

Effets climatiques sur le parc arboré soudanien Cas du Karité

Draft, ver1/6/22

G.Serpantié (IRD), S.Salack (Wascal)

Table des matières

1. Biologie du karité.....	4
1.1. L'espèce et sa famille.....	4
1.2. Port.....	4
1.3. Croissance et durée de vie.....	5
1.4. Glandes et canaux laticifères.....	5
1.5. Phénologie.....	5
Feuilles.....	6
Fleurs.....	7
Fructification.....	7
2. Enracinement et alimentation en eau.....	7
2.1. Enracinement principal et alimentation en saison des pluies.....	8
2.2. Alimentation en début de saison sèche.....	9
2.3. Alimentation en eau de milieu de saison-sèche : une controverse. .9	
2.4. Alimentation de fin de saison sèche.....	11
2.5. Alimentation en début de saison des pluies.....	11
2.6. Effet de la structure de peuplement d'arbres.....	12
3. Ecologie.....	12
3.1. Aire de répartition.....	12
3.2. Milieux.....	13
3.3. Sols et Reliefs.....	14
3.4. Future distribution.....	14
4. Effets climatiques sur la croissance, le développement, la reproduction et la production.....	15
4.1. La croissance.....	15
4.2. L'irrégularité des productions.....	15

Variabilité et alternance.....	15
Les déterminismes.....	16
5. Facteurs climatiques de l'élaboration du rendement du karité.....	17
5.1. Le rôle avéré du bilan hydrique tardif de la feuillaison précédente dans les sites centre et nord-soudaniens.....	18
5.3 Déterminismes phénologiques : l'importance de la précocité de floraison en zone sub-soudanienne.....	18
5.4. Besoins climatiques de la floraison.....	19
5.5 besoins climatiques de la fécondation.....	19
Vents, fumées, absence de pollinisateurs.....	19
Effet températures minimales en zone subsoudanienne.....	20
Feux.....	20
5.6 Besoins climatiques de la fructification.....	21
5.7. Déterminisme du grossissement des fruits.....	21
6. Synthèse.....	22
6.1. Climat et production de fruits.....	22
6.2. Survie des arbres et climat.....	23

La relation entre parc et climat peut s'étudier selon deux perspectives : les besoins pédo-climatiques du parc, et les effets climatiques du parc (notamment microclimatiques). Ici nous traiterons de la première question. La seconde relevant de l'analyse des « services écosystémiques de régulation ».

Le karité est l'espèce du parc agro-forestier soudanien la mieux documentée, du fait des enjeux commerciaux, de sécurité alimentaire et de développement durable (notamment en tant que « filière à forte composante féminine » et pilier du parc soudanien). En dehors de son aire de répartition, on n'a pourtant encore qu'une vue très partielle des besoins climatiques du karité, pour sa survie, sa croissance ou sa production. Nous n'avons pas trouvé de publications traitant spécifiquement de ce sujet. De même que sa réponse au changement climatique fait partie des fronts de recherche actuels (Tom-Dery et al, 2017).

Beaucoup de textes depuis Chevalier (1943) ou Ruysen (1957 a,b,c) amènent plus d'interrogations que de clarté. Même le simple enracinement ne semble pas encore connu avec précision, puisque la littérature parle généralement de « racines ne dépassant pas 1m de profondeur » et d'autres chercheurs envisagent des prélèvements d'eau dans la nappe à 6 m de profondeur (Bargues-Tobella et al.,2016). Certains ont vu des racines secondaire descendre verticalement dans le sol à partir de racines latérales mais sans en mesurer l'extension (Seghieri, com.pers).

On peut donc seulement tenter des hypothèses à partir d'une revue bibliographique profonde dans le temps (depuis 1930) et étendue dans l'espace (du Sénégal à l'Ouganda, du Mali au Bénin) de ses caractéristiques biologiques, son alimentation en eau, son écologie, les facteurs de la croissance, du développement et de la reproduction, et d'éléments sur le processus d'élaboration de rendement. On pourra en inférer une liste **hypothétique de phases et conditions climatiques critiques, et une proposition de seuils** tant pour la survie du parc, sa croissance que pour la production (partie 1).

Dans un deuxième temps (partie 2), on analysera les variations interannuelles de production, la distribution interannuelle des indicateurs climatiques critiques et on tentera de les rapprocher des statistiques de production.

Partie 1 : Besoins climatiques du karité (production et survie). Revue d'état de l'art

G.Serpantié (IRD)

1. Biologie du karité

1.1. L'espèce et sa famille

Le karité *Vitellaria paradoxa* F.C. Gaernt est une *Sapotaceae*, famille répandue de grands arbres à bois dur et graines oléagineuses des forêts denses humides et galeries forestières (Chevalier, 1943). Le karité, et quelques petits arbres xérophiles (Argan, Sideroxylon, Calvaria, Reptonia...) sont des exceptions, ayant acquis des caractères adaptatifs à la survie en conditions sèches, respectivement en savanes soudaniennes ou climats méditerranéens dégradés. **L'adaptation d'une espèce de cette famille aux conditions sèches est donc exceptionnelle et certainement imparfaite en comparaison des familles plus répandues en contexte sahélien (*Combretaceae*, *Mimosaceae* notamment)**. L'arbre pousse à l'ombre mais n'y fleurirait pas (Ruyssen, 1957a), ce qui en fait une espèce de savane ou de forêt ouverte (forêts claires).

1.2. Port

C'est un arbre trapu de hauteur moyenne à l'état adulte (de 7 à 15m). Exceptionnellement, on trouve des vieux karités de 17m. Par exemple dans les bas-glacis soudaniens de Bondoukuy -Burkina Faso, P=900mm, témoignant de sa présence probable dans une forêt claire (fig 1).



Figure 1 : Karité de 17m dans le parc arboré de bas-glacis de Bondoukuy-Bavouhoun. Le personnage mesure 1,7m (cl. Serpantié).

Il se présente sous des ports variés à l'état naturel (en boule, en candélabre, en fuseau, en parasol (Demarest, 1958). Ce port peut-être dans certains cas **un indicateur de l'humidité de la station** (par exemple en candélabre en cas de sols indurés et concurrences pour l'eau). Les ports sont encore plus variés en contexte anthropisé selon les pratiques d'élagage. Notamment la hauteur sous couronne (fig 1, comparer avec le néré en arrière-plan) est un paramètre à considérer pour l'accès des cultures à la lumière et à l'aération, facteurs limitants de la culture des céréales sous arbre (manguiers ou nérés « étouffants ») (Ruysen, 1957). Mais d'une forte hauteur sous couronne, propice aux cultures, s'ensuit aussi une plus grande exposition au vent.

1.3. Croissance et durée de vie

Ruysen (1957a) évoquait pour les arbres du parc arboré du Mali une croissance en diamètre à 1m (DHP) de 4 à 5mm/an avec un maximum entre 20 et 40 ans (6,2mm/an). A Ferkessedougou/Niangoloko, la croissance mesurée sur cernes était de 3,7 à 4mm de DHP par an dans des parcs arborés (Picasso, 1984). Après 100ans, la croissance en diamètre baisse, et après 200, elle serait presque nulle.

Dans les savanes et jachères de Bondoukuy, Devineau (1997) trouve par la méthode du ruban dendromètre une croissance moyenne bien moindre : 1,2 mm par an (0 à 3mm) de diamètre pour des arbres pourtant « jeunes » de 5 à 40 cm de DHP, sans effet du DHP sur la croissance en diamètre. Les croissances d'une année sur l'autre sont bien corrélées (effet « arbre », donc diversité de croissance entre individus d'un même peuplement).

Cette grande différence de croissance entre arbres du parc cultivé et ceux du milieu naturel (et donc de la production de bois par arbre) est en partie liée à l'effet positif de la mise en culture sur les arbres et leur production, délivrés d'une partie des compétitions (graminées pérennes, arbres proches) et des contraintes de la savane (feux violents, exploitations partielles du bois).

La durée de vie augmenterait dans les zones nord-soudaniennes où l'on trouve plus de vieux arbres de plus 100 cm de DHP (environ 250 ans) qu'en zone sud-soudanienne (selon données de Bondé *et al*, 2019) ce qui pourrait marquer **une intolérance croissante à l'excès d'eau et/ou une adaptation croissante à la sécheresse avec l'âge** (accès de l'enracinement à horizons profonds) en phase de vieillissement.

1.4. Glandes et canaux laticifères

Le latex présent dans toutes les parties du karité (et notamment dans les graines immatures) est une caractéristique fréquente des *Sapotaceae* trouvées en forêt dense humide qui joue un rôle dans les défenses de l'arbre (parasitisme, cicatrisation).

1.5. Phénologie

C'est un arbre feuillu en saison des pluies, caducifolié et à floraison de saison sèche. **Le caractère progressif et variable des changements de phénologie rend son étude difficile.** La phénologie est très variable d'une branche à l'autre, d'un arbre à l'autre, d'un site à l'autre, d'une année à l'autre et d'une région à l'autre.

Selon Okullo (2004) en Ouganda (1400mm de pluie, 1000m d'altitude) le profil phénologique est synchronisé sur le profil de l'humidité et des précipitations. De même dans la zone centre soudanienne de Bondoukuy (900 mm de pluie), la période de reproduction précède légèrement le renouvellement végétatif : défeuillaison en début de saison sèche de novembre à janvier, floraison à partir de janvier à février (saison sèche froide), mais pas toujours après la chute complète des feuilles, et maturation des fruits et dispersion des graines (récalcitrantes, barochorie et zoochorie) en début de saison pluvieuse. La floraison dure de 1 à 2 mois et demi, période pendant ou après laquelle viennent les nouvelles feuilles, quand l'humidité de l'air remonte (Serpantié, 1997).

Feuilles

Le karité perd ses feuilles en saison sèche : défeuillaison progressive de novembre à mars et refeuillaison ensuite, mais toujours en saison sèche (« précession du printemps », Chevalier, 1930). Parfois de nouvelles feuilles apparaissent avant la complète défeuillaison (Ruyssen, 1957a). Le tableau 1 tente une comparaison entre zones de l'aire du Karité au Burkina Faso et Mali, du Nord au Sud, par tranche de 100mm de pluie. Il y a des tendances nettes (décalages du début de défeuillaison et de la pleine refeuillaison: **précoces au sud, tardifs au nord, à l'inverse du début de saison sèche, tardif au sud, précoce au Nord** (tab 1). La pleine refeuillaison est à peu près calée sur l'hygrométrie 50% et les toutes premières pluies « des mangues »). Tout se passe donc la

phénologie était calée sur le début de pluies et non sur la fin des pluies, comme si la date de défeuillaison « prévoyait » la date de refeuillaison, **calée sur la période de retour de l'humidité**. Il y a cependant des incohérences (Bondoukuy, à début de défeuillaison trop précoce pour sa latitude) qui peuvent être le fait de particularités stationnelles ou génétiques ou de méthodes d'observation. De plus les sites humides ont été étudiés dans les années 1950, et les zones sèches dans les années 1990, sous des climats sensiblement différents.

Stations et auteurs	Type	Climat			Phénologie du karité			
		Durée saison sèche (mois)	Début saison sèche	Mois de retour de l'humidité >50%	Mois de début défeuillaison (séchage et chute)	Étalement de la floraison	Plein e Refeuil-laison	Matu-rité/ réco lte
Ouagadougou (Gonsé) (Guira, 1997)	Nord soudanien en 800mm	6,5	Fin 9 (précoce)	6 (tardif)	3 (tardif)	12 à 4 (long, fin tardive)	5 (tardif)	7-8 (tardif)
Bondoukuy (Serpantié, 1996), Devineau, 1997	Centre soudanien en 900mm	6	Mi-10	5	11 ?	1 à 4	4	6-7
Dinderesso (Guira, 1997)	Centre-soudanien en 1000mm	5,5	Fin-10	5	2	2 à 4	5	6-7
Bamako (Ruyssen, 1957a)	Sud soudanien en 1100mm	5	Début 11	4	1	mi-2-fin 3	Fin 4	6-mi 9
Sikasso (Ruyssen, 1957a)	Sud soudanien en 1200mm	5	Mi-11	4	10	2 à 3	Fin 3	7-9
Ferkessedougou (Picasso, 1984, Ruyssen 1957)	Sub-soudanien en 1300mm	4,5	Fin 11 (tardive)	3 (précoce)	11 (précoce)	Mi-12-mi 2 (court, fin précoce)	2 (précoce)	5-6 (précoce)

Tableau 1 : Phénologie du karité dans la zone centrale de l'aire de répartition (800-1300mm) (scc auteur) : alignement des dates clé sur le retour de l'humidité, plutôt que sur la fin.

Fleurs

Les premières fleurs apparaissent à partir de 15 ans ou plus tôt sur sujets greffés. Tous les arbres et toutes les branches ne fleurissent pas. **La floraison potentielle dépend de bourgeons initiés deux ans avant, qui peuvent avoir été endommagés pendant cet intervalle.** Une inflorescence compte au moins une trentaine, jusqu'à une centaine de

fleurs. La corolle est peu persistante (2 jours). Sur un même arbre, en plus de varier d'une année à l'autre, la floraison est progressive et s'étale sur plusieurs semaines jusqu'à trois mois selon les arbres (Ruyssen a, *op cit.*). La floraison se produirait à la même époque que la défeuillaison. Pourtant, le tableau 1 ne montre pas de décalage régulier du Sud au Nord du début de la floraison comme pour les feuilles ou la fructification. En revanche on voit du sud au nord **un étalement dans la durée, avec décalage de la fin des floraisons (retardées)**. Au sud elle serait concentrée sur 2 mois jusqu'en février, au centre 3 mois jusqu'en mars, et au Nord étalée sur 5 mois jusqu'en avril (tab 1). Pour Ruyssen (1957a), il y aurait aussi un effet longitudinal, Le Mali aurait des floraisons plus tardives (février-mars) que le Bénin (mi-novembre) mais il est peu probable que les climats correspondent.

Fructification

Après pollinisation entomophile et fécondation essentiellement croisée, la fructification commence à l'époque de la plus forte chaleur, sous faible hygrométrie (HR%=30%), forte insolation et vents forts (février-mars) et se poursuit jusqu'en juin. La durée floraison-maturation serait relativement constante (Ruyssen, 1957a).

Selon Guira (1997), la maturité serait liée à la zone : tardif (Mi-juillet à Mi-septembre) au centre et Nord ; intermédiaire (mi-juin et mi-juillet) Ouest et Sud ; et précoce (mi-avril à mi-juin) au sud-ouest (Sud-Ouest). La maturité serait donc plus précoce au Sud-Ouest, où le retour des pluies est précoce, et plus tardive au nord, où il est tardif, ce qui peut être la marque d'une adaptation à la date moyenne de retour de la pluie, favorable au grossissement du fruit alimenté en hydrates de carbone par les nouvelles feuilles.

La précocité dépend aussi des pieds : certains sont hâtifs ou tardifs constants, d'autres ont une maturation groupée constante, ou échelonnée constante (Ruyssen, 1957a)

Alors que les fleurs sont très nombreuses il ne reste que 3 à 5 fruits par inflorescence à la maturité. De nombreuses fleurs non fécondées et jeunes fruits sont donc tombés entretemps, avec les vents secs d'harmattan ou ont été consommés par des prédateurs (insectes, parasites).

L'étalement de la phase reproductive sur l'arbre et entre les arbres fait que les mauvaises conditions d'une petite période seront diluées à l'échelle de l'arbre et encore plus à l'échelle du peuplement et de la zone (compensations et rattrapages). Il ne faut donc pas espérer mettre en évidence des effets climatiques sur de trop courtes périodes, mais plutôt des effets intégratifs (mauvaises conditions sur plusieurs mois ou plusieurs années de suite) et synchrones sur de vastes espaces comme les sécheresses des années 1970-1980).

2. Enracinement et alimentation en eau

L'enracinement et l'alimentation en eau du karité sont encore un « front de recherche », car on ne sait toujours pas clairement si le karité dispose de racines profondes (cf introduction).

2.1. Enracinement principal et alimentation en saison des pluies

Le karité a un appareil racinaire performant qui lui permet d'être peu exigeant en fertilité, s'adaptant même aux sols indurés qu'il pénètre assez facilement (Ouedraogo, 1994). Le système racinaire est composé d'un pivot épais peu profond (0,75 à 1m max selon Ruysen, 1957a). Le pivot lui-même pourrait atteindre dans un sol favorable des horizons plus profonds (1,8m selon Chevalier, 1943). Sur le pivot se greffent des racines latérales traçantes, peu profondes (10 à 20cm) se dispersant jusqu'à 20 m de rayon. Des racines latérales secondaires issues des racines superficielles s'enfoncent dans le sol **mais à la même profondeur que le pivot** (Bamba, 1985), et « **sans atteindre le sous-sol** » (Ruysen, 1957a). Cet enracinement principal pourrait donc au moins accéder à une réserve utile sur 1 m de sol et un cercle de 1250m².

Bazié *et al* (2019) constatent que la production de fines racines dure toute la saison des pluies, depuis les toutes premières pluies d'avril avec un maximum au mois d'aout. Les petits arbres ont la production la plus forte. Sachant que la composante arbre+herbacées d'une savane arborée évapotranspire ETP lorsqu'elle est bien alimenté en eau (Joffre et Rambal, 1993), un grand karité de 100cm de DHP (env 250 ans) et 300m² de surface de couronne pourrait, avec sa composante herbacée, évapotranspirer jusqu'à 1500 l/j en octobre (ETP=5mm/j en octobre en zone soudanienne). La majeure partie de cette eau passe par l'arbre puisque la part herbacée est à l'ombre pendant les heures de forte luminosité et moins soumise au vent. En saison humide, on a mesuré un flux de sève de 18 l/h dans un karité (Bayala *et al*, 2002), mais on ne connaît pas sa taille.

Au sein d'une parcelle agricole soumise au ruissellement (encroûtements, tassements), les sols sous karité sont des « puits d'infiltration » (Barguès-Tobella *et al*, 2016), ce qui réduit les pertes par ruissellement pendant les périodes à excédent et accroît l'alimentation en eau des horizons profonds et de la nappe.

Selon une étude plus récente à base de marqueurs isotopiques de l'eau (Barguès-Tobella *et al*, 2016), en saison humide, l'humidité du sol est plus élevée sous l'arbre près de la surface du sol (0-10 cm de profondeur). Bayala *et al* (2008) montrent aussi l'existence d'une redistribution hydraulique dans le sol (« hydraulic-lift) estimée à 60% de la transpiration sous arbre, permettant la survie des racines fines, et contribuant à assécher les horizons profonds au profit des horizons de surface. Mais le karité extrait 90% de son eau de l'horizon 10-50cm, quelle que soit la taille de l'arbre, et 10% d'horizons plus profonds (Barguès-Tobella *et al*, 2016). Il est donc en principe en concurrence avec les cultures qui

l'entourent, en cas de déficit de fin de cycle, car les cultures ont aussi des enracinements développés sur plus de 10cm.

Son enracinement et prélèvement d'eau superficiel peut entrer en concurrence pour l'eau avec les cultures herbacées en cas de déficit de fin de cycle cultural. Le type de pivot court et l'enracinement principal superficiel étalé autour de l'arbre seraient des indices d'aversion à l'excès d'eau ou aux conditions d'asphyxie, permettraient de bien profiter des rares pluies de contre-saison au-delà de la surface de la couronne. Il pourrait aussi rendre l'arbre relativement sensible au vent mais aussi vulnérable à des façons culturales profondes (labours motorisés, sous-solages coupant les racines superficielles) résultant en mortalité accrue en cas de déficit climatique et accroissement du vent. Seuls des grattages superficiels seraient donc sans danger pour l'arbre.

2.2. Alimentation en début de saison sèche

Le profil hydrique superficiel d'une savane (20-30cm) en saison sèche est le suivant : l'humidité diminue pendant les premiers mois secs (septembre ou octobre), chute fortement en novembre et atteint en décembre ou janvier le point de flétrissement coïncidant avec le début de la défeuillaison, où une baisse de la transpiration se produit (fig 2). L'humidité du sol remonte avec celle de l'air et les premières pluies de mars, coïncidant à Bondoukuy (900mm) avec la refeuillaison (Devineau, 1997).

Faute d'accès facile à des réserves d'eau profondes, la chute progressive des feuilles en saison sèche permet de prioriser l'alimentation en eau des fleurs et jeunes fruits. Elle permet aussi de réduire la vulnérabilité au feu. Comme tous les arbres de savane, un phénomène de rétraction progressif du tronc se produit en saison sèche, commençant à Bondoukuy (P=900mm) en novembre et se poursuit jusqu'en mai-juin, puis cesse complètement en juillet, où la croissance reprend. Cette rétraction manifeste le profond déficit hydrique subi par l'arbre et une (modeste) contribution en eau des tissus parenchymateux, qui servent de réserve tampon dans les flux de sève (Devineau, 1997).

Il existe des variations saisonnières dans le flux de transpiration ainsi qu'en fonction du DHP (fig 2) (Compaoré, 2006 ; Awessou *et al.*, 2017; Bazié *et al.*, 2019 ; Bayala *et al.*, 2002 ; Awessou *et al.*, 2019 ; Seghieri, 2019). La transpiration de saison humide et de début de saison sèche sont similaires, puis elle diminue de moitié en période de défeuillaison en fin de saison sèche. A l'échelle de l'arbre, la transpiration varierait donc peu entre la saison humide et le début de saison sèche, aux ressources en eau encore accessibles à un arbre (fig 2)

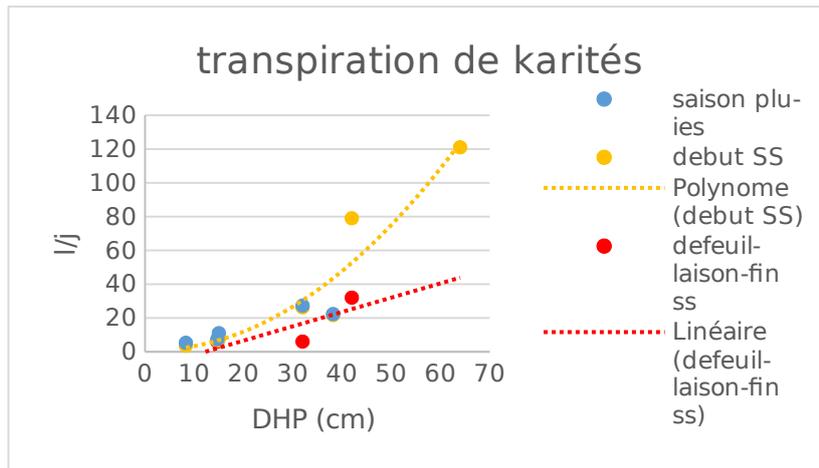


Figure 2 : Transpiration de karités en fonction de la taille du tronc et de la saison (sources auteurs cités dans le texte) (auteur, à partir des données de Bayala et al., 2002 ; Compaoré, 2006 ; Awessou et al., 2017; Bazié et al., 2017 ; Awessou et al., 2019 ; Seghieri, 2019)

2.3. Alimentation en eau de milieu de saison-sèche : une controverse

La transpiration chute en février-mars, pendant la défeuillaison (fig 2). Mais il persisterait un flux d'eau de l'ordre de la moitié du flux de début de saison sèche, signifiant que l'arbre conserve un accès à des ressources en eau. D'ailleurs la refeuillaison en saison sèche est généralement rendue possible par l'utilisation de l'eau présente dans les horizons profonds (Devineau, 1997). Mais à quelle profondeur au juste ? Selon les données publiées de profondeur d'enracinement, ce serait dans la zone 50cm-1m.

Certains observateurs ont vu des racines secondaires émises à partir des racines supérieures s'enfonçant dans les fissures d'horizons indurés, mais sans pouvoir estimer leur profondeur maximale (Seghieri, com pers). Clermont-Dauphin et al. (2019) évoquent une reprise d'eau en saison sèche à partir d'avril dans l'horizon 2-4m, ce qui semble confirmer une capacité à puiser de l'eau en profondeur. Ces niveaux profonds humides sont issus de la descente progressive du front d'humectation avec les excédents hydriques d'août et septembre. Avec les marqueurs isotopiques (Barguès-Tobella et al., 2016) trouvent que le karité utiliserait les horizons profonds riches en eau en saison sèche, et même la nappe vers 6m : 30% de l'eau **utilisée dans la nappe d'eau à 6m**, 50% de 30 à 600 cm de profondeur, et 20% des reliquats entre 10 et 30cm. Il existerait aussi une relation négative entre la taille des arbres et la contribution de la nappe pendant la saison sèche : les gros arbres prélèveraient plus dans la zone non saturée que les petits, qui exploiteraient surtout la nappe.

Ceci suggère que le karité aurait, contrairement aux descriptions classiques, un système racinaire dimorphique avec un réseau superficiel étalé pour la saison humides, actif surtout sur 10-50cm et une autre peu développé mais plus profond pour la saison sèche, comme on le voit pour beaucoup d'espèces (Ehleringer & Dawson, 1992). S'il existe vraiment, ce réseau profond, **passé longtemps inaperçu, et qui reste toujours**

non décrit, comparé à celui des espèces spécialisées dans l'exploitation des horizons profonds (Faidherbia, Eucalyptus,...), pourrait être qualifié de secondaire même s'il est stratégique.

S'il est possible qu'un enracinement profond se développe sur certaines stations propices, on peut rester sceptique sur l'existence d'un enracinement très profond sur tous les arbres, pour deux raisons.

- 1) En effet le stade « refeuillaison » fin mars coïncide avec la remontée de l'humidité de l'air, mais aussi avec les toutes premières pluies de mars (pluie dite « des mangues ») qui relèvent l'humidité du sol superficiel et annoncent un retour imminent de la saison pluvieuse (voir cas de Bondoukuy, Devineau, 1997). Il bénéficie aussi des reliquats disponibles vers 1m, épargnés par la défeuillaison, la faible densité racinaire à cette profondeur, et l'assèchement des horizons supérieurs à effet « mulch » conservateur de l'humidité sous-jacente.
- 2) Un autre argument est l'existence des variations interannuelles dans le statut hydrique des arbres selon la quantité de pluie tombée antérieurement (Devineau, 1997). La rétraction du tronc est ainsi plus importante durant l'intersaison de mars à mai 1994 (-2,5%) qu'en 1995 (-1,5%). De plus il s'est produit une seconde défoliation en mai 1994, marqueur de stress hydrique accentué, faute de pluies précoces. Ceci suggère un rôle défavorable de la faible pluviosité d'octobre 1993 sur la réserve accessible de mai 1994. Cette influence de **la pluviosité de la fin de saison précédente** sur la réserve en eau du sol à moyenne profondeur a déjà été signalée par Jeffers et Boaler (1966). Elle est probablement une des causes majeures de la variabilité de la feuillaison et de la floraison qui s'effectuent durant la saison sèche chez la majorité des espèces ligneuses de ces milieux (Devineau, 1997). Et cette variabilité interannuelle suggère plutôt l'absence d'accès facile à des horizons profonds très humides (voire des nappes) qui auraient au contraire pour effet de régulariser le statut hydrique interannuel en saison sèche

Un faible accès aux ressources en eau profonde impliquerait l'importance que peuvent avoir pour le stade reproduction en année n-1 la date de fin des pluies, le niveau d'excédent hydrique (recharge horizons sous-jacents), et l'accès à un horizon humide vers 1m (caractères stationnels).

La transpiration de saison sèche serait donc régulée à la fois par des variables climatiques (ETP), hydro-pédologiques (teneurs en eau du sol et sous-sol, phénologiques (défeuillaison) et structurales (taille de l'arbre, structure de l'enracinement) (Seghieri, 2019).

2.4. Alimentation de fin de saison sèche

Le karité pour sa survie reste intolérant aux fortes sécheresses (le karité supporte seulement jusqu'à 8 mois de saison sèche). Il est relayé au Nord de l'isohyète 600 mm par des espèces à enracinement profond. **II**

serait donc (en zone soudanienne) très dépendant des pluies de fin de saison sèche (avril-mai) pour sa production mais aussi pour sa survie, si on considère que les pluies de juin juillet ne sont pas limitantes.

Les pluies de fin de saison sèche sont facilement captées par l'enracinement traçant et l'absence de compétition herbacée, se traduisant par un impact phénologique, la prolongation de la feuillaison, ou l'accélération de la floraison. Elles sont utiles à la refeuillaison dès mi-mars et au grossissement des fruits, dont la chute à maturité commence en début de saison humide, mai dans le sud-ouest, juillet dans le centre-nord. **Compte tenu de l'évaporation d'un sol nu humecté de l'ordre de ETP/2, les quantités de pluie utile à considérer seraient les excédents de pluies par rapport à ETP/2) pendant les mois secs (novembre-mars pour la reproduction, avril-mai pour le grossissement des fruits). Des pluies violentes et des grêles peuvent au contraire faire chuter fleurs et jeunes fruits.**

2.5. Alimentation en début de saison des pluies

Dans les parcs arborés, dès les premières pluies, le couvert foliaire se densifie, le caractère ouvert (openess) des feuillages s'estompe et des racines fines réapparaissent de façon synchrone aux pluies, ce qui montre l'importance des premières pluies d'avril-mai sur l'ensemble de l'arbre (Bazié *et al.*, 2017).

En début de saison des pluies, Clermont-Dauphin *et al.* (2019) trouvent sous le houppier une réhumidification du sous-sol (>1,5 m) plus tardive qu'en surface¹, mais une teneur en eau moyenne plus faible sous houppier qu'en dehors. Clermont-Dauphin *et al.* (op.cit) l'interprètent comme les effets d'une poursuite de la transpiration à partir des zones profondes. On pourrait (aussi) l'interpréter comme la contribution prioritaire des horizons de surface proches de l'arbre à l'ETR (donc leur assèchement), réduisant les flux d'infiltration profonde, repoussée aux périodes d'excédent hydrique de septembre. Bayala *et al.* (2002) évoquent en effet un débit de sève max observé de 18 l/h en saison des pluies, réduit à 1,6l/h après élagage complet, débit important qui favorise l'assèchement des horizons supérieurs sous l'arbre entre deux pluies et retarde la recharge des horizons profonds dans une saison sans excédents. **Une phase d'excédent hydrique climatique (P>ETP) apparaît donc nécessaire pour assurer le remplissage d'un stock profond sous l'arbre en vue de la saison sèche, ce qui est compatible avec l'importance des pluies de fin de saison signalée plus haut (2.3.).**

¹ A 4m de profondeur, le sol est réhumecté dès le 1^{er} juillet hors houppier et seulement le 1^{er} septembre sous houppier

2.6. Effet de la structure de peuplement d'arbres

Le caractère isolé ou groupé des arbres est important à considérer. Pour Baziari *et al.* (2019), dans les parcs agroforestiers du Nord Ghana, **les karités en distribution groupée favorisent l'humidité du sol (mesurée en fin de cycle) et le rendement de maïs par rapport à des karités isolés, où l'humidité et le rendement sous arbre tendraient à baisser.** On pourrait l'interpréter comme un effet « oasis » augmentant l'humidité de l'air et réduisant le vent (donc baisse de ETP) et le ruissellement (donc meilleur bilan d'eau) en zone confinée.

3. Ecologie

3.1. Aire de répartition

L'aire du karité occidental (sous-espèce *paradoxa*) correspond à peu près à la répartition des forêts sèches claires et des savanes arborées de la zone climatique soudanienne (Schnell, 1977), caractérisée par une saison sèche très marquée (5-8mois) et une pluviosité comprise entre 600 et 1 400 mm sous des températures annuelles moyennes de 25 à 29 °C). (Hall *et al.*, 1996) et où la saison sèche (mois P < 50 mm) dure 5 à 8 mois par an. Il pousse généralement entre 100 à 600 m d'altitude mais on en trouve jusqu'à 1300m. Mais Ruysen (1957a) considère que le karité est plus dense et fréquent entre 800 et 1300mm (zones soudanienne et sub-soudanienne). **Ce serait sa zone de prédilection.** D'ailleurs la sous-espèce orientale *nilotica* d'Ouganda est moins tolérante à la sécheresse : 900-1400mm, 3-5mois de saison sèche, altitude 450-1600m (Oyen et Lemmens, 2002). A 1400mm, il y a des températures plus fraîches, et une saison sèche peu marquée de 3 mois (Okullo *et al.*, 2004)(fig 3)

Néanmoins la carte de Kely (2005) montre beaucoup d'exceptions : Au Sénégal² comme au Tchad le karité n'atteint pas les 600mm. Les paysans de certaines régions agricoles peuplées et dépendantes de cet oléagineux (Mali, Burkina, Niger), ont favorisé par leurs pratiques de sélection/multiplication dans les parcelles cultivées (à chaque défriche) une remontée du karité au Nord de l'isohyète 600 mm (pays Dogon au Mali, Niger oriental).

Au Burkina Faso et au Mali (Bandiagara), la limite absolue est de 500 mm (présence de karité dans des bas-fonds soudano-sahéliens), mais la zone d'abondance commence à 650mm (BD LABEV, 2016 cité par Thiombiano *et al.*, 2016), le plateau central très peuplé a vu son parc vieillir et s'éclaircir, les centres d'importance étant à l'Ouest et à l'Est et en moindre mesure au Sud. La sécheresse des années 1980 a provoqué une importante mortalité en zone nord-soudanienne et soudano-sahélienne, facilitant le parasitisme, la mortalité et réduisant la densité (Maiga, 1988 ; Salé *et al.*, 1991 ; Ouédraogo, 1994), donc faisant migrer la limite nord vers le sud.

² Selon Larrue (2005), aux fluctuations climatiques, aux variations de sols (sols sableux du Sénégal occidental) il faut ajouter l'histoire humaine locale : expansion du karité par les peuples Mandingues dépendants du beurre de karité comme oléagineux, réduction du karité avec les invasions Peul disposant du beurre de vache, puis nouvelle réduction avec l'apparition de l'arachide comme oléagineux de substitution.

De même la limite sud transgresse tout autant la limite théorique des 1400mm (Guinée, Nord-Ouest RCI, Ghana, Cameroun, Tchad) mais il s'agit néanmoins le plus souvent encore de savanes humides à saison sèche marquée.

Platts *et al.*, (2010) ont utilisé le climat, la topographie, les données agro-écologiques, la puissance du feu mais **l'indice d'humidité apparait comme le meilleur prédicteur environnemental de la distribution du karité. C'est donc plus un contexte pédoclimatique de régime d'humidité propice au feu et sans inondation qui caractérise l'aire du karité, qu'un intervalle précis d'isohyètes.**

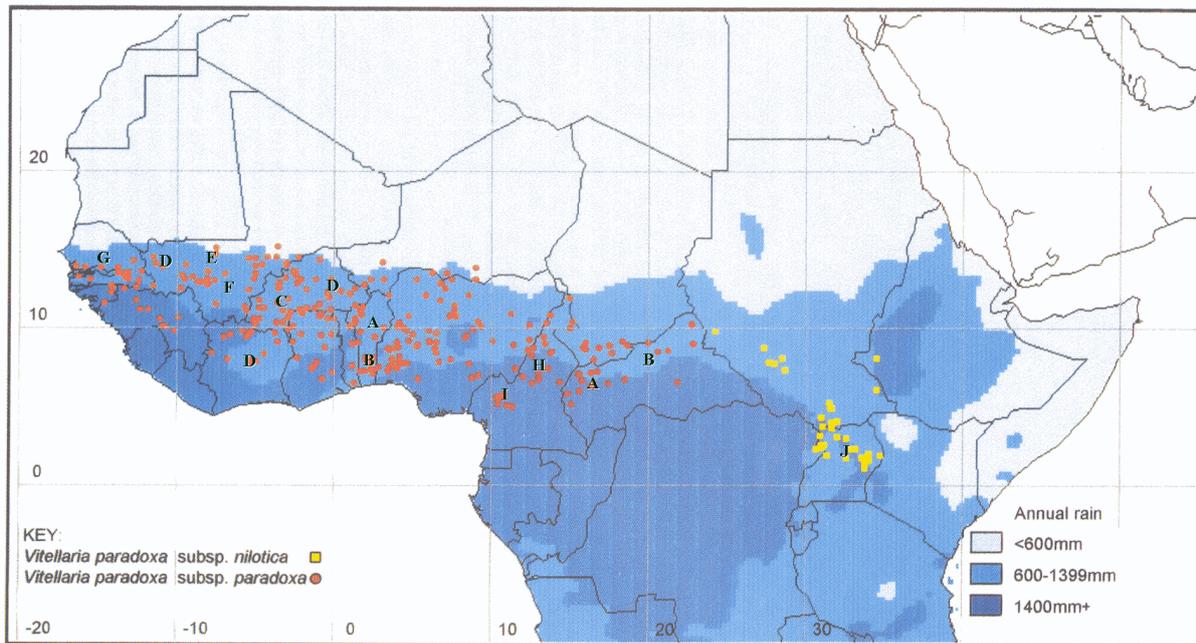


Figure 4.1. Distribution of *Vitellaria paradoxa* subsp. *paradoxa* and *V. paradoxa* subsp. *nilotica* in relation to mean annual rainfall (rainfall information from Scurlock *et al.*, 1995)

Figure 3 Aire de distribution de *Vitellaria paradoxa* (Kelly, 2005).

La rareté du karité en zone sahélienne (sauf bas-fond) confirme l'existence de seuils limites de sécheresse et l'absence de karité dans les bas-fonds soudaniens confirme l'existence de de seuils d'excès en eau au-delà desquels la survie est difficile. Il s'ensuit que les années répétées de graves sécheresses s'accompagnent de mortalité et des excès d'eau pourraient lui nuire.

3.2. Milieux

Le karité est caractéristique des « savanes-parcs » arbustives à boisées, mais absent des forêts denses humides, régions littorales et régions élevées (Orwa *et al.*, 2009). On le rencontre parfois dans les forêts sèches, ainsi que dans les galeries forestières formées le long de certaines rivières, mais aux endroits qui ne sont pas atteints par les débordements périodiques. Il est sensible à la compétition interspécifique. **On peut en déduire une aversion au froid, aux vents forts, fréquents sur**

zones côtières, à l'inondation et à la compétition inter-arbres notamment pour la lumière.

Tolérant la sécheresse, les fortes températures du sol de mars à mai (collet de la plantule profond) et les feux de brousse à l'état juvénile (germination « cryptogée », croissance prioritaire du système racinaire, capacité de reprise végétative d'une tige détruite, mais capacité de drageonnage encore controversé), comme à l'état adulte (écorce épaisse type « peau de croco », défeuillaison à la saison des feux), on le trouve dans les jachères et savanes brûlant fréquemment.

Mais les feux tardifs annulent les productions de fruit et réduisent la taille des arbres, qui sont moins résistants à la compétition et donc plus rares et de plus faible longévité dans les savanes brûlant fréquemment, que dans les champs cultivés où les arbres sont non seulement délivrés de la compétition mais aussi du feu. **Il n'est donc pas « résistant » mais seulement « tolérant » au feu, ce qui l'avantage certainement dans les parcelles cultivées et jeunes jachères.**

3.3. Sols et Reliefs

Ses préférences pédologiques varient selon auteurs. Il est surtout abondant sur les sols argilo-sableux ou sablo-argileux profonds et sur les latérites détritiques. Il se plaît beaucoup moins dans les terrains sableux et redoute les emplacements exposés aux inondations ainsi que ceux où l'eau séjourne pendant la saison des pluies (Chevalier, 1943). Selon Picasso (1984), Le karité pousse sur des sols variés, tels que l'argile, sable, sols caillouteux et sols de latérites (gravillonnaires, cuirasses) à l'exception des sols régulièrement inondés. L'aversion aux sols inondables est donc reconnue.

Dans les zones très sableuses du Burkina ou du Sénégal, les parcs arborés sont plutôt dominés par le palmier Rônier, le Baobab ou le Faidherbia. Nous avons observé des karités dans les bas-fonds rarement inondés (crués temporaires) de la zone soudano-sahélienne du Burkina (Nord Yatenga) où il profite au contraire de l'amélioration du statut hydrique et de sols plus argileux dans cette région sableuse et très sèche. Il parvient alors à déborder vers la zone sub-sahélienne de moins de 600 mm de pluie par ce moyen

Au plan du relief, le karité est plus souvent trouvé sur les plaines et bas-glacis, au sous-sol hydromorphe, et il est moins fréquemment trouvé sur les hauts glacis cuirassés (Senou, 2000).

3.4. Future distribution

Allal *et al.*, (2011) ont utilisé la modélisation de niche écologique DIVA-GIS pour prédire la distribution actuelle du karité en se concentrant sur la diversité génétique et les épisodes glaciaires. Les auteurs ont conclu qu'il y avait une forte séparation géographique des populations de l'ouest et de l'est (taux de stéarine), indiquant que les variations climatiques passées étaient le principal facteur des schémas génétiques actuels.

Platts *et al.*, (2010) ont utilisé **l'indice d'humidité comme prédicteur environnemental de la distribution du karité**. Ils ont utilisé les scénarios du GIEC pour prédire une augmentation des zones adaptées au karité au 21^e siècle. Naughton *et al.*, (2015) ont prédit la distribution et la production possibles de karité à l'aide de systèmes d'information géographique à partir de huit facteurs (utilisation des terres, température, précipitations, élévation, feu, indice de végétation par différence normalisée, type de sol et drainage des sols) concluant aussi que l'aire de distribution potentielle du karité augmentera à l'avenir. D'autres projections récentes ont prédit à l'inverse une réduction de l'aire de répartition en 2070 (Dimobe *et al.*, 2020).

Tout en supportant bien la saison sèche, le karité pour sa survie ne supporte donc ni l'excès de déficit hydrique (sols sableux à faible réserve utile en eau, haut glacis cuirassés, min 600mm, max 8 mois saison sèche, mortalité en décennies sèches), ni l'excès d'eau (sols argileux humide, zones inondables, zones >1400mm). La littérature n'est pas encore accordée sur le devenir de la zone du karité avec le changement climatique.

4. Effets climatiques sur la croissance, le développement, la reproduction et la production

4.1. La croissance

La croissance en longueur se produit selon deux mécanismes

- 1) La croissance des rameaux en longueurs (bouton terminal stipulé s'accroît de 2cm **après chute des feuilles en début de saison sèche** et émet fleurs et puis de nouvelles feuilles vers la fin de saison sèche) ; nouvelle croissance plus faible en phase feuillue (1 à 2cm)
- 2) Ramifications en longs rameaux au niveau du bouton stipulé après la floraison (fin de saison-sèche, début de saison humide).

L'irrigation après transplantation augmente la vitesse de croissance en hauteur et diamètre de l'appareil aérien mais réduit celle de l'appareil racinaire (pivot et racines latérales) (Picasso, 1984). Des facteurs physiques comme le bilan d'eau, la granulométrie et la texture influencent donc la croissance et donc la production du karité. La fertilité est également un facteur de croissance important (Kater *et al.*, 1992).

Mais selon Devineau (1997) il n'y a pas de différence de croissance en diamètre entre deux années contrastées sur un plan climatique. S'il y a dans les savanes des différences de croissance en hauteur (plus faible au Nord) et densités d'arbres (plus faibles au Sud, compte tenu de la biomasse herbeuse), la pluviométrie ne semble pas avoir d'effet clair sur la croissance.

4.2. L'irrégularité des productions

Un karité d'âge moyen produit 15 à 20kg de fruits (soient 3-4kg d'amandes sèches). Mais une grande variabilité existe.

La production du karité est très irrégulière selon les années notamment chez les vieux sujets et au Nord, et très variable entre arbres (peuplements génétiquement diversifiés). Les arbres se différencient fortement selon la densité du feuillage et le port. Les ports en boules et les fortes densités de feuillage sont associées au caractère « bon producteur régulier » (Picasso, 1984)

Les productions d'un arbre ou d'un site subissent des variations interannuelles considérables, selon un pseudo-cycle, **qu'il est difficile de relier à des caractères spécifiques climatiques**. Bagnoud *et al.*, (1995) évoquent aussi l'hétérogénéité de production à l'échelle du terroir. L'irrégularité des productions peut être aussi régionale, puisqu'on connaît des successions de « bonnes années ». (1939-40, 1950-51, 1975-76-77).

Il y a deux types de théories de l'élaboration de la production annuelle, opposées ou combinées, celles basées sur la théorie de l'alternance, et celles qui font référence à des processus déterministes directs (grandeur de l'arbre, satisfaction des besoins en eau, parasitisme, températures, vents, pratiques particulières.) pendant les phases de feuillaison, de floraison et de fructification.

Variabilité et alternance

Il est généralement écrit que la production d'un arbre, d'un site, voire d'une région est très variable voire quasi cyclique sur 2-3 ans (Delolme 1947; Agbahungba et Depommier 1989). Delolme (1947), après un suivi de 9 arbres durant 10 ans à Saria (Burkina Faso), trouvait sur certains arbres des cycles d'alternance d'environ 3 ans. A une production abondante succédait une mauvaise récolte ou deux, la prochaine bonne saison dépendant néanmoins de conditions climatiques déterminantes qui provoquent la synchronisation des arbres à l'échelle du site.

Mais cette alternance dépend des pieds. Sur un peuplement de karités de champs suivis pendant 3 ans, 75% des arbres avaient un rendement faible (inférieur à la moyenne) plus de 2 années sur 3 (Boffa, 2015). Pour Bondé *et al.*, (2019) au Burkina Faso la synchronie entre individus est de moins de 50% dans chaque zone, suggérant un large éventail de modèles de production. Chaque année, **la majorité de la production totale dépend d'une minorité d'arbres**. La variation interannuelle de production à l'échelle arbre est plus forte en zone nord.

Il y aurait donc plusieurs phénomènes conjoints, biotiques et abiotiques : **forte variabilité interpieds +effets d'alternance +synchronisation déterminée par des conditions abiotiques déterminantes. Il y a donc une action déterminante du climat au niveau de la synchronisation.**

Sur un arbre, l'alternance est imputable, entre autres, au niveau des réserves d'hydrates de carbone et d'hormones accumulées dans les tissus depuis la fin du cycle foliaire, qui serviront au développement reproductif en absence de feuilles. Une année favorable à la fructification (nombreux « puits ») épuise sévèrement ces facteurs au détriment d'autres organes (troncs, racines). L'année suivante avec un niveau de réserves trop bas, la floraison et fructification sont maigres. Sur un principe similaire, en incisant légèrement l'écorce d'une branche sans atteindre le bois

(technique du cernage) en fin de saison humide (fin de la chute de fruits à début de chute de feuilles) on empêche la descente de sève élaborée vers les troncs et racines, y retenant des ressources, ce qui améliore la fructification de la branche l'année suivante (Lamien et al., 2006).

Comme en zone soudanienne c'est le Nord (courte saison des pluies, faible excédent) qui montre la variabilité interannuelle la plus forte, on peut faire l'hypothèse qu'un rechargement complet de réserves énergétiques dépendra de la durée de la photosynthèse de l'année n-1 (**précocité des premières pluies pour la refeuilaison, fin tardive des pluies et bilan d'eau excédentaire**).

Les déterminismes

Un certain nombre de déterminants ont pu être documentés : l'âge, les caractères du pied, mais aussi le climat.

L'effet âge

Au Burkina, il existe une relation forte entre diamètre du tronc et rendement moyen en fruits sur 4 ans (Bondé et al., 2019) : l'arbre entre dans son maximum de production vers 40cm de diamètre (environ 100 ans). Il produit alors 45kg de fruits et 10kg d'amandes. Sur sol pauvre et années mauvaise, les vieux arbres produisent plus (Ruysen, 1957b). De ce fait, la production d'un parc d'âge mûr (100 à 200 ans) est maximal. La production baisserait ensuite. Les migrants ruraux et l'expansion des terroirs aux dépens de la brousse des années 1970-1980 ont construit un immense parc d'arbres ayant aujourd'hui environ 75 ans d'âge (arbres sélectionnés de 25ans+50ans), proche de l'optimum pour la production, en termes d'âge des arbres.

Les plantes allouent le surplus d'énergie à la fonction de reproduction, et cette allocation s'accroît avec la taille (Naito et al., 2008; Wenk et al., 2015). Comme la floraison a lieu en période défeuillée, l'initiation des fleurs et fruits dépend des réserves de métabolites tels que l'amidon produites en phase feuillée (Lamien et al., 2006). Les petits arbres les investissent d'abord pour leur croissance, et sont donc moins productifs en fruits. Ensuite, l'accès et la capture des ressources en lumière et en eau est supposé meilleur pour les grands arbres qui peuvent ainsi réduire le stress hydrique, stocker plus d'amidon et conserver plus de fruits (Snook et al., 2005, in Bondé, op cit).

L'effet pieds

Dans un peuplement donné il existe une minorité de pieds gros producteurs (Guira, 1997). Dans le suivi de 10 ans de Delolme à Saria (1947), on note un rapport de productions par arbre de 1 (2/3 des arbres) à 3 (1/3 des arbres) ; la production dépend donc d'abord de ces derniers (composantes génétiques et édaphiques). Il y a eu une très bonne année, 8 moyennes et une très mauvaise. La production de la zone sud-soudanienne dépend plus des pieds bon producteurs que la zone nord ; et particulièrement certaines années où 80% de la production en dépend. (Bondé et al., 2019).

Le climat régional

Le climat régional moyen est un facteur significatif de la production. Ainsi selon Glélé-Kakaï *et al.*, (2011), à l'échelle d'un gradient climatique béninois nord-sud, de la zone soudanienne à soudano-guinéenne, **la production fruitière diminue avec les pluviométries élevées, moindre insolation et forte humidité relative caractéristiques du sud du pays**. Au Burkina le gradient est inversé : la zone sud-soudanienne est plus productive par arbre et moins variable que les zones nord-soudanienne et soudano-sahélienne, sujettes à une plus longue sécheresse et moindres excédents (Bondé *et al.*, 2019). **Le climat sud-soudanien, contrasté mais avec excédents apparaît donc optimal pour la production, le karité y serait le plus adapté pour la production. On pourrait donc voir dans les extrêmes (années trop sèches ou trop humides) une source possible de variations à la baisse l'année suivante.**

Sur 2014-2017, les effets années sont significatifs mais les bonnes années diffèrent entre zones sud et nord : les bonnes années sont 2014 et 2016 au sud, et 2015 et 2016 au Nord (Bondé *et al.*, 2019). Puisqu'il y a des années de synchronisation et que l'on connaît des successions de « bonnes années ». (1939-40, 1950-51, 1975-76-77) et des variations inter-régionales aussi claires, **l'irrégularité des productions a une origine au moins partiellement édapho-climatique** (mais aussi liées aux facteurs biotiques tels que prédation, pollinisation et alternance) **à toutes les échelles (arbre, parcelle, région, inter-régions).**

Mais naturellement, chaque région climatique peut présenter des facteurs ou conditions climatiques limitants différents. Ainsi le Nord peut être plus sensible au facteur déficit hydrique, et le Sud peut être plus sensible aux facteurs thermo-radiatif et humidité.

5. Facteurs climatiques de l'élaboration du rendement du karité

Le rendement est le résultat de quatre composantes : le nombre d'inflorescences, le nombre de fruits formés puis de fruits conservés par inflorescence, et enfin leur grosseur. Le nombre d'inflorescences par arbre dépend surtout de la taille de l'arbre et de l'année d'observation, donc a un rapport avec la feuillaison précédent la floraison **(durée de fonctionnement photosynthétique, stockage de réserves énergétiques et d'hormones), mais aussi des ressources hydriques encore disponibles en profondeur à la floraison.**

5.1. Le rôle avéré du bilan hydrique tardif de la feuillaison précédente dans les sites centre et nord-soudaniens

La saison des pluies en zone de savane sèches (centre soudanien, nord soudanien, soudano-sahélien) est soumise à une forte variabilité interannuelle de précipitations (quantité, excédents, durée et distribution saisonnière). Mais aucun schéma clair concernant l'effet des précipitations

sur la productivité du karité n'a encore été identifié. Selon une première idée de Ruysen (1954), la pluviométrie n'avait pas d'influence marquée sur la productivité et « les cycles de production constants dans les différents territoires producteurs ne peuvent être liés à ce facteur » (Picasso, 1984).

D'autres recherches montrent des relations possibles entre climat et production, notamment dans la partie Nord de la zone de production.

En utilisant les données sur les précipitations et la production de noix d'une population de karités sur onze ans au Mali, Ruysen (1957a) a trouvé une corrélation « non systématique » **entre les quantités de précipitations l'année de la feuillaison et le rendement en fruits l'année suivante**. Selon le Min. DRE du Mali (1995) (cité par Cyr, 1999), **la pluie, mais également l'humidité relative minimale**, auraient de l'importance en termes de production.

Delolme (1947) avait émis l'hypothèse **qu'une réserve d'eau du sol suffisante au moment de la floraison et de la nouaison permet des rendements en fruits plus élevés**. En utilisant l'exemple de deux années contrastées, cet auteur a mentionné qu'une **fin précoce de la saison des pluies ou une faible pluviométrie au cours des dernières semaines de la saison des pluies** pourraient être la raison de la **faible nouaison** observée pendant la fructification suivante.

Devineau (1997) **a montré l'effet de la pluie de fin de saison (octobre) sur la phénologie et l'importance de la rétraction du tronc**.

Serpantié (1997) à Bondoukuy (900mm) en comparant les mêmes parcelles deux ans de suite a trouvé un rendement moyen de 6kg d'amandes sèches par arbre en 1995 (1994 très humide 1300mm, arrêt des pluies fin octobre, pas de vents en saison sèche) et 3 kg en 1996 (1995 sec 900mm, arrêt des pluies fin septembre, et vents violents d'harmattan >45km/h début 1996), occasionnant des chutes massives de fleurs et fruits). Les meilleures parcelles 1996 étaient situées sur les sols les plus humides. **Ce qui corrobore les autres auteurs**.

5.3 Déterminismes phénologiques : l'importance de la précocité de floraison en zone sub-soudanienne

C'est la fin de l'hivernage qui aurait le plus d'influence sur les variations interannuelles de phénologie du karité (Picasso, 1984), confirmé par Devineau (1997).

En zone sud-soudanienne, la chute des feuilles commence à l'arrêt des pluies, mais s'arrête en cas de reprise momentanée des pluies. La nouvelle feuillaison serait plus précoce quand la fin de saison humide a été précoce **alors que la précocité de la floraison est gage d'une bonne année dans cette zone sud-soudanienne**. (Picasso, 1984).

Mais Devineau (1997) en zone centre soudanienne plus sèche, souligne au contraire que le niveau de stress hydrique atteint par l'arbre en saison sèche, **est plus élevé quand la saison des pluies s'arrête trop tôt, ce qui marque fortement la phénologie (retards feuilles, fleurs) et accroît la rétraction du tronc, signe de stress hydrique**.

On en conclura que la fin de saison ne doit être ni trop précoce (au Nord), ni trop tardive (au Sud).

5.4. Besoins climatiques de la floraison

La floraison centrée sur la période la plus sèche et venteuse de l'harmattan montre que la sécheresse est une condition nécessaire à sa bonne réalisation. Dans une région humide d'Ouganda (1400mm de pluie), non seulement les fleurs tardives produites en saison des pluies avortent (Okullo *et al.*, 2004), mais la fréquence de floraisons entre divers peuplements est corrélée positivement à la température maximum et à la vitesse du vent du mois précédent, et négativement à la pluie et à l'humidité relative.

Néanmoins les conditions peuvent être excessivement venteuses et sèches. La production de fleurs est précédée d'une période de production de boutons floraux (décembre-janvier) pour une production de fleurs en janvier-février) (Okullo *et al.*, 2004). La floraison est très sensible à certaines **conditions climatiques adverses, feu et vents**. Si les boutons dormants ont été soumis à un épisode de vents d'harmattan forts et secs ou un feu de brousse avant floraison, les hormones de croissance n'agissent pas et il n'y aura presque pas de fleurs (Chevalier, 1943) **Les vents forts et trop secs (et les feux) sont un facteur possible de réduction de la floraison depuis la période de boutons floraux (soit décembre en zone centre soudanienne).**

5.5 Besoins climatiques de la fécondation

Vents, fumées, absence de pollinisateurs

Le nombre de fruits serait déterminé par la disponibilité en photosynthétats pour débiter le remplissage des fruits (donc dépendant de la production de saison antérieure), mais d'abord par le succès de la pollinisation des fleurs par les abeilles (Ruyssen a, 1957) quelquefois perturbée par les intempéries, Si **des vents forts ou des pluies surviennent au moment de la floraison**, il y a souvent avortement complet des fleurs (soit par manque de pollinisation entomophile, soit dessèchement, soit coulure des étamines). Il se peut donc que la brise marine lui soit néfaste, expliquant sa rareté à faible distance des côtes (outre son aversion aux sols sableux ou salés). (Chevalier, 1943).

Les fleurs sont hermaphrodites, mais la fécondation croisée est majoritaire et liée à l'anatomie de la fleur et au retard de l'ouverture des anthères par rapport à la maturité de l'ovaire. Les insectes, notamment les abeilles, certaines mouches jouent un rôle important dans la pollinisation, au petit matin (Guinko *et al.*, 1988). Cependant l'autofécondation reste possible : les expériences de Halff (1945) à Ferkéssédougou ont obtenu 10% de nouaison par autofécondation (fleurs ensachées) contre 23% pour les fleurs témoin.

Les taux de réussite en matière de pollinisation et de fécondation sont très faibles. Guinko *et al.*, (1988) observent que 25% seulement des fleurs hermaphrodites parviennent au stade fructification : soit par défaut de fécondation, soit qu'après fécondation interviennent des gènes létaux ou des facteurs physiologiques (faibles disponibilités de réserves

énergétiques). En particulier le manque de fécondation concerne les fleurs centrales de l'ombelle, tardives et mal situées vis-à-vis des insectes, voire fonctionnellement mâles. **L'activité des pollinisateurs est donc considérée comme un facteur clé** Les défauts de pollinisation seraient aussi une des causes de **variation des productions par arbre**. Bagnoud *et al.*, (1995) évoquent aussi l'importance probable de la pollinisation dans les causes de l'hétérogénéité de production à **l'échelle du terroir**³. Pour la pollinisation, la **force des vents est un facteur important : ils doivent** rester légers et secs. Des coulures de fleurs s'observent en cas de **vent trop fort** (Chevalier, 1943). En Ouganda, la fréquence de fructification est fortement négativement liée à l'humidité relative et la vitesse du vent (Okullo, 2004). **Des fortes pluies** seraient aussi néfastes pendant la période de floraison (Chevalier, *ibid.*). **Mais les températures trop élevées et la fumée des incendies limitent aussi l'activité des abeilles. Aussi les périodes de chaleur précoce et les feux de brousse tardifs, en mars et avril,** seraient responsables de la baisse de la pollinisation des floraisons tardives et auraient ainsi une incidence sur la production fruitière (Lamien *et al.*, 2006).

L'harmattan peut empêcher la fécondation des fleurs et en les faisant chuter prématurément, mais ce vent étant « régulier aux mêmes époques », et la floraison suffisamment étalée, Ruysen (1954) estimait ne rien pouvoir conclure avec précision quant à son influence sur la production. Serpantié (1997) a pourtant constaté de forts dégâts floraux en 1996 (chutes massives), lors d'un épisode de vents secs dépassant 45km/h, après une année relativement sèche. Un stress hydrique sévère a pu en être à l'origine.

Les vents puissants de tornades peuvent même renverser les arbres, en particulier lorsque leur système racinaire a été affaibli par des sécheresses successives. En cas de réduction des précipitations ou d'accroissement de puissance, l'impact destructeur de ces vents pourrait s'aggraver.

Effet températures minimales en zone subsoudanienne

A partir du suivi des plantations de karités IRHO de Ferkessédougou et de Niangoloko, Selon Desmarest (1958) dans Picasso (1984), il existe une bonne relation entre les températures minima moyennes pendant la pleine floraison et la production. Cette relation se vérifie en groupant les arbres par date de floraison- de mi-décembre à mi-février. Des températures nocturnes trop basses seraient donc défavorables pendant la floraison, réduisant la nouaison.

Parce que les températures minimales moyennes diminuent régulièrement de novembre à février dans cette zone, **un début de floraison précoce** (décembre) entraînerait une augmentation de production de noix et une floraison tardive (février) subirait le froid.

³ Ce qui pourrait expliquer l'absence notoire de production des karités urbains dans les villes polluées par les gaz d'échappement (cas de Ouagadougou).

Cependant, en Ouganda, la fréquence de fructification de la ssp. *nilotica* était faiblement positivement corrélée à la température quotidienne moyenne (Okullo *et al.*, 2004), mais la floraison est groupée en fin de saison sèche, ce qui diffère des conditions du karité de l'Ouest. Retenons l'importance de températures minimales pas trop froides et donc de floraisons si possible décalées par rapports aux minima.

Feux

Les feux de brousse (tardifs) pendant la floraison, et l'harmattan affectent à l'inverse le moment et la quantité de fleurs produites et ont donc un effet négatif sur la production (Ruysen, 1957a). Les feux tardifs sont les plus dangereux pour les arbres adultes parce qu'ils anéantissent les fleurs (Ruysen, 1954a). Mais en Ouganda sur la sous espèce *nilotica*, la floraison est concentrée à la fin de la saison sèche après la plupart des incendies, de sorte que la perturbation du processus de reproduction et les dégâts causés par les incendies aux organes reproducteurs est limitée (Okullo *et al.*, 2004).

La floraison/nouaison en saison sèche est une phase critique, sensible au feu et au climat (besoin d'air sec et pas trop froid (seuil de T min); rôle de vents forts, chauds et secs dans les chutes de fleurs après une saison peu arrosée et de chaleurs précoces dans la baisse de pollinisation par les insectes) et dépendant des reliquats d'eau du sol et leur accessibilité (rôle possible des excédents de fin de saison antérieure).

5.6 Besoins climatiques de la fructification

Les fruits mettent environ 4 mois à grossir et mûrir, à partir de la floraison, donc février-mai pour arriver à maturité en juin.

La maturation plus précoce dans le Sud-Ouest qu'au Centre-Nord montre le rôle probable des pluies précoces (mars-mai) dans l'épanouissement des nouvelles feuilles, et dans le grossissement et la maturation des fruits. Avril-mai est une saison de « fermeture » du feuillage et de production de racines fines (Bazié *et al.*, 2019).

Ce sont les premiers vents violents du début de saison humide qui feront tomber les premiers fruits (Picasso, 1984). **Des pluies violentes précoces (et grêles) provoqueraient une chute prématurée de fruits immatures**, alors que des pluies prolongées accéléreraient la pourriture ou la germination des fruits au sol avant collecte.

Il faut aussi compter sur le parasitisme, qui affecte l'arbre (Loranthacées sur branches, papillons *Cirina* sur feuilles, *Mussidia*, *Nephopteryx*, *Salebria* sur fleurs et fruits, mouches de fruits *Bractocera* et *Ceratitis* (Lamien *et al.*, 2006) responsables des avortements de graines et dégradation des fruits. Mais on ne sait rien sur le déterminisme climatique de ce parasitisme.

5.7. Déterminisme du grossissement des fruits

Selon le suivi réalisé à Saria (Ruysen 57a), les années à production intense de fruits (comme 1935) s'accompagnent des plus gros rendements par arbre, mais des plus petits fruits, au point que beaucoup ne sont pas ramassés. Les **bonnes années** sont donc plutôt les années donnant un nombre de fruits intermédiaires (1000 à 4000 par arbre). **La chute de fleurs et de fruits apparaît donc comme un régulateur naturel d'un excès de fructification.**

Mais on trouve aussi une année à faible nombre et très petits fruits (1938), manifestant des conditions doublement défavorables.

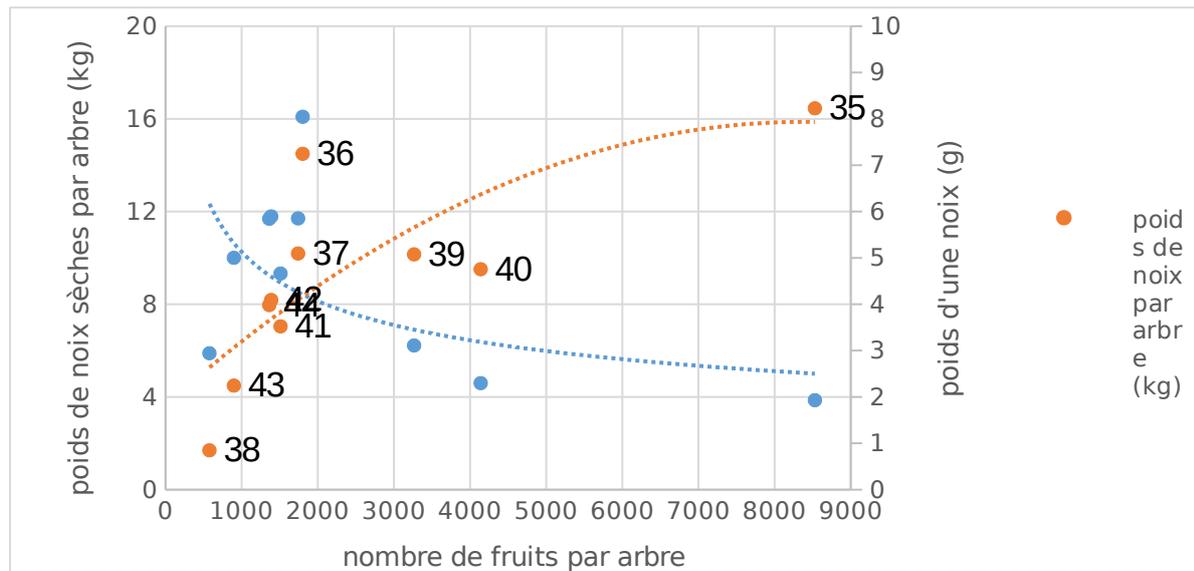


Figure 4 : Relation entre composantes de nombre (fruits) et de poids (noix sèches) à Saria (800mm) : moyennes sur 9 mêmes arbres en fonction des années (Serpantié, à partir des données de Ruysen, 1957a). Optimum économique vers 2000 fruits par arbre.

6. Synthèse

6.1. Climat et production de fruits

L'impact respectif des conditions climatiques et des facteurs de fertilité du sol et leurs interactions sur la phénologie et la production du karité restent encore un champ d'investigation ouvert pour une meilleure gestion du karité (Boffa, 1995). La relation entre les précipitations et le contenu en eau du sous-sol accessible en saison sèche, la profondeur de la nappe phréatique accessible et la façon dont cela varie selon le type de profil du sol et la latitude devraient être mieux élucidées (Boffa, 2015). Or on n'évoque jamais d'expériences d'irrigation d'arbres dans la littérature. Pour Boffa (1995), des expériences d'irrigation de peuplements de karité dans la partie la plus sèche de l'aire de répartition pourraient aider à comprendre les conditions nécessaires à la floraison, la nouaison et le grossissement des fruits. Il faudrait en savoir plus aussi sur l'accès des racines aux réserves du sous-sol au-delà de 50cm. Le tableau 2 récapitule

ce que l'on peut considérer encore comme des hypothèses sur les facteurs climatiques de la production pour la zone soudanienne.

Phases critiques	Période moyenne	Facteurs climatiques bénéfiques directement ou indirectement à une composante du rendement	Facteurs adverses
Feuillaison an-1 pour la production de stocks énergétiques	Avril à janvier	Au Nord longue et bonne saison des pluies ($P > ETP$) favorise restockage réserves énergétiques après une « bonne année », un restockage d'eau dans le sous sol ; et une absence de compétition pour l'eau avec cultures tardives;	Années trop sèches se succédant (moindres stocks hydriques profonds) Années trop humides (réduction de production)
floraison / défeuillaison	Décembre - février	Au Sud , la fin de floraison est précoce. l'arrêt précoce des pluies favoriserait une floraison précoce et plus étalée bénéfique si elle permet d'éviter les périodes trop froides de février, ou trop humides d'avril, qui réduisent la nouaison. Au Nord , la fin de floraison est plus tardive. le stress hydrique de l'arbre est supérieur en cas de fin de saison de pluies antérieure précoce, donc la pluie d'octobre novembre est déterminante.	Vents secs et forts (et feux) sur les bourgeons dormants après une saison de pluies insuffisante peuvent inhiber la production de fleurs
Pollinisation/ Fécondation/ Nouaison	Février à mars	Une température max trop élevée réduit les activités des pollinisateurs et donc la nouaison	Vents forts et trop secs, grosses pluies précoces, T min trop basses ou trop hautes, Feux, Fumées Humidité relative trop élevée
Refeuillaison/ Fructification	Mars-juin	Un bilan P-ETP/2 avril-mai suffisant réalimente le sol autour de l'arbre mais le sol sous l'arbre reste sec longtemps.	Vents forts, grêle, feux,

Tableau 2: Facteurs climatiques hypothétiques de l'élaboration de rendement du karité

6.2. Survie des arbres et climat

Alors que des hécatombes de karités ont eu lieu pendant les sécheresses des décennies 1970/1980 (années sèches se succédant par deux), les feux de brousse provoquent aussi des dommages importants aux populations d'arbres et blessent la base des troncs. Les jeunes arbres fragiles ne peuvent résister au feu, ce qui provoque un problème de régénération. Il faut aussi évoquer divers parasites du bois (Larves de Coléoptères), les blessures des racines superficielles par des labours profonds, qui peuvent jouer un rôle dans la chute des arbres en cas de vents violents, mais aussi les Lauranthacées, plantes parasites qui détournent de la sève toute

l'année, y compris en période sèche, épuisant l'arbre et le rendant plus sensible au vent. Le tableau 3 récapitule quelques hypothèses sur les facteurs de la survie des arbres.

Tableau 3 : Facteurs climatiques hypothétiques de la survie

Facteurs bénéfiques	Facteurs adverses
Conditions centre soudaniennes 800-1300 (Ruysen, 1957a)	Excès d'eau surtout pour les arbres âgés, plus résistants au Nord
Minimum pluies 600mm ; moins de 9 mois de saison sèche Maximum pluies 1400mm (baisse rendement)	Sécheresses répétées, surtout pour les arbres parasités et aux racines abimées par des travaux du sol profonds.
Vents légers	Vents violents

Bibliographie

- Agbahungba G., Depommier D., 1989. Aspects du parc à karités-nérés (*Vitellaria paradoxa* Gaertn F.-*Parkia biglobosa* Jacq.Benth.) dans le sud du Borgou (Bénin). Bois et Forêts des tropiques 222 : 41-54
- Allal F, Sanou H, Millet L, Vaillant A, Camus-Kulandaivelu L, Logossa ZA, Lefevre F, Bouvet JM (2011) Past climate changes explain the phylogeography of *Vitellaria paradoxa* over Africa. *Heredity* 107(2):174-186
- Awessou KGB, Peugeot C, Rocheteau A, Seguis L, Do FC, Galle S, Bellanger M, Agbossou E, Seghieri J (2017) Differences in transpiration between a forest and an agroforestry tree species in the Sudanian belt. *Agrofor Syst* 91:403-413
- Awessou KGB., Peugeot C., Agbossou E., Seghieri J., 2019 Consommation en eau d'une espèce agroforestière en zone soudanienne. in J.Seghieri et JM Harmand, (coord.), Agroforesterie et services écosystémiques en zone tropicale, chap 9, 147-158.
- Bagnoud N., Schmithüsen F., Sorg JP, 1995. Le système agroforestier des parcs à karité et néré au Mali-Sud : vers un nouvel équilibre entre arbres et cultures. *Scweiz.Z.Forstwes*, 146 (2) : 137-145
- Bamba K. 1985. Systèmes aériens et racinaires de quelques essences spontanées et exotiques dans la région de Saponé. Mémoire de fin d'études. ISP/U.O. 135p
- Bargués Tobella, A., Reese, H., Almaw, A., Bayala, J., Malmer, A., Laudon, H., Ilstedt, U., 2014. The effect of trees on preferential flow and soil infiltrability in an agroforestry parkland in semiarid Burkina Faso. *Water resources research*, 50(4), 3342-3354.
- Bargués-Tobella A, Hasselquist NJ, Bazié HR, Nyberg G, Laudon H, Bayala J, Ilstedt U (2016) Strategies trees use to overcome seasonal water limitations in an agroforestry system in semiarid West Africa. *Ecology* 10:e1808
- Bayala J., Hengb LK, van Noordwijkc M, Ouedraogo SJ, 2008. Hydraulic redistribution study in two native tree species of agroforestry parklands of West African dry savanna *acta oecologica* 34 (2008) 370 - 378
- Bayala J., 2002. Rôle des institutions de recherche dans le secteur du karité (*Vitellaria paradoxa* Gaertn C.F.): acquis scientifiques et perspectives Actes de l'atelier Karité organisé par la FAO, le Fonds Commun pour les Produits de Base et le Centre de Suivi Ecologique, Dakar, Sénégal du 4 au 6 mars 2002, 128-148.
- Baziari F. Henquinet K. B. Cavaleri M.A., 2019. Understanding farmers' perceptions and the effects of shea (*Vitellaria paradoxa*) tree distribution in agroforestry parklands of Upper West Region, Ghana. *Agroforest Syst* (2019) 93:557-570 <https://doi.org/10.1007/s10457-017-0150-1>
- Bazié P., Ky-Dembele C., Jourdan C. Rounsard O, Zombré G., Bayala J., 2019. Synchrony in the phenologies of fine roots and leaves of

- Vitellaria paradoxa in different land uses of Burkina Faso Agroforest Syst (2019) 93:449-460 DOI 10.1007/s10457-017-0135-0
- Boffa, J. M. (2015). Opportunities and challenges in the improvement of the shea (*Vitellaria paradoxa*) resource and its management. *Occasional Paper*, 24.
- Boffa, J. M. J. 1995. *Productivity and management of agroforestry parklands in the Sudan zone of Burkina Faso, West Africa* (Doctoral dissertation, Purdue University)
- Bondé L., Ouédraogo O, Ouédraogo I, Thiombiano A, Boussim JI, 2019. Variability and estimating in fruiting of shea tree (*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn) associated to climatic conditions in West Africa : implications for sustainable management and development, *Plant Production Science*, 22:2, 143-158, DOI:10.1080/1343943X.2018.1541712
- Chevalier A., 1943. Les Sapotacées à graines oléagineuses et leur avenir en culture. In: *Revue de botanique appliquée et d'agriculture coloniale*, 23^e année, bulletin n°260-262, Avril-mai-juin. : 97-159
- Chevalier A., 1948 Nouvelles recherches sur l'Arbre à beurre du Soudan (*Butyrospermum parkii*). *Revue internationale de botanique appliquée et d'agriculture tropicale*. 28^e année, bulletin n°307-308, Mai-juin, : 241-256.
- Chevalier, A., 1930.- Sur les trois périodes de réveil de la nature au Sénégal. *C.R Acad. Sc. Paris, CXC* : 1444-1446
- Clermont-Dauphin C., Séguis L., Velluet C., Degbé M., Cournac L., Seghieri J., 2019. Chapitre 10. Impacts du karité sur les ressources du sol et la production d'une culture de maïs associée dans un parc agroforestier soudanien du Nord-Est du Bénin in J.Seghieri et JM Harmand, (coord.), *Agroforesterie et services écosystémiques en zone tropicale*, chap 9, 159 :174.
- Compaoré, H. 2006. *The impact of savannah vegetation on the spatial and temporal variation of the actual evapotranspiration in the Volta Basin, Navrongo, Upper East Ghana*. Göttingen: Cuvillier
- Cyr J., 1999. Evaluation des impacts potentiels de l'intégration d'une gestion sylvicole du karité : le cas du village de Boyan au Mali. *Mémoire U.Sherbrooke, Canada*,
- Delolme A. 1947. Etude du karité à la station agricole de Ferkéssédougou. *Oléagineux* 4 : 186-200.
- Desmarest (J.), 1958. Observations sur la population de karités de Niangoloko 1953-1957. *Oléagineux*, n°5 449 :455
- Devineau JL, 1997. Evolution saisonnière et taux d'accroissement des surfaces terrières des ligneux dans quelques peuplements savaniques soudaniens de l'ouest Burkinabé. *Ecologie, Société française d'écologie*, 28 (3) : 217-232.
- Dimobe K, Ouédraogo A, Ouédraogo K, Goetze D, Stein K, Schmidt M, Nacoulma BMI, Gnoumou A, Traoré L, Porembski S, Thiombiano, 2020 A Climate change reduces the distribution area of the shea tree (*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn.) in Burkina Faso, *Journal of Arid Environments*, Volume 181, 2020, 104237.

- Ehleringer, J. R., & Dawson, T. E. (1992). Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, cell & environment*, 15(9), 1073-1082
- Glélé-Kakaï R., Akpona JD, Assogbadjo AE, Gaoué OG, Chakeredza S., Gnangle C., Mensah GA, Sinsin B, 2011 Ecological adaptation of the shea butter tree (*Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertn.) along climatic gradient in Bénin, West Africa, *Afr. J. Ecol.*, 2011, Blackwell, 1-10
- Guinko, S., Guenda, W., Millogo-Rasolodimby, J., Tamini, Z., Zoungrana, I., 1988. Importance apicole du karité *Butyrospermum paradoxum* subsp. *parkii* (G. Don) Hepper. *Séminaire National sur la valorisation du karité pour le développement national., Bilan et perspectives. CNRST/U, Ouagadougou*, 68-73
- Guira M., 1997. Etude de la phénologie et de la variabilité de quelques caractères chez le karité, *Butyrospermum paradoxum* subsp. *parkii* (G. Don) Hepper (Sapotaceae) dans les champs et les jeunes jachères dans la moitié ouest du Burkina Faso. Thèse de 3e cycle, U.Ouagadougou, 156p+annexes
- Halff 1945 Observations de M. André Halff sur la végétation du Karité. In Chevalier A., 1948 Nouvelles recherches sur l'Arbre à beurre du Soudan (*Butyrospermum parkii*). *Revue internationale de botanique appliquée et d'agriculture tropicale*. 28e année, bulletin n°307-308, Mai-juin, : 241-256
- Hall J. B et al., 1996. - *Vitellaria paradoxa* : a monograph. Bangor : School of Agricultural and Forest Sciences, University of Wales. 105 p. (Publication, n° 8).
- Jeffers, J. N. R. & Boaler, S.B., 1966.- Ecology of a miombo site, Lupa North Forest Reserve, Tanzania. *J. Ecol.* 54: 447-463.
- Joffre R., Rambal S., 1993. How Tree Cover Influences the Water Balance of Mediterranean Rangelands. *Ecology*, 74 (2) : 570-582
- Kater LJ, Kante S, Budelman A (1992) Karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) associated with crops in southern Mali. *Agrofor Syst* 18:89-105
- Kelly B., 2005. *Impact des pratiques humaines sur la dynamique des populations et sur la diversité génétique de Vitellaria paradoxa Gaertn. (karité) dans les systèmes agroforestiers au sud du Mali*. Thèse de Doctorat de l'Univ. de Bamako, Mali, 233 p + annexes.
- Lamien, N., Tigabu, M., Odén, P. C., Guinko, S. 2006. Effets de l'incision annulaire sur la reproduction du karité (*Vitellaria paradoxa* CF Gaertn.) à Bondoukuy, Burkina Faso. *Fruits*, 61(5), 303-312
- Larrue S., 2005, « Contribution au débat sur l'absence relative de karité au Sénégal oriental : fondements naturels, raisons sociales ? », *Les Cahiers d'Outre-Mer* [En ligne], 229 | Janvier-Mars 2005, URL : <http://com.revues.org/477> ; DOI :10.4000/com.477
- Maiga 1988, L'arbre dans les systèmes traditionnels agroforestiers dans la Province de BAZEGA, influence du karité et du néré et de l'Acacia albida sur le sorgho et le petit mil. Rapport de stage, IRBET/CNRST, Ouagadougou. 86p.
- Naito, Y., Kanzaki, M., Numata, S., Obayashi, K., Konuma, A., Nishimura, S., & Muhammad, N. (2008). Size-related flowering and fecundity in the tropical canopy tree species, *Shorea acuminata* (Dipterocarpaceae)

- during two consecutive general flowerings. *Journal of Plant Research*, 121, 33-42
- Naughton CC, Lovett PN, 1, Mihelcic JR, 2015. Land suitability modeling of shea (*Vitellaria paradoxa*) distribution across sub-Saharan Africa. *Applied Geography* 58 : 217-227
- Okullo, J. B. L., Hall, J. B., Obua, J., 2004). Leafing, flowering and fruiting of *Vitellaria paradoxa* subsp. *nilotica* in savanna parklands in Uganda. *Agroforestry systems*, 60(1), 77-91
- Orwa, C., Mutua, A., Kindt, R., Jamnadass, R., & Anthony, S., 2009. Agroforestry Database: a tree reference and selection guide version 4.0. *World Agroforestry Centre, Kenya*, 15
- Ouedraogo, JS 1994. Dynamique et fonctionnement des parcs agroforestiers traditionnels du plateau central burkinabe influence des facteurs biophysiques et anthropiques sur la composante arborée. 1994. Thèse de doctorat. Paris 6
- Oyen L.P.A. Lemmens R.H.M.J., 2002. Ressources végétales de l'Afrique tropicale - «s. Précurseur : Prota, Wageningen, 2004 p.
- Picasso, C. 1984. Synthèse des résultats acquis en matière de recherche sur le karité au Burkina Faso de 1950 à 1958. IRHO, Paris, 44p
- Platts, P. J., Poudyal, M., & McClean, C. 2010. Modelling shea under climate scenarios. *Report for INNOVKAR Work Package, 2*.
- Ruyssen, B. 1954, Le karité au Soudan. Thèse, Corps des Ingénieurs de l'Agriculture Outre-mer, Mali, 110 p.
- Ruyssen, B., 1957a. Le karité au Soudan Première partie. *Agronomie tropicale*, 12(2), 143-172.
- Ruyssen, B., 1957b. Le karité au Soudan. Seconde partie *Agronomie tropicale*, 12(3), 279-307.
- Ruyssen, B., 1957c. Le karité au Soudan. Troisième partie *Agronomie tropicale*, 12(3), 415-440.
- Salé G., Boussim (J.), Raynal-Roques A., Brunck F., 1991. Le karité une richesse potentielle. Perspectives de recherche pour améliorer la production. *Bois et Forêts des Tropiques*, 228, 2e trim 91, 11 :23
- Schnell R., 1977. - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Tome III. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Paris : Gauthier-Villars. 459 p.
- Seghieri J. 2019 Shea tree (*Vitellaria paradoxa* Gaertn. f.): from local constraints to multi-scale improvement of economic, agronomic and environmental performance in an endemic Sudanian multipurpose agroforestry species. *Agroforest Syst* (2019) 93:2313-2330
<https://doi.org/10.1007/s10457-019-00351-1>
- Senou O., 2000. Les peuplements de karité (*Vitellaria paradoxa* Gaertn. C. F. Hepper.) dans le cercle de Koutiala, au sud de Mali: répartition, structure et parasitisme par les *Tapinanthus*. Mémoire de DEA, Université de Ouagadougou, BF. 84 p. X Snook et al., 200
- Serpantié, G., 1997. "La production de karité (*Butyrospermum paradoxum* Gaertn. f. Hepper) des parcs arborés de l'Ouest Burkina Faso: effets de différents modes de gestion." In C. Floret, Ed. La jachère, lieu de production CORAF-UE, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso, 2-3 oct 1996: 73-80.

- Snook, L. K., Camara-Cabralesb, L., & Kelty, M. J. (2005). Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): Patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management*. doi:10.1016/j.foreco.2004.11.003
- Thiombiano A, Bonkougou EG, Sawadogo L, Ouadba JM, Boussim JI, Ganaba S, Diallo OB, Sina S, Ouédraogo K, Kaboré C, Coulibaly/Lingani P, Zida D, Soulama S. 2016. Etat des peuplements et du développement des technologies pour une meilleure productivité du karité au Burkina Faso. CORAF/INERA, Ouagadougou, 76p.
- Tom-Dery D., Eller F., Reisdorff C. Jensen K., 2018 Shea (*Vitellaria paradoxa* C. F. Gaertn.) at the crossroads: current knowledge and research gaps *Agroforest Syst* (2017) 92:1353–1371
- Wenk, E. H., & Falster, D. S. 2015. Quantifying and understanding reproductive allocation schedules in plants. *Ecology and Evolution*, 5, 5521–5538.