

Fonctionnement hydrique et réponses des ligneux sahéliens à l'aridité

Michel Grouzis,
Ecologue

Macoumba Diouf,
Ecophysiologiste

Alain Rocheteau,
Métérologue/Électronicien

André Berger,
Ecophysiologiste

Introduction

L'utilisation des espèces autochtones dans les opérations de réhabilitation nécessite une bonne connaissance de leurs réponses adaptatives aux contraintes du milieu. La dynamique de la végétation ligneuse en milieu sahélien (Poupon et Bille, 1974; Piot et Diaïté, 1983; Grouzis *et al.*, 1996) laisse supposer que les différents taxons présentent d'importantes différences dans leurs réponses aux contraintes écologiques. Contrairement aux milieux savanicoles d'Afrique du Sud (Bate *et al.*, 1982) et d'Amérique du Sud (Goldstein et Sarmiento, 1987; Sobrado, 1986; Borchet 1994), les connaissances sur le fonctionnement hydrique des espèces sahéliennes sont relativement peu développées (Ullman, 1985 ; 1989; Eyog Matig et Dreyer, 1991). Nous avons cherché à caractériser le régime hydrique de différents taxons, notamment les *Acacia* qui sont les espèces dominantes des formations sahéliennes, l'équilibre sol/plante et l'action des facteurs microclimatiques et internes de la plante sur le fonctionnement stomatique.

Matériels et méthodes

Six espèces ont été étudiées dans le site de Souilène (16° 21' N - 15° 26' W). Le choix de ces espèces a été déterminé par la dynamique de leur population (Lawesson, 1990). Deux espèces (*Combretum glutinosum* et *Acacia senegal*) sont en régression, deux espèces (*Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*) sont en extension et deux espèces (*Acacia tortilis* et *Ziziphus mauritiana*) sont relativement stables. Cet ensemble permet de réunir le type biologique à feuillage persistant (*Boscia*, *Balanites*, *Combretum*) et le type à feuillage caduc (*Acacia tortilis*, *A. senegal* et *Ziziphus*). La variabilité du comportement en fonction du gradient climatique a été suivie pour *A. tortilis* sur les zones de Dahra (15° 21' N - 15° 26' W) et de Souilène.

L'humidité du sol a été évaluée par la méthode neutronique (Sonde SOLO 25) et son potentiel hydrique mesuré à l'aide d'un psychromètre PCT-50-30-SF.

Des mesures instantanées et des observations en continu ont permis de caractériser les paramètres hydriques de la plante. Les méthodes instantanées autorisent des mesures ponctuelles de l'état d'hydratation de la plante, à l'échelle horaire. Elles portent sur le potentiel hydrique foliaire (chambre à pression PMS 1001) et la conductance stomatique (poromètre à diffusion LICOR-1600). Les paramètres microclimatiques ont été enregistrés à l'aide d'une chaîne d'acquisition automatisée (Rocheteau, 1994).

Résultats et discussion

Régime hydrique en milieu naturel

Syndrome du fonctionnement hydrique : relation avec la phénologie et la situation phytogéographique

Les résultats relatifs aux différentes espèces sahéliennes ont été rapportés afin de situer le comportement des deux espèces d'*Acacia* : *A. senegal* et *A. tortilis*.

L'examen de l'ensemble des données concernant le régime hydrique des 6 espèces permet de dresser un syndrome de fonctionnement hydrique de chaque espèce et de les regrouper en 3 types qui correspondent à leur situation phytogéographique (Fournier, 1995 ; Berger *et al.*, 1996).

Combretum glutinosum, dont l'aire de répartition est centrée sur les zones climatiques soudano-sahélienne et nord-soudanienne, se trouve sur le site expérimental de Souilène, en limite nord et sèche de son aire de répartition. Cette espèce présente des potentiels de tension de sève, ou potentiels hydrostatiques, toujours très élevés : les plus bas voisinent -1 MPa, ce qui indique l'existence de conditions hydriques très favorables. La différence entre le potentiel de tension de sève minimal et la tension de sève de base donne l'amplitude journalière maximale de tension. Elle permet d'apprécier de manière indirecte l'intensité du flux transpiratoire (TRP) de l'individu en milieu de journée. Ce flux est toujours important et varie peu dans le temps, indiquant des niveaux de transpiration élevés en toutes saisons. Ces deux éléments permettent de faire l'hypothèse d'une conductance hydraulique du système sol-plante (K_h) élevée et relativement stable au cours du temps. En effet, le potentiel de tension de sève de la plante au cours de la journée dépend du potentiel de sève de base (T_b) et de la chute de potentiel de tension, liée à l'intensité de la transpiration. Les deux termes sont reliés par la relation

$$T_{\text{sève}} = T_b - \text{TRP} / K_h$$

dans laquelle TRP représente la transpiration et K_h la conductance hydraulique. Cette relation n'est applicable que dans le cas où K_h est constante au cours des saisons. Dans le cas de *Combretum glutinosum*, l'hypothèse d'une conductance hydraulique élevée et stable semble confortée par le fait que TRP / K_h varie peu. Les déterminations indirectes de K_h , par la mesure de la vitesse de récupération, montrent également que K_h varie peu. On sait que cette espèce, représentée par de rares individus, est en voie de régression. Il est probable que les individus qui survivent sur le site expérimental se trouvent dans des situations exceptionnelles, très favorables au point de vue hydrique. Cependant, l'examen superficiel des lieux d'implantation des individus ne permet pas de détecter des particularités, comme par exemple un ruissellement associé à des bas-

fonds. Une étude approfondie du sol et de la répartition de l'enracinement devrait apporter des éléments de réponse.

Le deuxième groupe correspond à 2 espèces à feuillage persistant (*Balanites* et *Boscia*) dont l'aire s'étend sur des territoires plus au nord, qui couvrent la zone climatique saharo-sahélienne et même saharienne. Ces espèces sont caractérisées non seulement par des potentiels de tension de sève de saison sèche très bas (-5 à -2,5 MPa), mais surtout par des potentiels de tension de sève de saison humide qui restent bas (-3 à -2 MPa). Il faut cependant faire une distinction entre ces 2 espèces car leurs niveaux moyens de potentiel de tension de sève ainsi que la variabilité intersaisonnière sont très différents. *Boscia*, par son feuillage persistant et important, sa conductance stomatique élevée, a des niveaux de transpiration toujours très élevés, ce qui n'est pas le cas de *Balanites*.

Le troisième groupe rassemble les espèces à feuillage caduc, qui ont une aire de répartition centrée par rapport à la zone climatique du site de Souilène. Celle de *Acacia senegal* est la mieux centrée sur la zone sahéenne « *sensu stricto* » ; celle de *Acacia tortilis* est décalée sur la zone saharo-sahélienne, et celle de *Ziziphus mauritiana* sur la zone sahélo-soudanienne. Les potentiels de tension de sève atteints en saison sèche varient entre -1,6 et -2,7 MPa. Ces valeurs relativement basses entraînent une réduction de la transpiration et, par conséquent, de fortes variations saisonnières de l'intensité du flux transpiratoire. Ces variations peuvent être attribuées essentiellement à la perte du feuillage mais peut-être également à la réduction de la conductance stomatique.

Augmentation rapide du potentiel de tension de base en pleine saison sèche

Chez *Acacia senegal*, le potentiel de tension de sève subit une brusque augmentation en saison sèche (fin février-mars). Cette augmentation, de 0,6 à 1,1 MPa, ne correspond à aucun événement pluviométrique, puisque les pluies ne débiteront que plus de 3 mois après. Une variation identique, mais de moindre intensité, s'observe sur *Acacia tortilis* et sur *Ziziphus mauritiana*. Une augmentation de 0,84 MPa a aussi été observée chez *A. tortilis* à Dahra. Dans tous les cas, ce phénomène apparaît lorsque l'espèce a perdu la totalité ou

une grande partie du feuillage. Il précède de plusieurs semaines le début du débourrement des bourgeons, qui a lieu lui-même avant l'arrivée des pluies. Cette « précession foliaire » (Le Houérou, 1989) est fréquemment observée sous les tropiques (Bullock et Solis-Magallanes, 1990 ; Borchert, 1994) et son déterminisme a été abondamment discuté (Daubenmire, 1972).

Dans notre étude, une augmentation du potentiel de tension de sève, à potentiel hydrique constant, pourrait être obtenue par une diminution du potentiel osmotique de la sève brute, liée par exemple à un transfert de solutés des cellules de stockage vers le xylème. Ce dernier paramètre n'ayant pas été mesuré, il est difficile d'affirmer l'existence d'un tel processus. Cependant, il a été observé chez d'autres espèces ligneuses, dans des conditions similaires. Une étude des modifications du potentiel osmotique de la sève xylémique et de la conductance hydraulique des rameaux serait à entreprendre pour consolider cette hypothèse.

Équilibre entre potentiel de tension de sève et état hydrique du sol

Le suivi du comportement des différentes espèces en saison humide a permis de montrer nettement que l'on se trouve loin de l'équilibre thermodynamique sol-plante. La plupart des espèces ligneuses (*Acacia senegal*, *A. tortilis*, *Combretum* et *Ziziphus*) et des espèces herbacées qui colonisent le sol à cette saison, présentent des potentiels de tension très élevés (-0,05 et -0,5 MPa), indiquant par là que le potentiel hydrique du sol est voisin de 0 sur la tranche exploitée par les espèces herbacées. Les potentiels de tension les plus élevés observés en saison des pluies sont respectivement de -1,71 MPa et -3,0 MPa chez *Balanites* et *Boscia*. Il est manifeste que ces deux plantes sont loin de l'équilibre hydrique avec le sol. Un phénomène semblable a été observé par Sobrado (1986) dans les forêts tropicales sèches du Venezuela et par Kupperts *et al.* (1987) sur différentes espèces d'*Eucalyptus* en Australie. Les mécanismes physiologiques qui empêchent l'équilibre thermodynamique entre l'eau du sol et l'eau de la plante seraient dus à l'évitement de la resaturation hydrique totale et à l'existence d'une très forte résistance hydraulique dans le trajet sol/plante (Berger *et al.*, 1996). Cette dernière se situerait vraisemblablement au niveau des racines.

Modélisation du fonctionnement stomatique

Procédure de modélisation

Sur la base d'un modèle dont les composantes partielles ont été proposées par différents auteurs, nous avons essayé d'établir, à partir d'observations *in situ*, un schéma des réponses des *Acacia* aux facteurs du milieu.

La procédure de modélisation, déjà utilisée par Fournier (1995), est basée sur la méthode proposée respectivement par Jarvis (1976) et Chambers *et al.* (1985).

Les relations connues entre la conductance stomatique (G_s), le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), la température de la surface foliaire (T_f), le déficit de pression de vapeur de l'air (D) et le potentiel de tension de sève (T_s) constituent la base du modèle. En supposant que chacun de ces paramètres agit de façon indépendante sur la conductance stomatique (G_s), l'équation générale s'écrit :

$$G_s = G_{smax} * G(PAR) * G(D) * G(T_f) * G(T_s) * G(CO_2)$$

avec G_{smax} : conductance maximale mesurée, chaque G représentant une fonction partielle empirique normalisée ($0 \leq G \leq 1$) de chacune des variables : PAR, D , T_f , T_s et CO_2 .

Le déficit de pression de vapeur D a été remplacé par le gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air ($D.P.V.S.$). La fonction relative au CO_2 a été éliminée car la pression partielle de ce gaz peut être considérée comme constante au cours des saisons. L'équation devient alors :

$$G_s = G_{smax} * G(PAR) * G(D.P.V.S.) * G(T_f) * G(T_s)$$

Nous avons retenu (Fournier, 1995; Diouf, 1996) :

(1) le modèle exponentiel de Jones (1983) pour le rayonnement :

$$G(PAR) = 1 - \text{EXP}(-PAR/K1)$$

avec PAR : valeur mesurée du rayonnement; $K1$: constante empirique estimée à partir du rayonnement minimal permettant d'obtenir une conductance stomatique maximale.

(2) le modèle linéaire (Farquhar *et al.*, 1980) pour le déficit de pression de vapeur saturante :

$$G(D.P.V.S.) = 1 - (K2 * (D.P.V.S. - D.P.V.S_c))$$

avec $D.P.V.S_c$: valeur du gradient de pression de vapeur saturante entre l'air et la feuille déclenchant la fermeture des stomates ; $K2$: constante d'ajustement empirique.

(3) le modèle de Feng *et al.* (1990) basé sur l'équation d'Arrhénius pour la température foliaire

$$G(Tf) = [K3 * EXP(-K4/Tf)] / [1 + (K5 * EXP((K6/Tf) - (K6/Tf)))]$$

avec Tf : température de la feuille en ° C ; $Tfop$: température de la feuille en ° C au maximum de G_s ; $K3$, $K4$, $K5$, et $K6$: constantes empiriques des paramètres du modèle.

(4) le modèle exponentiel (Jarvis, 1976) pour le potentiel de tension de sève

$$G(Ts) = 1 - [EXP * ((T_{smax} - Ts)/K7)]$$

avec T_s : tension de sève mesurée en MPa ; T_{smax} : tension de sève maximale pour que $G_s = 0$; $K7$: constante empirique estimée à partir des données.

Détermination des paramètres du modèle

Pour caractériser la réponse de la conductance stomatique à ces différents paramètres, nous avons déterminé, pour chaque facteur, les autres étant considérés comme non limitants, l'équation de la courbe enveloppe des points expérimentaux constituant le nuage. Les points situés sous cette enveloppe ont diverses origines, qui selon Webb (1972), peuvent être dus : à l'interaction d'un autre facteur, à la variabilité biologique et/ou tout simplement aux erreurs de mesure.

Les fonctions partielles ont été appliquées aux données expérimentales couvrant toute notre période d'étude à Souilène et à Dahra.

Le domaine de valeurs (tabl. 1) couvre bien ceux communément rencontrés en zone sahélienne. Ils est suffisamment large pour permettre d'établir les ajustements entre facteurs.

Espèce	Site	Référence	Paramètres			
			PAR ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)	D.P.V.S. (kPa)	Tf (° C)	Ts (Mpa)
<i>Acacia senegal</i>	Souilène	Fournier (1995)	154-1870 (94)	0,4-5,7 (94)	26,5-40,1 (94)	-1,2/-3,5 (54)
<i>Acacia tortilis</i>	Souilène	Fournier (1995)	25-1940 (187)	0,1-6,1 (187)	18,9-42,9 (187)	-0,6/-3,1 (187)
<i>Acacia tortilis</i>	Dahra	Diouf (1996)	23-2190 (99)	0,91-8,3 (99)	20-43,5 (99)	-0,48/-3,9

■ Tableau 1

Domaine de variation des valeurs expérimentales utilisées pour la détermination des facteurs du modèle (PAR : Rayonnement photosynthétiquement actif; D.P.V.S. : déficit de pression de vapeur saturante; Tf : Température foliaire; Ts : potentiel de tension de sève). Les nombres d'observations figurent entre parenthèses.

A titre d'exemple, la figure 1 donne, pour *A. tortilis* dans les sites de Souilène (Fournier, 1995) et de Dahra (Diouf, 1996), les relations entre la conductance stomatique normalisée (G_s) et les différents paramètres étudiés. Les valeurs retenues des constantes sont rassemblées dans le tableau 2.

Espèce et Origine	Référence	Constantes						
		K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7
<i>A. tortilis</i> (Souilène)	Fournier (1995)	189	0,32	13,1	71,1	0,278	351,5	0,262
<i>A. tortilis</i> (Dahra)	Diouf (1996)	166	0,164	315,8	180,2	0,334	652,5	0,533

■ Tableau 2

Valeurs des constantes empiriques du modèle.

On peut noter sur la figure 1a qu'une G_s de 90 % est obtenue pour un rayonnement de l'ordre de $500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à Dahra comme à Souilène.

La figure 1b montre 3 principales phases de la réponse de la G_s en fonction de la température foliaire (Tf) :

– dans la première, la G_s augmente avec Tf et atteint un maximum à partir de 31 °C à Dahra comme à Souilène;

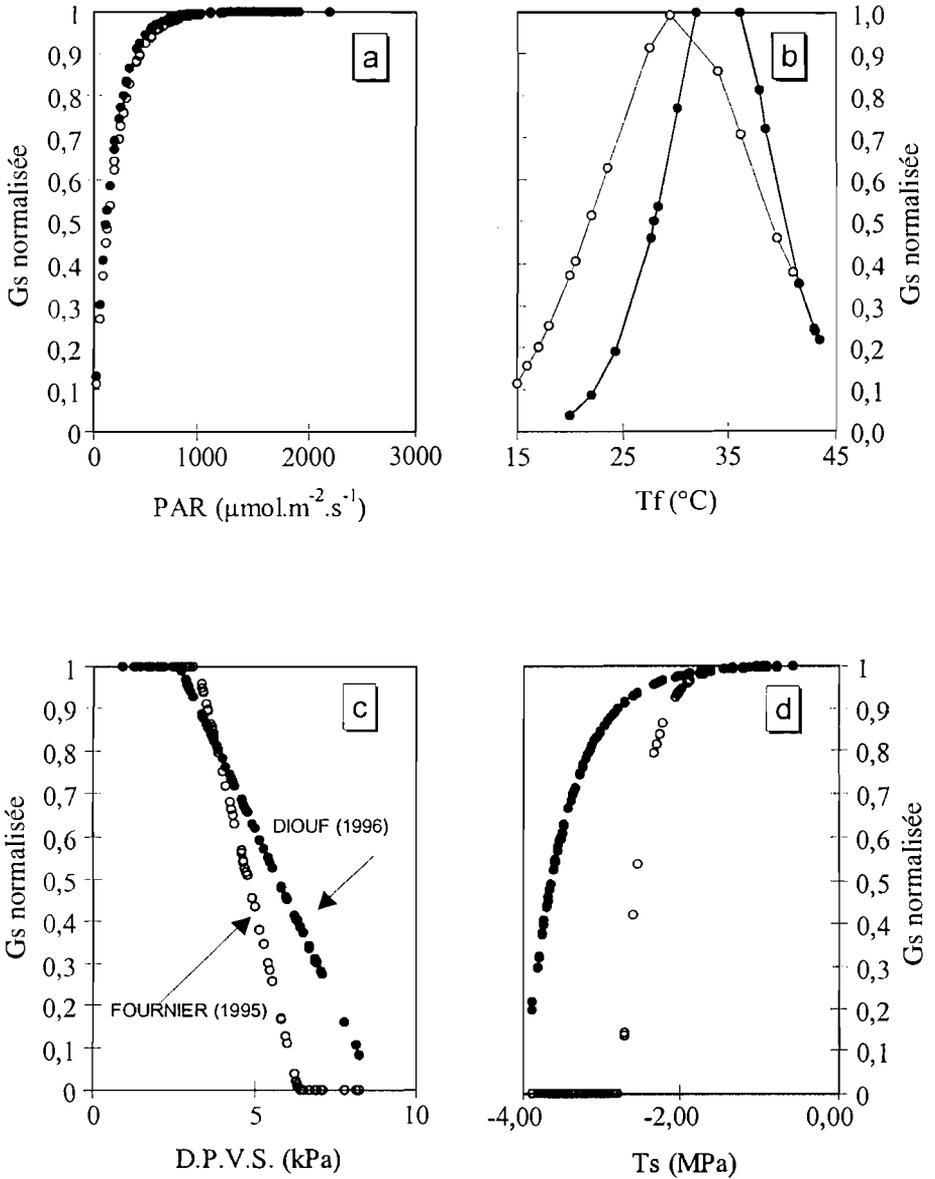


Figure 1
 Modélisation de la conductance stomatique d'*Acacia tortilis* en relation avec les variables du climat et de la plante pour deux stations sahéliennes du Sénégal : Dahra (● : Diouf, 1996) et Souilène (○ : Fournier, 1995).

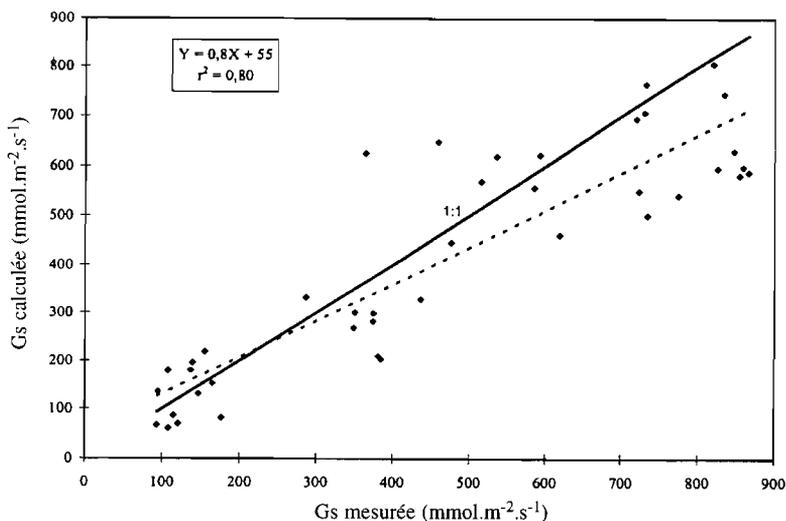


Figure 2

Relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à partir du modèle pour *Acacia tortilis* à Dahra. En trait plein, la bissectrice (1:1) et en tirets, la régression linéaire entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées par le modèle.

- dans la seconde phase, la Gs maximale présente à Dahra un plateau entre 31 et 37 °C ; à noter qu'une température foliaire optimale moyenne (Tfop) de 34 °C a été retenue dans le modèle ;
- dans une troisième phase, on assiste pour les 2 sites, à une baisse irréversible de la Gs lorsque Tf continue à augmenter.

On peut noter sur la figure 1c que la Gs maximale est obtenue pour des valeurs faibles du D.P.V.S. On remarque une baisse de la Gs à partir d'un déficit de 2,7 kPa à Dahra (même si la plante arrive à maintenir une Gs de 89 % jusqu'à une valeur du D.P.V.S. de 3,3 kPa à Dahra et de 3,2 kPa à Souilène). A partir de cette valeur, les déficits croissants engendrent une chute linéaire de Gs jusqu'à des minima atteints pour des valeurs de l'ordre de 8 kPa à Dahra et de 5 kPa à Souilène.

Enfin, il apparaît sur la figure 1d que Gs reste maximum dans la gamme de Ts de -0,5 à -1,5 MPa pour les deux sites. La diminution de la Gs s'amorce à partir d'une Ts de -1,5 MPa. Toutefois, une Gs

de 90 % est conservée jusqu'à une T_s de -2,70 MPa à Dahra et de 2,14 MPa à Souilène.

Le modèle permet de montrer que la conductance stomatique maximale est obtenue pour une action combinée des différents facteurs dans les proportions suivantes :

- rayonnement supérieur ou égal à $500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les deux sites ;
- D.P.V.S. inférieur ou égal à 2,7 kPa à Dahra et de 3,2 kPa à Souilène ;
- température foliaire comprise entre 31 et 37 °C à Dahra et de 31 °C à Souilène ;
- tension de sève supérieure ou égale à -1,5 MPa pour les deux sites.

Pour *A. senegal* à Souilène, les valeurs rapportées par Fournier (1995) sont les suivantes :

- PAR : $910 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$; D.P.V.S. : 2,2 kPa ;
- T_f : 33 °C ; T_s : -1,5 MPa.

Des différences apparaissent entre les deux espèces notamment pour le PAR et le D.P.V.S.

Comparaison des valeurs calculées et des valeurs observées

La figure 2 donne, pour *A. tortilis* à Dahra, la relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à l'aide du modèle général. Cet ajustement est hautement significatif ($p = 0,001$) pour un coefficient de détermination de 0,80.

Les relations obtenues par Fournier (1995) à Souilène sont :

- pour *A. tortilis* : $G_{sc} = 1,08 (\pm 0,12) G_{sm} - 0,005$ $r^2 = 71$ % ;
- pour *A. senegal* : $G_{sc} = 0,98 (\pm 0,16) G_{sm} - 0,024$ $r^2 = 69$ %.

Pour les deux espèces, il apparaît qu'une pente voisine de 1 avec un écart-type incluant la bissectrice est obtenue.

Le modèle peut être considéré comme acceptable puisqu'il n'engendre pas des différences d'estimation importantes par rapport aux mesures *in situ* de la conductance. Les fonctions partielles choisies sont donc représentatives.

Bien que ce modèle puisse convenir pour la prédiction de la Gs et l'interprétation des mesures réalisées au champ, il faut souligner qu'il peut avoir des limites qui sont ici à l'origine de la sous-estimation. On peut distinguer principalement :

- les interactions entre les facteurs environnementaux ;
- les gammes de valeurs restreintes de certaines variables.

Des différences interspécifiques sont notables. Cependant, *A. tortilis* présente un comportement physiologique similaire pour les deux sites du Sahel sénégalais. En effet, les différences qui semblent exister dans les réponses de cette espèce entre les deux sites sont dues plus particulièrement à la différence dans les gammes des valeurs observées, notamment pour la température foliaire, qu'à de réelles différences du fonctionnement hydrique intersites. Ceci met l'accent sur la nécessité d'effectuer de nombreuses observations dans une gamme de valeurs suffisamment large pour couvrir le maximum de variabilité du paramètre observé.

Conclusion

Le suivi en conditions naturelles des variations saisonnières du potentiel de tension de sève et de la conductance stomatique, en relation avec les facteurs du milieu, a permis de caractériser le fonctionnement hydrique de quelques espèces du Sahel sénégalais. Sur le plan du régime hydrique, les *Acacia* étudiés (*A. tortilis* et *A. senegal*) se caractérisent par :

- des valeurs intermédiaires du potentiel de tension de sève atteintes au cœur de la saison sèche (-1,6 à -2,7 MPa contre 1MPa pour *Combretum glutinosum* et -5 et -2,5 MPa pour *Balanites* et *Boscia*) ;
- une forte remontée du potentiel de tension de sève en saison sèche ; ce caractère est probablement lié à la remobilisation des solutés et prépare très certainement le débourrement ;
- un relatif équilibre thermodynamique sol-plante au cours de la saison des pluies, contrairement à *Balanites* et *Boscia* ;

– une forte variation de l'intensité transpiratoire liée essentiellement à la perte du feuillage.

L'identification des relations entre la conductance stomatique et certains facteurs du milieu et de la plante a permis de modéliser le fonctionnement stomatique des *Acacia* et de préciser les valeurs seuils des différents paramètres. Des différences interspécifiques sont notables, alors que les différences intersites pour une même espèce semblent être plus liées à la gamme des valeurs observées.

Si les travaux réalisés sur le comportement des espèces ligneuses par les méthodes écophysologiques classiques ont permis d'apporter des connaissances originales sur des espèces sahéliennes jusqu'à maintenant peu connues, et de mettre en évidence certains processus (remontée de la tension de sève en pleine saison sèche, déséquilibre sol/plante chez certaines espèces pendant la période favorable), il reste néanmoins à compléter ces résultats par des données sur les consommations réelles en eau des différents taxons.

Bibliographie

- BATE (G. C.), FURNISS (P. R.), PENDLE (B. G.), 1982 - « Water relations of southern African savannas. » *In Ecology of tropical savannas.* (B. J.) Huntley, (B. H.) Walker éds. Ecological Studies 42. Springer-Verlag, Berlin : 336-358.
- 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.
- BORCHERT (R.), 1994 - Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees*, 8: 115-125.
- BULLOCK (S. H.), SOLIS-MAGALLANES (J. A.), 1990 - Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.
- CHAMBERS (J. L.), HINCKLEY (T. M.), COX (G. S.), ASLIN (R. G.), 1985 - Boundary-line analysis and models of leaf conductance for four oak-history forest species. *Forest Sci.*, 31 (2): 432-450.
- DAUBENMIRE (R.), 1972 - Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northwestern Costa Rica. *J. Ecol.*, 60: 147-170.
- DIOUF (M.), 1996 - *Étude du Fonctionnement hydrique et réponses à l'aridité des ligneux sahéliens. Cas d'Acacia raddiana en zone soudano-sahélienne du Sénégal.* Thèse de 3ème cycle, univ. Cheikh Anta Diop, Dakar.

- EYOG-MATIG (O.), DREYER (E.), 1991 -
Fonctionnement hydrique de quatre
essences de reboisement au
Nord-Cameroun : évolution saisonnière
du potentiel hydrique et de
la conductance stomatique.
In Physiologie des Arbres et Arbustes
en zones arides et semi-arides : 85-91.
- FARQUHAR (G. D.), SCHULZE (E. D.),
KÜPPERS (M.), 1980 -
Responses to humidity by stomata
of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus
avellana* L. are consistent with the
optimisation of carbon dioxide uptake
with respect to the water loss. *Aust.
J. Plant. Physiol.*, 7: 315-327.
- FENG (Y.), LI (X.),
BOERSMA (L.), 1990 -
The Arrhenius Equation as a model
for explaining plant responses
to temperature and water stress.
Ann. Bot. 66: 237-244.
- FOURNIER (C.), 1995 -
*Fonctionnement hydrique de
six espèces ligneuses coexistent
dans une savane sahélienne
(région du Ferlo, Nord Sénégal).*
TDM, Paris, ORSTOM, 130 p.
- GOLDSTEIN (G.),
SARMIENTO (G.), 1987 -
«Water relations of trees and grasses
and their consequences for the
structure of savanna vegetation.» *In*
Determinants of tropical savanna,
(B. H.) Walker éd., IUBS Monograph
series 3: 13-38.
- GROUZIS (M.), VINCKE (C.),
DIEDHIOU (I.), 1996 -
« Vingt ans d'évolution de la
végétation ligneuse dans le Ferlo
sénégalais. » *In* Réhabilitation des
terres dégradées au nord et au sud
du Sahara. Utilisation des
légumineuses pérennes et des micro-
organismes associés pour
l'établissement de formations
pluristrates, (M.) Grouzis éd., Contrat
STDIII, TS3*CT92-0047, Rapport de
troisième année : 3-14.
- JARVIS (P. G.), 1976 -
The interpretation of the variations
in leaf water potential and stomatal
conductance found in canopies in
the field. *Phil. Trans. R. Soc.
Lond. B.*, 273: 593-610.
- JONES (H. J.), 1983 -
*Plant and microclimate :
a quantitative approach to
environmental plant physiology.*
Cambridge University Press,
Cambridge, 323 p.
- KÜPPERS (M.), NEALES (T. F.),
KÜPPERS (B. I. L.), SWAN (A. G.),
MYERS (B. A.), 1987 -
Hydraulic flow characteristics in
the lignotuberous mallee *Eucalyptus
beheriana* F. Muell. in the field.
Plant Cell Environ., 10: 27-37.
- LAWESSON (J. E.), 1990 -
Sahelian woody vegetation in
Sénégal. *Vegetation*, 86: 161-174.
- LE HOUEROU (H. N.), 1989 -
«The grazing land ecosystems of the
African Sahel.» Springer-Verlag,
Ecological studies, Vol 75: 282.
- PIOT (J.), DIAITE (I.), 1983 -
*Systèmes de production d'élevage au
Sénégal. Étude du couvert ligneux.*
GRIZA/LAT, CTFT, Nogent/Marne,
ISRA/LNERV, Dakar : 37 p.
- POUPON (H.) BILLE (J. C.), 1974 -
Recherches écologiques sur
une savane sahélienne du Ferlo
septentrional, Sénégal : Influence de
la sécheresse de l'année 1972-1973
sur la strate ligneuse.
Terre Vie, 28: 49-75.
- ROCHETEAU (A.), 1994 -
*Données météorologiques de la
station de Dahra (Djoloff, Sénégal) :*
Juin 1993-Juin 1994, Rapport
multigr., Dakar, ORSTOM/CCE,
21 p.
- SOBRADO (M. A.), 1986 -
Aspects of tissue water relations
and seasonal changes of leaf water

potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68: 413-416.

ULLMAN (I.), 1985 -
Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of sahelian and saharian Acacias in the dry season. *Flora* 176: 383-409.

ULLMAN (I.), 1989 -
Stomatal conductance and transpiration of Acacia under field conditions : similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees* 3: 45-56.

WEBB (R. A.), 1972 -
Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J. Hortic. Sci.* 47: 309-319.