanes du sud-est du Burkina Faso (Afrique de l'ouest). *In* *Etude sur la flore et la végétation du Burkina Faso et des paysans voisins*. Vol. 3, ed. par WITTIG R. et GUINKO S., 88 p.
- [105] HARRISON P., 1991 – Une Afrique verte, Karthala-CTA, 448 p.
- [106] HELLER R., 1981 – Physiologie végétale : nutrition. Masson, Paris, France, 244 p.

- [107] HIEN M., BOUSSIM I. J. et GUINKO S., 2000 – Elephants et dissémination des graines de quelques espèces végétales dans le ranch de Gibier de Nazinga (sud du Burkina Faso). *Pachyderm*, 29, 29-38.
- [108] HINCKLEY T. M., DUHME F., HINCKLEY A. R. and RICHTER H., 1980 – Water relations of drought hardy shrubs. Osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant cell and Environment*, 3, 131-140.
- [109] HOBBS R. J. and ATKINS L., 1991 – Interactions between annuals and woody perennials in a Western Australian nature reserve. *Journal of Vegetation Science*, 2, 643-654.
- [110] HODGKINSON K. C. and OXLEY R. E., 1990 – Influence of fire and edaphic factors on germination of the zone shrubs *Acacia aneura*, *Cassia nemophila* and *Dodonea viscosa*. *Aust. J. Bot.*, 38, 269-279.
- [111] HORTON J. L., KOLB T. E. and HART S. C., 2001 – Physiological response to groundwater depth varies among species and with river flow regulation. *Ecological applications*, 11, 1046-1059.
- [112] HOW F. H., 1990 – Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama : effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 259-280.
- [113] HUANG B. R. and FRY J. D., 1998 – Root anatomical, physiological and morphological responses to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Science*, 38, 1017-1022.
- [114] IZHAKI I., LAHAV H. and NE'EMAN G., 1992 – Spatial distribution of *Rhus coriaria* seedlings after fire in a mediterranean pine forest. *Acta Oecologia*, 13, 279-289.
- [115] JACKSON G., 1974 – Cryptogeal germination and other seedlings adaptation to the burning of vegetation in savanna region in the origin of pyrophytic habit. *New phytol*, 73, 771-780.
- [116] JARVIS P. G. and JARVIS M. S., 1963 - The water relations of tree seedlings. Some aspects of the tissue water relations and drought resistance. *Physiologia plantarum*, 16, 501-516.
- [117] JIANHUA Z. and MAUN M. A., 1991 – Effects of partial removal of seed reserves on some aspects of seedling ecology of ten dune species. *Can. J. Bot.*, 69, 1457-1462.

- [118] JIMENEZ H. and ARMESTO J., 1992 – Importance of seed bank of disturbed site in Chilean matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science*, 3, 579-586.
- [119] JOSE M.J., 1994 - Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology*, 75, 1727-1735.
- [120] JURADO E. and WESTOBY M., 1992 – Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology*, 80, 407-416.
- [121] KENGUE J., 1996 – Etude et contrôle du rythme de croissance chez le safoutier. *Fruits*, 51, 121-127.
- [122] KENNETH D. W., FOGIEL K. M., LAMBERTI A. M., HOLBROOK K. M., STAUFFER D. J., HARDESTY B. D., PARKER V. T. and SMITH T. B., 1998 - Seed dispersal by *Ceratogymna hornbills* in the Dja reserve, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 351-371.
- [123] KÖRNER C., JUDITH A.S. and BAUER H., 1979 – Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13, 45-82.
- [124] LAFFRAY D. et LOUGUET P., 1991 – L'appareil stomatique et la résistance à la sécheresse chez les végétaux ligneux. *In* *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Ed. par Groupe d'étude de l'arbre, Paris, France, pp : 21-46.
- [125] LEPART J. et ESCARRE J., 1983 – Dissémination et régénération de quelques arbres en forêt tropicale guyanaise. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 4, 119-131.
- [126] LEROY-DEVAL J., 1973 – Les liaisons et anastomoses racinaires. *Bois et Forêts des Tropiques*, 152, 37-54.
- [127] LESCOURRET F. et GENARD M., 1986 – Dissémination des champignons par les petits mammifères. *Mammalia*, 2, 278-279.
- [128] LESCUYER G. et LOCATELLI B., 1999 – Rôle et valeur des forêts tropicales dans le changement climatique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 260, 5-18.
- [129] LEUSCHMER C., BACKES K., HERTEL D., SCHIPKA F., SCHMITT U., TERBORG O. and RUNGE M., 2001 – Drought responses at leaf, stem and fine root levels of competitive *fagus sylvatica* L. and *Quercus pertraea* (Matt.) Liebl. Tree in dry and wet years. *Forest ecology and management*, 149, 33-46.
- [130] LIANG J. S., ZHANG J. H., CHAN G. Y. S. and WONG M. H., 1999 – Can differences in root reponses to soil dring and compaction explain differences in performances trees growing on landfill sites ? *Tree Physiology*, 19, 619-624.

- [131] LIFFERS V. J. and ROTHWELL R. L., 1986 – Rooting of peatlang black and tamarack in relation to depth of water table. *Can. J. Bot.*, 65, 817-821.
- [132] LIN Y-T., SUCOFF E. and BRENNER M., 1986 – Abscisic acid content and components of water status in leaves of *Populus deltoides*. *Can. J. Bot.*, 64, 2295-2298.
- [133] LIU L., MCDONALD A. J. S., STADENBERG I. and DAVIES W. J., 2001 – Abscisic acid in leaves and roots of willow : significance for stomatal conductance. *Tree physiology*, 21, 759-764.
- [134] LLORET F. and LOPEZ-SORIA L., 1993 – Resprouting of *Erica multiflora* after experimental fire treatments. *Journal of Vegetation Science*, 4, 367-374.
- [135] LLORET F. and ZEDLER P. H., 1991 – Recruitment pattern of *Rhus integrifolia* populations in periods between fire in chaparral. *Journal of Vegetation Science*, 2, 217-230.
- [136] LOGSDON and LINDEN D. R., 1992 – Interactions of earthworms with soil physical conditions influencing plant growth. *Soil Science*, 4, 330-337.
- [137] LOMPO L., 1992 – Dynamique et place de *Prosopis africana* dans les systèmes agricoles de la Sissili, Burkina Faso. Mémoire de fin d'étude IDR, ORSTOM/IDR, Ouagadougou, 60 p.
- [138] LOPEZ M., HUMARA J. M., CASARES A. and MAJADA J., 2000 – The effect of temperature and water stress on laboratory germination of *Eucalyptus globulus* Labill. seeds of different sizes. *Ann. For. Sci.*, 57, 245-250.
- [139] LUSK C. H., 1995 – Seed size, establishment sites and species coexistence in a chilean rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 6, 249-256.
- [140] LYNCH J., 1995 – Root architecture and plant productivity. *Plant physiol.*, 109, 7-13.
- [141] Ministère de l'Environnement et de l'Eau, 1995 – Monographie du village de Sobaka, 37 p.
- [142] Ministère de l'Environnement et de l'Eau, 1997 – Fiche synthétique du chantier forestier du Nazinon. 4 p.
- [143] MACK A. L., ICKES K., JESSEN J. H., KENNEDY B. and SINCLAIR J. R., 1999 - Ecology of *Aglaia mackiana* (Meliaceae) seedlings in a New Guinea rain forest. *Biotropica*, 31, 111-120.

- [144] MACOUMBA D., 1993 - L'eau dans le système sol-plante-atmosphère : concepts, méthodes d'étude, application à *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan, (Mimosaceae R. Br.). Mémoire de DEA, Université Cheikh Anta Diop, Dakar, 132 p.
- [145] MANACHERE G. et MILLET B., 1979 – Morphogenèse rythmée chez les végétaux. Bull. Soc. Fr., 126, 51-74.
- [146] MANDERS P. T., 1990 – Soil seed banks and post-fire seed deposition across a forest-fynbos ecotone in the Cape Province. *Journal of Vegetation Science*, 1, 491-498.
- [147] MAPONGMETSEM P. M., DUGUMA B., NKONGMENECKB. A. and SELEGNY E., 1999 – The effect of various seed pretreatments to improve germination in eight indigenous tree species in the forest of Cameroon. *Ann. Sci. For.*, 56, 679-684.
- [148] MARCO A. P., 1997 – Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea cajerna* (Meliaceae) in Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical ecology*, 13, 559-578.
- [149] MARGARA J., 1984 – Bases de la multiplication végétative : les méristèmes et l'organogenèse. INRA, France, 262p.
- [150] MARTIN K., 1990 – Root proliferation in recent and weathered sandy soils from Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 355-370.
- [151] EYOG-MATIG O. et DREYER E., 1991 - Fonctionnement hydrique de quatre essences de reboisement au Nord-Cameroun : évolution du potentiel hydrique et de la conductance stomatique. *In* : Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides. Ed. par Riedacker A., Dreyer E., Pafadnam C., Joly H. et Bory G : Groupe d'étude de l'arbre, Nancy, France, pp : 85-91.
- [152] EYOG-MATIG O., 1993 Etude comparée du fonctionnement hydrique de quatre espèces ligneuses utilisées dans les programmes de reboisement au nord-Cameroun. Thèse de l'Université de Yaoundé I, Cameroun, 581 p.
- [153] MAURY G., 1979 – Plantules et régénération forestière en Guyane française : premières constatations sur une coupe à blanc de 25 ha. Bull. Soc. Bot., Fr., 126, 165-171.
- [154] MAYDELL H. J., 1983 – Arbres et arbustes du Sahel : leurs caractéristiques et utilisations. GTZ, 631 p.

- [155] MCDONALD A. W., 1993 – The role of seedbank and sown seeds in the restoration of an English flood-meadow. *Journal of Vegetation Science*, 4, 395-400.
- [156] MCDONALD A. W., BAKKER J. P. and VEGILIN K., 1996 – Seed bank classification and its importance for restoration of species-rich flood-meadows. *Journal of Vegetation Science*, 7, 157-164
- [157] MENA-PETITE A., ORTEGA-LASUEN U., GONZALEZ-MORO B., LACUESTA M. and MUNOZ-RUEDA A., 2000 – Water relation, root growth potential and plant survival of cold stored *Pinus radiata* seedlings. *Phyton-Anales rei Botanicae* 40, 143-148.
- [158] MENAUT J. C., GIGNOUX J., PRADO C. and CLOBERT J., 1990 - Tree community dynamics in a humid savanna of the Côte-d'Ivoire : modeling the effects of fire and competition with grass and neighbours. *Journal of biogeography*, 17, 471-481.
- [159] MERCEDES F. S. and LINDA S.D., 1998 – Dispersal of mimetic seeds of tree species of *Ormosia*. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 389-411.
- [160] MESLEARD F. and LEPART J., 1991 – Germination and seedling dynamics of *Arbutus unedo* and *Erica arborea* on Corsica. *Journal of Vegetation Science*, 2, 155-164.
- [161] MIALOUNDAMA F., 1991 – Croissance rythmique des systèmes radicaire et caulinaire chez *Gnetum africanum* Welch. *In L'arbre : Biologie et développement*. Ed. par Naturalia monspéliensia, pp : 319-326.
- [162] MILLET B., BONNET B. et EL-MORSY A. W., 1991 – Le fonctionnement rythmique des végétaux ligneux. *In L'arbre : Biologie et développement*. Ed. par Naturalia monspéliensia, pp : 295-318.
- [163] MIQUEL M., 1997 - Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon, *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 9, 101-121.
- [164] MISRA D. K., 1954 - Relation of root development to drought resistance of plants. Kansas State college, U.S.A., 54 p.
- [165] MITJA D. et HLADIK A., 1989 – Aspects de la réconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine humide (Makokou, Gabon). *Acta Oecologica*, 10, 75-94.

- [170] MOLINA M. L. and VERDAGUER D., 1993. – Lignotuber ontogeny in the cork-oak (*Quercus suber* ; Fagaceae) : germination and young seedling. American Journal of Botany, 80, 182-191.
- [171] MONNIER Y., 1990 – La poussière et la cendre. Muséum National d'Histoire Naturelle, 265 p.
- [172] MONNIER Y., 1979 – Contribution à l'étude des rapports entre l'homme et les formations végétales tropicales : l'exemple de l'ouest-africain, du golfe de Guinée au fleuve Niger. Thèse de Doctorat d'Etat (lettres et sciences humaines), Paris IV, Jussieu, France, 548 p.
- [173] NAOR A., 1998 – Relation between leaf and stem water potentials and stomatal conductance in three field-grown woody species. Journal of horticultural Science and Biotechnology, 73, 431-436.
- [174] NE'EMAN G. LAHAV H. and IZHAKI I., 1992 – Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a mediterranean pine forest. Oecologia, 91, 365-370.
- [175] NEUMANN G., MASSONNEAU A., LANGLANDE N., DINKELAKER B., HENGELER C., RÖMHELD V. and MARTINOIA E., 2000 – Physiological aspects of cluster root function and development in Phosphorus-deficient white Lupin (*Lupinus albus* L.). Annals of botany, 85, 909-919.
- [176] NG ; F. S. P., 1979 – Growth rhythms in tropical juvenile trees. Bull. Soc. Fr., 126, 139-149.
- [177] OKALI D. U. U. and DODOO G., 1973 - Seedling growth and transpiration of two west african mahogany species in relation to water stress in the root medium. J. Ecol., 61, 421-438.
- [178] OLUSEGUN O., JULIANE E., MIKE S. et ANDREW W., 1992 – Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rain forest. Oecologia, 91, 569-578.
- [179] OROZCO-SEGOVIA and VAZQUEZ-YANES, 1990 – Effect of moisture on longevity in seed of some rain forest species. Biotropica, 22, 215-216
- [180] OUEDRAOGO A., 1997 – L'effet de la coupe de *Detarium microcarpum* Guill. et Perr. sur la régénération de la végétation dans la forêt classée de Nazinon. Mémoire de fin d'étude IDR, Université de Ouagadougou, 73 p.
- [181] OUEDRAOGO S. J., 1993 – *Faidherbia albida* : évolution comparée des parties aériennes et souterraines de plants issus de semis et de bouturage. Amélior. Prod. Agr. Milieu aride, 5, 123-141.

- [182] OUEDRAOGO S. J., 1994 – Dynamique et fonctionnement des parcs traditionnels du plateau-Central burkinabé : influence des facteurs biophysiques et anthropiques sur la composante ligneuse. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, 207 p.
- [183] OUEDRAOGO S. J. et ALEXANDRE D. Y., 1994 – Distribution des principales espèces agroforestières à Wattinoma, terroir du plateau central burkinabé, une résultante de contraintes écologiques et anthropiques, JATBA, 36, 101-111.
- [184] PARCEVAUX S., 1964 – Transpiration végétale et production de matière sèche : essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu. In « l'eau et la production végétale ». INRA, Paris, pp : 63-146.
- [185] PARKS S. N. and MUYI C., 1992 – Prediction and measurement of gap water vapor conductance for root located concentrically and excentrically in air gaps. Plant and soil, 145, 157-166.
- [186] PARMENTIER C., BARNOLA P., MAILLARD P. et LAVARENNE S., 1991 – Etude de la croissance rythmique du chêne pédonculé, influence du système racinaire. In L'arbre : Biologie et développement. Ed. par naturalia Monspelienis, pp : 327-344.
- [187] PAUL B. C., MARGUERITE K. and JAMES J. O., 1992 -- Importance of seed banks for establishment of newly introduced weeds a case study of proso millet (*Panicum miliaceum*), Weed science, 40, 630-635.
- [188] PEREZ-NASSER N., and VAZQUEZ-YANES C., 1986 – Longevity of buried seeds from some tropical rainforest trees and shrubs of Veracruz, Mexico. Malaysian forester, 49, 352-356.
- [189] PETER B., SHARBINI N. and YAHA R., 1999 – Root architecture and root / shoot allocation shrubs and saplings in two lowland tropical forests : implications of life-forme composition. Biotropica, 31, 93-101.
- [190] PETIT S. et DIALLO S. M., 2001 – L'introduction du fourrage ligneux dans les parcours du bétail en zone soudanienne. Déterminants écologiques ou raisons sociales. Sécheresse, 12, 141-147.
- [191] PING L ; 1992 – Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (*Abies alba* Miller, *Picea abies* (L.) Karsten et *Pinus sylvestris* L.) ; effet de l'âge. Thèse de Doctorat de l'université de Nancy I, France, 116 p.

- [192] PONCE de LEON L., 1982 – L'écophysiole de la germination d'espèces forestières et de savane en rapport avec la dynamique de la végétation en Côte-d'Ivoire. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, France, 143 p.
- [193] POPMA J. and BONGERS F., 1991 – Acclimatation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree species to a change in light availability. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 85-97.
- [194] PORPORATO A., LAIO F., RIDOLFI L. and RODRIGUEZ-ITURBE I., 2001 – Plant and water-controlled ecosystems : active role in hydrologic processes and responses to water stress. III - Vegetation water stress. *Advances in water resources*, 24, 725-744.
- [195] PUIG H., FORHET P-M et SIST P., 1989 – Dissémination et régénération de quelques arbres en forêt tropicale guyanaise, *Bull. Soc. Bot.*, 3, 119-131.
- [196] RABESANDRATANA R. N., 1999 - Evaluation de la biomasse de *Euphorbia stenoclada* Bill. (Euphorbiaceae) dans la région de Tuléar (sud-ouest de Madagascar), *Sécheresse*, 10 : 55-61.
- [197] RAIMBAULT P., 1991 – Quelques observations sur les systèmes racinaires des arbres de parcs et d'alignements : diversité architecturale et convergence dans le développement. *In* L'arbre : Biologie et développement. Ed. par Naturalia monspeliensia, pp : 85-96.
- [198] RAMADE F., 1994 – Eléments d'écologie : écologie fondamentale. Ediscience Paris, 2^e éd., Masson, France, 579 p.
- [199] RANDALL W. and PICKETT, 1993 - Effect of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *OIKOS*, 66, 381-388.
- [200] READER R. J., 1991 – Relationship between seedling emergence and species frequency on a gradient of ground cover density in an abandoned pasture. *Can. J. Bot.*, 69, 1397-1401.
- [201] READER R. J., JALILI A., GRIME J. P., SPENCER R. E. and MATTHEWS N., 1992 – A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *Journal of Ecology*, 81, 543-550.
- [202] REYNOLDS H. and D'ANTONIO L., 1996 – The ecological significance of plasticity in root ratio in response to nitrogen : opinion. *Plant and Soil*, 185, 75-97.

- [203] REYNOLDS W. D. and ELRICKD. E., 1991 – Determination of hydraulic conductivity using a tension infiltrometer. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55, 633-639.
- [204] RHIZOPOULOU S. and DAVIES WJ, 1991 – Influence of soil drying on root development, water relations and leaf growth of *Certonia siliqua* L. *Oecologia*, 88, 41-47.
- [205] RIETKERK M., BLIJDORP R. and SLINGERLAND M., 1998 – Cutting and resprouting of *Detarium microcarpum* herbaceous forage availability in a semiarid environment in Burkina Faso. *Agroforestry systems*, 41, 201-211.
- [206] RIVARD P. G. and WOODARD P. M., 1989 – Light, ash, and pH effects on the germination and seedling growth of *Typha latifolia* (Cattail). *Can. J. Bot.*, 67, 2783-2787.
- [207] ROBERTS E. H., 1973 – Predicting the storage life of seed. *Seed Sci. and Technol.*, 1, 499-514.
- [208] ROGER B., 1992 – Browse characteristics and impact of browsing on tree and shrubs in African savannas. *Journal of Vegetation Sciences*, 3, 315-324.
- [209] ROUPSARD O., 1997 – Ecophysiologie et diversité biologique de *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., un arbre à usages multiples d'Afrique semi-aride. Fonctionnement hydrique et efficacité d'utilisation de l'eau d'arbres adultes en parc agroforestier et de juvéniles en conditions semi-contrôlées. Thèse de Doctorat de l'Université de Nancy I, France, 59 p. + annexes.
- [210] SALISBURY E. J., 1942 – The reproductive capacity of plants. Bell, London, 232-240.
- [211] SALL P. N., 1988 - Etude écophysiologique de *Eucalyptus camadulensis* Dehn. en zone sahélo-soudaninne. Thèse de Doctorat de l'Université de Nancy I, France, 202 p.
- [212] SAMBOU B., GOUDIABY A., MADSEN J. E. et BA A. T., 1994 - Etude comparative des modifications de la flore et de la végétation ligneuse dans les forêts classées de Koutal et de l'île Kouyong (centre-ouest du Sénégal). *Journ. d'Agric. Trad. et Bota. Appl.*, Nouvelle Série, 36, 87-100.
- [213] SCHMIDHALTER U., 1997 – The gradient between pre-dawn rhizoplane and bulk soil matric potential and its relation to the pre-dawn root and leaf water potentials of four species. *Plant Cell and Environment*, 20, 953-960.
- [214] SEIWA K. and KIKUZAWA K., 1991 – Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Can. J. Bot.*, 69, 532-538.

- [215] SINGH R. S., 1993 - Effect of winter fire on primary productivity and nutrient concentration of a dry tropical savanna. *Vegetation Science*, 106, 63-71.
- [216] SKENE R. K., 2000 - Pattern formation in cluster roots : some development and evolutionary consideration. *Annals of Botany*, 85, 901-908.
- [217] SKOGLUND J., 1992 - The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of vegetation Science*, 3, 357-360.
- [218] SMUCKER A. J.M. et AIKEN R. M., 1992 - Dynamic root responses to water deficits. *Soil science*, 154, 281-289.
- [219] SNOW D. W., 1981 - Tropical frugivorous birds and their food plants world survey. *Biotropica*, 13, 1-14.
- [220] SOME N. A., 1996 - Les systèmes écologiques post-cultureux de la zones soudaniennes (Burkina Faso) : structure spatio-temporelle des communautés végétales et évolution des caractères pédologiques. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, France, 212p.
- [221] START M. A., 1986 - Plants communities' use and spatial overlap of more common large herbivores, Benoue National Park, Cameroon. *Mammalia*, 2, 185-191.
- [222] STOKES A., BALL J., FITTER A. H., BRAIN P. and COUTTS M. P., 1996 - An experimental investigation of the resistance of model root systems to uprooting. *Annals of Botany*, 78, 415-421.
- [223] SUSAN K., 1991 - Experimental determination of seed bank age structure in the winter annual *Collinsia verna*. *Ecology*, 72, 575-585.
- [224] TARDIEU F., 1990 - Effet de l'état structural du sol sur l'enracinement : que prendre en compte pour la modélisation. *In* La structure du sol et son évolution : conséquences agronomiques, maîtrise par l'agriculteur. INRA, Paris, France, pp : 91-109.
- [225] TARDIEU F., BRUCKLER L. and LAFOLIE F., 1992 - Root clumping may affect the root water potentiel and the resistance to soil-root water transport. *Plant and Soil*, 140, 291-301.
- [226] THIOMBIANO A., Contribution à l'étude des Combretaceae dans les formations végétales de la région Est du Burkina Faso. Thèse de Doctorat 3è cycle, Université de Ouagadougou, 220 p.

- [227] TURNER M. I. and NEWTON A. C., 1990 – The initial responses of some tropical rain forest tree seedlings to a large gap environment. *Journal of applied ecology*, 27, 605-608.
- [228] TURNER N. C., 1988 - Measurement of plant water Status by the Pressure Chamber Technique. *Irrigation Science*, 9, 289-308.
- [229] TYNDALL R.W., TERAMURA A. H. and DOUGLASS L. W., 1986 – Potentiel role of soil moisture deficit in the distribution of *Cakile edentula*. *Can. J. Bot.*, 64, 2789-2791.
- [230] UNESCO-PNUE, 1979 – Ecosystèmes forestiers tropicaux. Unesco-Pnue, Paris, France, 740 p.
- [231] UNGAR I. A. and WOODSELL S. R. J., 1993 – The relationship between the seed bank and species composition of plant communities in two British salt marshes. *Journal of Vegetation Science*, 4, 531-536.
- [232] URBANSKA-WORYTKIEWICZ K. and SCHWANK O., 1979 – Potentiel de croissance chez *Lotus alpinus*. *Bull. Soc. Fr.*, 126, 157-160.
- [233] VAN ANDEL J., BAKKER J. P. and GROOTJANS A. P., 1993 – Mechanisms of vegetation succession : a review of concepts and perspectives. *Acta Bot. Neerl.*, 42, 413-433.
- [234] VAZQUEZ-YANES C. and OROZCO-SEGOVIA A., 1986 - Dispersal of seed by animals : effect on light controlled dormancy in *Cecropia obtusifolia*. ISBN, 90, 71-77.
- [235] VAZQUEZ-YANES C. and OROZCO-SEGOVIA A., 1990 – Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. *Oecologia*, 83, 171-175.
- [236] VAZQUEZ-YANES C. and OROZCO-SEGOVIA A., 1992 - Effect of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology*, 11, 391-400.
- [237] VAZQUEZ-YANES C., OROZCO-SEGOVIA A. RINCON E. and SANCHEZ-CORNADO M., 1992 – Light beneath litter in a tropical forest : effect on seed germination. *Ecology*, 71, 337-344.
- [238] VAZQUEZ-YANES C. and OROZCO-SEGOVIA A., 1993 a - Effect of moisture on longevity in seeds of some rain forest species, *Biotropica*, 22, 215-216.

- [239] VAZQUEZ-YANES C. and OROZCO-SEGOVIA A., 1993 b - Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24, 69-87.
- [240] VETAAS O. R., 1992 - Microsites effects of tree and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science*, 3, 337-344.
- [241] VICTOR S-C. and ROBERTO M-G., 1998 – Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 139-151.
- [242] VUUREN VAN M. M., I. ROBINSON D. and GRIFFITHS B. S., 1996 – Nutrient inflow and root proliferation during exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant and Soil*, 178, 185-192.
- [243] WHITE I. and SULLY M. J., 1987 – Macroscopic and microscopic capillary length and time scales from field infiltration. *Water Resources Res.*, 23, 1514-1522.
- [244] WHITEHEAD D., 1985 – A review of processes in the water relations of forests. *In Search for forest management*. Ed. by Landsberg J. J. and Parsons W., CSIRO, Melbourne, pp : 94-123.
- [245] WILLAN R. L., 1992 – Guide de manipulation des semences forestières. F. A. O., Paris, France, 444 p.
- [246] WILSON M. F., 1992 – The ecology of seed dispersal *In 'the ecology of regeneration in plant communities'*. Ed. by FENNER M., CAB International, Paris, France, pp : 61-104.
- [247] WOODING R. A., 1968 - Study infiltration from a shallow circular pond. *Water Res.*, 4, 1259-1273.
- [248] WU Y. J. and COSGROVE D. J., 2000 – Adaptation of roots to water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of experimental Botany*, 51, 1543-1553.
- [249] ZOMBRE N. P., DJIMADOUM M., SOME N. A. et De BLIC PH., 1995 – Etudes pédologiques du terroir de Sobaka : forêt classée de Nazinon. IRBET/ORSTOM, 41p.

ANNEXES :

ANNEXE I: PUBLICATION n°1

Azelia africana Sm. (Caesalpinaceae) : Etude de la prédation des graines dans une savane boisée du Burkina.

Bois et Forêt des tropiques 2000, 264, 55-56

B. A. BATIONO

Institut de l'Environnement
et des Recherches Agricoles
Université de Ouagadougou
Burkina Faso

S. J. OUEDRAOGO

Institut de l'Environnement
et des Recherches Agricoles
Burkina Faso

I. J. BOUSSIM

Université de Ouagadougou
Burkina Faso

AFZELIA AFRICANA SM. (CAESALPINIACEAE) : ÉTUDE DE LA PRÉDATION DES GRAINES DANS UNE SAVANE BOISÉE DU BURKINA FASO

POUR EXPLIQUER LE DEVENIR
DES GRAINES D'AFZELIA AFRICANA,
ESPÈCE LIGNEUSE DE PREMIER PLAN
AU BURKINA FASO, LES AUTEURS
ANALYSÉNT LE RÔLE DE L'ARILLE
DE LA GRAINE, DES FELIX
ET DES PRÉDATEURS.

La prédation des graines, qui affecte la disponibilité des semences pendant la période favorable à la germination, reste l'une des contraintes majeures à la régénération naturelle de nombreuses espèces forestières. *Azelia africana* est une espèce ligneuse classée « prioritaire » au Burkina Faso par son importance dans l'alimentation animale et humaine et dans l'artisanat. Cependant, les constatations des paysans et les études de ces dernières années ont révélé dans la forêt classée de Nazinon une absence quasi totale de sa régénération naturelle, même dans les zones où sa production semencière est jugée satisfaisante. Dans ce contexte et avant d'aborder les conditions de levée et de survie des plantules, il nous a paru nécessaire d'étudier la disponibilité des graines entre la période de dissémination et la saison pluvieuse favorable à la levée in situ.

LE PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

L'étude a été conduite dans une savane boisée, appelée « forêt classée de Nazinon », située environ à 100 km de la frontière méridionale du Burkina Faso. Le climat est de type soudanien avec une pluviosité de l'ordre de 800 à 1 000 mm/an et les sols ferrugineux tropicaux lessivés indurés sont prédominants. En février 1997, pour étudier la prédation des graines d'*A. africana*, deux parcelles ont été choisies. L'une est parcourue par les bœufs précoces et l'autre est protégée des bœufs depuis un an et demi. Sur chacune d'elles, nous avons déposé alternativement le long d'un transect, à intervalles réguliers de 25 m, trois tas de 30 graines chacun, formés respectivement de graines arillées (G_a), de graines non arillées (G_n) et d'un mélange (G_aG_n) constitué d'un tiers de graines arillées. Chaque série a été répétée dix fois.



Photo 1. Graines à arilles d'*Azelia africana*.
Azelia africana arillar seeds.

La vitesse de disparition des graines a été suivie en enregistrant chaque jour le nombre de graines restantes et en observant les marques de dents laissées sur les débris de graines.

DEVENIR DES GRAINES

L'évolution démographique des graines montre une forte disparition de celles-ci (figure 1), révélant ainsi l'existence d'agents prédateurs. Après une semaine de suivi, plus de 90 % des graines ont disparu sur la parcelle parcourue par les feux précoces contre moins de 20 % sur la parcelle protégée où les graines semblent être dissimulées par la strate végétale basse. La vitesse de disparition des graines grillées, relativement plus élevée que celle des graines sans grille, suggère un rôle si gnificatif de l'orille colorée. La diversité des marques sur les débris de semences reflète celle des espèces animales qui en sont responsables. Cependant, les gros or-

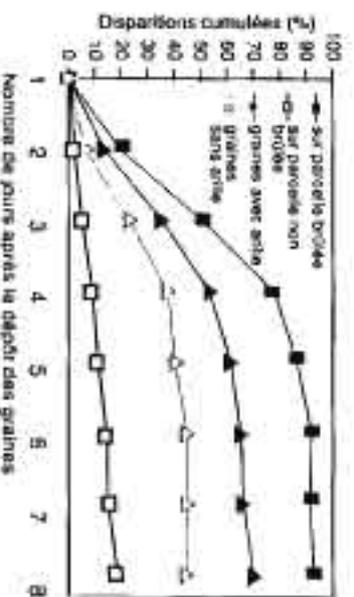


Figure 1. Disparition des graines à arille et sans arille d'*Alzella africana* sur la parcelle brûlée et sur la parcelle non brûlée.

Disappearance of *Alzella africana* seeds with and without aril on the burnt parcel and on the unburnt parcel.

seaux tels que les colobes (*Probus* spp.), très fréquents sous les semenciers pendant la dissémination, et les rongeurs tels que les rats (*Proechimys* spp.) semblent être les principaux prédateurs des graines d'*A. africana* dans la nature. Par ailleurs, des stocks de graines d'*A. africana* ont été trouvés dans des termitières mortes.

Touffoï, la présence de graines d'*A. africana* loin des semenciers, sous les grands arbres et dans les bosquets, révèle que les animaux frugivores sont également d'importants agents de transport, qui augmentent la distance de dissémination des semences, la diversité des sites d'accueil et, donc, les chances d'installation et de survie des plantules.

CONCLUSION

L'une des causes principales de la faible régénération naturelle d'*A. africana* dans la forêt classée de Nazinon pourrait être liée à la prédation des graines avant la saison pluvieuse par les animaux frugivores, principalement les rongeurs et les oiseaux. Cette prédation est accentuée par la présence de l'orille colorée sur la graine et par le passage des feux qui détruit la couche végétale protectrice et expose les graines à la vue des prédateurs. Toutefois, ces animaux frugivores assurent une extension de l'aire de présence des graines après la dissémination oursochore qui accumule les graines sous les semenciers.

► S. A. SATORO
S. J. O. SAKAGO

Institut de l'Environnement et des Recherches Agricoles
Département Productions Forestières, N'Ssa/291
P.O. Box 8645 OUAAGADOUGOU, 04
Savéno Faso

► I. J. ECUISSIM

Université de Ouagadougou
Laboratoire de Botanique et de Biologie végétale
BP 7021 OUAAGADOUGOU
Savéno Faso

ANNEXE II : PUBLICATION n°2

Longévité des graines et contraintes à la survie des plantules d'*Azelia africana* Sm. dans une savane boisée du Burkina Faso.

Annales des Sciences Forestières 2001, 58, 69-75

Longévité des graines et contraintes à la survie des plantules d'*Azelia africana* Sm. dans une savane boisée du Burkina Faso

Babou André Bationo^{a,*}, Sibiri Jean Ouedraogo^a et Sita Guinko^b

^a Institut de l'Environnement et de Recherches Agricoles, Département Productions Forestières (I.N.E.R.A./D.P.F.),
03 BP 7047 Ouagadougou 03, Burkina Faso

^b Faculté des Sciences et Techniques, Laboratoire de Biologie et Écologie végétale, BP 7021 Ouagadougou, Burkina Faso

(Reçu le 13 juin 2000; accepté le 25 août 2000)

Résumé – La viabilité des semences et la capacité de survie des plantules sont des déterminants essentiels de la régénération séminale des espèces végétales en milieu naturel. Des études sur les contraintes à la régénération séminale d'*Azelia africana* ont été conduites au laboratoire, en pépinière et en milieu naturel. Elles ont consisté en des tests de germination et, au suivi de la croissance des plantules en rhizotron et en analyse des facteurs de mortalité en milieu naturel. Les résultats ont révélé que le maintien de la viabilité des graines ne nécessite pas des précautions particulières de conservation. La teneur initiale en eau des graines était de l'ordre de 8 % (rapporté au poids frais), et ont été conservées dans les conditions ambiantes pendant au moins 33 mois après la récolte sans que cela n'ait affecté significativement le taux de germination. Les plantules ont présenté un système racinaire pivotant et précocement traçant dans le rhizotron. Sur le terrain, nous avons noté une très forte mortalité due à leur sensibilité aux feux, au broutage et à la sécheresse. La réussite du semis direct d'*A. africana* nécessite donc une protection contre ces facteurs.

Azelia africana / régénération / rhizotron / savane / Burkina Faso

Abstract – The longevity of seed and the constraints of survival of seedlings of *Azelia africana* Sm. in a woody savannah in Burkina Faso. The viability of seeds and the survival of seedlings in natural conditions are key factors for sexual regeneration of woody species. The constraints of sexual regeneration of *Azelia africana* were studied in laboratory, nursery and under natural conditions. The experiments consisted of germination tests in laboratory, monitoring of the seedling growth in rhizotron and assessment of the factors of mortality of seedlings under natural conditions. When seeds water content is about 8% (on the fresh weight basis), they can be stored in ambient conditions for at least 33 months after collection, without a significant reduction of the germination rate. The seedlings have a deep-root system with precocious lateral ramifications. However, the seedlings are still very sensitive to fire, browsing and drought. To grow well, the seedlings of *A. africana* need to be protected against these constraints.

Azelia africana / regeneration / rhizotron / savannah / Burkina Faso

1. INTRODUCTION

La longévité des semences et la survie des plantules sont des facteurs déterminants de la régénération séminale des espèces forestières [2]. La viabilité des semences et la résistance des plantules aux multiples agressions en

milieu naturel peuvent être déterminées par des facteurs biologiques et écophysologiques propres aux espèces elles-mêmes [5, 13, 14, 15, 23]. C'est le cas par exemple de la teneur en eau des graines qui affecte la longévité et les conditions de conservation des semences [17]. De même, la morphologie fonctionnelle des plantules

* Correspondance et tirés-à-part
Tél. (226) 33 40 98; Fax. (226) 31 49 38.

conditionne de façon significative l'adaptabilité de celles-ci aux facteurs souvent très contraignants du milieu naturel [7, 18, 20, 22].

Azelia africana est l'une des espèces de valeur au Burkina Faso. Elle est utilisée dans l'alimentation humaine et animale, et comme bois d'œuvre. Depuis près d'une décennie l'on a recours à la technique du semis direct pour pallier sa mauvaise régénération dans les formations naturelles. Cependant, depuis l'adoption de cette technique de régénération, aucune étude n'a évalué son impact sur la régénération des parcelles ensemencées. Ces parcelles sont par ailleurs parcourues par les feux précoces chaque année et constamment pâturées par le bétail sans que l'on ne dispose des connaissances sur les capacités de résistance des plantules d'*A. africana* à ces facteurs. De même, les connaissances sur l'influence des conditions de conservation en milieu paysan sur la viabilité des semences sont presque inexistantes. Ceci limite l'appropriation de la gestion des stocks de semences par les populations rurales elles-mêmes. C'est dans ce contexte qu'il nous a paru nécessaire d'appréhender l'influence sur la longévité des graines d'*A. africana* de la durée de conservation dans les conditions ambiantes et d'évaluer l'impact des ensemencements antérieurs sur le recrutement de l'espèce ainsi que les capacités d'adaptation des plantules aux agressions récurrentes du milieu. Les résultats de cette étude devraient à terme dégager la possibilité d'une gestion des semences en milieu rural et les capacités du semis direct à pallier la médiocrité de la régénération naturelle.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

2.1. Site d'étude

L'étude a été conduite dans une savane boisée appelée « forêt classée de Nazinon », à 100 km au sud du Burkina Faso. Le climat est de type soudanien [9] avec une seule saison pluvieuse de mai à octobre. La pluviométrie moyenne annuelle est de l'ordre de 800 à 900 mm et dépasse rarement 1000 mm. Les mois les plus chauds sont mars et avril où les températures moyennes journalières varient entre 30 et 35 °C. Les mois les plus froids sont décembre et janvier avec des températures oscillant entre 20 et 27 °C [3]. Les données pédologiques établissent une prédominance de sols ferrugineux tropicaux lessivés indurés, avec généralement une carapace entre 50 et 100 cm de profondeur [4]. Depuis 1989, la forêt classée est soumise à un plan d'aménagement dont l'objectif principal est la production de bois de chauffe pour approvisionner la ville de Ouagadougou. L'aménagement est caractérisé principalement par la pratique des

feux précoces et l'ensemencement par semis direct des parcelles exploitées.

Germination des graines, morphologie fonctionnelle, croissance et survie des plantules

En 1997 nous avons récolté sous les semenciers un lot de graines d'*Azelia africana*. Un échantillon de 100 graines a été aussitôt prélevé et le poids frais (pf) individuel a été enregistré à l'aide d'une balance de sensibilité 10^{-3} g. Cet échantillon a été passé à l'étuve à 60 °C pendant une semaine, période au bout de laquelle un poids constant a été obtenu, et le poids sec (ps) de chaque graine a été mesuré. La teneur en eau par rapport au poids frais et au poids sec a été ensuite calculée respectivement par les formules suivantes utilisées par Willan (1992) : $100 \times (pf - ps) / pf$ et $100 \times (pf - ps) / ps$. Les graines restantes ont été ensuite conservées en sac dans une armoire en bois. Après 1, 15 et 33 mois de stockage un échantillon de 100 graines a été prélevé et mis à germer sans prétraitement, dans des boîtes de pétri sur du papier filtre.

La croissance et la morphologie des plantules ont été suivies en pépinière dans un rhizotron permettant un suivi continu de la croissance souterraine des plantules. Nous avons utilisé un rhizotron rectangulaire à cadre en bois avec une face amovible. Sa hauteur était d'un mètre avec une contenance de 0,15 m³ (0,3 × 0,5 × 1 m). Une vitre claire et transparente d'une épaisseur de 8 cm et inclinée de 45 °C par rapport à la verticale, subdivisait le rhizotron en deux compartiments. L'un était rempli de sol, l'autre, du côté de la face amovible, était vide et permettait d'accéder à la vitre pour observer régulièrement le développement des racines.

Le profil pédologique dans le rhizotron a été constitué à partir du sol des horizons du profil dominant dans la zone d'étude. Il comportait quatre horizons (H₁, H₂, H₃ et H₄). La granulométrie de chaque horizon a été déterminée au laboratoire à partir d'un échantillon composite (tableau I). Pendant le remplissage du rhizotron le sol était damé pour être proche des conditions naturelles. Quatre graines ont été ensuite semées 1 à 2 cm de la vitre. Cela permettait à la radicule d'être visible à travers la vitre dès son émergence. Les apports en eau après la

Tableau I. Caractéristiques du profil pédologique dans le rhizotron.

	H ₁	H ₂	H ₃	H ₄
Sable total (%)	69,29	66,50	55,38	40,89
Argile totale (%)	5,75	11,75	28,25	37
Limon total (%)	24,96	21,75	16,37	22,11
Épaisseur (cm)	15	20	20	40

germination étaient assurés par les pluies. Pendant trois mois et demi (début-juillet à mi-octobre), la croissance du pivot et de la tige principale de chaque plantule a été enregistrée à une fréquence hebdomadaire. Les observations sur le système racinaire ont été faites après la tombée du jour à l'aide d'une ampoule inactinique afin d'éviter les effets de la lumière blanche sur les racines. Les accroissements hebdomadaires du pivot étaient matérialisés sur la vitre par des tracés de couleurs différentes. Les études en milieu semi-contrôlé ont été complétées par des observations sur le développement des racines de plus de 20 jeunes plantules en fonction de la structure du sol en milieu naturel.

Afin d'évaluer l'impact du semis direct sur la régénération d'*Azelia africana* dans la forêt, un inventaire des plantules a été effectué en septembre 1997 sur les parcelles ensemencées en 1992, 1993, 1994, 1995 et 1996. Sur chaque parcelle l'inventaire a été réalisé le long de deux transects de 10 m de large suivant respectivement la longueur et la largeur de la parcelle. La longueur des transects variait de 3,5 à 6 km.

Enfin, la levée des graines après le semis direct, la capacité des jeunes plantules à survivre à l'installation de la sécheresse et surtout aux feux précoces ont été suivies de septembre 1998 à janvier 1999. Les observations ont été faites sur la parcelle ensemencée par les bûcherons en juillet 1998 après l'exploitation. Le semis direct s'effectue suivant des lignes. Généralement deux ou trois graines sont semées par poquet. L'écartement est de 4 m entre les lignes et entre les poquets sur une même ligne. Sur la parcelle, deux transects de 1 km chacun et perpendiculaires en leur centre ont été identifiés. Le long de chaque transect, des placeaux de 10 m² pouvant contenir au maximum 9 poquets chacun, ont été installés à intervalles réguliers de 100 m. À l'intérieur de chaque placeau le nombre de poquets avec au moins une plantule et le nombre de plantules dans chaque poquet « fertile » ont été enregistrés en début septembre. Les plantules vivantes ont été ensuite inventoriées un mois et demi après la saison pluvieuse, puis un mois après le passage des feux précoces. Les résultats ont été analysés à l'aide du logiciel STATITCF, au seuil de 5 %.

3. RESULTATS

La teneur en eau des graines a été de 8,33 % et 9,15 % respectivement par rapport au poids frais et au poids sec. La germination s'est étalée sur une période d'environ un mois. Les graines fraîchement récoltées présentaient eux un taux de germination supérieur à 90 %. Ce taux atteignait toujours 80 % 33 mois après la récolte (figure 1). Les observations en rhizotron révèlent une germination épigée et non cryptogée des graines. La figure 2 montre

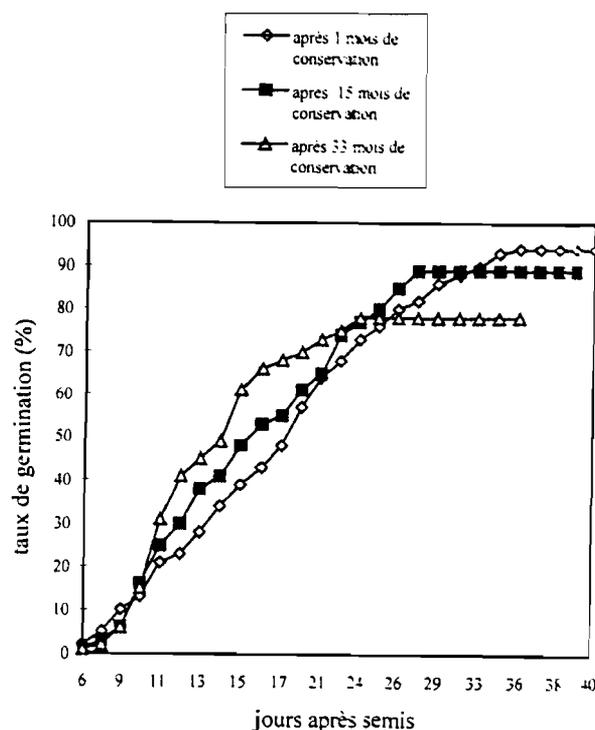


Figure 1. Influence de la durée de conservation dans les conditions ambiantes sur la germination de graines d'*Azelia africana*.

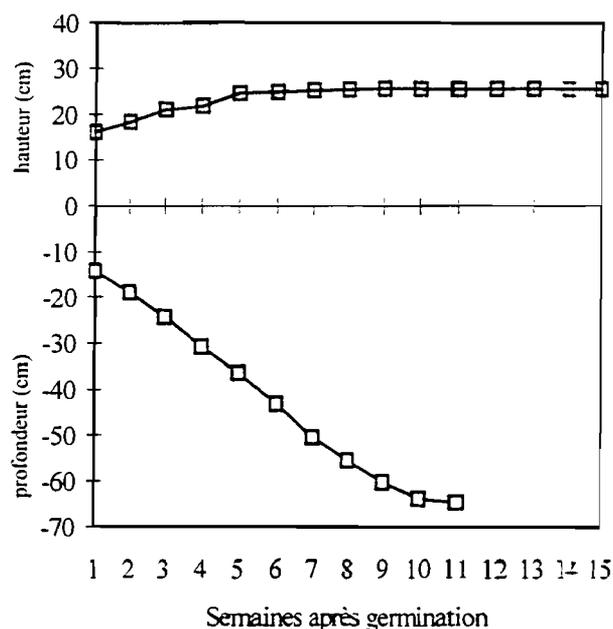


Figure 2. Croissance hebdomadaire cumulée de la tige principale et du pivot de plantules d'*A. africana* élevées en rhizotron.

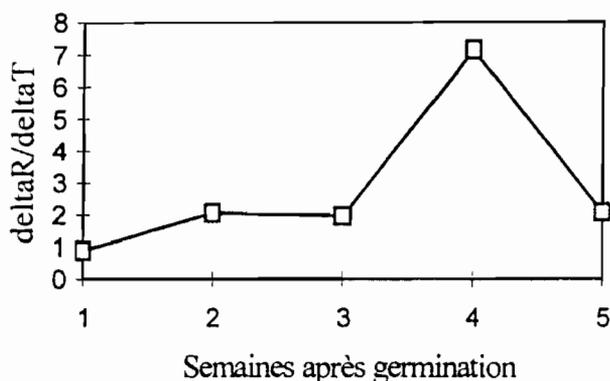


Figure 3. Ratio $\Delta R/\Delta T$ des accroissements hebdomadaires du pivot (ΔR) et de la tige principale (ΔT) de plantules d'*A. africana* élevées en rhizotron.

que la croissance caulinaire des plantules évolue vers une asymptote horizontale qui se situe aux environs de 25 centimètres. La croissance de la tige est continue sur une période de 4 à 5 semaines, suivie par une longue période de repos du bourgeon terminal. L'accroissement hebdomadaire de la tige principale a été du même ordre de grandeur que celui du pivot pendant la première semaine et plus faible durant les autres semaines (figure 3). Dans les deux premières semaines le système racinaire se résumait à un pivot glabre filiforme d'un millimètre de diamètre. Le pivot amorce ensuite un renflement progressif dans les dix premiers centimètres de sa partie supérieure. Sur cette partie se développe dès la troisième semaine un système racinaire secondaire dense et persistant. Trois mois après, le pivot présentait une forme conique bien nette. Le plus grand diamètre de la partie renflée attei-

gnait 5 mm contre environ 2 mm pour le reste de la longueur du pivot. La vitesse de croissance des pivots a été variable d'une plantule à une autre et selon les horizons du sol. Elle a été en moyenne de 14,3 cm, 5,9 cm et 6,2 cm par semaine respectivement dans les horizons H_1 , H_2 et H_3 avec respectivement des écarts-types de 2,16, 2,52 et 2,68. La croissance des pivots 1 et 4 s'est estompée au seuil de l'horizon H_4 tandis que celle des pivots 2 et 3 s'est poursuivie avec une vitesse de 3,9 et 7,3 cm / semaine (figure 4). La morphologie racinaire des plantules en milieu naturel était proche de celle observée en rhizotron. La croissance du pivot était ralentie ou déviée vers l'horizontale au contact des horizons argileux plus compacts. Les racines latérales, très superficielles, se sont essentiellement développées dans les premiers centimètres du sol et même dans les interstices de la litière en décomposition. Toutefois dans les conditions naturelles les racines secondaires se sont progressivement élaguées avec l'installation de la sécheresse. Un mois après la saison pluvieuse le système racinaire était réduit à un pivot conique relativement glabre.

La contribution du semis direct à la régénération d'*A. africana* dans la forêt est pratiquement nulle. Le parcours des transects dans les parcelles ensemencées de 1992 à 1996 n'a révélé la présence d'aucune plantule. Pourtant le taux de levée des graines après le semis semble être important. Les observations sur la parcelle nouvellement ensemencée montrent que deux mois après le semis le nombre de poquets ayant au moins une plantule était en moyenne de 7,84 poquets par placeau soit un taux de réussites de 87 %. Pendant la même période au total 460 plantules ont été recensées sur l'ensemble des 20 placeaux. Toutefois l'évolution démographique de ces plantules (figure 5) a montré une forte mortalité précoce. Un mois et demi après la saison pluvieuse la

Tableau II. Comparaison des accroissements moyens hebdomadaires du pivot et de la tige principale de plantules d'*A. africana* élevées en rhizotron.

	n° semaine après la germination										σ	C.V.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Accroissement moyen hebdomadaire du pivot (ΔR)	14,38 a	4,63 b	5,38 b	6,38 b	5,70 b	6,68 b	7,38 b	5 b	4,88 b	3,5 b	3,04	51,6 %
Accroissement moyen hebdomadaire de la tige principale (ΔT)	16 a	2,25 b	2,75 b	0,88 b	2,75 b						1,28	25,9 %
Ratio $\Delta R/\Delta T$	0,89	2,05	1,95	7,32	2,07							

σ = écart-type; C.V = coefficient de variation.

NB : sur chaque ligne il n'y a pas de différence significative entre les accroissements suivis d'une même lettre au seuil de 5 %.

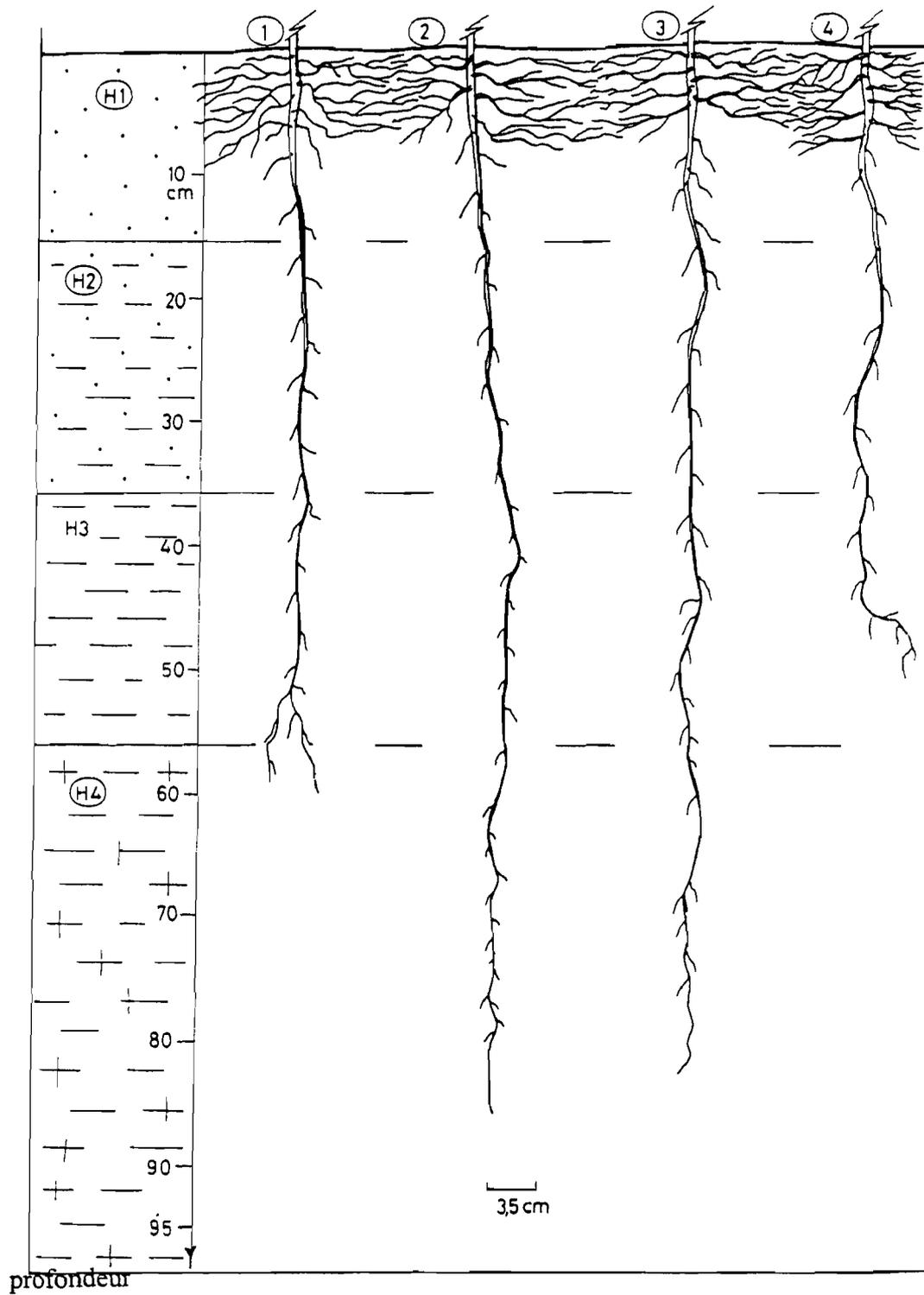


Figure 4. Morphologie racinaire de plantules d'*Azelia africana* âgées de trois mois en rhizotron.

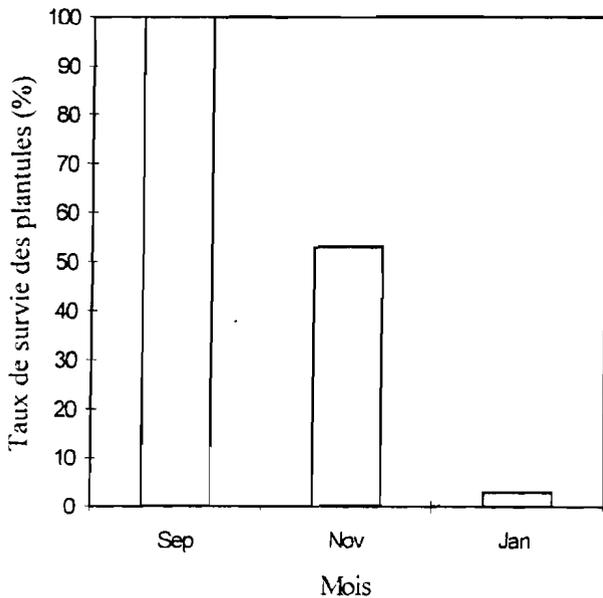


Figure 5. Évolution de la survie des plantules issues du semis directs d'*Afzelia africana* dans la forêt de Nazinon parcourue par les feux précoces.

mortalité des plantules atteignait 47 % dont 15 % par dessèchement de la plantule entière et le reste suite aux traumatismes de la partie aérienne dus principalement aux herbivores. Le dessèchement est plus fréquent chez les plantules installées dans les couches épaisses de litières où des nécroses des axes racinaires ont été observées. Un mois après les feux précoces, seules 3 % des plantules, soit 14 plantules / 460, vivaient encore et s'observaient dans les zones non parcourues par les feux.

4. DISCUSSION

Un taux de germination de l'ordre de 80 % après 33 mois de conservation dans les conditions ambiantes sans précaution particulière, traduit la bonne conservation des semences d'*Afzelia africana*. La teneur en eau exprimée en pourcentage du poids frais est sans doute l'un des principaux paramètres qui affectent la longévité des semences [23]. Une faible teneur en eau favorise une longue durée de conservation des semences. Selon Willan [23] une teneur en eau de 4 à 8 % du poids frais est favorable à un entreposage des semences sans précautions particulières. Ces conditions s'opposent à celles des graines récalcitrantes qui ne peuvent subir une réduction importante de leur teneur en eau sans dommage pendant leur courte durée de vie. Les téguments relativement durs et imperméables des graines d'*A. africana* pourraient les

protéger contre l'humidité ambiante qui occasionne parfois de fortes variations de la teneur en eau. Ces téguments induisent également une légère et différentielle dormance des graines, qui s'oppose à une germination groupée et homogène. Cela évite les fortes mortalités des plantules lorsque la germination in situ est suivie d'une période de sécheresse. L'échelonnement dans le temps de la levée des graines in situ est une stratégie d'adaptation des espèces à la forte variabilité de la pluviométrie [8].

La vigueur de la croissance aérienne dès la levée favorise l'adaptation des plantules à la concurrence herbacée. Cette adaptation est également favorisée par le système racinaire à la fois pivotant et traçant. Le développement et l'étalement précoce des racines secondaires permettent à la plantule d'exploiter un volume important de sol et d'accroître ainsi son absorption racinaire [19]. Cependant les plantules subissent une forte mortalité précoce. Celle-ci est due aux feux, au broutage par les herbivores, à la sécheresse et aux agents pathogènes tels que les invertébrés. Ces invertébrés sont sans doute parmi les principaux responsables des nécroses racinaires. La litière augmente en effet la population des invertébrés prédateurs des plantules [11]. Les termites particulièrement observés pourraient avoir un impact non négligeable. Leur rôle a été déjà évoqué dans les attaques racinaires de *Balanites aegyptiaca* [6]. Dans des cas similaires, Alexandre [1] a également mis en évidence la responsabilité des nématodes. Contrairement à d'autres principales espèces de la zone comme *Detarium microcarpum* [3] et *Vittelaria paradoxa* [10, 18], les graines d'*Afzelia africana* n'ont pas une germination cryptogée qui augmenterait la résistance des plantules aux feux et au broutage. Ses plantules ne sont pas non plus géophytes comme celles de *Detarium microcarpum* [3] qui se débarrassent de leurs parties aériennes pendant la saison sèche et conservent dans le sol leurs organes pérennants qui repoussent en saison pluvieuse. De plus elles ont un faible pouvoir de rejet, de sorte que la destruction de la partie aérienne par les feux ou par les animaux entraîne la mort chez la plupart de celles-ci. Le développement trop superficiel des racines a l'inconvénient de rendre les plantules particulièrement sensibles à la sécheresse et aux feux [16]. Il faut noter également le fait que les systèmes racinaires denses requièrent d'importantes quantités de carbone pour la production et le maintien des tissus [21]. Ce qui suggère la nécessité pour le développement des plantules d'*A. africana* d'un sol relativement fertile ayant un bilan hydrique favorable. L'élagage précoce des racines secondaires en milieu naturel semble traduire ces contraintes. La variation de la vitesse de croissance des pivots dans le rhizotron est en grande partie liée à l'hétérogénéité de la résistance à la pénétration du sol due à l'irrégularité du damage. Toutefois cet artefact révèle la forte sensibilité de la croissance racinaire à la compacité du sol. Cela est

une contrainte majeure à l'installation et au développement des plantules d'*A. africana* dans la forêt classée de Nazinon où le sol est constamment piétiné par le bétail, et où la carapace ou la cuirasse se situe généralement à moins d'un mètre de profondeur [4].

5. CONCLUSION

Il existe une incompatibilité entre la pratique systématique des feux, la pâture et la pratique du semis direct d'*A. africana*. Les caractéristiques écophysologiques et biologiques des plantules ne favorisent pas leur adaptation à ces facteurs. La régénération d'*Azelia africana* dans les savanes nécessite une protection contre les feux et le pâturage. Dans la forêt classée de Nazinon où la pluviométrie dépasse rarement 1000 mm an⁻¹, *Azelia africana* pourrait être proche de sa limite nord. De ce fait, son introduction devrait viser les zones plus humides telles que les dépressions et les zones ripicoles. L'étude de la durée de conservation sur la longévité des semences a révélé les possibilités de stockage des graines d'*A. africana* sans précautions particulières pendant trois saisons. Ces connaissances sont essentielles pour tendre progressivement vers une indépendance des sylviculteurs vis-à-vis des centres de commercialisation des semences forestières où le kilogramme de graines d'*A. africana* dépasse généralement 10000 CFA. Elles permettront une gestion plus rationnelle des semences très peu disponibles d'une part à cause de la faible représentativité de l'espèce et d'autre part, lié à l'émondage quasi-systématique des individus adultes par les éleveurs pour l'alimentation du bétail.

RÉFÉRENCES

- [1] Alexandre D.Y., Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire : *Turraeanthus africana pelleger.*, *Oecologia Plantarum*, tome 12 (1977) 241-262.
- [2] Bariteau M., Régénération naturelle de la forêt tropicale humide de Guyane : étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Epema falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus f., *Ann. Sci. For.* 49 (1992) 359-392.
- [3] Bationo B.A., Étude de la régénération séminale des ligneux dans les jachères de Sobaka, mémoire de DEA, Université de Ouagadougou, 1996, 62 p.
- [4] De Blic Ph., Somé N.A., État structural d'horizons superficiels sableux sous culture ou jachère herbacée en Afrique de l'ouest (Burkina Faso), *Étude et gestion des sols* 4 (1997) 17-24.
- [5] Dirik H., Effet du stress hydrique osmotique sur la germination des graines chez les provenances de Cèdre du Liban (*Cedrus Libani* A. Rich) d'origine turque, *Ann. For. Sci.* 57 (2000) 361-367
- [6] Ganaba S., Rôle des structures racinaires dans la dynamique du peuplement ligneux de la région de la Mare d'Oursi entre 1980 et 1992, thèse de doctorat, Université de Ouagadougou, 1994.
- [7] Gorse V., Reproduction sexuée et hétérogénéité spatiale des semis chez quelques arbres des savanes arborées du Nazinon (Burkina Faso), O.R.S.T.O.M., 1994, 37 p.
- [8] Grouzis M., Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina faso), O.R.S.T.O.M., 1978.
- [9] Guinko S., La végétation de la Haute-volta. Tome 1, thèse de doctorat, Bordeaux 3, 1984, 318 p.
- [10] Jackson G., Cryptogean germination and other seedling adaptation to the burning of vegetation in savanna region in the origin of pyrophytic habit, *New phytol.* 73 (1974) 771-780.
- [11] José M.J., Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields, *Ecology* 75 (1994) 1727-1735.
- [12] Jurado E., Westoby M., Seedling growth in relation to size among species of arid australia, *J. Ecol.* 80 (1992) 407-416.
- [13] Lopez M., Humara J.M., Casares A., Majada J., The effect of temperature and water stress on laboratory germination of *Eucalyptus globulus* Labill. seeds of different sizes, *Ann. For. Sci.* 57 (2000) 245-250.
- [14] Mapongmetsem P.M., Duguma B., Nkongmeneck B.A., Selegny E., The effect of various seed pretreatments to improve germination in eight indigenous tree species in the forest of Cameroon, *Ann. For. Sci.* 56 (1999) 679-684.
- [15] Miquel M., Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon, *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris.* 4^e sér. 9 (1987) 101-121.
- [16] Misra D.K., Relation of root development to drought resistance of plants, Kansas State college, USA, 1954.
- [17] Orozco-Segovia A., Vazquez-Yanes C., Effect of moisture on longevity in seeds of some rain forest species, *Biotropica* 22 (1993) 215-216.
- [18] Ouedraogo J.S., Alexandre D.Y., Distribution des principales espèces agroforestières à Watinoma, terroir du plateau central burkinabè, une résultante de contraintes écologiques et anthropiques, *J. Agric. Trad. Bot. Appl.* XXXVI (1994) 101-111.
- [19] Rabesandratana R.N., Évaluation de la biomasse d'*Euphorbia stenoclata* Bill. (Euphorbiaceae) dans la région de Tuléar (sud-ouest de Madagascar), *Sécheresse* 10 (1999) 55-61.
- [20] Sambou B., Goudiaby A., Madsen J.E., Bâ A.T., Étude comparative des modifications de la flore et de la végétation ligneuse dans les forêts classées de Koutal et de l'île Kouyong (centre-ouest du Sénégal), *J. Agric. Trad. Bot. Appl.* XXXVI (1994) 87-100.
- [21] Smucker A.J.M., Aiken R.M., Dynamic root responses to water deficits, *Soil Sci.* 154 (1992) 281-289.
- [22] Vetaas O.R., Microsites effects of tree and shrubs in dry savannas, *J. Végét. Sci.* 3 (1992) 337-344.
- [23] Willan R.L., Guide de manipulation des semences forestières dans le cas particulier des régions tropicales, étude FAO Forêts 20/2, 1992.

ANNEXE III : PUBLICATION n°3 :

Stratégie de régénération naturelle de *Detarium microcarpum* Guil. et Perr. dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso)

Fruits 2001, 56, 271-285

Stratégies de régénération naturelle de *Detarium microcarpum* Guill. et Perr. dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso)

Babou André Bationo^{a*}, Sibiri Jean Ouedraogo^a, Sita Guinko^b

^a Institut de l'Environnement
et de recherches agricoles,
département Productions
forestières (Inera/CpF)
03 BP 7047 Ouagadougou 03,
Burkina Faso

^b Faculté des Sciences
et techniques,
laboratoire de Biologie
et écologie végétales,
BP 7021, Ouagadougou,
Burkina Faso

babou_bationo@hotmail.com

Strategies of *Detarium microcarpum* natural regeneration in the classified forest of Nazinon (Burkina Faso).

Abstract — **Introduction.** *Detarium microcarpum* is one of the local fruit-bearing species most exploited in Burkina Faso. The mechanisms of its natural regeneration which should direct its exploitation remain, however, badly known. The work presented was undertaken in the classified forest of Nazinon to study the mechanisms of its population installation and development. **Materials and methods.** A diachronic follow-up of the ecophysiology of the seed *in situ* germination and of the population structure of *D. microcarpum* was carried out on three ground types which are characteristic of the area. This work was supplemented by a root morphology study of the seedlings. In addition, the influence on vegetative regeneration of tree parameters (diameters and heights) at the time of the wood felling was evaluated. **Results.** The functioning of the *D. microcarpum* populations made it possible to distinguish four development stages. The species is naturally regenerated at the same time by seed and vegetative processes. The young seedlings are geophytic in the dry season and survive thanks to a tuberous pivot. A direct drilling after the cut is not necessary because the tree produces many seeds ready to develop in the ground a bank of vegetative seedlings, and the butts have a high capacity of vegetative regeneration. The wood felling of low diameter stems to a high height allows the formation of more butt-suckers, but the piece of remaining stem can support the destruction of the suckers by fire. On the other hand the wood felling of strong diameter stems to the ground level guarantees the formation of a maximum number of root-suckers and root collar suckers which escape fires easily. **Conclusion.** Wood felling at the ground level is the best method to exploit the *D. microcarpum* populations, it must thus be advised. However, certain supplementary studies remain to be made for better understanding of the species regeneration.

Burkina Faso / *Detarium microcarpum* / forest management / natural regeneration / principal felling / tree ecology / plant establishment

Stratégies de régénération naturelle de *Detarium microcarpum* dans la forêt classée de Nazinon (Burkina Faso).

Résumé — **Introduction.** *Detarium microcarpum* est l'une des espèces fruitières locales les plus exploitées au Burkina Faso. Les mécanismes de sa régénération naturelle qui devraient orienter sa sylviculture restent cependant mal connus. Le travail présenté a été entrepris dans la forêt classée de Nazinon pour étudier les mécanismes d'installation et de développement de sa population. **Matériel et méthodes.** Un suivi diachronique de l'écophysologie de la germination *in situ* des semences et de la structure des populations de *D. microcarpum* a été effectué sur trois types de sols caractéristiques de la région. Ce travail a été complété par une étude de la morphologie racinaire des plants. Par ailleurs, l'influence sur la régénération végétative des paramètres diamètres et hauteurs de la souche laissée au moment de la coupe a été évaluée. **Résultats.** Le fonctionnement des populations de *D. microcarpum* a permis de distinguer quatre stades de développement. L'espèce se régénère naturellement à la fois par graine et par voie végétative. Les jeunes plantules sont géophytes en saison sèche et survivent grâce à un pivot tubérisé. Un semis direct après la coupe n'est pas nécessaire parce que l'arbre produit de nombreuses graines aptes à développer une « banque de semis végétatifs » dans le sol et les souches ont une haute capacité de régénération végétative. La coupe de tiges de faible diamètre, effectuée à une hauteur élevée, permet la formation de davantage de jets au-dessus du sol mais le morceau de tronc restant peut favoriser la propagation du feu du tronc vers les jets. En revanche, la coupe de tiges de fort diamètre au ras du sol garantit la formation d'un nombre maximal de drageons et de jets issus du collet qui échappent facilement aux feux. **Conclusion.** La coupe au ras du sol est la meilleure méthode d'exploitation des populations de *D. microcarpum* : elle doit donc être conseillée. Toutefois, certaines études complémentaires restent à faire pour mieux comprendre la régénération de l'espèce.

Burkina Faso / *Detarium microcarpum* / aménagement forestier / régénération naturelle / coupe de production / écologie du feu / établissement de la plante

* Correspondance et tirés à part

Reçu le 2 août 2000

Accepté le 7 février 2001

Fruits, 2001, vol. 55, p. 271–285

© 2001 CIRD/EDP Sciences

All rights reserved

Resumen Español, p. 265

1. Introduction

Les formations naturelles des zones tropicales sont des mosaïques de conditions microenvironnementales qui influent sur la régénération de nombreuses espèces forestières [1]. La mise en place d'une sylviculture dans les forêts naturelles nécessite cependant la prise en compte des processus de la régénération naturelle [2]. Pourtant, leur étude a souvent négligé, ou peu considéré, la multiplication végétative qui peut être, dans certains milieux et notamment dans le Sahel, la principale voie de régénération de nombreuses espèces [3]. L'étude de la régénération naturelle, pour être complète, suppose donc la connaissance des différents potentiels floristiques et de leurs conditions d'expression, ainsi que celle des stratégies d'adaptation des espèces aux principaux facteurs permanents et récurrents du milieu.

Detarium microcarpum est l'une des espèces fruitières les plus exploitées au Burkina Faso. Ses fruits sont consommés en traitement de la méningite car la pulpe sucrée aurait des vertus contre cette maladie. Cependant, ils interviennent également dans la fabrication de vins, de jus et de sirops de *D. microcarpum*. Des études approfondies sur les capacités de régénération végétative de cette espèce, dont la population régresse régulièrement, sont insuffisantes. De même, l'étude de la régénération par voie sexuée [4] n'a pas élucidé l'écophysologie de la germination *in situ* des graines disséminées dans un noyau indéhiscent, ni l'influence des conditions d'environnement sur l'installation des plantules.

Dans ce contexte, il nous a paru nécessaire d'étudier les principaux traits écophysologiques de la régénération naturelle sexuée et asexuée d'une part, et l'influence des facteurs édaphiques et anthropiques sur l'expression de ces deux modes de régénération d'autre part. L'objectif en était, à terme, une meilleure adaptation des techniques d'exploitation à la stratégie de régénération de *D. microcarpum* et une mise au point de méthodes sylvicoles basées sur les processus de la régénération naturelle.

2. Matériel et méthodes

2.1. Site d'étude

L'étude a été conduite dans la forêt classée de Nazinon, située au sud du Burkina Faso et à 100 km de Ouagadougou. Le climat y est de type soudanien avec une seule saison pluvieuse de mai à octobre. La pluviométrie moyenne annuelle est de l'ordre de 800 mm et atteint quelquefois 1000 mm [5]. Les températures maximales oscillent entre 30 °C et 40 °C pendant les mois les plus chauds, et entre 17 °C et 25 °C pendant la période froide. La végétation est une savane arborée. Le substratum géologique est formé de migmatites et granites indifférenciés [6]. Les études pédologiques ont mis en évidence quatre classes de sols [7] dont la plus importante est celle des sols à sesquioxyde de fer et de manganèse (87 %). Ces sols reposent soit sur une cuirasse latéritique, soit sur une carapace à des profondeurs variables. Depuis 1986, la forêt classée est soumise à un plan d'aménagement dont l'objectif principal est la production de bois de chauffage pour approvisionner la ville de Ouagadougou. L'opération consiste principalement à effectuer des « feux précoces » dans les parcelles et à les ensemercer, pour exploitation, par des semis directs. *D. microcarpum* est alors l'une des principales espèces utilisées.

Les feux précoces sont des feux pratiqués volontairement en début de saison sèche (fin novembre-début décembre) sous la supervision de l'administration forestière. Ils ont pour objectif de prévenir l'action dévastatrice, sur les arbres, des feux tardifs qui surviennent en mars-avril, en pleine saison sèche, soit accidentellement, soit par le fait des populations rurales pour des raisons diverses. En début de saison sèche, la végétation herbacée encore légèrement humide « brûle mal ». Les feux précoces pratiqués à cette période sont moins violents et ils réduisent considérablement la masse de combustible (la litière herbacée) qui rendrait les feux plus dangereux et plus nocifs en pleine saison sèche.

2.2. Levée *in situ* des graines, fonctionnement des populations et système racinaire

L'étude a été conduite sur trois sites caractérisés par des conditions édaphiques différentes. Ceux-ci ont été choisis en fonction de la carte pédologique de la région [7] sur lithosol latéritique superficiel, sur sol moyennement profond sur cuirasse (*tableau I*), et sur sol profond sur carapace (*tableau II*). Sur chacun de ces sites, trois placettes permanentes de 50 m x 50 m ont été délimitées. Sur chacune de ces placettes, les populations végétales ont été cartographiées en saison pluvieuse, car tous les potentiels floristiques sont alors exprimés. Cette étape a été suivie d'un inventaire systématique des individus présents de *D. microcarpum*, de la mesure du diamètre de ces plants à la base de la tige et de la hauteur totale de chacun d'eux.

La cartographie a consisté à considérer chaque placette comme un plan orthogonal dont les axes seraient deux des côtés perpendiculaires de l'aire ainsi déterminée, et à repérer chaque individu par ses coordonnées (x, y). Plus de 1 000 individus à des stades de développement différents ont ainsi été identifiés et leur fonctionnement a été alors suivi pendant trois ans.

Les observations ont été effectuées :

- deux fois par mois durant la saison pluvieuse (mai à octobre) afin d'acquies des informations suffisantes sur la physiologie de la germination *in situ* des graines enfermées dans des noyaux et sur la morphologie fonctionnelle des premiers stades de la plantule ;
- en début de saison sèche avant la pratique des feux précoces (novembre) ;
- une fois par mois en pleine saison sèche après passage des feux précoces.

Tableau I.
Caractéristiques pédologiques d'un sol ferrugineux moyennement profond sur cuirasse.

Horizons	Couleur à l'état humide ^a	Argile (%)	Sable (%)	Limon (%)	Éléments grossiers (%)	Résistance à la pénétration (kg x cm ⁻²)
H ₁	10YR 3/2	11,25	57,03	31,72	0,49	3,17
H ₂	10YR 5/4	11,75	62,36	25,89	< 0,1	2,06
H ₃ , cuirasse latéritique	-	-	-	-	-	> 40

^a D'après Munsell [8] : 10YR 3/2, sol brun grisâtre très sombre ; 10YR 5/4, sol brun jaunâtre.

Tableau II.
Caractéristiques pédologiques d'un sol ferrugineux profond sur carapace.

Horizons	Couleur à l'état humide ^a	Argile (%)	Sable (%)	Limon (%)	Éléments grossiers (%)	Résistance à la pénétration (kg x cm ⁻²)
H ₁	10RY 4/3	7,75	67,25	25,00	< 0,10	2,06
H ₂	10YR 5/6	11,25	64,38	24,37	0,49	4,83
H ₃	7,5YR 5/6	35,75	40,03	24,22	< 0,10	6,31
H ₄	10YR 7/6	28,50	48,85	22,65	23,70	30,90

^a D'après Munsell [8] : 10RY 4/3, sol brun à brun sombre ; 10YR 5/6, sol brun jaunâtre ; 7,5YR 5/6, sol brun rougeâtre ou brun rouge ; 10YR 7/6, sol jaune.

Les parcelles délimitées et étudiées n'ayant jamais été exploitées par un feu direct auparavant, les populations inventoriées ont donc toutes été issues de régénération naturelle. L'étude des processus de la germination *in situ* a été complétée par des observations effectuées en pépinière à partir de fruits disséminés artificiellement sur des planches. Cette expérimentation a permis d'étudier comment la graine enfouie dans le sol se libère lors de la germination et quelles étaient la disposition et la nature des cotédons.

L'architecture racinaire de quatre à dix individus représentatifs des différents stades de développement a en outre été étudiée sur chaque site par la méthode de la tranchée et du déblivage latéral. L'étude de la morphologie racinaire des individus adultes a été complétée par la mesure de la résistance du sol à la pénétration des racines en liaison avec la granulométrie des horizons. Cette mesure a été faite à l'aide d'un pénétromètre de poche et renouvelée dix fois dans chaque horizon. La granulométrie a été déterminée au laboratoire à partir d'un échantillon composé de sol.

2.3. Influence de la coupe sur la régénération végétative de l'arbre

Afin d'étudier l'influence de la hauteur et du diamètre de coupe sur la multiplication végétative de *D. microcarpum*, une coupe a été effectuée sur une bande de forêt de 500 m x 50 m. Ces essais ont été menés en place lors de la période d'exploitation du bois adoptée habituellement par les bûcherons, soit 5 mois après la saison pluvieuse.

Dans la forêt classée de Nazam, les diamètres (D) à la base du tronc susceptible d'être exploités doivent être compris entre 10 cm et 25 cm. Cependant, pour l'espèce *D. microcarpum*, les diamètres des arbres trouvés dans cette forêt ne dépassent guère 20 cm, la coupe expérimentale a donc porté sur deux classes de diamètres : la première définie telle que $10 \text{ cm} < D < 15 \text{ cm}$ (classe 1) et la deuxième avec $15 \text{ cm} < D < 20 \text{ cm}$ (classe 2). Dans chacune de ces deux classes, six hauteurs de coupe ont été retenues :

0 cm (coupe rase), 10 cm, 20 cm, 30 cm, 40 cm et 50 cm. Afin de prendre en compte les microclimats adaptatifs, les arbres ont été coupés au hasard sur toute l'étendue de la forêt.

Au total 60 individus par hauteur de coupe, soit 360 arbres, ont été marqués par ces dates à partir de 190 mètres pour chacune des deux classes de diamètre de tronc. Les paramètres liés à l'état de la multiplication végétative ont été évalués 8 mois après la coupe à partir d'observations individuelles des souches portant sur :

- l'état de la souche (morte ou vivante) ;
- le nombre de jets et leur niveau d'insertion sur la souche (au niveau du collet ou au-dessus de la surface du sol) ;
- les hauteurs et les diamètres individuels des trois plus grands jets ;
- le nombre de drageons dans un rayon d'un mètre autour de la souche. De fait du fort développement du système racinaire de l'espèce, il a été pratiquement impossible d'identifier tous les drageons engendrés par un individu. Cependant, ceux développés à proximité de la souche ont pu être pris en compte par des méthodes spécifiques appropriées, appliquées aux jets de souches.

Les analyses statistiques ont été faites à l'aide du logiciel Statsoft en utilisant le test de Fisher pour l'analyse des variances et la méthode de Newman-Keuls au seuil de 5 % pour la comparaison des moyennes.

3. Résultats

3.1. Levée *in situ* des graines et fonctionnement des populations

L'étude diachronique de la germination *in situ* et des premiers stades de développement des pétales de *Datarium microcarpum* a montré que la germination n'était pas liée à la nature du sol. Au début de cette phase, le noyau peut à plat sur le sol se fend transversalement et non pas longitudinalement, dans le sens de l'ouverture des cotédons (figure 1).



Figure 1. Déhiscence du noyau de *Datarium microcarpum* pendant la germination *in situ*.

La germination *in situ* est favorisée par l'intervention de termites phytophages qui enterrent le fruit de *D. microcarpum* par leurs constructions et maintiennent ainsi, une certaine humidité autour de lui, même sur les sols squelettiques.

Les cotylédons sont charnus et légèrement soudés à leur base. Après la germination des graines, l'installation des plantules peut être influencée par la nature du sol (figure 2). Pendant cette phase, les plantules de *D. microcarpum* se comportent plus ou moins en géophytes. Leur fonctionnement spécifique en saison sèche a permis de distinguer quatre stades :

- La partie aérienne des individus au stade I est formée, à la fin de la période végétative, de petites tiges de diamètre inférieur ou égal à 0,5 cm à la base, et de 0,5 m de hauteur maximale (figure 3). Ce stade se caractérise par la chute systématique de la partie aérienne, desséchée, en début de saison sèche, avant même le passage des feux précoces. Durant toute la saison sèche, les organes souterrains sont les seuls organes pérennants. Ils se maintiennent dans le sol à des profondeurs variables puis rejettent lorsque surviennent les premières pluies. Après cette première abscission de la partie aérienne, il se forme en général deux rejets, mais parfois quatre, insérés dans la zone du collet en deux points diamétralement opposés ; leur nombre augmente ensuite en fonction de l'âge du plant.

- Les plants au stade II sont constitués par des rejets de 0,5 à 1 m de hauteur et un diamètre basal variant entre 0,5 et 1,5 cm en fin de période végétative. Comme dans le cas des plants du stade précédent, les rejets sont caducs. Leur abscission commence en début de saison sèche et s'accroît avec les feux précoces. À ce stade, les souches ont la capacité d'émettre, après le passage des feux précoces, des rejets qui croissent en pleine saison sèche (figure 4). L'abscission cyclique des rejets dure plusieurs années.

- Au stade III, les rejets sont vigoureux ; à la fin de la période végétative, leur hauteur totale varie entre 1 et 2 m. Leur abscission, qui dépend de leur dimension, est sélective et échelonnée dans le temps. Ainsi, les tiges dont le diamètre à la base

atteint 3 cm ne sont plus caduques. Il se produit alors un bulivage naturel qui, à



Figure 2.
La germination *in situ* de *Desmanium microcarpum* est indifférente à la nature du substrat. Ceux-ci affectent cependant le stade d'installation des plantules.



Figure 3.
Morphologie d'un individu de *Desmanium microcarpum* au stade I de développement. En saison sèche, la partie aérienne meurt et la plante survit grâce à sa rhizome tubéreuse.



Figure 4.
Au premier plan, rejets
de *Detarium microcarpum*
se développant après les feux
précoces, en pleine saison
sèche.

terme, n'épargne généralement pas plus de quatre rejets par souche.

— Au stade IV, la population de *D. microcarpum* est formée de plants subsemenciers et de semenciers. Les subsemenciers sont les rejets sur lesquels apparaissent les

premiers boutons floraux. À ce stade, la tige principale, de hauteur supérieure à 2 m et avec un diamètre basal de plus de 5 cm, devient permanente.

La structure des populations de *D. microcarpum*, composées d'individus appartenant aux quatre stades ainsi définis, varie en fonction des saisons. En saison sèche, les parties aériennes des stades de développement I et II sont totalement caduques. Quelques semaines après les feux précoces et avant le démarrage des pousses d'après-feux, la physionomie de la population n'est principalement définie que par le stade IV dont les parties aériennes sont pérennes. Puis, le développement progressif des pousses d'après-feux fait apparaître les individus du stade II. Les plants au stade I ne se voient que pendant la saison pluvieuse qui est donc la période où tous les stades de développement coexistent. L'inventaire que nous avons effectué à ce moment de l'année a donc permis d'étudier les densités et la structure réelles des populations sur les différents sites (tableau III).

Tableau III.

Densité des populations ligneuses de *Detarium microcarpum*, mesurée en saison pluvieuse sur trois placettes de 50 m x 50 m délimitées en forêt de Nazinon (Burkina Faso) et sur trois types de sol différents. Les individus sont classés selon leur stade de développement : stade I, individus dont la partie aérienne est formée de tiges de diamètre basal 0,5 cm et hauteur 0,5 m ; stade II, plants constitués par des rejets de [0,5 cm < diamètre basal ~ 1,5 cm] et de [0,5 m < hauteur ~ 1 m] ; stade III, plants constitués de rejets vigoureux de diamètre basal > 1,5 cm et hauteur > 1 m ; stade IV, subsemenciers et semenciers.

Stade de développement de <i>D. microcarpum</i>	Sol ferrugineux moyennement profond sur cuirasse			Sol ferrugineux profond sur cuirasse			Litosol superficiel		
	Effectif/placette	Moyenne	Écart-type	Effectif/placette	Moyenne	Écart-type	Effectif/placette	Moyenne	Écart-type
Stade I	346	355,00	30,51	204	265,00	92,96	140	140,67	30,01
	330			181			171		
	389			340			111		
Stade II	137	86,33	51,00	110	110,00	11,00	120	105,00	13,08
	36			99			99		
	87			121			96		
Stade III	76	62,00	25,12	104	94,67	12,86	107	61,87	25,01
	33			80			81		
	77			100			57		
Stade IV	73	49,67	24,03	102	76,33	22,50	103	78,00	33,45
	25			67			40		
	51			60			91		

L'histogramme des densités moyennes des plants aux quatre différents stades de développement suit alors une courbe en « L », quel que soit le type de sol considéré (figure 5).

3.2. Système racinaire

Le développement des structures racinaires s'est révélé positivement corrélé avec le fonctionnement des parties aériennes.

Les plantules, les rejets de jeunes souches et les drageonnements de petites racines latérales (stade I) forment une sous-population dont le comportement géophyte persiste durant toute la saison sèche. À ce stade, le système racinaire des plantules est constitué d'un pivot tubérisé,

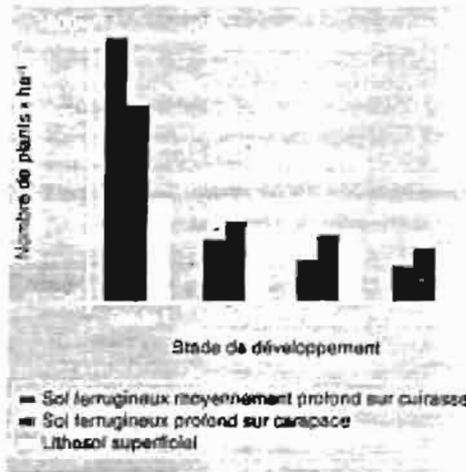


Figure 5. Densité moyenne des plants de *Detarium microcarpum* selon leur stade de développement, sur trois types de sols différents.

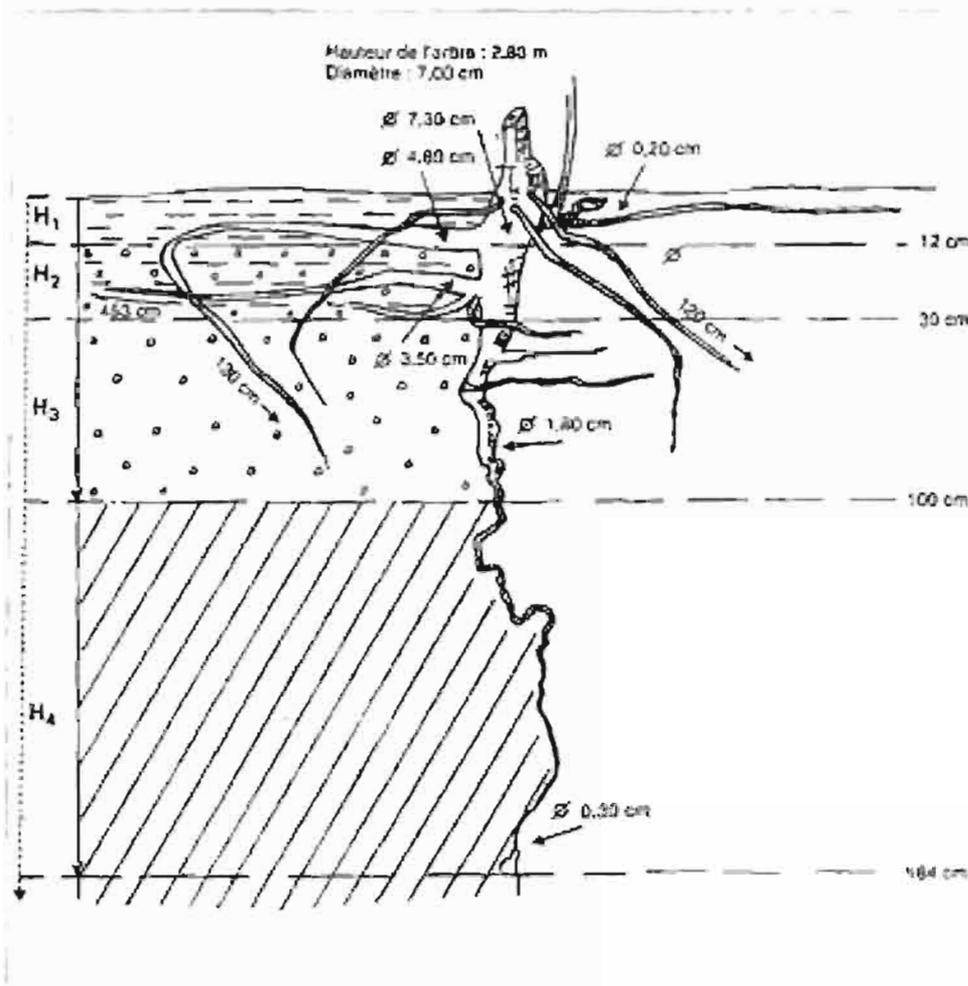


Figure 6. Morphologie racinaire de *Detarium microcarpum* sur un sol ferrugineux profond sur cuirasse (voir schéma II).

Les rejets d'après-feu (stage II) proviennent de racines latérales relativement grosses ou de souches adultes chez lesquelles le système racinaire latéral s'est constitué. Ces rejets sont généralement plus nombreux par souche et ont une croissance vigoureuse atteignant, en fin de saison sèche, une hauteur moyenne de l'ordre de 1 m.

Au stade adulte, le pivot a toujours une forme conique bien nette (figure 6). Sa croissance est orthotrope et s'estompe au contact d'horizons qui présentent une forte résistance à la pénétration, comme la cuirasse. En revanche, les racines secondaires sont très plastiques. Elles ont un développement centripète et opportuniste. Elles

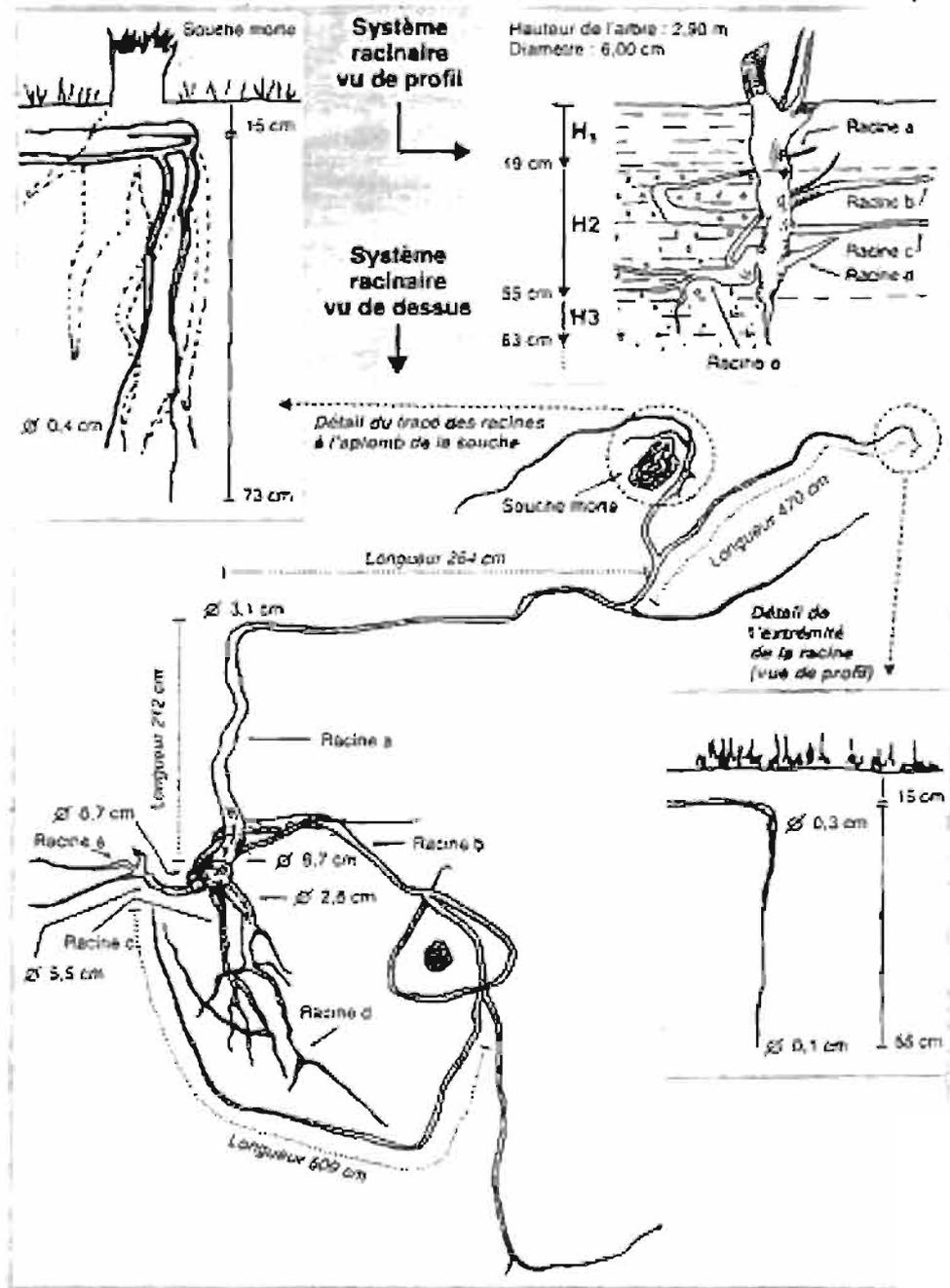


Figure 7. Morphologie et opportunisme racinaire de *Detarium microcarpum* sur un sol ferrugineux moyennement profond sur cuirasse (voir tableau 1).

cheminement selon les lignes de moindre résistance (figure 7). Le système racinaire latéral de *D. microcarpum* a une forte capacité de drageonnement, surtout sur les sols superficiels (figure 8).

3.3. Influence de la coupe sur la régénération végétative de l'arbre

La coupe expérimentale qui a été effectuée pour compléter l'étude sur la régénération de l'espèce *D. microcarpum* a permis d'évaluer l'influence individuelle du diamètre de la tige (tableau IV) et de la hauteur de la souche (tableau V) lors de la coupe, ainsi que celle de la combinaison de ces deux facteurs (tableau VI) sur la multiplication végétative.

La coupe de tiges de faible diamètre (10–15 cm), effectuée à une hauteur élevée

(40 cm ou 50 cm) permet la formation de davantage de rejets au-dessus du sol, mais le morceau de tronc restant peut favoriser la propagation du feu du tronc vers les rejets. En revanche, la coupe de tiges de fort diamètre (15–20 cm) au ras du sol (coupe rase ou à 10 cm du sol) garantit la formation d'un nombre maximal de drageons et de rejets issus du collet qui échappent facilement aux feux.

Huit mois après cette coupe expérimentale, le taux de survie des souches était de 100 %. Trois années après la coupe, seules 5 souches sur les 360 traitées étaient mortes et beaucoup de rejets affranchis portaient déjà des fruits. Par ailleurs, la mort des souches n'a pas toujours affecté toutes les racines dont certaines ont pu survivre et rejeter (figure 9). Un fait important à souligner est l'observation, quelle que soit la

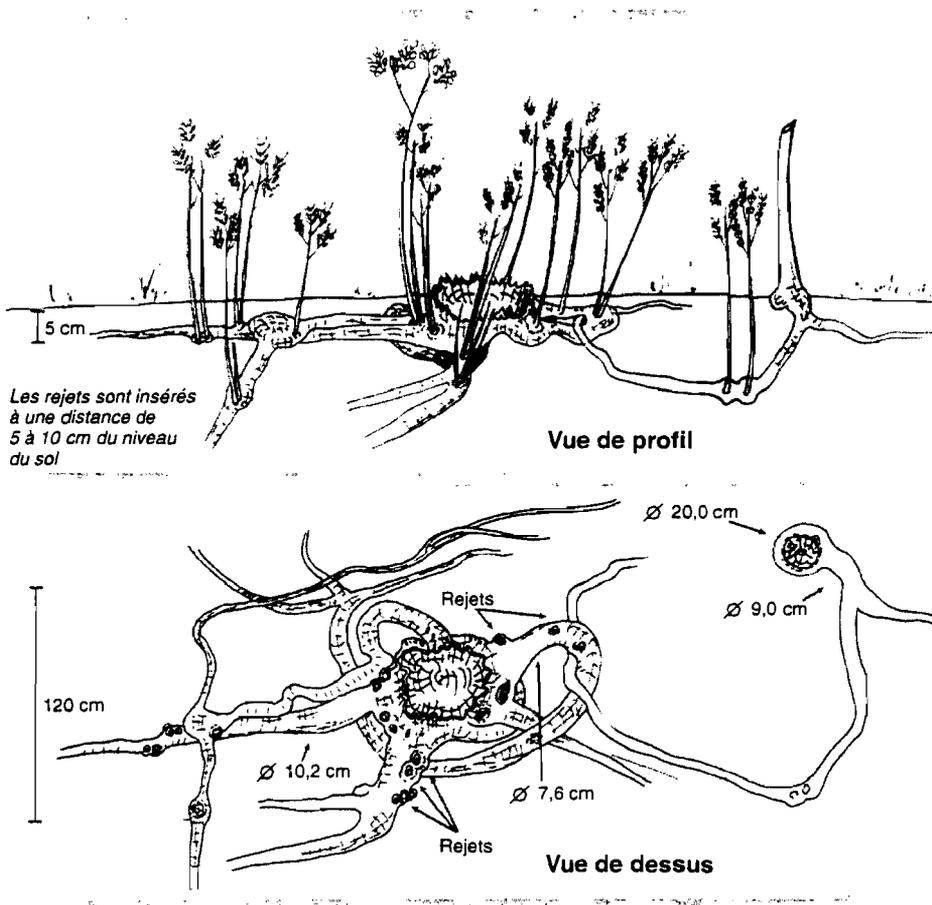


Figure 8. Morphologie racinaire et importance du drageonnement de *Detarium microcarpum* sur un lithosol de moins de 30 cm de profondeur.

Tableau IV.

Influence du diamètre de l'arbre lors de la coupe sur certaines caractéristiques végétales de *Detarium microcarpum*. La coupe expérimentale a porté sur 180 arbres par classe de diamètre considérée ($n = 360$).

Diamètre de coupe (cm)	Nombre moyen par souche de rejets à partir du collet*		Nombre moyen par souche de rejets au-dessus de la surface du sol		Hauteur moyenne des rejets par souche (m)		Diamètre moyen des rejets par souche* (cm)		Nombre moyen de drageons par souche*	
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
]10-15]	13,14	6,23	0,61	1,58	1,42	0,23	1,74	0,38	2,68	0,67
]15-20]	14,67	7,13	0,44	1,19	1,43	0,30	1,91	0,47	5,33	1,72

* Différences significatives entre les deux diamètres de coupe ($P < 5\%$).

Tableau V.

Influence de la hauteur de la souche laissée lors de la coupe, sur certaines caractéristiques végétales de *Detarium microcarpum*. La coupe expérimentale a porté sur 60 arbres par classe de hauteur considérée ($n = 360$).

Hauteur de coupe (cm)	Nombre moyen par souche de rejets à partir du collet		Nombre moyen par souche de rejets au-dessus de la surface du sol*		Hauteur moyenne des rejets par souche (m)		Diamètre moyen des rejets par souche (cm)		Nombre moyen de drageons par souche*	
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Coupe rase	12,95	6,58	-	-	1,35	0,30	1,79	0,44	4,17 a	6,46
10	15,12	6,67	0,08 b	0,36	1,44	0,28	1,18	0,42	5,52 a	7,13
20	13,68	7,13	0,12 b	0,37	1,47	0,24	1,83	0,36	4,08 a	5,54
30	14,00	6,63	0,50 b	1,27	1,45	0,31	1,80	0,54	4,27 a	7,60
40	14,40	6,73	1,12 a	2,28	1,43	0,26	1,84	0,40	3,75 a	5,31
50	13,27	6,54	1,17 a	2,10	1,41	0,24	1,84	0,41	2,27 b	1,45

* Dans une même colonne, les moyennes suivies d'une lettre différente sont significativement différentes au seuil de $P < 5\%$.

hauteur de coupe, de rejets insérés dans la zone du collet, située généralement à plus de 5 cm de profondeur (figures 10, 11). La partie de la souche au-dessus de la surface du sol, desséchée, a fréquemment été brûlée par le feu (figure 12).

4. Discussion

Les graines de *D. microcarpum* ont une germination cryptogée, certifiée par la soudure des cotylédons [9]. Ce type de germination

permet le développement de bourgeons cotylédonaux et leur enfouissement dans le sol avec le collet dès la germination [10]. Ces bourgeons enfouis échappent ainsi aux agressions extérieures et confèrent à *D. microcarpum* une forte capacité à former des rejets de souche et, par conséquent, une bonne résistance aux feux et à la coupe.

Le nombre initial de bourgeons cotylédonaux est variable à l'intérieur d'une même espèce [11]. Chez *D. microcarpum*, ce nombre serait de une ou deux paires correspondant au nombre de rejets qui se forment après la première abscission. Les

Tableau VI.

Influence de la combinaison entre la hauteur de la souche et son diamètre lors de la coupe, sur certaines caractéristiques végétaives de *Detarium microcarpum* ($n = 360$)

Hauteur de coupe (cm)	Diamètre de coupe (cm)	Nombre moyen par souche de rejets à partir du collet		Nombre moyen par souche de rejets au-dessous de la surface du sol		Hauteur moyenne des rejets par souche (m)		Diamètre moyen des rejets par souche (cm)		Nombre moyen de drageons par souche	
		Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Coupe rase	[10-15]	11,57	6,83	0	-	1,36	0,25	1,68	0,41	3,27	3,34
	[15-20]	14,33	6,45	0	-	1,34	0,35	1,90	0,47	5,05	6,59
10	[10-15]	13,47	4,91	0,07	0,37	1,47	0,29	1,76	0,40	3,47	4,07
	[15-20]	18,77	6,31	0,10	0,40	1,40	0,27	1,79	0,44	7,57	9,32
20	[10-15]	14,43	6,26	0,17	0,46	1,47	0,23	1,81	0,37	2,77	3,37
	[15-20]	12,93	5,94	0,07	0,26	1,48	0,26	1,86	0,36	5,40	6,63
30	[10-15]	12,90	5,86	0,50	1,22	1,44	0,24	1,80	0,42	2,50	3,37
	[15-20]	15,10	7,42	0,50	1,33	1,47	0,38	1,99	0,65	5,93	10,31
40	[10-15]	13,80	6,32	1,47	2,42	1,37	0,19	1,64	0,36	1,87	3,33
	[15-20]	15,20	7,22	0,77	2,18	1,48	0,31	2,05	0,45	5,63	6,81
50	[10-15]	12,87	5,15	1,33	2,64	1,40	0,23	1,79	0,36	2,13	2,79
	[15-20]	13,87	7,78	1,00	1,41	1,41	0,25	1,88	0,46	3,10	2,20

positions diamétralement opposées de ces premiers rejets indiqueraient une localisation à l'aisselle des cotylédons. Les bourgeons cotylédonaux sont donc d'abord insérés à l'aisselle des cotylédons, puis ils se multiplient pour occuper le pourtour du collet. En tel mode de développement des bourgeons cotylédonaux a déjà été décrit par Molinas et Verlaque [1] chez *Quercus suber*.

Le développement de la plantule s'accompagne de l'accumulation de réserves nutritives facilement mobilisables pendant les phases de croissance. Ce phénomène se traduit par la tubérisation du pivot [12-14]. Le billage naturel observé dans le cas de la sélection de certains rejets de souche pourrait résulter de la concurrence entre les rejets et du fonctionnement des bourgeons cotylédonaux. L'activité des bourgeons cotylédonaux dépendrait de l'intensité de la dominance apicale, c'est-à-dire de l'inhibition exercée par les bourgeons terminaux sur les bourgeons pré-adaptatifs [13]. La coupe ou l'abscission, en supprimant la

dominance apicale, réveillerait les bourgeons dormants permettant alors le développement de nombreux rejets, puis



Figure 9. Rejet d'une racine de *D. microcarpum* à 5 m de la base de la souche mère tuée par le feu.

l'insertion d'une phase de croissance. Les jets à grosse tête les plus nombreux mesurent alors entre deux et six épaves sur les bourgeons à la base des jets dominants.



Figure 10. Jets de 2 ans d'une souche de 50 cm de hauteur de *D. microcarpum*. Notez l'insertion basale des jets et le dessèchement de la souche au-dessus de la surface du sol.



Figure 11. La coupe nette n'a pas affecté les capacités de jets de souche de *D. microcarpum*.



Figure 12. La souche desséchée favorise le feu nuif aux jets.

C'est ainsi que, progressivement, les jets les plus faibles se représentent plus rapidement à l'abandon.

La prédominance sur les différents sites d'individus caractéristiques du stade I a conduit le bûcher agricole de *D. microcarpum* à se régénérer par la « vie résiduelle » [4].

Les causes de l'abandon précoce et défilé de saison sèche, des parties aériennes des plantules aux stades avancés sont encore mal connues. Cela pourrait être une stratégie écophysiologique de la plante lui permettant d'éviter la sécheresse et d'accumuler ses réserves tant que celles-ci ne sont pas suffisantes pour soutenir les besoins des pousses en saison sèche. Cependant, la chute systématique de certains jets de faible diamètre (juv.), sur des souches adultes dont les structures racinaires sont prunant âgées et développées évoquent une origine endogène de l'abandon.

Selon Alexandre (comm. pers.), l'abandon observé chez *D. microcarpum* serait un phénomène programmé. Cette hypothèse est corroborée par la disposition régulière des zones d'abandon à la base des jets. *D. microcarpum* n'a pas la faculté de constituer un potentiel végétatif capable [4]. Dans les conditions naturelles, le jeune germe perdrait l'avenir de sa floraison, l'abandon annuelle de la partie aérienne apparaît comme une stratégie qui permet à l'espèce un changement vers l'étape de semis, appelée potentiel végétatif par Alexandre [14], par opposition au potentiel végétatif édicatoire. La structure des populations de *D. microcarpum* reflète ainsi deux caractéristiques écologiques et écophysiologiques. La régénération en « I » des différents stades de développement induit une régénération équilibrée [15]. Cependant, la densité des plantules sur les lithonols, peu favorables à l'installation de *D. microcarpum*, est faible par rapport à celle observée sur les deux autres sites étudiés. Toutefois, sur ces lithonols, la relative faiblesse de la régénération par graines est compensée par l'efficacité de la multiplication végétative. En effet, le dragagelement est alors particulièrement favorisé par le détachement extensif et répété du système racinaire lienté.

La forte capacité de régénération végétative et le mode d'aménagement de la forêt de Nazinon rendent quasiment inutile l'ensemencement par semis direct des parcelles à *D. microcarpum* après leur exploitation. En effet, dans cette forêt, le temps prévu entre deux coupes successives sur une même parcelle, ou rotation, a été fixé à 15-20 ans et la coupe à blanc est proscrite, le taux de prélèvement préconisé étant de 50 %. Les semenciers rémanents pourraient ainsi assurer une dissémination continue des graines et donc une alimentation régulière de la « banque de semis végétatifs ». Toutefois, le taux de prélèvement de 50 %, difficilement respecté par les bûcherons, est par endroit supérieur à 75 %, ce qui pourrait affecter la disponibilité des semences après l'exploitation. Cette lacune est cependant compensée par la fructification précoce de certains rejets de souche ou de racines, qui commence 3 ou 4 ans après la coupe. Cette période largement inférieure à celle de la rotation permettrait de favoriser la mise en œuvre, sur les parcelles exploitées, des deux voies de régénération séminale et végétative. L'observation du développement des racines secondaires de *D. microcarpum* a révélé, outre des zones de faibles résistances à la pénétration, un sol relativement fertile. Cela pourrait expliquer la croissance centripète des racines observée dans le sol à proximité des souches et des racines préexistantes, et dans les chéneaux des racines mortes. Ces zones ont une résistance à la pénétration faible, mais sont également constamment enrichies en humus par la décomposition de la litière racinaire. La formation de rejet basaux par *D. microcarpum*, caractérisée par le dessèchement de la souche au-dessus de la surface du sol, déconseillerait la pratique de grandes hauteurs de coupe qui, tout en constituant un volume de bois perdu non négligeable, pourrait compromettre la vie des individus lors du passage du feu.

5. Conclusion

La prédominance de *Detarium microcarpum* dans la forêt classée de Nazinon apparaît donc liée à ses caractéristiques

écophysiologicals qui assurent aux stades juvéniles une bonne adaptation aux principaux facteurs traumatisants du milieu, tels que la sécheresse, les feux et la coupe répétée. La capacité de régénération à la fois par graine et par voie végétative ainsi que la plasticité racinaire permettent à la plante d'occuper différents biotopes. Le fonctionnement des populations de *D. microcarpum* ainsi mis en évidence permet de donner certaines recommandations aptes à optimiser la régénération naturelle de l'espèce.

- Semis direct : lorsque la densité de la population de *D. microcarpum* est importante, un semis direct n'est pas nécessaire après la coupe, car il existe déjà alors, sur ces parcelles, une « banque de semis végétatifs ». Par ailleurs, la régénération végétative y est favorisée par la formation de rejets de souche et de drageons. En revanche, dans les jeunes jachères où *D. microcarpum*, qui n'est pas une espèce constante du parc agroforestier, n'est pas présente, un semis direct peut être recommandé pour pallier la médiocrité de la dissémination et déclencher les processus de la régénération.

- Hauteur de coupe : le rejet de souche de *D. microcarpum* étant formé à partir des bourgeons cotylédonaire situés dans la zone du collet, la hauteur de coupe devra être la plus réduite possible afin d'éviter une perte de volume de bois et de protéger la souche et les rejets contre les feux.

- Inventaires floristiques : pour prendre en compte tous les stades du développement, les inventaires nécessaires pour étudier la structure des populations devront être effectués en saison pluvieuse. Faut de cette précaution, les individus qui ont été classés dans le stade I, géophytes en saison sèche, ne seraient pas pris en compte et l'efficacité du semis direct, alors mal évalué car biaisé, pourrait conduire à des conclusions erronées.

L'ensemble de l'étude qui a été ainsi effectuée dans la forêt de Nazinon au Burkina Faso permet finalement de proposer également des axes de recherches dont les résultats seraient aptes à améliorer la gestion de la régénération des populations de *D. microcarpum*. En particulier, dans la

perspective d'une utilisation efficace de la « banque de semis végétatifs » et des jeunes drageons, l'influence de la transplantation sur la survie des plantules sexuées et le développement des rejets devra être mieux connue. Il serait alors envisageable de régénérer facilement les parcelles où l'espèce est absente et surtout d'éviter les dépenses liées à la production des plants en pépinière. Par ailleurs, il serait intéressant de disposer de plus d'informations sur le temps nécessaire à une plantule pour s'affranchir, après germination, de l'abscission cyclique de sa partie aérienne et pour porter ses premiers fruits. Cet aspect de l'étude n'a pu être résolu à l'issue de 3 ans d'observation. Le problème devra être abordé à partir de la prise en compte des propriétés physico-chimiques et hydriques des sols.

Références

- [1] Vetaas O.R., Microsites effects of trees and shrubs in dry savannas, *J. Vég. Sci.* 3 (1992) 337–344.
- [2] Bariteau B., Régénération naturelle de la forêt tropicale humide de Guyane : étude de la répartition spatiale de *Qualea rosea* Aublet, *Eperua falcata* Aublet et *Symphonia globulifera* Linnaeus f., *Ann. Sci. For.* 49 (1992) 359–382.
- [3] Bationo B.A., Étude des potentialités agroforestières, de la multiplication et des usages de *Guiera senegalensis*, Mémoire d'ingénieur des Eaux et forêts, Univ. Ouagadougou, Burkina Faso, 1994, 67 p.
- [4] Bationo B.A., Étude de la régénération séminale des ligneux dans les jachères de Sobaka (forêt classée de Nazinon, Burkina Faso), Mémoire de DEA, Univ. Ouagadougou, Burkina Faso, 1996, 62 p.
- [5] Bationo B.A., Ouedraogo S.J., Boussim I.J., *Afzelia africana* (Caesalpinaceae) : étude de la prédation des graines dans une savane boisée du Burkina Faso, *Bois et Forêts des tropiques* 264 (2000) 55–56.
- [6] De Blic Ph., Some N.A., État structural d'horizons superficiels sableux sous culture ou jachère herbacée en Afrique de l'Ouest (Burkina Faso). Étude et gestion des sols 4 (1997) 17–24.
- [7] Zombre N.P., Djimadoum M., Some N.A., De Blic Ph., Études pédologiques du terroir de Sobaka : forêt classée de Nazinon, doc. interne, Inret/Orstom, Ouagadougou, Burkina Faso, 1995, 41 p.
- [8] Anonyme, Munsell soil color charts, Macbeth, division of Kollmorgen corporation (Ed.), North Calvert Street Baltimore, Maryland, 1975.
- [9] Burrows G.E., Boag T.S., Stockey, R.A., A morphological investigation of unusual cryptogeal germination strategy of bunya pine (*Arancaria bidwillii*) an Australia rainforest conifer, *Int. J. Plant Sci.* 153 (1992) 503–512.
- [10] Jackson G., Cryptogeal germination and other seedling adaptation to the curing of vegetation in savanna region in the origin of pyrophytic habit, *New Phytol.* 73 (1974) 771–780.
- [11] Molinas M.L., Verdaguer D., Legrotuber ontogeny in the cork-oak (*Quercus suber*, Fagaceae): germination and young seedling, *Am. J. Bot.* 80 (1993) 182–191.
- [12] Alexandre D.Y., Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï : Vertébrés et forêts tropicales humides d'Afrique et d'Amérique. Mémoire, série A, Ecologie, tome 132. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris France, 1982, pp. 193–200.
- [13] Margara J., Bases de la multiplication végétative : les méristèmes et l'organogenèse, Inra, Paris, France, 1984, 260 p.
- [14] Miquel M., Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestières du Gabon, *Bull. Mus. Hist. Nat.* 9 (1987) 101–121.
- [15] Alexandre D.Y., Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire, Études et thèses, Orstom, Paris, France, 1989, 102 p.
- [16] Fensham R.J., Bowman D.M.J.S., Stand structure and the influence of overwood on regeneration in tropical *Eucalyptus* forest on Melville Island, *Aust. J. Bot.* 40 (1992) 335–352.

Estrategias de regeneración natural de *Detarium microcarpum* Gill. y Pierr. En la reserva forestal de Nazinon (Burkina Faso).

Resumen — Introducción. *Detarium microcarpum* es una de las especies frutales locales más explotadas en Burkina Faso. Sin embargo, los mecanismos de su regeneración natural, que deberían orientar su silvicultura, siguen siendo mal conocidos. El presente estudio se ha realizado en la reserva forestal de Nazinon para estudiar los mecanismos de implantación y desarrollo de su población. **Material y método.** Se efectuó un seguimiento diacrónico de la ecofisiología de la germinación *in situ* de las semillas y de la estructura de las poblaciones de *D. microcarpum* en tres tipos de suelos característicos de la región. Este trabajo se completó con un estudio de la morfología radicular de las plantas. Por otra parte, se evaluó la influencia, en la regeneración vegetativa, de los parámetros de diámetro y altura del tocón en el momento de la tala. **Resultados.** El funcionamiento de las poblaciones de *D. microcarpum* ha permitido distinguir cuatro fases de desarrollo. La especie se regenera naturalmente a la vez por semilla y por vía vegetativa. Las plántulas son geófitas en la temporada seca y sobreviven gracias a una raíz primaria tuberizada. No es necesaria la siembra directa tras la tala puesto que el árbol produce numerosas semillas, capaces de desarrollar en el suelo un "banco de siembra vegetativa" y los tocones poseen una gran capacidad de regeneración vegetativa. La corta de tallos de poco diámetro, efectuada a gran altura, permite la formación de más brotes por encima del suelo, pero el trozo de tronco que queda puede favorecer la propagación del fuego hacia los brotes. Al contrario, la corta de tallos de gran diámetro a ras del suelo garantiza la formación de un número máximo de brotes de raíz y brotes del cuello que escapan fácilmente al fuego. **Conclusión.** La corta a ras del suelo es el mejor método de explotación de las poblaciones de *D. microcarpum* y debe, por tanto, recomendarse. No obstante, hay que realizar algunos estudios complementarios para comprender mejor la regeneración de la especie.

Burkina Faso / *Detarium microcarpum* / ordenación forestal / regeneración natural / corta de aprovechamiento / ecología del fuego / establecimiento de plantas

ANNEXE IV : PUBLICATION n°4

Statut hydrique de quatre espèces ligneuses soudaniennes dans la forêt de Nazinon, Burkina Faso.

Sécheresse 2001, 12, 87-94

Statut hydrique de quatre espèces ligneuses soudanaises dans la forêt de Nazinon, Burkina Faso

Comment améliorer l'adéquation entre les exigences en eau d'espèces végétales et les potentialités hydriques des sites d'introduction ? L'étude de la dynamique du potentiel hydrique foliaire et les courbes pression-volume ont permis d'ordonner quatre espèces végétales selon leur xérophilie. La différence de statut hydrique étant en partie liée à la morphologie des racines.

Babou André BATIONO
Sibiri Jean OUEDRAOGO

Institut de l'environnement
et des recherches agricoles/
Département productions forestières
(INERA/DPF),
03 BP 7047,
Ouagadougou 03, Burkina Faso.
<tsinjean@hotmail.com>

Daniel-Yves ALEXANDRE

Institut de recherche
pour le développement (IRD),
BP 84, Bamako, Mali.

Sita GUINKO

Laboratoire de botanique et d'écologie
végétale de l'Université
de Ouagadougou,
BP 7021,
Ouagadougou, Burkina Faso.

L'adéquation entre les ligneux et les conditions hydriques des sites est l'un des facteurs déterminants de la réussite des plantations [1, 2] et de la production forestière. Ainsi, la capacité d'enracinement en profondeur est-elle l'une des principales causes d'adaptation différentielle des espèces végétales au milieu sahélien caractérisé par une sécheresse édaphique. Dans les conditions naturelles, la mortalité sélective de certaines espèces ligneuses avec la baisse de la pluviométrie [3] et leur remplacement par des espèces plus xérophytes [4] sont des phénomènes connus. Cependant, au Burkina Faso, pays sahélien, les études destinées à comprendre le fonctionnement hydrique des arbres et arbustes utilisés dans les activités de création de forêts familiales, d'enrichissements des forêts naturelles et dans les

associations agroforestières, sont presque inexistantes. Cette étude a donc été entreprise pour mieux appréhender le fonctionnement hydrique de quatre espèces ligneuses locales : *Isobertinia doka* Carib. et Stapf., *Detarium microcarpum* Guill. et Perr., *Piliostigma thonningii* (Sch.) Miln. et Redh. et *Terminalia avicennioides* Guill. et Perr. Ces espèces abondantes dans certaines formations naturelles sont de plus en plus utilisées ou envisagées dans l'enrichissement artificiel des forêts classées et des jachères mais on ne dispose encore que de peu d'informations significatives sur leur adaptabilité aux conditions de sécheresse caractéristiques de certaines zones d'introduction. Le potentiel hydrique foliaire *in situ* intégré à la fois la disponibilité en eau du sol, les contraintes climatiques et la réponse in-

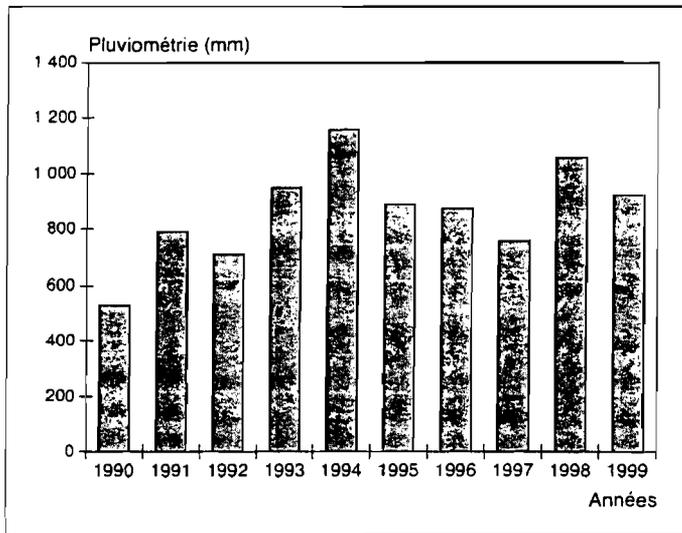


Figure 2. Pluviométrie annuelle de la station météorologique de Sapouy

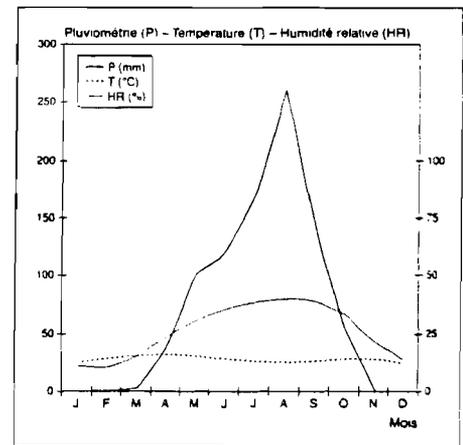


Figure 3. Diagramme ombrothermique et évolution de l'humidité relative de 1997 à 1999 (moyennes mensuelles) de la station météorologique de Sapouy.

saines. Pendant l'étude de la cinétique journalière du potentiel hydrique foliaire, une attention particulière a été accordée aux valeurs caractéristiques que sont : le potentiel de base (Pb) mesuré en fin de nuit, au moment où la transpiration est presque nulle et qui indique le potentiel du sol dans la zone rhizosphérique ; le potentiel minimum (Pm) obtenu en milieu de journée, qui indique le déficit hydrique interne maximal de la plante ; et enfin le potentiel de récupération (Pr) enregistré après le coucher du soleil, qui caractérise la réhydratation progressive de la plante suite à un quasi-arrêt des pertes d'eau par évapotranspiration [11]. Ces paramètres ont permis de calculer l'amplitude maximale de la variation journalière du potentiel (ΔP) et le gain de potentiel de base selon les formules : $\Delta P = P_b - P_m$ et $G_p = (P_r - P_m) / (P_b - P_m)$. G_p est en fait un indicateur de la vitesse de récupération de la plante, c'est-à-dire de la vitesse de réhydratation après la contrainte hydrique. Fin septembre, au moment où les feuilles sont mûres, les courbes pression-volume ont été réalisées sur un échantillon de trois rameaux coupés de chaque espèce. Les rameaux coupés ont été mis à flotter dans l'eau déminéralisée et transportés au laboratoire où ils ont été saturés pendant 18 h à l'obscurité. Les mesures ont été ensuite faites dans une salle climatisée à 25 °C [12]. Elles ont consisté à l'enregistrement alternatif du poids et du potentiel hydrique foliaire correspondant, d'abord toutes les dix minutes puis toutes les vingt minutes après les cinquante premières mi-

nutes. Le poids des échantillons de feuilles a été enregistré à l'aide d'une balance de sensibilité 10^{-3} g. L'exploitation graphique des courbes a permis de déterminer le potentiel osmotique à pleine turgescence (PI_{100}), le potentiel osmotique au point de perte de turgescence (PI_0), le volume symplasmique (Vs) et la teneur relative en eau au point de perte de turgescence (TRE_0). L'étude du fonctionnement hydrique a été complétée sur le site par celle de l'enracinement par excavation de trois à quatre individus représentatifs de chaque espèce. Au cours de cette étude, la résistance à la pénétration et la granulométrie des horizons ont été déterminées respectivement à l'aide du pénétromètre de poche et à partir d'un échantillon composite de sol. Les mesures de la résistance à la pénétration ont été répétées 10 fois dans chaque horizon. Les résultats ont été analysés à l'aide du logiciel STATITCF et le test de Newman Keuls

au seuil de 5 % a été utilisé pour la comparaison des moyennes.

Résultats

Les cinétiques journalières du potentiel hydrique foliaire ont des allures semblables au cours de toutes les saisons : diminution du potentiel du lever du soleil jusqu'à un minimum en milieu de journée, puis augmentation progressive en début de soirée (figure 4). Cette identité apparente masque cependant des variations interspécifiques et saisonnières. Les différences se situent principalement au niveau du potentiel de base, du potentiel minimum et de l'amplitude des variations journalières du potentiel (tableau 1). *D. microcarpum* et *P. thonningii* ont eu, au cours de toutes les saisons, les potentiels de base les plus significativement faibles (élevés en valeur

Tableau 1. Comparaison interspécifique du potentiel de base (Pb), des amplitudes journalières du potentiel (ΔP) et des gains de potentiel (G_p)

Espèces	Début saison sèche			Saison sèche			Saison pluvieuse		
	Pb (Mpa)	ΔP (Mpa)	G_p (%)	Pb	ΔP	G_p	Pb	ΔP	G_p
<i>Detarium microcarpum</i>	-0,62 ^a	1,51 ^d	87 ^a	(feuilles caduques)			-0,37 ^a	1,24 ^b	93 ^a
<i>Piliostigma thonningii</i>	-0,45 ^b	1,73 ^d	95 ^a	-0,65 ^a	1,20 ^b	90 ^a	-0,22 ^b	1,54 ^b	95 ^a
<i>Terminalia avicennioides</i>	-0,26 ^c	1,93 ^b	85 ^a	-0,24 ^b	1,18 ^b	74 ^a	-0,12 ^c	1,26 ^b	97 ^a
<i>Isoblerlinia doka</i>	-0,08 ^d	2,42 ^a	95 ^a	-0,14 ^b	2,30 ^a	55 ^b	-0,07 ^c	1,81 ^a	97 ^a

NB : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes suivies d'une lettre au seuil de 5 %.

Références

1. Okali DUU, Dodoo G. Seedling growth and transpiration of two west african mahogany species in relation to water stress in the root medium. *J Eol* 1973 ; 61 : 421-38.
2. Dupuy B. Plantations mélangées en forêt dense humide ivoirienne. *Bois et Forêts des tropiques* 1995 ; 245 : 33-9.
3. Ganaba S, Ouadba JM, Bagnounou O. Les ligneux à usage de bois d'énergie en région sahélienne du Burkina Faso : préférence des groupes ethniques. *Sécheresse* 1998 ; 9 : 261-8.
4. Devineau JL. Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow farming system (south-west Burkina Faso). *J Trop Ecol* 1999 ; 15 : 497-513.
5. Aussenac G, Granier A. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann Sc Forest* 1978 ; 1 : 19-32.
6. Guinko S. *La végétation de la Haute-Volta*. Thèse de doctorat, université de Bordeaux 3, 1984 ; 318 p.
7. De Blic P, Somé NA. État structural d'horizons superficiels sableux sous culture ou jachère herbacée en Afrique de l'Ouest (Burkina Faso). *Étude et Gestion des Sols* 1997 ; 1 : 17-24.
8. Zombré NP, Djimadoun, Somé NA, De Blic P. *Études pédologiques du terroir de Sobako : forêt classée de Nazinon*. Ouagadougou : Irbet/Orstam, 1995 ; 41 p.
9. Somé NA. *Les systèmes écologiques post-culturaux de la zone soudanienne (Burkina Faso) : structure spatio-temporelle des communautés végétales et évolution des caractères pédologiques*. Thèse, université Paris VI, 1996 ; 212 p.
10. Turner NC. Measurement of plant water Status by the Pressure Chamber Technique. *Irrigation Science* 1988 ; 9 : 289-308.
11. Macoumba D. *L'eau dans le système sol-plante-atmosphère : concepts, méthodes d'étude, application à Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. Raddiana (Savi) Brenan var. raddiana Brenan, (Mimosaceae R. Br.)*. Mémoire de DEA, Université Cheikh Anta Diop, 132 p.

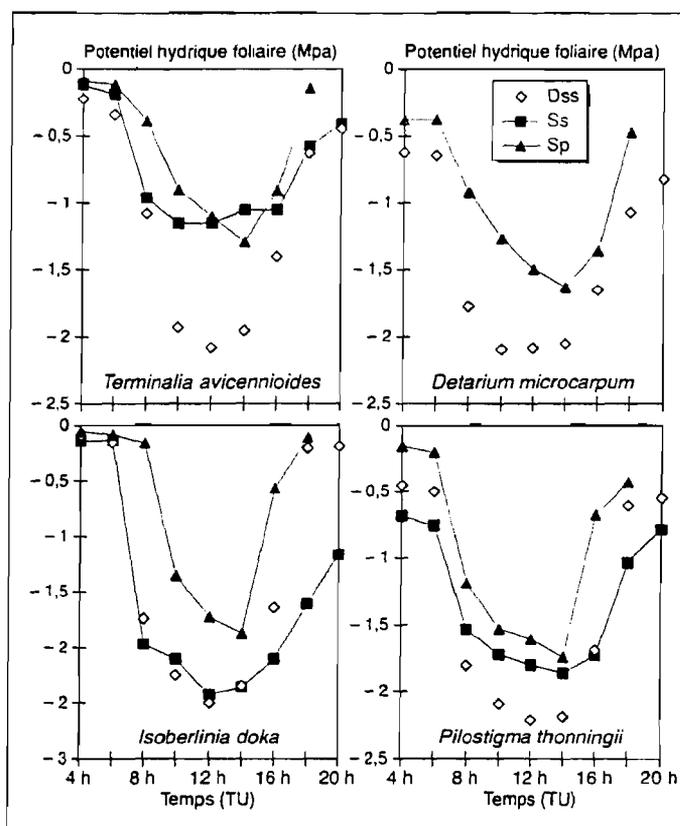


Figure 4. Cinétiques journalières du potentiel hydrique foliaire en début de saison sèche (Dss), en saison sèche (Ss) et en saison pluvieuse (Sp) de quatre espèces ligneuses soudanaises.

absolue] et *I. doka* les plus élevés, tandis que *T. avicennioides* a occupé une position intermédiaire. En début de saison sèche, le potentiel de base d'*I. doka* a été environ huit fois supérieur à celui de *D. microcarpum* et six fois à celui de *P. thonningii*. C'est également en début de saison sèche que les oscillations journalières du potentiel ont été les plus importantes. *I. doka* a montré, au cours de toutes les saisons, les plus fortes amplitudes. La récupération a été rapide sauf chez *I. doka* où elle a été lente en saison sèche, dépassant à peine 50 % à 20 h. Les courbes pression-volume ont une partie curvilinéaire et une partie linéaire (figure 5). L'extrapolation de la partie linéaire permet d'obtenir, sur l'axe des abscisses, le volume symplasmique et, sur l'axe des ordonnées, l'inverse du potentiel osmotique à pleine turgescence ($1/P_{100}$). De même, la projection des coordonnées du point de départ de la partie linéaire permet d'obtenir, sur l'axe des ordonnées, l'inverse du potentiel osmotique à turgescence nulle ($1/P_0$) et, sur l'axe des abscisses, la teneur relative en eau pour laquelle la turgescence s'annule (TRE₀). Les paramètres dérivés des courbes pression-volume diffèrent également selon les espèces (tableau II).

Le système racinaire des espèces étudiées est à la fois traçant et pivotant. Le pivot a une forme conique bien nette chez *D. microcarpum* (figure 6). Des pivots surnuméraires sont fréquemment observables chez *I. doka* (figure 7) avec souvent des crosses racinaires à l'extrémité des racines dans les horizons profonds plus compacts où le taux d'argile et la résistance à la pénétration sont plus élevés. Les pivots surnuméraires sont cependant absents chez *P. thonningii* et chez *D. microcarpum*. Ils sont occasionnels chez *T. avicennioides* où ils se situent généralement dans les fentes de retrait des horizons argileux ou dans les macropores créés par l'activité de la macrofaune comme les termites et les vers de terre (figure 8). Le système racinaire secondaire est particulièrement superficiel chez *D. microcarpum* et chez *P. thonningii*. Les racines latérales de cette dernière donnent systématiquement naissance dans leurs parties distales à de nombreuses ramifications (figure 9).

Discussion

Le fait remarquable de cette étude est la différence de statut hydrique entre les

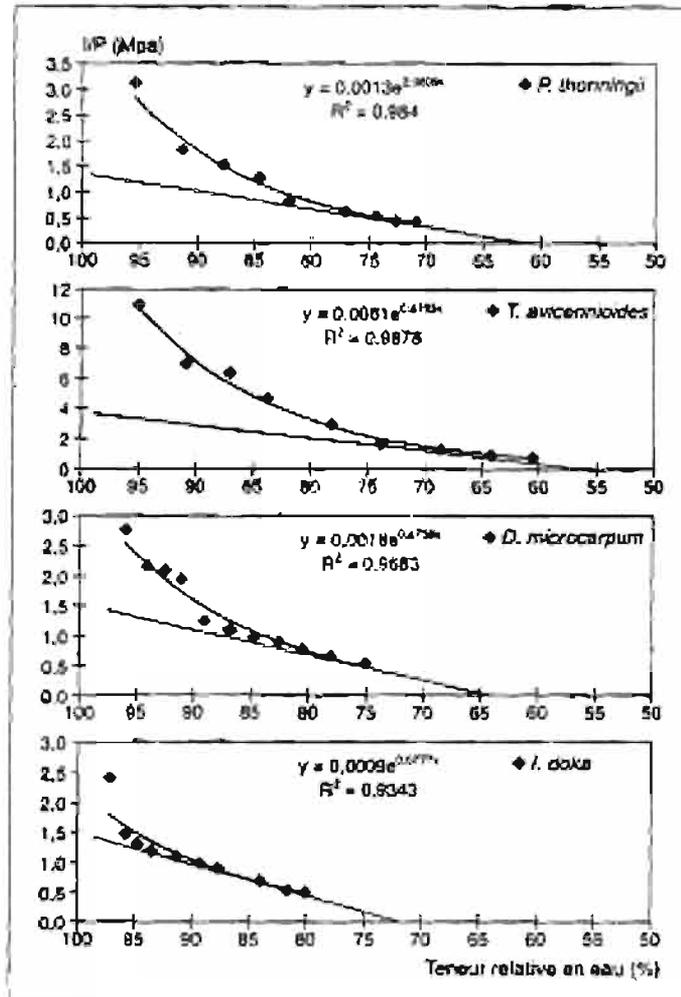


Figure 5. Courbes pression-volume de quatre espèces ligneuses soudanaises.

Références

12. Fournier C. Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahélienne (région du Ferlo, Nord-Sénégal). Thèse de doctorat, Université Paris-Sud, centre d'Orsay, 1993 ; 156 p.

13. Hinckley TM, Duhm F, Hinckley AR, Richter H. Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant, Cell Environ* 1980 ; 3 : 131-40.

14. Matig OÉ. Étude comparée du fonctionnement hydrique de quatre espèces utilisées dans les programmes de reboisement au Nord-Cameroun. Thèse de doctorat, Université Yaoundé I, 1993 ; 381 p.

15. Ausienac G, Granier A. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann Sc For* 1978 ; 35 : 19-32.

16. Breda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A. Water transfer in a mature oak stand (Quercus petraea): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can J For Res* 1992 ; 23 : 1136-43.

17. Alexandre DY. Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais : *Tournefortia bicolor*, *Gouania glabra* et *Eperua grandifolia*. *Ann Sc For* 1991 ; 48 : 101-11.

18. Matig OÉ, Dreyer E. Fonctionnement hydrique de quatre espèces de reboisement au Nord-Cameroun : évolution du potentiel hydrique et de la conductance stomatique. In : Riederer A, Dreyer E, Poladin C, Atly H, Bory G, eds. *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. Nancy : Groupe d'étude de l'arbre, 1991 : 85-91.

quatre espèces. Le potentiel de base est un indicateur de l'état hydrique du sol dans la zone rhizosphérique [13]. Les valeurs relativement élevées de ce paramètre, en particulier chez *I. doka*, pendant les périodes sèches témoignent d'une certaine accessibilité aux ressources hydriques disponibles du sol. En revanche, *D. microcarpum*, qui perd systématiquement ses feuilles et ses jeunes rameaux pour des potentiels de base de l'ordre de $-0,6$ Mpa dès le début de la saison sèche, semble être affecté précocement par la sécheresse éda-

phique. Cependant cette abscission précoce des organes transpirants lui permet d'éviter les effets de la sécheresse. L'amplitude des variations journalières du potentiel $[\Delta P]$ reflète l'intensité de la transpiration [12, 14, 15]. Ce paramètre suggère que *P. thonningii*, *D. microcarpum* et plus encore *T. avicennioides* limitent plus les pertes en eau par transpiration que *I. doka* qui a présenté au cours de toutes les saisons les amplitudes les plus élevées. Ces différences de fonctionnement hydrique peuvent résulter de la conductance

Tableau II. Paramètres dérivés des courbes pression-volume des rameaux coupés

Espèces	P_{100} (Mpa)	P_0 (Mpa)	TRE ₀ (%)	V_0 (%)
<i>T. avicennioides</i>	-0,3 ^a	-0,5 ^c	68 ^a	57 ^a
<i>P. thonningii</i>	-0,7 ^a	-2 ^a	75 ^b	62 ^a
<i>D. microcarpum</i>	-0,7 ^a	-1 ^a	79 ^a	62 ^a
<i>I. doka</i>	-0,7 ^a	-1 ^a	89 ^a	72 ^a

ab : dans une même colonne il n'y a pas de différence significative entre les moyennes d'une même lettre au seuil de 5 %.

P_{100} : potentiel osmotique à pleine turgescence ; P_0 : potentiel osmotique au point de perte de turgescence ; TRE₀ : teneur relative en eau du point de perte de turgescence ; V_0 : réserve hydraulique.

Horizons	H1	H2	H3	H4
Couleur à l'état humide	10 YR 4/3	10 YR 5/6	7,5 YR 5/6	10 YR 7/6
Argile (%)	7,75	11,25	35,75	29,50
Sable (%)	67,25	64,38	40,03	48,85
Limon (%)	25	24,37	24,22	22,65
Éléments grossiers (%)	< 0,1	0,49	< 0,1	23,70
Résistance à la pénétration (kg/cm ²)	2,08	4,83	6,30	30,08

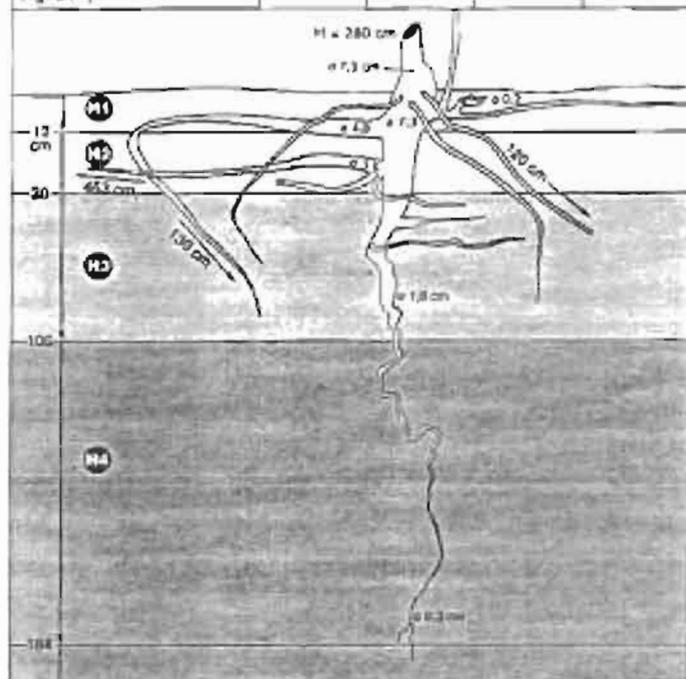


Figure 6. Morphologie racinaire de *Detarium microcarpum*.

Horizons	H1	H2	H3	H4
Couleur à l'état humide	10 YR 3/2	10 YR 5/3	7,5 YR 6/6	5 YR 4/8
Argile (%)	11,5	10,5	22,5	26,25
Sable (%)	65,46	67,63	56,66	55,62
Limon (%)	23,03	19,67	20,84	18,13
Éléments grossiers (%)	< 0,1	< 0,1	< 0,1	< 0,1
Résistance à la pénétration (kg/cm ²)	5,01	11,10	28,50	33,15

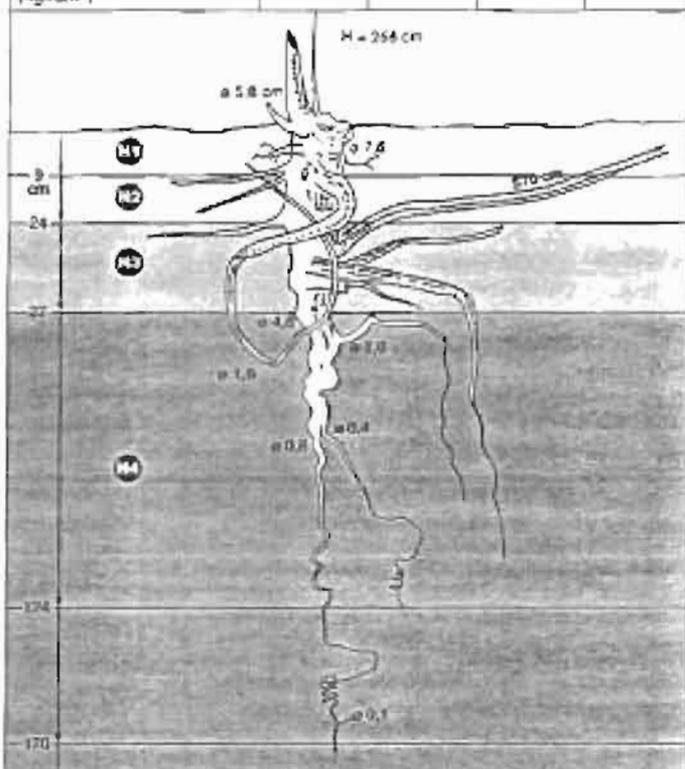


Figure 7. Morphologie racinaire de *Isobertinia doka*.

hydraulique sol-racine [16], des propriétés liées aux racines qui contrôlent l'absorption, et des feuilles qui contrôlent la transpiration [17]. Ainsi, le développement trop superficiel du système racinaire latéral qui porte l'essentiel des racines absorbantes peut-il contribuer à expliquer les faibles valeurs du potentiel de base chez *P. thonningii* et de *D. microcarpum*. La présence d'anneaux d'étranglement le long des pivots de ces deux espèces et leur développement sinusoidal traduisent les contraintes de croissance des racines en profondeur. Cela pourrait affecter l'alimentation en eau des plantes. En revanche, le développement de pivots surnuméraires chez *I. doka* et *T. avicennioides* milite en faveur d'une meilleure alimentation en eau liée à une exploitation des couches profondes du sol plus humides. Ceci peut s'accompagner d'une augmentation des

potentiels de base. La transpiration relativement importante de *I. doka* suggérée par l'amplitude du potentiel hydrique foliaire est favorable à une assimilation photosynthétique plus forte et à une croissance continue. Cependant, les besoins en eau relativement élevés qu'induit ce fonctionnement physiologique peuvent rendre l'espèce plus vulnérable à une sécheresse sévère [18]. Par ailleurs, les teneurs relatives en eau au point de perte de turgescence (TRE_0), qui diminuent avec la croissance de la xérophilie [16], indiquent que *I. doka* est l'espèce la moins xérophile ($TRE_0 = 89\%$) et *T. avicennioides* la plus xérophile ($TRE_0 = 68\%$). Les exigences hydriques de *I. doka* ont été également évoquées par Guinko [6] qui a noté que sa présence dans une zone indiquait une pluviométrie annuelle de l'ordre de 900 mm. De même, Devineau [4] note que, avec la

dégradation des conditions climatiques, *I. doka* est progressivement remplacée par des espèces plus résistantes à la sécheresse dans l'Ouest du Burkina Faso alors qu'elle était autrefois l'une des espèces principales des forêts sèches.

Conclusion

Malgré le manque d'informations sur la conductance stomatique, la dynamique du potentiel hydrique foliaire et les courbes pression-volume permettent d'ordonner les différentes espèces végétales selon leur xérophilie : *Isobertinia doka* < *Detarium microcarpum* = *Ptilostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*. La différence de statut hydrique est en partie liée à la morphologie des ra-

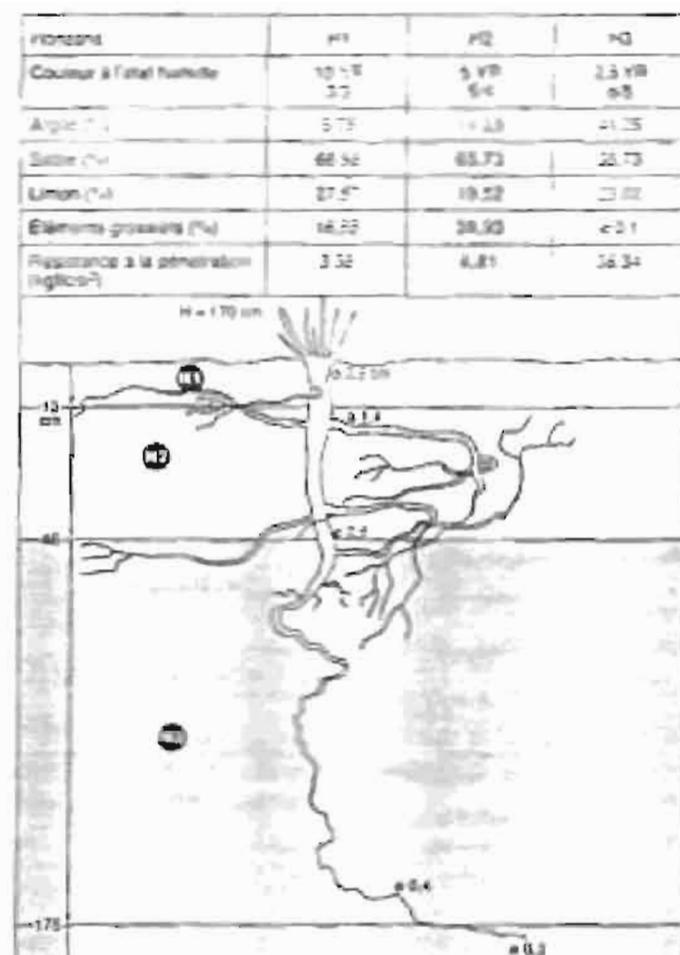
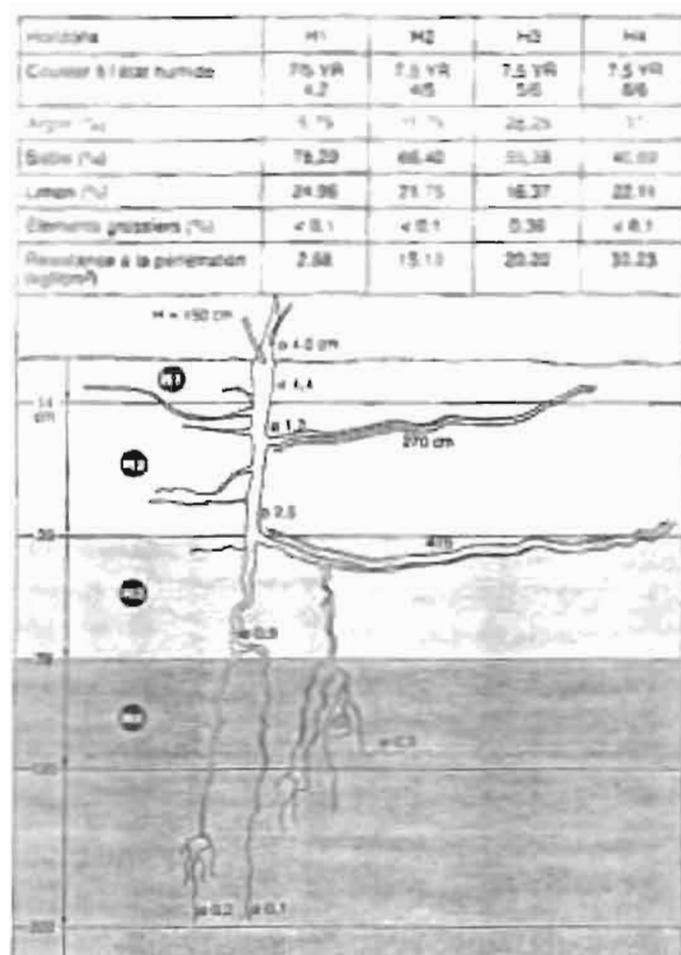


Figure 8. Morphologie racinaire de *Terminalia avicennioides*.

Figure 9. Morphologie racinaire de *Ficusigma thonningii*.

cines. La prédominance du système racinaire superficiel chez *Piliostigma thonningii* et *Detarium microcarpum* peut entraîner une sensibilité précoce à la sécheresse édaphique, se traduisant par une baisse des potentiels de bases. L'abscission systématique des parties transpirantes telles que les feuilles et les jeunes rameaux en début de saison sèche apparaît comme une stratégie d'évitement de la sécheresse par *Detarium microcarpum*. De même, les amplitudes journalières du potentiel suggèrent une transpiration plus forte, même en période sèche, chez *T. doka*. La péjoration des conditions climatiques constatée ces dernières années est l'une des causes de la régression de *Isobertinia doka*, dont les populations supporteraient moins une sécheresse trop prononcée. L'utilisation de cette dernière espèce dans les campagnes de reboisement doit se faire avec la plus grande prudence en se limitant aux zones à pluviométrie ou à profondeur du sol les plus favorables.

Résumé

L'adéquation entre les ligneux et les conditions hydriques des sites est l'un des facteurs déterminants de la réussite des reboisements et de la production forestière au Sahel. C'est pour contribuer à une meilleure connaissance du fonctionnement hydrique des espèces forestières que les courbes volume-pression, la dynamique journalière et saisonnière du potentiel hydrique foliaire et la morphologie racinaire de *Isobertinia doka* (Cairn et Stapf), *Detarium microcarpum* Guill. et Perr., *Piliostigma thonningii* (Sch.) Miln. et Redh. et *Terminalia avicennioides* Guill. et Perr. ont été étudiés dans la forêt classée de Nazonon au sud du Burkina Faso. Les résultats indiquent des différences de morphologie racinaire et de statut hydrique entre les espèces et permettent de les ordonner selon leur xérophilie : *Isobertinia doka* < *Detarium microcarpum* = *Piliostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*. L'abscission systématique des organes transpirants (feuilles et jeunes tiges) en début de saison sèche chez *Detarium microcarpum* apparaît comme une stratégie d'évitement de la sécheresse. La régression des populations de *Isobertinia doka*, espèce la moins xérophyte, peut être liée à l'irrégularité et à l'insuffisance de la pluviométrie de ces dernières années. Pour augmenter les chances de survie et de développement des plants, la régénération artificielle de *I. doka* dans les formations naturelles sahéennes doit préférentiellement être envisagée dans les zones à pluviométrie favorable.

Sujet : Ressources végétales.

Summary

The compatibility of woody plant species with respect to the water balance at the site is a key factor for successful replanting and forest production in the Sahel. To enhance the overall understanding of the water status of forest tree species, pressure-volume curves, daily and seasonal dynamics of leaf water potential and root-system morphology of *Isabberlinia doka* Caib. & Stapf., *Detarium microcarpum* Guill. & Perr., *Piliostigma thonningii* (Sch.) Miln. & Redh. and *Terminalia avicennioides* Guill. & Perr. were studied in southern Burkina Faso. The results revealed between-species differences in water status and root-system morphology. The species can be classified according to drought tolerance on the basis of the water parameters: *Isabberlinia doka* < *Detarium microcarpum* = *Piliostigma thonningii* < *Terminalia avicennioides*. In *Detarium microcarpum*, the transpiration organs (leaves and young branches) fall at the onset of the dry season as a drought avoidance strategy. The decline in *Isabberlinia doka* populations could have been due to the irregular and insufficient rainfall in recent years. To increase the seedling survival and growth potential, *I. doka* could be artificially regenerated in natural stands in areas with suitable rainfall levels.

ANNEXE V : PUBLICATION n°5

Rongeurs fouisseurs et régénération naturelle dans une forêt classée du Burkina Faso.

Bois et Forêts des Tropiques 2002, 271, 104-106

NB : Cet article a été publié en début janvier 2002, mais nous n'avons pas encore les tirés-à-part.

ANNEXE VI : Index des noms scientifiques

Index des noms Scientifiques

- Acacia dudgeoni* : 60
Acacia macrostachya : 60
Acacia pennata : 60
Acacia sieberiana : 60
Acacia xanthophlea : 131
Azelia africana : 9, 10, 15, 17, 19, 25, 56, 62, 71, 73, 89, 110, 117, 140
Andropogon ascinodis : 19, 66
Andropogon gayanus : 19, 66
Annona senegalensis : 63
Balanites aegyptiaca : 63
Cassia sieberiana : 60
Cecropia obtusifolia : 114
Cochlospermum planchonii : 20, 66
Cochlospermum tintorium : 20, 66
Cricetomys gambianus : 63, 65
Dacryodes edulis : 129
Dasyprocta punctata : 111
Detarium microcarpum : 9, 15, 17, 51, 66, 73, 94, 117, 123, 125, 137, 140
Dichrostachys cinerea : 60
Eperua grandifolia : 110, 119
Faidherbia albida : 114
Gnetum africana : 129
Guiera senegalensis : 136
Gustavia superba : 111
Isoberlinia doka : 9, 10, 15, 25, 73, 90, 117, 140
Laetia procera : 136
Malus pumila : 136
Massulania acuminata : 114
Piliostigma thonningii : 9, 11, 15, 24, 70, 73, 89, 112, 140
Prosopis africana : 60
Quercus suber : 132
Sterculia setigera : 63
Strychnos spinosa : 60
Tamarindus indica : 60
Tatera hopkinsoni : 63, 65, 123, 137
Terminalia avicennioides : 9, 10, 11, 15, 73, 94, 117, 140
Vitis vinifera : 129
Vittelaria paradoxa : 63, 121, 131