

Cycle annuel de transpiration d'*Acacia raddiana* par la mesure des flux de sève brute (Nord-Sénégal)

F. Do
A. ROCHETEAU



Résumé

Dans la zone nord-sahélienne, la transpiration de 3 individus adultes d'*Acacia raddiana* est suivie en continu par la mesure des flux de sève brute sur une période annuelle complète. Le cycle de transpiration peut se décomposer en 4 phases principales ayant des relations directes avec la phénologie foliaire, cette dernière permettant d'expliquer 90 % de la variation décadaire des flux normalisés par l'évapotranspiration potentielle (ETP penman) :

- P1, une première phase d'apparition des flux avant la saison des pluies (mai-juin) ;
- P2, une deuxième phase d'augmentation rapide des flux au cœur de la saison des pluies (juillet-août). Les valeurs maximales de densité de flux de sève sont atteintes fin août, elles avoisinent alors $15 \text{ l.j}^{-1}.\text{dm}^{-2}$;
- P3, une longue phase de stabilité relative des flux à un niveau « élevé » jusqu'à la fin de la saison sèche « fraîche » (septembre à février). Les variations de la transpiration journalière sont alors essentiellement liées aux seules fluctuations de la demande évaporative ($R^2 = 0,83$) ;
- P4, une phase finale de décroissance rapide des flux en saison sèche chaude (mars à mai).

Le cycle décrit est à relier avec une saison des pluies 1996 défavorable (cumul de 150 mm) et une forte contrainte hydrique, le potentiel hydrique foliaire de base se situant dans la majeure partie de la période entre - 1,5 et - 2,1 MPa.

Le cumul des densités de flux de sève donne un ordre de grandeur de la consommation annuelle qui est relativement faible : 3 450 l.an⁻¹.dm⁻², soit 200 mm quand le flux total est rapporté à la surface projetée de la couronne foliaire, ou 66 mm en considérant globalement la surface de xylème conducteur à l'hectare, ce qui représente respectivement 133 % ou 44 % des précipitations cumulées, et 9 % ou 3 % de l'ETP.

Mots-clés :

FLUX DE SÈVE, CYCLE SAISONNIER DE TRANSPIRATION, DEMANDE ÉVAPORATIVE, PHÉNOLOGIE FOLIAIRE, CONSOMMATION ANNUELLE, ZONE NORD-SAHLIENNE.

Abstract

In North-Sahara area, the transpiration of 3 adult Acacia raddiana individuals is permanently monitored by measuring the raw sap flow for a full year round. The transpiration cycle may be split into four major stages with direct connection with foliar phenology, the latter may account for 90 % of the ten-day variation of the ETP penman flows:

- P1, a first stage with the appearance of flows prior to the rainy season (May-June);
- P2, a second stage with a rapid flow increase in the middle of the rainy season (July-August). The highest values of the sap flow density are reached at the end of August, they are then around 15 l.d⁻¹.dm⁻²;
- P3, a long phase with relative stability of flows at a « higher » level until the end of the « cool » dry season (September to February). The variations of the daily transpiration are then mainly linked to evaporation demand flows only ($R^2 = 0.83$);
- P4, a final stage with a fast decrease in the flows during hot dry seasons (March to May).

The cycle described is to be related to an unfavourable 1996 rainy season (a total of 150 mm) and a high hydric demand, the basic leaf water potential being during the main part of the period between -1.5 and -2.1 MPa.

The total of sap flow densities points to a range of annual consumption which is relatively low: 3 450 l.year⁻¹.dm⁻², i.e. 200 mm when the overall flow is reported to the projected surface of the canopy, or 66 mm taking an overall account of the surface of conducting xyleme by hectare, which respectively represents 133 or 44 % of the total rainfalls, and 9 or 3 % of ETP.

Keywords:

SAP FLOW, TRANSPIRATION SEASONAL CYCLE, EVAPORATION DEMAND, FOLIAR PHENOLOGY, ANNUAL CONSUMPTION, NORTH-SAHELIAN AREA.

Introduction

La gestion durable de la zone sylvo-pastorale sahélienne est à la base des programmes de lutte contre la désertification au sud du Sahara (Desert Margin Initiative, 1996, 1997). Les arbres, sources de la fertilité et de la résilience du milieu, régressent sous les effets combinés de la pression de l'homme et de la péjoration climatique. L'aide à la définition de meilleures modalités de gestion nécessite de faire la part entre ces deux facteurs et de disposer *in fine* d'une capacité de prévision de l'impact de différents scénarios climatiques sur le fonctionnement et la production des peuplements ligneux.

Acacia tortilis (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* est une espèce ligneuse dominante dans le paysage nord-sahélien qui constitue un modèle de choix. Elle présente une distribution géographique exceptionnellement large dans les zones arides : du Moyen-Orient à l'Afrique du Sud, en passant par l'Afrique du Nord, l'Afrique sahélienne et l'Afrique de l'Est (WHITE, 1983). Elle combine une grande résistance à l'aridité et un pouvoir fixateur de l'azote atmosphérique avec des intérêts multiples pour l'homme : source de fourrage et d'ombrage en saison sèche, de bois d'œuvre et de combustible de qualité (VON MAYDELL, 1990 ; FAGG et GREAVES, 1990). L'état des connaissances écophysologiques sur *Acacia raddiana* comme sur les autres espèces ligneuses sahéliennes ne permet pas encore de porter un diagnostic précis sur le fonctionnement hydrique des peuplements et sur l'impact des fluctuations pluviométriques. Les progrès dans ce domaine, qui intéressent d'une façon générale l'agroforesterie en zone aride, passent par la réalisation d'un grand nombre d'études quantitatives *in situ* et à long terme (SANCHEZ, 1995).

Les rares études sur la transpiration d'*Acacia raddiana*, conduites à l'aide de poromètres, ont surtout analysé les variations diurnes de la conductance stomatique et sur une durée réduite à quelques journées (STOCKER, 1970 ; ULLMAN, 1985 ; FOURNIER, 1995). Les méthodes thermo-électriques de mesure des flux de sève brute ouvrent de nouvelles possibilités d'approche quantitative et en continu de la transpiration des arbres (VALANCOGNE et GRANIER, 1993). Les applications en Afrique sahélienne sont encore rares, toutes espèces confondues, et elles concernent des périodes relativement courtes (BRENNER *et al.*, 1991 ; ALLEN et GRIME, 1995 ; ROUPSARD *et al.*, 1996). Le présent travail vise, pour une saison des pluies donnée, à décrire le cycle annuel complet de transpiration d'*Acacia raddiana* et à identifier des voies de recherche pour sa prévision.

Matériel et méthodes

Site d'étude

Le site d'étude se localise dans la zone sylvo-pastorale du Nord-Ferlo, dans le nord du Sénégal, à 25 km au sud de Dagana. Le climat de la région est sahélien

sensu stricto avec une moyenne des précipitations annuelles de 282 mm (1918-1990, Dagara) affectée d'un coefficient de variation élevé (37 %, [AKPO, 1993]). La saison des pluies s'étale sur environ 2 à 3 mois entre juillet et septembre. Les températures maximale et minimale de l'air sont respectivement, de 41 °C et 22 °C dans le mois le plus chaud, en mai, et de 31 °C et 14 °C dans le mois le plus frais, en janvier. L'évapotranspiration potentielle est en moyenne de 2 031 mm.an⁻¹ (LE HOUÉROU, 1989).

Le paysage de la zone se caractérise par des formations dunaires de faible amplitude, non orientées, délimitant de petites dépressions fermées. Le peuplement végétal est représenté par une steppe à épineux très ouverte constituée d'une strate herbacée composée de graminées annuelles, parsemée d'arbres et d'arbustes en densité plus élevée dans les dépressions (POUPON, 1980). La strate arborescente est principalement composée d'*Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. et de *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. Le site expérimental se situe à proximité du village de Souilène (16° 21' N, 15° 26' W), il s'étend sur 1 ha, du sommet d'une dune au bas de pente, la ligne de plus grande pente du site étant de 1,6 %. La densité des ligneux est de 151 individus.ha⁻¹ et la surface terrière est de 3,87 m².ha⁻¹. On a choisi d'étudier, dans un bosquet, 3 individus d'*Acacia raddiana* appartenant à la classe modale de circonférence de la distribution des fréquences du peuplement. Les arbres ont en moyenne une hauteur de 7 m, une circonférence au sol de 0,64 m (± 0,05) et une surface projetée de la couronne de 30 m² (± 10,8).

Le sol appartient au groupe des sols « Diéri », sols ferrugineux brun-rouge, faiblement évolués, formés sur matériau sableux pauvre en argile (MAIGNIEN, 1965). Les teneurs moyennes en sable, argile, matière organique, azote et phosphore total (P₂O₅) sont respectivement de 90 %, 6 %, 1,8 ‰, 0,15 ‰, 0,3 ‰ dans le premier mètre de sol. Le sol est profond et relativement homogène jusqu'à la profondeur maximale explorée (4,0 m). La profondeur de la nappe phréatique se situe entre 35 et 40 m d'après le puits fonctionnel à proximité du site.

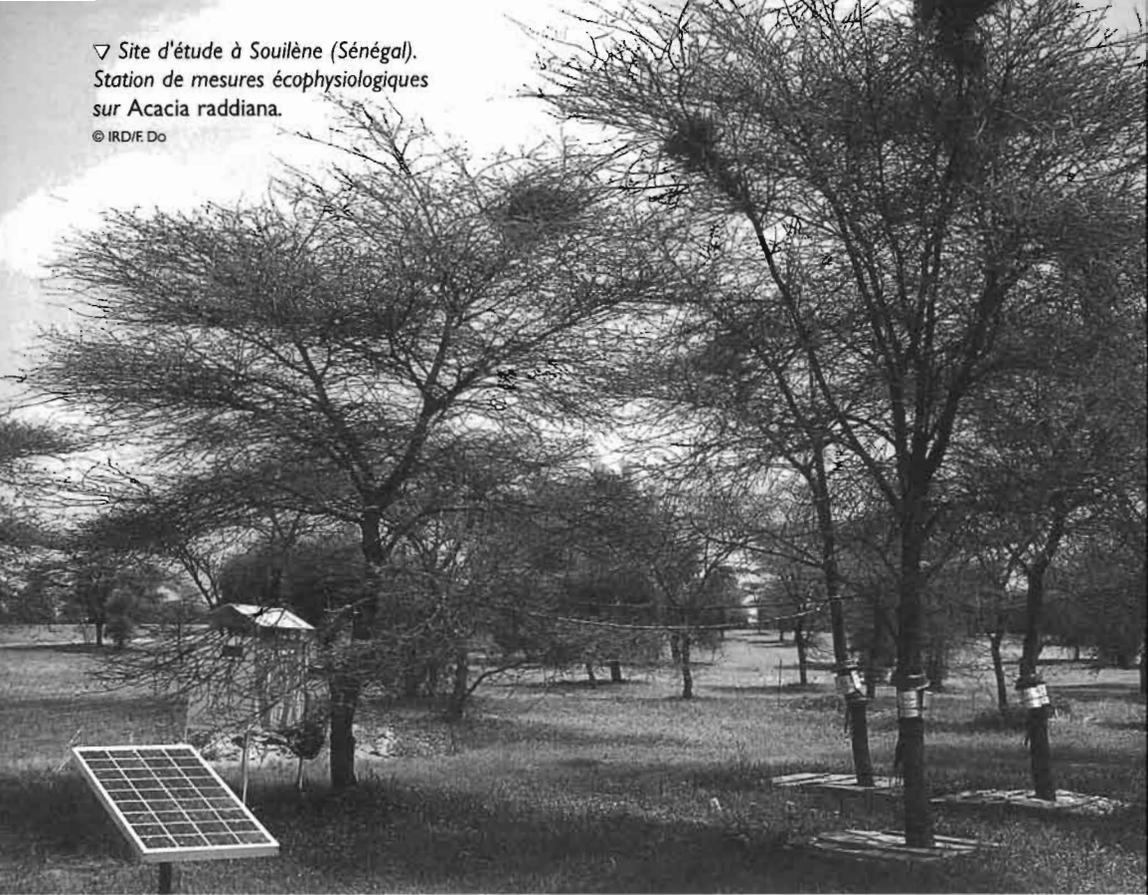
Mesure des flux de sève

PRINCIPE

La densité de flux de sève brute est mesurée par la méthode à dissipation thermique transitoire de DO et ROCHETEAU (2002 b). Elle dérive directement de la méthode à dissipation thermique continue de GRANIER (1985, 1987) avec l'avantage d'être moins sensible aux gradients thermiques naturels, qui étaient importants chez les arbres instrumentés (DO et ROCHETEAU, 2002 a). Le principe est que la circulation de la sève accroît par convection la dissipation de chaleur d'une sonde insérée radialement dans le xylème. À la différence de la méthode initiale, la sonde est chauffée de façon non continue avec un cycle horaire de 45 minutes de chauffage et 15 minutes de coupure. Le capteur de Granier est en fait constitué de deux sondes en forme d'aiguille contenant des thermocouples Cuivre/Constantan (40 µV/°C) montés en opposition. La deuxième aiguille ou sonde froide a pour objet d'intégrer les variations de la

▽ Site d'étude à Soullène (Sénégal).
Station de mesures écophysiological
sur *Acacia raddiana*.

© IRD/E. Do



▽ Savane arborée à *A. raddiana* en fin de saison sèche (Ferlo, Sénégal). Au premier plan,
arbre émondé pour mise à la disposition des animaux de jeunes rameaux feuillés.

© IRD/M. Grouzis



température du milieu avant chauffage. Elle est placée en amont du flux à environ 10 cm. Le signal brut est ainsi une différence de température.

Le signal dit « alterné » (dTa) est l'écart entre la valeur du signal brut avant et après le temps de refroidissement. Il décroît en fonction du flux de sève. Par rapport au signal brut, le signal alterné n'est plus influencé par le gradient thermique naturel (trouvé entre les deux sondes en absence de chauffage) si ce dernier n'a pas varié durant les 15 minutes de refroidissement. Comme dans la méthode de Granier, une formule d'étalonnage a été établie en laboratoire :

$$Ju = [11,3 Ka / 1-Ka]^{0,707}$$

avec Ju , densité de flux de sève en $l \cdot dm^{-2} \cdot h^{-1}$ et Ka un index sans dimension défini par le rapport :

$$Ka = (dT_{a0} - d\tau) / d\tau$$

avec dTa_0 , signal alterné à flux nul en μv et $d\tau$, signal alterné en présence de flux. Le flux de sève total traversant l'organe conducteur est alors estimé par la relation :

$$Fu = Ju * Sa$$

avec Sa , surface d'aubier ou surface conductrice totale en dm^2 .

Les fluxmètres de Granier ont été pour une part fournis par la société UP (Ruffinistr.16 80637 Munchen) et pour une autre part fabriqués au laboratoire à Dakar.

SURFACE CONDUCTRICE ET IMPLANTATION DES CAPTEURS

En présence de bois de cœur (xylème non conducteur), la surface conductrice est obtenue par l'expression :

$$SA = \pi (R_{int}^2 - R_{cœur}^2)$$

avec R_{int} , rayon intérieur de bois (hors écorce) et $R_{cœur}$, rayon de bois de cœur. Les deux rayons sont obtenus par l'intermédiaire de corrélations avec le diamètre extérieur :

$$R_{int} = 0,49 \phi_{ext} - 0,39 (R^2 = 0,997) \text{ et } R_{cœur} = 0,48 \phi_{ext} - 5,02 (R^2 = 0,931).$$

Ces corrélations « profitent » des abattages malheureusement réguliers dans la zone. Elles reposent sur des relevés réalisés sur 14 individus fraîchement coupés choisis pour leur diamètre extérieur variant de 9 à 36 cm. Sur une coupe, les différents paramètres sont mesurés dans les deux axes les plus représentatifs.

Le niveau d'insertion du fluxmètre dans les troncs est fixé à environ 1,25 m du sol. À cette hauteur, la surface conductrice moyenne est estimée à 1,75 dm^2 . Elle représente un anneau conducteur ayant une largeur de 4,7 cm qui débute après une épaisseur d'écorce de 0,5 cm. Inséré à une profondeur de 2,75 à 3,00 cm, la géométrie du capteur (une aiguille de 2 cm de long et 0,2 cm de diamètre) garantit une interception correcte de la variabilité radiale des flux. Afin de prendre en compte la variabilité azimutale, chaque tronc est équipé de 3 fluxmètres disposés approximativement à 120° selon les orientations nord, sud-est et sud-ouest. Les fluxmètres sont protégés du rayonnement direct par un déflecteur.

La densité moyenne des flux de sève brute dans les troncs ($l. dm^{-2}.h^{-1}$) est alors calculée à partir des 9 capteurs en considérant les trois arbres comme des répétitions. En multipliant par la surface conductrice moyenne, on obtient le flux de sève total en $l. h^{-1}$.

ESTIMATION DE LA TRANSPIRATION

La mesure du flux de sève total dans le tronc permet de suivre la transpiration de l'arbre aux variations près du contenu en eau des parties végétales situées au-dessus du niveau de mesure. D'une journée à l'autre, ces variations peuvent être négligées et le flux de sève total cumulé sur 24 heures est assimilé à la transpiration journalière.

La hauteur d'eau transpirée en mm est calculée à partir du flux cumulé selon deux modalités. La première, ponctuelle, consiste à rapporter le flux à la surface projetée au sol de la couronne foliaire. La deuxième, plus globale, considère l'échelle de l'hectare. Elle applique la densité de flux de sève à la surface de bois conducteur à l'hectare, valeur déduite de la surface terrière à l'aide des relations avec le diamètre extérieur des troncs (GRANIER *et al.*, 1996). Le calcul est ici approximatif, car il suppose premièrement que les densités de flux de sève et les surfaces conductrices sont équivalentes chez *Balanites aegyptiaca*. Deuxièmement, il fait l'hypothèse que la densité de flux ne varie pas avec le diamètre des troncs. Mais il a l'intérêt de nous donner un ordre de grandeur à l'échelle du peuplement. Au bilan, le rapport quantitatif entre les deux modes de calcul revient à considérer à l'échelle de l'hectare une surface explorée trois fois supérieure à la surface projetée de la couronne, ou un rayon d'exploration deux fois supérieur au rayon de la couronne foliaire ($\cong 3$ m).

Mesures climatiques et évapotranspiration potentielle (ETP)

Les données climatiques (températures, humidité relative, rayonnement global, vitesse du vent et précipitations) sont enregistrées localement avec un pas de temps horaire. L'évapotranspiration potentielle est calculée à l'échelle journalière selon la formule de Penman avec les coefficients adaptés à la zone pour l'estimation du rayonnement net de grande longueur d'onde (CHOISNEL *et al.*, 1992). On peut rappeler ici que la formule climatique de Penman donne une valeur d'évapotranspiration pour un couvert homogène et continu, assimilable à un gazon saturé en eau à la surface des feuilles. C'est donc une valeur potentielle qui ne correspond pas à la structure hétérogène et discontinue d'un couvert d'acacias, elle constitue seulement une valeur de référence quant à la demande évaporative.

Mesure de l'humidité du sol et estimation de l'évapotranspiration réelle (ETR)

L'humidité du sol est suivie jusqu'à 4,0 m de profondeur par mesure neutronique (humidimètre SOLO 25, Nardeux SA, Les Ulis, France). Un étalonnage gravimétrique unique est utilisé entre 0,10 et 4,00 m ($R^2 = 0,985$, $n = 30$). La densité

apparente qui varie entre 1,45 et 1,55 sur le profil a été déterminée par mesure gamma (gamma-densimètre CPN 501, Campbell Pacific Nuclear Ltd, Martinez-CA, USA). Le profil hydrique à la capacité au champ a été obtenu par expérience de ressuyage *in situ* (stock moyen sur 1,0 m : 78 mm). Le pourcentage de réserve hydrique disponible est calculé entre le profil à la capacité au champ et le profil le plus sec mesuré en fin de saison sèche (stock moyen sur 1,0 m : 10 mm). Le dispositif de suivi hydrique considère une zone sous couvert et une zone hors couvert. Les deux zones sont traversées par un transect de trois tubes espacés de 10 m. Le transect de la zone hors couvert commence perpendiculairement à la limite du couvert à 20 m de distance.

L'évapotranspiration réelle (ETR) est estimée par l'intermédiaire d'un bilan hydrique simplifié du sol sur la tranche 0-4 m, négligeant le ruissellement, le drainage et les remontées capillaires :

$$ETR = P - dS_{0-4}$$

avec P, précipitations cumulées entre les deux dates de mesure ; dS_{0-4} , variation de stock hydrique (final-initial). Les ETR sous couvert et hors couvert sont obtenues à partir de la moyenne des 3 tubes.

Suivi de la phénologie

Les stades phénologiques de l'ensemble des individus d'*Acacia raddiana* de la parcelle contrôlée (40) sont décrits selon la méthode visuelle proposée par GROUZIS et SICOT (1980).

- Pour la feuillaison, ce sont : V0, défeuillaison complète ; V1, bourgeonnement, pas de feuilles développées ; V2, début de feuillaison, bourgeons foliaires et feuilles épanouies sur plus de 10 % et moins de 50 % des rameaux ; V3, pleine feuillaison, feuilles en majorité épanouies ; V4, début de sénescence, feuilles jaunissantes ou sèches sur plus de 10 % et moins de 50 % des rameaux ; V5, sénescence, feuilles sèches et chute des feuilles.

- Pour la floraison, ce sont : f0, pas de fleurs, pas de bourgeons ; f1, bourgeons floraux uniquement ; f2, bourgeons floraux et début d'épanouissement ; f3, plus de 50 % des rameaux portent des fleurs épanouies ; f4, fleurs épanouies et début de sénescence ; f5, fleurs sèches en majorité, chute des pièces florales.

- Pour la fructification, ce sont : F0, pas de fruits ; F1, nouaison ; F2, fruits en croissance ; F3, fruits mûrs ; F4 fruits mûrs et début de dissémination (chute des gousses ou ouverture) ; F5, fruits entièrement secs et chute.

Ces stades sont transformés en indices traduisant la densité croissante de feuilles, de fleurs et de fruits : minimal (0) pour les stades 0 et 5 ; de bourgeonnement (1) pour les stades 1 ; intermédiaire (2), pour les stades 2 et 4 ; maximal (3) pour les stades 3.

Mesure du potentiel hydrique foliaire de base

La mesure du potentiel hydrique foliaire de base, c'est-à-dire à l'aube, permet une caractérisation de l'état hydrique foliaire de l'arbre.

Les mesures sont réalisées de 6 h à 6 h 45 à l'aide d'une chambre à pression (PMS Instrument Company, Corvallis, Oregon, USA) sur de petits rameaux d'environ 5 cm de long et 0,2 cm de diamètre. Ces derniers, particulièrement épineux, ne sont pas ensachés en attendant la mesure mais celle-ci est effectuée aussitôt après le détachement de chaque rameau. La précision de mesure est estimée à $\pm 0,05$ MPa. Les rameaux sont prélevés à une hauteur entre 1,50 et 2,00 m autour des couronnes selon les grandes orientations géographiques (nord, est, sud, ouest) et à raison de 4 mesures par arbre. Au final, les valeurs moyennes présentées sont établies sur la base de 12 mesures.

Les suivis de l'humidité du sol, de la phénologie et du potentiel hydrique foliaire font l'objet de missions périodiques effectuées une fois par mois en saison sèche et tous les 15 jours en saison des pluies.

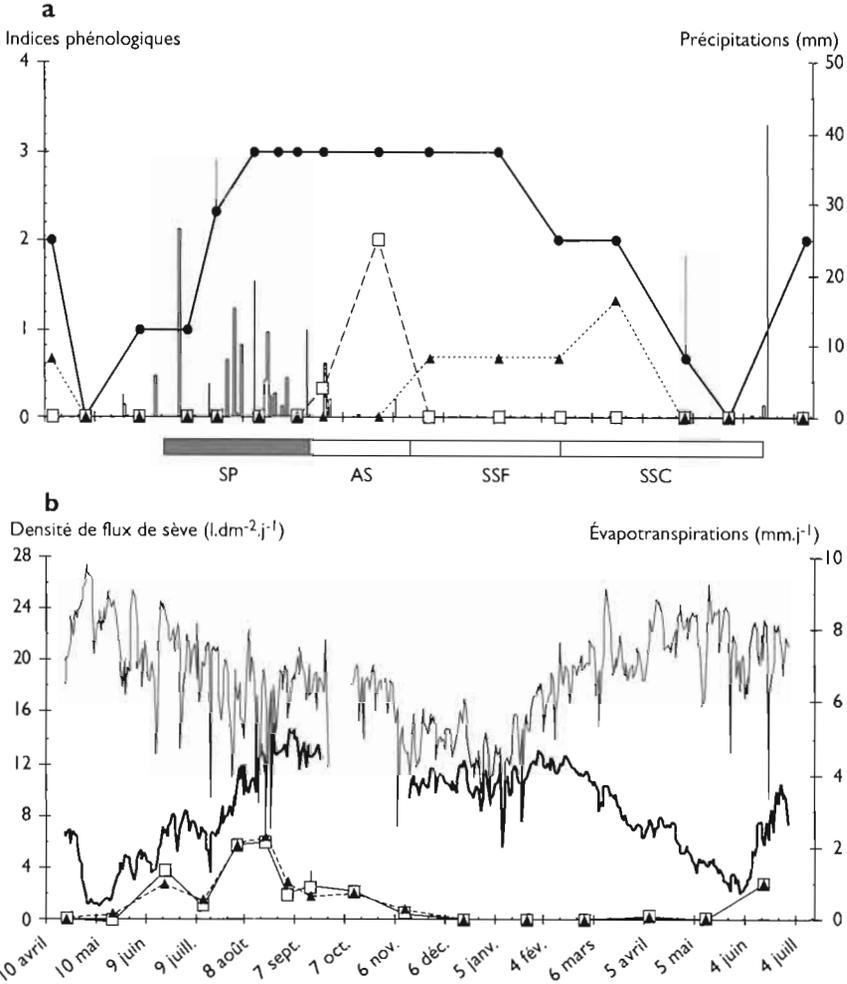
Résultats

Le cycle annuel de transpiration d'*A. raddiana*, suivi par l'intermédiaire de la dynamique des flux de sève, apparaît rythmé par la phénologie et la saison des pluies, aspects qui seront présentés en premier lieu.

Saison des pluies et cycle phénologique

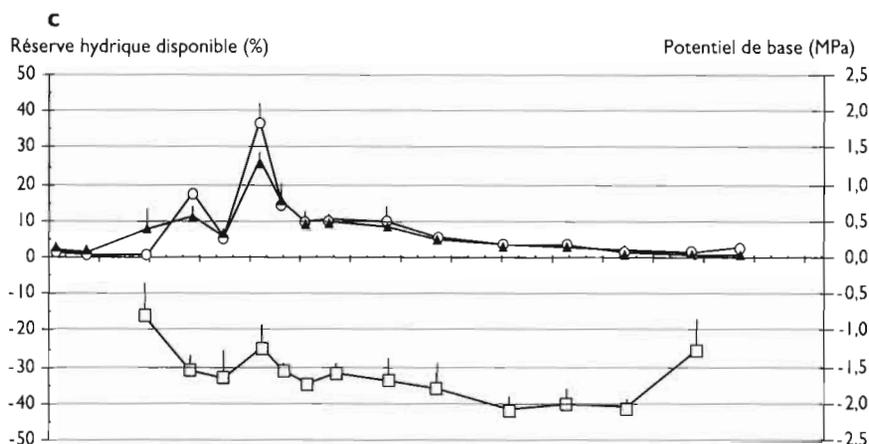
Les précipitations de l'année 1996 sont particulièrement défavorables, avec un cumul de 150 mm, inférieur de 45 % à la moyenne sur la période 1920-1990, et une répartition irrégulière (fig. 1a). La saison des pluies débute véritablement le 30 juin avec une pluie de 26 mm. Ce démarrage est suivi d'une période sans pluies significatives qui dure tout le mois de juillet. Les pluies deviennent régulières d'août à septembre, mais avec de faibles intensités (inférieures à 20 mm.j⁻¹). Avant les pluies, le profil hydrique du sol est complètement asséché jusqu'à la dernière profondeur de mesure (4 m) : les humidités avoisinent le potentiel de -1,6 MPa et sont encore inférieures à ce dernier dans les 30 premiers centimètres du sol, soumis également à l'évaporation directe du sol (Do et al., 1998). Avec les faibles pluies de l'année 1996, le front d'humectation n'excède pas la profondeur moyenne de 50 cm et la disponibilité en eau de surface peut être résumée par l'évolution de la réserve disponible entre 0 et 50 cm de profondeur (fig. 1c). Celle-ci est directement liée à l'occurrence des pluies. Elle est équivalente entre la zone sous couvert et hors couvert, atteignant au maximum 30 à 40 %, valeurs obtenues lors des mesures effectuées à la mi-août. La réserve disponible en surface décroît rapidement et s'annule en novembre (fig. 1c). Cette période de relative disponibilité en eau après la saison des pluies caractérise « l'arrière-saison ». La saison des pluies et l'arrière-saison correspondent à la période durant laquelle coexiste avec la strate ligneuse une végétation herbacée.

*Un arbre au désert,
Acacia raddiana*



Par rapport aux saisons, l'indice minimum de feuillaison, qui correspond aux stades de complète sénescence ou de défeuillaison, se situe en mai, à la fin de la saison sèche « chaude » (fig. 1a). Le bourgeonnement foliaire démarre début juin parallèlement à l'augmentation de l'humidité de l'air, mais avant l'arrivée des pluies proprement dite. L'essentiel du développement foliaire se réalise au cours de la saison des pluies, de juillet à août. En septembre, l'indice maximal de feuillaison est atteint et se maintient durant 5 mois jusqu'au mois de janvier. La sénescence et la chute des feuilles commencent avec la saison sèche chaude. La floraison débute à la fin de la saison des pluies et s'étale d'octobre à novembre, en période de feuillaison maximale. Elle est suivie de la fructification, qui s'étale plus longuement, de décembre à mai, avec un maximum en mars, en pleine sénescence foliaire (fig. 1a). La phénologie foliaire est la même pour les trois individus étudiés, excepté dans les phases de transition comme le soulignent les écarts types. Le comportement est également homogène avec celui du peuplement étudié sur un hectare, mais il existe des hétérogénéités fortes à l'échelle du paysage.

**Cycle annuel de transpiration d'*Acacia raddiana*
par la mesure des flux de sève brute (Nord-Sénégal)**



▽ Fig. 1

Évolutions saisonnières (mai 1996 à mai 1997) de :

- (a) précipitations et indices phénologiques de feuillaison (●), de floraison (□) et de fructification (▲), avec la représentation des saisons climatiques : (SP) saison des pluies et saison sèche subdivisée en (AS) arrière-saison pluviale, (SSF) saison sèche fraîche et (SSC) saison sèche chaude.

Pour la série des indices de feuillaison,

les barres verticales représentent les écarts types ($n = 3$).

- (b) densité de flux de sève (trait épais), évapotranspiration potentielle selon Penman (trait fin) et évapotranspirations réelles « apparentes » estimées par le bilan hydrique du sol (0-400cm) sous couvert (□) et hors couvert (▲), les barres verticales représentent les écarts types de la série des points sous couvert ($n = 3$).

- (c) réserve hydrique disponible à la surface du sol (0-50 cm) sous couvert (▲) et hors couvert (○), et potentiel hydrique foliaire de base (□).

Pour l'ensemble des séries, les barres verticales représentent les écarts types ($n = 3$ pour les réserves hydriques disponibles, $n = 12$ pour le potentiel de base).

Flux de sève et évapotranspiration

CYCLE ANNUEL DE TRANSPIRATION

L'évolution de la densité moyenne des flux de sève montre que l'arbre transpire quasiment toute l'année et on peut distinguer 4 phases principales ayant des relations avec la phénologie foliaire et la disponibilité en eau de surface induite par les pluies (fig. 1b).

• PI : une première phase d'apparition des flux avant la saison des pluies (mai-juin)

En mai 1996, alors que l'ETP est maximale (9 mm.j^{-1}), les densités de flux sont au plus bas ($0,9 \text{ l.j}^{-1}.\text{dm}^{-2}$) en correspondance avec la défeuillaison. Les flux redémarrent dans la troisième décennie de mai avec le débourrement foliaire, ceci avant la première pluie significative. Cette première phase s'appuie nécessairement sur l'utilisation des réserves hydriques de profondeur. En 1997, une phase similaire se reproduit.

- P2 : une phase de croissance rapide des flux au cœur de la saison des pluies (juillet-août)

Alors que l'ETP diminue globalement, les flux augmentent fortement avec l'arrivée des pluies, jusqu'au début du mois de septembre, suivant ainsi le développement foliaire. Les valeurs maximales de densité de flux, atteintes fin août, avoisinent $15 \text{ l.j}^{-1} \cdot \text{dm}^{-2}$, soit un flux d'environ 27 l.j^{-1} . Ces valeurs correspondent à des hauteurs d'eau relativement faibles de : $0,9 \text{ mm.j}^{-1}$ en se rapportant à la surface projetée de la couronne et $0,3 \text{ mm.j}^{-1}$ en considérant globalement la surface conductrice de bois à l'hectare.

- P3 : une longue phase de stabilité relative des flux à un niveau élevé jusqu'à la fin de la saison sèche « fraîche » (septembre à février)

Les enregistrements dans les mois d'octobre et novembre ont été perturbés par des problèmes d'alimentation électrique suite au vol des panneaux solaires (fig. 1b). Mais les dynamiques apparaissent similaires de septembre à mi-février. Durant environ cinq mois, les flux se maintiennent à des valeurs élevées, en correspondance avec la feuillaison maximale. Les valeurs oscillent autour de $12 \text{ l.j}^{-1} \cdot \text{dm}^{-2}$ sous l'influence apparente des fluctuations de l'ETP, de la fin de la saison des pluies au début de la saison sèche chaude.

- P4 : une phase finale de décroissance rapide des flux en saison sèche « chaude » (mars à mai).

La transition vers la saison sèche chaude, marquée par l'élévation de l'ETP, voit, en même temps que la sénescence foliaire, une décroissance rapide des flux qui atteignent leurs minima au moment de la nouvelle défeuillaison maximale.

VARIABILITÉ ATTACHÉE À LA MOYENNE DES DENSITÉS DE FLUX DE SÈVE

Les valeurs de densités de flux de sève présentées sont des moyennes à considérer comme des ordres de grandeurs. Car si les évolutions sont très synchrones entre les 9 capteurs implantés dans les troncs des trois arbres, l'hétérogénéité sur les valeurs absolues est particulièrement élevée ($\pm 57\%$ en moyenne cumulée). Cette hétérogénéité diminue avec l'intensité des flux. La fluctuation provient de la variabilité inter-arbre qui diminue de 70 à 20 % avec l'augmentation du niveaux des flux entre les phases extrêmes P1 et P3, tandis que la variabilité intra-arbre, azimutale, reste stable et élevée (50 %).

BILAN HYDRIQUE DU SOL EN SURFACE

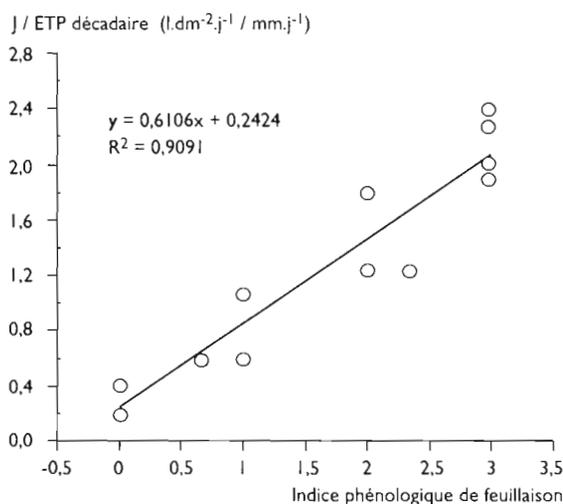
Comme l'on pouvait s'y attendre, compte tenu de la période limitée de disponibilité en eau en surface, le bilan hydrique des horizons de surface du sol (0-400 cm) ne rend pas compte du cycle annuel de transpiration précédemment noté. Les ETR « apparentes » ainsi estimées montrent une activité limitée à la saison des pluies et à l'arrière-saison (fig. 1b). Elles suivent les apports d'eau en surface correspondants aux pluies. Les valeurs maximales, autour de 2 mm.j^{-1} , sont atteintes fin août. Ensuite les valeurs sont nulles de novembre jusqu'aux premières pluies de l'année suivante. D'autre part, les valeurs sont équivalentes sous le couvert des arbres et en dehors du couvert, une distance moyenne de 30 mètres séparant ces deux zones.

Influence de la phénologie foliaire sur la dynamique des flux transpiratoires

Les 4 phases distinguées dans le cycle annuel de transpiration apparaissent directement liées à la phénologie foliaire (fig. 1a, fig. 1b). Il s'agit maintenant de préciser ces liens.

Sur l'ensemble du cycle annuel, la densité des flux est fortement reliée à l'indice de feuillaison en considérant les valeurs moyennes pour la décade correspondant à la notation du stade de feuillaison ($R^2 = 0,84$, non présentée). La relation est encore améliorée si la densité de flux est normalisée par l'ETP de la décade ($R^2 = 0,91$, fig. 2). Ce résultat affirme le rôle de la phénologie foliaire qui décrit globalement l'évolution de la surface évaporante. *In fine*, cette relation ouvre une voie vers la prévision de la transpiration saisonnière, si l'on dispose des informations relativement simples comme l'ETP et le stade de feuillaison. Mais il reste à discuter des facteurs d'instabilité de la relation et des éléments à approfondir pour cet objectif.

En revenant sur la figure 1b, la comparaison de la dynamique saisonnière des flux à l'évolution de l'ETP montre une opposition apparente, qui s'explique par le fait que l'indice de feuillaison, si déterminant pour les flux, est minimal dans les mois de forte ETP (avril, mai, juin) et maximal dans les mois de plus faible ETP (d'août à janvier). Cette caractéristique a pour conséquence une plus grande efficacité du rapport assimilation/transpiration, puisque les échanges gazeux sont maximisés lors des périodes où les pertes en eau seront les plus faibles.

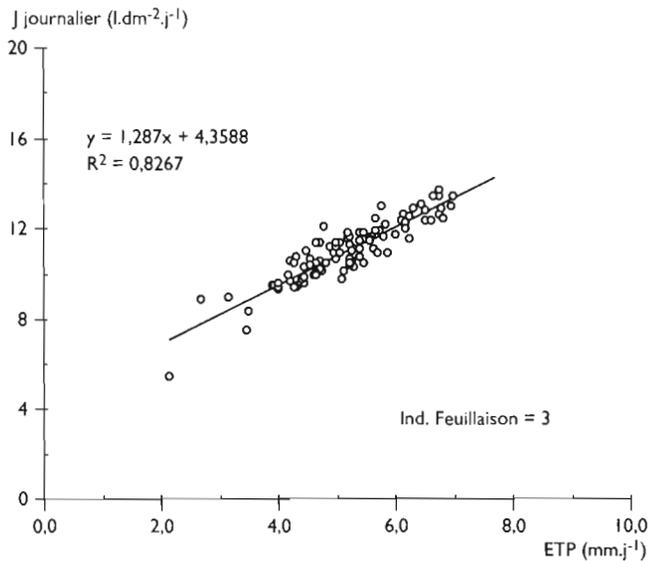


▽ Fig. 2

Densité de flux de sève décadaire (J) normalisée par l'évapotranspiration potentielle en fonction de l'indice phénologique de feuillaison, sur l'ensemble du cycle de mai 1996 à mai 1997.

L'analyse précédente a considéré la détermination du niveau des flux transpiratoires à l'échelle saisonnière. À l'échelle journalière, l'évolution des densités de flux est corrélée positivement avec l'ETP durant environ cinq mois, de la deuxième décennie de septembre à la première décennie de février ($R^2 = 0,83$, $n = 101$; fig. 3). En cohérence avec la relation de la figure 2, cette période est intégrée dans la phase P3 de stabilité de l'indice de feuillaison à son niveau maximal. Ainsi, toutes choses étant égales par ailleurs, cette relation permettrait durant la phase de pleine feuillaison d'estimer, à partir de la seule ETP, la transpiration journalière avec une incertitude de 11 %.

Ces relations permettent de reconstituer certaines données manquantes des mois d'octobre et novembre afin de disposer d'un ordre de grandeur de la consommation annuelle en cumulant les densités de flux de sève (du 15 juin 1996 au 14 juin 1997) : $3\,450 \text{ l.an}^{-1}.\text{dm}^{-2}$, soit 200 mm quand le flux total est rapporté à la surface projetée de la couronne foliaire, ou 66 mm en considérant globalement la surface conductrice de bois à l'hectare. Ces hauteurs d'eau consommée représentent respectivement 133 % ou 44 % des précipitations cumulées et seulement 9 % ou 3 % de l'ETP.



▽ Fig. 3

Densité de flux de sève journalière (J) en fonction de l'évapotranspiration potentielle de la deuxième décennie de septembre 1996 à la première décennie de février 1997.

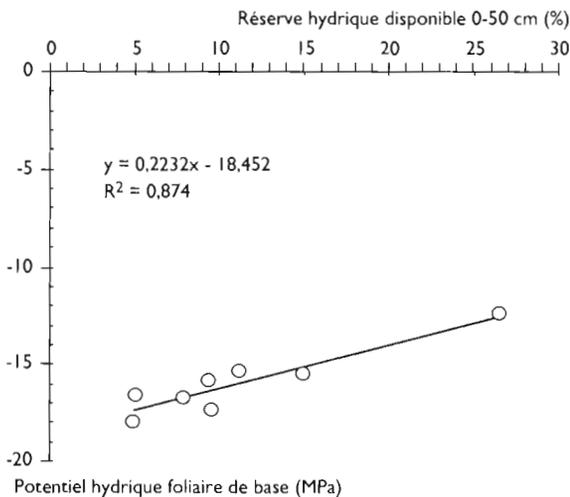
Potentiel hydrique foliaire de base

Après avoir précisé le cycle saisonnier de transpiration et ses relations, il importe de caractériser le niveau correspondant de contrainte hydrique du végétal par l'intermédiaire du potentiel hydrique foliaire de base (fig. 1c).

Dans l'ensemble, les valeurs du potentiel de base révèlent une forte contrainte hydrique avec une évolution saisonnière marquée. L'évolution de cet indicateur va être replacée dans le contexte des 4 phases du cycle.

Le potentiel de base est maximal dans la période d'annulation des flux en fin de saison sèche chaude : -0,8 MPa début juin 1996. Lors de la phase P1 de démarrage des flux, il diminue fortement (-0,7 MPa en 30 jours) pour atteindre -1,5 MPa début juillet. Ensuite, lors de la phase P2 d'accroissement rapide des flux, les valeurs oscillent autour de -1,5 MPa et augmentent ponctuellement en fonction des pluies comme à la mi-août (fig. 1c). Dans la phase P3 de stabilité des flux, parallèlement au dessèchement complet du sol, le potentiel de base décroît pour atteindre une valeur de -2,1 MPa début janvier. Au début de la phase finale P4 de décroissance des flux, malgré l'élévation rapide de l'ETP, le potentiel hydrique de base reste stable à la valeur de -2,1 MPa. En avril, au moment le plus fort de la chute des flux, la tension de base évolue rapidement (+0,8 MPa en 30 jours) vers une valeur plus élevée comme l'année précédente.

Au bilan, le potentiel de base tend à diminuer avec l'accroissement des flux ou la feuillaison, et à augmenter avec la diminution des flux ou les pluies. Sur l'ensemble du cycle annuel, il n'y a pas de corrélation entre le potentiel de base et la réserve hydrique disponible en surface. Mais si l'on considère uniquement la période durant laquelle de l'eau est disponible en surface (ou ETR > 0), on trouve une corrélation non négligeable ($R^2 = 0,87$, $n = 8$, fig. 4). Elle implique que durant cette période (saison des pluies et arrière-saison) les arbres utilisent au moins une partie des réserves hydriques de surface en concurrence avec la strate herbacée. Mais il faut relativiser la force de cette corrélation, car le nuage de points est déséquilibré avec un point isolé dans le domaine des disponibilités plus élevées (fig. 4).



▽ Fig. 4

Potentiel hydrique foliaire de base en fonction de la réserve hydrique disponible entre 0 et 50 cm de profondeur du sol, de juillet à novembre 1996 (saison des pluies et arrière-saison).

Durant ce cycle, la croissance du végétal est apparue très limitée. Les pousses de l'année, généralement observées sur les rameaux en fin de saison des pluies, se sont avérées rares et de taille réduite. La fonction d'exploration des rameaux n'a pu s'exprimer, seules les fonctions d'exploitation et de reproduction ont pu l'être. Au bilan, le cycle de transpiration débuté par la saison des pluies de l'année 1996 est marqué par une forte contrainte hydrique.

Discussion

Les résultats obtenus amènent de nombreux éléments de discussion qui tiennent principalement aux grands traits du cycle de transpiration et aux relations mises en évidence avec la phénologie foliaire.

Cycle annuel de transpiration

DÉMARRAGE AVANT LA SAISON DES PLUIES

Le débourrement foliaire qui précède l'arrivée de la saison des pluies est un phénomène connu chez les ligneux en zone sahélienne et souvent appelé « précession foliaire » (LE HOUÉROU, 1989). Au-delà des observations de feuillage, STOCKER (1970) et ULLMAN (1985) avaient mesuré via la conductance stomatique que la transpiration pouvait démarrer avant les premières pluies malgré les conditions extrêmes de température et de demande évaporative.

EXTENSION DU CYCLE

Une caractéristique majeure et novatrice du cycle décrit est que l'arbre transpire toute l'année malgré une saison des pluies défavorable et neuf mois de saison sèche.

En Afrique sahélienne, il n'existe pas à notre connaissance de résultats directement comparables en termes de continuité et de durée, ceci toutes espèces ligneuses confondues. Les seules études à long terme du fonctionnement saisonnier des ligneux sahéliens reposaient jusqu'à présent sur une estimation indirecte des évapotranspirations via le bilan hydrique du sol en surface. La variation saisonnière de l'évapotranspiration d'un bosquet à *Acacia raddiana* décrite par NIZINSKI et al. (1994) d'après trois années de suivis est similaire à celle que nous avons obtenue à partir du bilan hydrique sur la tranche 0-400 cm. Mais cette méthode, ne prenant pas en compte le pompage en profondeur, conduit à localiser l'essentiel du fonctionnement hydrique dans les périodes de saison des pluies et d'arrière-saison (juillet à novembre). Le fonctionnement sur les réserves hydriques profondes était alors considéré comme un phénomène de survie, négligeable quantitativement, alors que les mesures de flux de sève montrent que la quantité d'eau transpirée de décembre à juin (saison sèche fraîche et chaude) est quantitativement aussi

élevée que durant la période précédente. Il faut souligner ici que le fonctionnement en saison des pluies apparaît qualitativement très important, car il correspond à l'essentiel de la mise en place du feuillage, de la « pompe » qui va fonctionner le reste du cycle.

FONCTIONNEMENT SUR LES RÉSERVES HYDRIQUES PROFONDES

Sur le cycle annuel, les résultats montrent qu'au moins durant plus de 6 mois les arbres s'alimentent uniquement sur les réserves hydriques profondes. D'après le puits villageois à proximité du site, la nappe phréatique se situe entre 35 et 40 mètres de profondeur. Les profils hydriques réalisés par les hydro-géologues dans le Ferlo précisent le niveau de la nappe à environ 37 m avec un front capillaire atteignant 33 m (GAYE et EDMUNDS, 1996). Des accroissements de l'humidité du sol, liés au matériau, sont notables avant la nappe, entre 15 et 25 m, mais la disponibilité réelle n'est pas connue. De toute façon, une exploration racinaire de ces profondeurs jusqu'au toit de la nappe est réaliste. LHÔTE (1961) et BENSÂÏD *et al.* (1996) rappellent que des racines d'*Acacia raddiana* ont été trouvées jusqu'à 30 m de profondeur. Un ordre de grandeur similaire (26 m) est donné pour la longueur maximale des racines traçantes d'acacias dans les horizons de surface du sol (SOUMARÉ *et al.*, 1994). Il faut rappeler ici que la saison des pluies 1996, avec un cumul de 150 mm et de faibles intensités, a induit des conditions de disponibilité en eau de surface très défavorables, le front d'humectation ne dépassant pas 50 cm de profondeur. Par exemple, en 1995, la saison des pluies était beaucoup plus favorable avec un cumul de 250 mm et un front d'humectation atteignant 110 cm de profondeur. De telles variations, courantes en zone sahélienne, peuvent vraisemblablement modifier certaines modalités de fonctionnement des arbres, la contribution relative des horizons de profondeur à leur alimentation hydrique en particulier.

CONTRAINTES ET POTENTIEL HYDRIQUES DE BASE

Nos résultats sont en accord avec les variations saisonnières notées par BERGER *et al.* (1996) d'après deux années de suivi dans la même zone. Par contre, les valeurs absolues mesurées par ces auteurs sont légèrement supérieures en saison sèche chaude (minimum de -1,7 MPa) et en saison des pluies (maximum de -0,8 MPa). De nombreux facteurs biologiques peuvent expliquer une fluctuation des valeurs absolues de potentiel de base de quelques MPa, certains éléments seront évoqués dans la suite de la discussion. D'autre part, la saison humide est le siège de fluctuations rapides du potentiel de base liées à l'occurrence des pluies. Et un décalage de quelques jours de la date de mesure peut certainement influencer les résultats de quelques dixièmes de MPa. Cette limite liée au protocole de mesure est aussi valable pour la période de défeuillaison durant laquelle se produit une remontée rapide du potentiel de base.

Pour expliquer le phénomène de remontée du potentiel de base en fin de saison sèche, BERGER *et al.* (1996) avancent l'hypothèse d'une augmentation de la pression osmotique liée à une accumulation de solutés précédant le bourgeonnement foliaire. Une autre hypothèse qui n'exclue pas la précédente réside dans le fait

que, compte tenu des conditions de forte contrainte hydrique, le potentiel de base n'est pas en équilibre avec les potentiels hydriques de sol. La défeuillaison en réduisant la transpiration accroît les possibilités de réhumectation et de rééquilibrage nocturne (AMÉGLIO et ARCHER, 1996). Des manipulations complémentaires de réduction artificielle de la transpiration devraient permettre de tester cette hypothèse.

NIVEAU DES TRANSPIRATIONS « MAXIMALES »

Dans de telles conditions de contrainte, il est remarquable de noter que la transpiration est maintenue à un certain niveau durant 5 mois (phase P3). Mais ce niveau est en fait relativement faible et il est révélateur de l'intensité de la contrainte hydrique. Dans la région de Niamey, BRENNER et al. (1991) trouvent sur une haie brise-vent de jeunes neems (*Azadirachta indica* A. Juss.) des densités de flux de 30 à 50 l.j⁻¹.dm⁻², donc deux à trois fois supérieures à nos valeurs. Ces auteurs ne précisent pas les conditions de disponibilité en eau du sol, mais ces valeurs sont équivalentes à celles mesurées par CABIBEL et DO (1991) sur des pommiers irrigués en période estivale sous climat méditerranéen. Dans la même région de Niamey, ALLEN et GRIME (1995) ont mesuré sur *Guiera senegalensis* J. F. Gmel. des densités maximales de 15 l.dm⁻².j⁻¹, soit des valeurs équivalentes aux nôtres. Sur une espèce beaucoup plus proche, *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev., ROUPSARD et al. (1998) trouvent aussi des densités maximales du même ordre (16 l.dm⁻².j⁻¹) correspondant à des hauteurs d'eau : de 1,7 mm si rapportées à la surface projetée de la couronne, de 0,2 mm si extrapolées à l'échelle du peuplement. En climat tempéré, des densités de flux entre 5 et 10 l.dm⁻².j⁻¹ sont retrouvées en situations de forte contrainte hydrique (LOUSTAU et al., 1990). Finalement, le plus remarquable dans les résultats sur *Acacia raddiana*, c'est la faiblesse de la transpiration maximale quand elle est rapportée à la surface projetée de la couronne (0,9 mm.j⁻¹). Cette observation laisse supposer une surface foliaire particulièrement réduite par rapport à la surface projetée de la couronne au sol et par rapport à la surface d'aubier.

L'intensité de la contrainte hydrique, le caractère très ouvert du peuplement et la feuillaison hétérogène au sein d'un même houppier sont vraisemblablement à l'origine de la forte variabilité des densités de flux de sève mesurées chez *Acacia raddiana* (CV = 57 %). Cette variabilité est d'ailleurs supérieure aux données jusqu'alors répertoriées dans la bibliographie (GRANIER et al., 1996). L'incertitude qui en résulte sur la valeur moyenne ne modifie pas les conclusions qui viennent d'être tirées.

Phénologie foliaire et prévision des transpirations

Les relations mises en évidence avec la phénologie foliaire ouvrent des perspectives pour une prévision du cycle de transpiration ; il s'agit maintenant de les discuter afin de dégager les éléments à approfondir pour atteindre cet objectif. En résumé, la connaissance de la phénologie foliaire et de l'évapotranspiration potentielle

permet d'expliquer 90 % de la variation décadaire des flux transpiratoires sur l'ensemble du cycle annuel et 80 % de la variation journalière durant les cinq mois de la phase 3 de pleine feuillaison.

TRANSPIRATION FORTEMENT COUPLÉE AVEC L'ATMOSPHÈRE

La première conséquence de ces relations est que la transpiration des arbres est très fortement couplée avec l'atmosphère au sens défini par JARVIS et MAC NAUGHTON (1986). Cela n'est pas une surprise mais plutôt une confirmation, compte tenu de la rugosité du couvert et des caractéristiques climatiques. Cela signifie qu'au voisinage des feuilles, les conditions atmosphériques sont similaires à celles rencontrées à l'extérieur du couvert. Ces conditions de conductance aérodynamique élevée permettent de simplifier l'équation de la transpiration foliaire de Penman-Monteith (MONTEITH, 1965). La transpiration de l'arbre J_w peut être alors décrite par la forme suivante (BRENNER *et al.*, 1991) :

$$J_w = (\rho_a c_p / \gamma) g_s D_a A_f$$

où A_f est la surface foliaire totale (m^2), g_s la conductance stomatique moyenne ($m.s^{-1}$), D_a le déficit de pression de vapeur de l'air (Pa), c_p la capacité calorifique de l'air ($J.kg^{-1}.^{\circ}C^{-1}$), ρ_a la masse volumique de l'air ($kg.m^{-3}$) et γ la constante psychrométrique ($Pa.^{\circ}C^{-1}$).

L'équation permet de comprendre que la transpiration du couvert est essentiellement déterminée par le déficit de saturation de l'air, terme intégré dans l'ETP, et par la conductance du couvert qui représente le produit de la conductance stomatique et de la surface foliaire.

TRANSPIRATION SAISONNIÈRE

Une deuxième conséquence de ces résultats est alors que les variations de conductance stomatique ont un rôle négligeable par rapport à la surface foliaire dans la détermination quantitative de la transpiration saisonnière. Ce constat est retrouvé dans la bibliographie où la transpiration journalière ou saisonnière, normalisée par l'ETP ou le déficit de saturation de l'air, est mise en relation avec la surface foliaire (BRÉDA *et al.*, 1995 ; CIENCALA et LINDROTH, 1995 ; VERTESSY *et al.*, 1997).

La troisième conséquence est que les indices de feuillaison permettent déjà une bonne estimation des variations de la surface foliaire réelle. Ce point est plus étonnant, car l'indice de feuillaison provient d'une notation qualitative globale des stades phénologiques des houppiers (cf. Méthodes). L'information est intéressante car c'est une caractérisation relativement facile à réaliser à l'échelle d'un peuplement. Par exemple, la notation des 40 individus du site expérimental nécessite moins d'une heure. Mais ces notations ne rendent pas compte de la surface foliaire réelle. En conséquence, il ne faut pas s'attendre à une stabilité de ces relations si l'on considère d'autres arbres, qui pourraient être au même stade phénologique mais avec une densité foliaire différente, comme cela peut s'observer dans le paysage. La remarque précédente rejoint la question de l'effet de la disponibilité en eau qui n'apparaît pas dans la relation décadaire entre la

transpiration normalisée par l'ETP et l'indice de feuillaison (fig. 2). En effet, on peut imaginer que suivant la saison des pluies, le stade pleine feuillaison d'un même arbre peut correspondre à une densité foliaire différente. Cela devrait engendrer un rapport J/ETP variable pour un même stade phénologique.

D'autre part, après une saison des pluies très favorable, comme en 1993 (cumul de 290 mm), la durée de la phase de feuillaison « maximale » tend à s'allonger et la défeuillaison de saison sèche chaude est moins marquée (données non publiées). Il faut donc s'attendre à des fluctuations du cycle saisonnier de transpiration quant à la durée et à l'intensité des principales phases identifiées, cela en fonction des caractéristiques de la saison des pluies.

TRANSPIRATION JOURNALIÈRE DURANT LA PLEINE FEUILLAISSON

À l'échelle journalière, la relation linéaire forte entre les flux de sève et l'ETP (fig. 3) suggère que le stade pleine feuillaison correspond effectivement à une stabilité de la surface foliaire réelle. Cette hypothèse est peut-être recevable globalement, mais elle est peu vraisemblable dans le détail. Le houppier est considéré en phase de pleine feuillaison quand globalement plus de 50 % des rameaux portent en majorité des feuilles épanouies, c'est-à-dire déployées. Mais ensuite, certains rameaux peuvent continuer à émettre des feuilles et de jeunes pousses peuvent se développer. D'autre part, une feuille « épanouie » continue à grandir et peut passer par exemple de quatre à dix paires de folioles. Ces processus non pris en compte par les notations phénologiques globales auront des conséquences sur la surface foliaire. Comme l'exprime l'équation simplifiée de la transpiration, la relation de la figure 3 implique en fait une certaine stabilité de la conductance du couvert durant cinq mois, c'est-à-dire du produit de la surface foliaire totale et de la conductance stomatique moyenne. Une hypothèse complémentaire peut être que certaines fluctuations de la surface foliaire réelle soient compensées par des évolutions inverses de la conductance stomatique, comme le montrent les résultats de MEINZER et GRANTZ (1990).

La discussion a mis en évidence l'intérêt de suivre également les dynamiques saisonnières de la conductance stomatique et surtout de la surface foliaire réelle malgré les difficultés que suppose cette dernière mesure.

Conclusion

Cette étude a permis de caractériser le cycle annuel de transpiration d'un individu moyen d'*Acacia tortilis* dans la zone nord-sahélienne. Le cycle observé sur une année, pour une saison des pluies défavorable et sur un nombre d'individus forcément limité, n'est vraisemblablement pas généralisable pour des caractéristiques précises comme la durée exacte des phases identifiées, l'importance des ruptures entre phases, l'intensité des flux transpiratoires ou les niveaux de contrainte indiqués

par le potentiel hydrique de base. Une caractérisation aussi globale sera d'autant plus robuste qu'elle s'appuiera sur une comparaison pluri-annuelle incluant des saisons des pluies contrastées. Malgré ces limites, la description établie a l'intérêt de constituer un premier canevas qui permettra de comparer les effets d'une saison des pluies plus favorable.

Remerciements

Cette étude a pu être réalisée grâce à l'équipe technique (M'Baye Youm, Yacinthe Tendeng, Baïdi Ly) et aux étudiants (A. L. Diagne, A.V. Goudiaby) de l'« Opération Acacia » menée dans le cadre du programme Savanes de l'IRD. Nous remercions particulièrement Michel Grouzis, qui est à l'origine du lancement de cette opération, et Roger Pontanier, qui a facilité son déroulement dans le cadre du programme Savanes. Enfin, nous tenons à remercier André Granier, Roland Huc et François Tardieu pour leurs remarques précieuses sur les résultats initiaux.

Auteurs

F. Do, A. Rocheteau
IRD, B.P. 1386, Dakar, Sénégal,
actuellement CNRS/CEFE,
F-34293 Montpellier Cedex

Références bibliographiques

AKPO L. E.,
1993 – Influence du couvert ligneux
sur la structure et le fonctionnement
de la strate herbacée en milieu sahélien.
Paris, Orstom, TDM n° 93, 175 p.

ALLEN S. J., GRIME V. L.,
1995 – Measurements
of transpiration from savannah
shrubs using sap flow gauges.
Agric. For. Met., 75 : 23-41.

AMÉGLIO T., ARCHER P.,
1996 – Représentativité du potentiel
de base sur sols à humidité hétérogène.
Agron., 16 : 493-503.

BENSAÏD S., AIT MOHAND L., ECHAIB B.,
1996 – Évolution spatio-temporelle
des peuplements d'*Acacia tortilis* (Forssk.)
Hayne *raddiana* (Savi) Brenan dans les monts
Ougarta (Sahara nord-occidental).
Sécheresse, 7 (3) : 173-178.

**BERGER A., GROUZIS M.,
FOURNIER C.,**
1996 – The water status of six woody
species coexisting in the Sahel
(Ferlo, Senegal). *J. Trop. Ecol.*, 12 : 607-627.

**BRÉDA N., GRANIER A.,
AUSSENAC G.,**
1995 – Effect of thinning on soil
and tree water relations, transpiration
and growth in an oak forest
[*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.].
Tree physiol., 15 : 295-306.

**BRENNER A. J., JARVIS P. G.,
VANDENBELDT R. J.,**
1991 – « Transpiration from
a neem windbreak in the Sahel ».
*In : Soil water balance in the Sudano-Sahelian
Zone, Proceedings of the Niamey
Workshop, February 1991,
IAHS Publ. n° 199 : 375-385.*

CABIBEL B., DO F.,
1991 – Mesures thermiques
des flux de sève et comportement
hydrique des arbres.
II. Évolution dans le temps
des flux de sève et comportement
hydrique des arbres en présence
ou non d'une irrigation localisée.
Agron., 11 : 757-766.

**CHOISNEL E., DE VILLÈLE O.,
LACROZE F.,**
1992 – *Une approche uniformisée
du calcul de l'évapotranspiration
potentielle pour l'ensemble des pays
de la communauté européenne.*
Luxembourg, Commission
des Communautés européennes, 170 p.

CIENCALA E., LINDROTH A.,
1995 – Gas-exchange and sap flow
measurements of *salix viminalis* trees
in short-rotation forest.
I. Transpiration and sap flow.
Trees, 9 : 289-294.

Desert Margin Initiative,
1996 – *Propositions du Sénégal.*
Ministère de l'Agriculture, Institut
sénégalais de recherche agricole,
Bureau pédologique du Sénégal, 23 p.

Desert Margin Initiative,
1997 – *A proposal for an integrated national,
regional, and international research program
for developing sustainable natural resource
management options to combat land
degradation in sub-Sahara Africa.* Submitted
to GEF by ICRISAT as the convening
center on behalf of a consortium of
national, sub-regional, international and
advanced research organisations, 25 p.

**DO F., ROCHETEAU A.,
DIAGNE L., GROUZIS M.,**
1998 – Flux de sève et consommation
en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord-Ferlo.
*In Campa C., Grignon C., Gueye M.,
Hamon S., éd. : L'Acacia au Sénégal, Paris,
Orstom, Colloques et Séminaires : 64-80.*

**DO F.,
ROCHETEAU A.,**
2002 a – Influence of natural temperature
gradients on measurements of xylem sap
flow with thermal dissipation probes.
I. Field observations and possible remedies.
Tree Physiol., 22 : 641-648.

**DO F.,
ROCHETEAU A.,**
2002 b – Influence of natural temperature
gradients on measurements of xylem sap
flow with thermal dissipation probes.
2. Advantages and calibration
of a noncontinuous heating system.
Tree Physiol., 22 : 649-654.

FAGG C. W., GREAVES A.,
1990 – *Acacia tortilis : 1925-1988.*
Annotated Bibliography n°F41. Oxford,
Langdon K., CAB International, 36 p.

FOURNIER Ch.,
1995 – *Fonctionnement hydrique
de six espèces ligneuses coexistant
dans une savane sahélienne
(Région du Ferlo, Nord-Sénégal).*
Paris, Orstom, TDM n° 132, 165 p.

**GAYE C. B.,
EDMUNDS W. M.,**
1996 – Groundwater recharge estimation
using chloride, stable isotopes and tritium
profiles in the sands of northwestern
Senegal. *Environ. Geol.*, 27 : 246-251.

GRANIER A.,

1985 – Une nouvelle méthode pour la mesure des flux de sève dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.*, 42 : 193-200.

GRANIER A.,

1987 – Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Ann. Sci. For.*, 44 : 1-14.

GRANIER A., BIRON P., BRÉDA N.,

PONTAILLER J.Y., SAUGIER B.N.,

1996 – Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biol.*, 2 : 265-274.

GROUZIS M., SICOT M.,

1980 – « A method for the phenological study of browse population in the Sahel: the influence of some ecological factors ». In Le Houérou H. N., ed.: *Browse in Africa*, Addis-Abeba, ILCA : 233-240.

JARVIS P. G.,

MAC NAUGHTON K. G.,

1986 – Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in ecological research*, 15 : 1-49.

LE HOUÉROU H. N.,

1989 – *The Grazing Land Ecosystems of the African Sahel*. Berlin, Springer-Verlag, Ecological studies, n° 75, 282 p.

LHÔTE H.,

1961 – Au sujet de l'arbre du Ténééré. *Bull. liaison sahar.*, 12 : 49-54.

LOUSTAU D., GRANIER A.,

EL HADJ MOUSSA F.,

1990 – Évolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Ann. Sci. For.*, 21 : 599-618.

MAIGNIEN R.,

1965 – *Carte pédologique du Sénégal au 1/1 000 000*. Centre de Dakar-Hann, Orstom.

MAYDELL H. J. VON.,

1983 – *Arbres et arbustes du Sahel : leurs caractéristiques et leurs utilisations*. Eschborn, Schriftenreihe der GTZ n° 147, 531 p.

MEINZER F. C.,

GRANTZ D. A.,

1990 – Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. *Plant Cell Environ.*, 13 : 383-388.

MONTEITH J. L.,

1965 – « Evaporation and Environment ». In Foff G.E., ed.: *The state and movement of water in living organisms*, Symp. Soc. Exp. Biol., Swansea, Cambridge University Press : 205-234.

NIZINSKI J., MORAND D.,

FOURNIER Ch.,

1994 – Actual evapotranspiration of a thorn scrub with *Acacia tortilis* and *Balanites aegyptiaca* (North Senegal). *Agric. For. Meteorol.*, 72 : 93-111.

POUPON H.,

1980 – *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne du Nord-Sénégal*. Paris, Orstom, Travaux et Document, n° 115, 351 p.

ROUPSARD O., FERHI A.,

GRANIER A., PALLO F.,

DEPOMMIER D., MALLET B.,

JOLY H., DREYER E.,

1998 – « Fonctionnement hydrique et profondeur de prélèvement de l'eau de *Faidherbia Albida* dans un parc agroforestier soudanien ». In Campa C., Grignon C., Gueye M., Hamon S., éd.: *L'Acacia au Sénégal*, Paris, Orstom, coll. Colloques et séminaires : 81-103.

ROUPSARD O., JOLY H.,

DREYER E.,

1996 – « Écophysiologie de *Faidherbia albida* : fonctionnement hydrique en parc agroforestier et variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles ». In Cirad (éd.) : *Les parcs à Faidherbia*, Nogent-sur-Marne : 85-102.

SANCHEZ P. A.,

1995 – Science in agroforestry. *Agrofor. Syst.*, 30 : 5-55.

**Soumaré A., Groot J. J. R.,
Koné D., Radersma S.,**

1994 – *Structure spatiale du système racinaire de deux arbres du Sahel : Acacia seyal et Sclerocarya birrea.*
Wageningen, Rapport PSS n° 5, 37 p.

Stocker O.,

1970 – Der Wasser- und Photosynthese-Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara.
I. Regengrüne und immergrüne Bäume.
Flora, 159 : 539-572.

Ullman I.,

1985 – Tagesgänge von Transpiration und stomatärer Leitfähigkeit Sahelischer und Saharischer Akazien in der Trockenzeit.
Flora, 176 : 383-409.

Valancogne C., Granier A.,

1993 – « Intérêt des méthodes thermiques de mesure des flux de sève pour l'étude du bilan hydrique des savanes ». *In : Soil water balance in the Sudano-Sahelian Zone, Proceedings of the Niamey Workshop, February 1991, IAHS Publ. n° 199 : 387-400.*

Vertessy R. A., Hatton T. J.,

**Reece P., O'Sullivan S. K.,
Benyon R. G.,**
1997 – Estimating stand water use of large mountain ash trees and validation of the sap flow measurement technique.
Tree Physiol., 17 : 747-756.

White F.,

1983 – *The vegetation of Africa.*
Paris, Unesco, Natural Resources Research n° 20, 256 p.