

# Fonctionnement hydrique et profondeur de prélèvement de l'eau de *Faidherbia albida* dans un parc agroforestier soudanien

**Olivier ROUPSARD,**  
Ecophysiologiste

**André FERHI,**  
Géologue

**André GRANIER,**  
Ecophysiologiste

**François PALLO,**  
Pédologue

**Denis DEPOMMIER,**  
Géographe et agroforestier

**Bernard MALLET,**  
Agroforestier

**Hélène Isabelle JOLY,**  
Généticienne

**Erwin DREYER,**  
Ecophysiologiste

## Introduction

*Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida*) (Mimosoideae) est une légumineuse à large distribution en Afrique, essentiellement en zone soudanienne et sahélienne. Elle présente une grande amplitude écologique, et on la répertorie entre les isohyètes 50 et 1 500 mm (Fagg et Barnes, 1990). En Afrique de l'Est, du Sud et Centrale, ou encore au Sahel, on la rencontre à l'état naturel le long des cours d'eau, sur des sols alluviaux. *F. albida* est célèbre pour sa phénologie inversée (Wickens, 1969) : elle est feuillée, grandit et fructifie principalement en saison sèche, et perd ses feuilles après les premières pluies. Une telle phénologie est très avantageuse pour l'agroforesterie, puisque la compétition avec les cultures s'en trouve réduite. De plus, elle permet d'obtenir du four-

rage en saison sèche. C'est en Afrique de l'Ouest principalement qu'on rencontre *F. albida* associée aux cultures au sein de parcs agroforestiers (Pélissier, 1980 ; Depommier, 1996a).

Une telle phénologie soulève de nombreuses questions relatives à la stratégie d'utilisation de l'eau. Peu d'informations à ce jour sont disponibles concernant le fonctionnement hydrique général de l'espèce. Ces arbres transpirent probablement beaucoup à en juger par leur vigueur. Il se peut donc qu'ils rencontrent des contraintes hydriques majeures au cours de la saison sèche, et/ou au cours de leur vie. Le pivot de *F. albida* plongerait rapidement, jusqu'à atteindre une nappe éventuelle. Des enracinements profonds ont été décrits, par exemple jusqu'à -30 m (Dupuy et Dreyfus, 1992). Un comportement phréatophyte pourrait expliquer comment une telle phénologie inversée peut s'exprimer. Le prélèvement d'eau dans la nappe, bien que souvent supposé, n'a pas été clairement démontré, ni relativisé par rapport aux autres sources possibles. Les profils d'enracinement et les niveaux de prélèvement varient probablement beaucoup selon la profondeur des sols, les réservoirs intermédiaires et l'accessibilité des nappes (Alexandre et Ouedraogo, 1992).

Afin de décrire la variabilité saisonnière du fonctionnement hydrique de *F. albida* en conditions agroforestières et durant une période de végétation, nous avons choisi le parc sud-soudanien de Dossi, Burkina Faso. La station se situait au centre du parc, sur des sols riches. Nous avons enregistré les flux de sève et comparé leurs variations à celles de la phénologie foliaire, de l'évapotranspiration potentielle et des potentiels hydriques foliaires. Les profondeurs de prélèvement de l'eau ont été établies par la comparaison des compositions isotopiques en oxygène des eaux de sève avec celles des pluies, du sol et de la nappe (Ehleringer et Dawson, 1992).

Dans, cette étude, nous avons tenté de répondre aux questions suivantes : (i) Quelle est la variabilité saisonnière de la croissance et du fonctionnement hydrique, en relation avec la phénologie foliaire et les pluies ? (ii) La sécheresse affecte-t-elle le fonctionnement hydrique, la croissance et la phénologie foliaire ? (iii) Quelle est la contribution relative de la nappe et du sol à l'alimentation hydrique des arbres ?

## Matériels et méthodes

### *Site et climat*

Au Burkina Faso, on rencontre *Faidherbia albida* entre les isohyètes 300 et 1100 mm. Le parc agroforestier de Dossi (Lat. : 11° 26'N; Long. : 3° 24'O; Alt. : 350-450 m) a présenté entre 1981 et 1990 une pluviométrie (P) moyenne de 924 mm, avec 7 mois de sécheresse ( $P < 50$  mm et  $P < 2T$ , avec  $T$  = température moyenne, °C). Le climat correspondait à la zone sud-soudanienne (Guinko, 1984). L'évapotranspiration potentielle ( $ETP_{\text{Piche}}$ ) moyenne atteignait environ 2900 mm, soit trois fois la pluviométrie, ce qui correspond à la stricte définition des conditions semi-arides (ICRAF, 1989). Le parc occupe une superficie de 340 ha. Le socle est birrimien, volcano-sédimentaire, fissuré et altéré sur plusieurs mètres. Les sols sont riches en argiles et limons. Leur épaisseur varie de zéro à 3,5 m environ dans le parc. Les puits utilisés traditionnellement montrent des nappes entre 3 et 19 m de profondeur, généralement situées à la base des altérites.

La strate arborée est principalement composée de 2500 faidherbias, dont l'âge moyen avoisine les 40 ans (Depommier et Détienne, 1996 b). Un site expérimental a été choisi dans l'une des principales unités morphopédologiques (tabl. 1). Les critères de sélection des arbres furent, par ordre décroissant : leur état sanitaire, leur faible taux d'émondage, des diamètres et hauteurs représentatifs de la moyenne de parc. Parmi les arbres, deux individus voisins pourvus de troncs longs et droits ont été retenus, afin de remplir les meilleures conditions d'homogénéité des flux de sève.

### *Croissance radiale et phénologie foliaire*

Les arbres expérimentaux n'ont pas été émondés durant les mesures. La phénologie foliaire a été décrite visuellement, en estimant, pour chaque arbre et tous les 10-30 jours, le pourcentage de rameaux nus, nouvellement feuillés et pourvus de feuilles matures. La circonférence a été mesurée selon une fréquence mensuelle à

	Arbres suivis en Flux de sève		Parcelle expérimentale		Unité Morpho-Pédologique		Totalité du Parc	
	Arbre 1	Arbre 2	Moy.	SD	Moy.	SD	Moy.	SD
Surface (ha)	/	/	(0,7*)	/	90	/	340	/
Nombre de faidherbias	1	1	11	/	721	/	2522	/
Diamètre <sub>1,3 m</sub> (cm)	63,7	70,5	57,8	11,2	52,2	23	50	26
Hauteur (m)	14	18,6	13,7	2,5	12,1	2,8	11,6	3,1
Surface projetée de la couronne (m <sup>2</sup> .arbre <sup>-1</sup> )	310,3	154,5	186,1	100,5	88,0	73,9	77,3	71,9
Volume de la couronne (m <sup>3</sup> .arbre <sup>-1</sup> )	1615,5	694,9	928,3	665,2	/	/	/	/
Densité (arbres.ha <sup>-1</sup> )	/	/	(15,7*)	/	8,0	/	7,4	/
Surface terrière (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	/	/	(4,1*)	/	1,7	/	1,5	/
Taux de couverture (%)	/	/	(29,2*)	/	7,0	/	5,7	/

Tableau 1

Caractéristiques principales des faidherbias adultes étudiés : arbres mesurés pour le flux de sève (n = 2), arbres du site expérimental (n = 11), arbres de l'unité morphopédologique correspondante, et arbres de l'ensemble du parc. La surface du site expérimental a été assimilée à celle d'un disque (centré sur le centre de gravité des onze arbres) : les valeurs (\*) sont donc indicatives. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso, Afrique de l'Ouest sud-soudanienne.

partir de novembre 1995. Un indice d'accroissement en circonférence (IA) a été calculé :

$$IA = 100.(C_c - C_0)/(C_{max} - C_0) \quad (\text{eq. 1})$$

$C_c$  : circonférence courante,

$C_{0, max}$  : circonférences initiales et maximales, respectivement, mesurées durant la première période de croissance (11/95-08/96).

### *Transpiration et évapotranspiration potentielle (ETP)*

Les densités de flux de sève (dF : l. dm<sup>-2</sup>.h<sup>-1</sup>) ont été mesurées selon la méthode de Granier (1987) à l'aide de capteurs thermo-

électriques longs de 2 cm, insérés dans l'aubier, chauffés à puissance constante (0,2 W) et connectés à une centrale (21X, Campbell Scientific, Shepshed, UK). Les gradients thermiques naturels étaient reproductibles d'une journée à l'autre : ils ont été mesurés avant chaque série de mesures et soustraits aux valeurs obtenues pendant le chauffage. Une forte variabilité intra-arbre des dF avait été constatée lors de précédentes mesures (le coefficient de variation de la transpiration journalière était de 18 % pour une année de mesures). On a tenu compte de cette variabilité, et chaque arbre a été équipé de 5 capteurs. Deux arbres ont été suivis au cours de 5 campagnes de mesure (3 en saison sèche et 2 en saison pluvieuse). Les capteurs ont été réinstallés dans les mêmes emplacements au cours des 5 campagnes de mesures successives. Le flux total ( $F$  : l. arbre<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>) a été estimé à partir des mesures de dF, de surface d'aubier (SA : dm<sup>2</sup>) et du profil de distribution des dF dans l'aubier. Pour décrire ce dernier, une relation expérimentale a été établie, reliant les dF relatives (RdF : en pourcentage de la valeur de dF de surface) à la profondeur de l'aubier ( $p$  : cm). Des capteurs ont été insérés radialement, jusqu'à 15 cm, dans 6 arbres adultes (diam. = 54 cm en moyenne). Les faidherbias présentaient des flux très significatifs en profondeur (par exemple, RdF correspondant à  $p = 15$  cm équivalait à 30 % de la valeur de surface). La relation expérimentale était la suivante :

$$\text{RdF} = -60,9 \text{ Log}(p) + 103,2, r^2 = 0,96.$$

Une estimation grossière de la transpiration ( $T$  : mm) de la composante *F. albida* des parcelles a été réalisée à partir des mesures de densité de flux de sève (dF) des deux arbres expérimentaux. On a supposé que dF ne variait pas avec le diamètre des arbres. Le flux de sève ( $F$ ) a été calculé comme décrit au-dessus, en considérant une densité de 8 arbres. ha<sup>-1</sup>, et une surface terrière de 1,7 m<sup>2</sup>. ha<sup>-1</sup> (conformément au tableau 1). Une interpolation linéaire a été calculée et intégrée entre les dates de mesure, afin d'estimer la transpiration annuelle de la composante *F. albida* des parcelles.

Le potentiel hydrique des feuilles a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression de Scholander, sur trois feuilles par arbre. Le potentiel de base, c'est-à-dire d'équilibre en fin de nuit entre l'arbre et le sol, a été mesuré avant le lever du jour, et le potentiel minimum sur des feuilles récoltées en plein soleil, au moment du maximum de flux de sève.

A partir de cinétiques diurnes de  $F$  et de  $\psi$ , la conductance hydraulique totale sol-feuilles, rapportée à la surface d'aubier ( $g_L$  :  $\text{mol.m}_{SA}^{-2} . \text{s}^{-1} . \text{MPa}^{-1}$ ) a été calculée :

$$g_L = (F / SA) / (\psi_{wp} - \psi) \quad (\text{eq. 2})$$

Les variables climatiques ont été mesurées simultanément : rayonnement global (thermopyranomètre linéaire, INRA, France), température et humidité relative (Vaisala HMP 31 UT, Helsinki, Finlande, calibré avant chaque session à la Direction de la Météorologie Nationale, Ouagadougou) ainsi que la vitesse du vent (IFRF Mgx 100, Birmensdorf, Suisse). L'ETP a été calculée d'après Penman (1948).

### *Ressources hydriques du sol et colonisation racinaire*

Un puits de 9,5 m de profondeur a été creusé en octobre 1995 entre les deux arbres suivis pour le flux de sève. Les principales caractéristiques du sol et du puits sont résumées dans le tableau 2. Des carottages horizontaux de sol ont été réalisés, à 40 cm environ au-

	Caractéristiques du sol et du puits
Profondeur du sol s.s.	1,5 m
Horizons	A-B-BC-CB-C
Classification	
– FAO-Unesco, 1982	Chromic Cambisol
– Française	« Brun Eutrophe Tropical Peu Évolué »
Nature de C	Schiste (altérite)
Profondeur du puits	9,5 m
Distance puits-troncs	11 m
Profondeur de la nappe	de -7,5 à environ -11 m
Profondeur maximale des racines	7,25 m

■ Tableau 2  
Caractéristiques principales du sol et du puits  
du site expérimental.

delà de la paroi, selon un espacement vertical de 25 à 100 cm, jusqu'au fond du puits. L'humidité pondérale ( $H_p$  : %) des carottes a été mesurée après étuvage. Pour minimiser les pertes par évaporation directe entre les sessions de carottage, la face carotée a été couverte d'une bâche sur toute sa profondeur, et le puits fermé par un couvercle. La densité apparente sèche ( $D_{as}$  :  $g_{sol} \cdot ml^{-1}$ ) a été mesurée par prélèvements à l'aide d'anneaux d'acier de 100 ml (deux mesures par horizon de 0 à 450 cm de profondeur). Le logarithme du potentiel capillaire (pF) a été mesuré sur les mêmes échantillons au laboratoire BUNASOLS, Ouagadougou. Les relations entre les pF (2,5-3-4,2, correspondant à des potentiels de sol,  $\psi_s$ , de 0,03, 0,1 et 1,6 MPa, respectivement) et les  $H_p$  ont été établies. L'humidité volumique ( $H_v$  : %), la réserve totale ( $R$  : mm), la réserve utile ( $R_u$  : mm) et la fraction de réserve utile (REW : %) ont été calculées pour chaque horizon :

$$H_v = H_p \cdot D_{as} \quad (\text{eq. 3})$$

$$R = H_v \cdot z \quad (\text{eq. 4})$$

$$R_u = R_{pF3} - R_{pF4,2} \quad (\text{eq. 5})$$

$$REW = (R - R_{pF4,2}) \cdot 100 / R_u \quad (\text{eq. 6})$$

avec  $z$  : hauteur de la couche (dm).

Les profils de densité d'impacts racinaires ont été établis à l'ouverture du puits sur les faces dirigées vers les troncs d'arbres. Cinq classes de diamètre racinaire ont été distinguées.

### *Composition isotopique en $^{18}O$ de l'eau de pluies, du sol, de la nappe et des arbres*

Un profil vertical de composition isotopique en  $^{18}O$  ( $\delta^{18}O$ ) de l'eau du sol a été établi dans le puits, jusqu'à 7,5 m de profondeur, en début et en fin de saison sèche (octobre 1995 et mars 1996). Des carottes d'un volume de 200 ml environ ont été prélevées horizontalement, 40 cm derrière la paroi du puits. La variabilité saisonnière du  $\delta^{18}O$  de la nappe a été établie dans des puits situés à 200 et 1 000 m du puits expérimental, car ce dernier avait tari à partir de février 1996. Les échantillons d'eau de nappe ont été collectés loin sous la surface, à l'aide d'un tuyau. L'eau des pluies a été

collectée à l'aide d'un pluviomètre durant la saison humide 1996. Cinquante-huit pour cent des pluies de 1996 ont été analysées. Enfin, des échantillons de bois d'aubier ont été collectés dans le tronc à 1,3 m pour en extraire la sève. Les échantillons de sol et d'aubier ont immédiatement été scellés et congelés dans des ampoules de verre. L'eau contenue a été totalement évaporée à l'aide d'une ligne de distillation cryogénique sous vide (24 h d'extraction par échantillon), recondensée, puis expédiée au Centre de Recherches Géodynamiques de Thonon-les-Bains. Après équilibration avec du  $\text{CO}_2$  (Epstein et Mayeda, 1953), les abondances relatives de  $^{18}\text{O}$  et de  $^{16}\text{O}$  ont été déterminées à l'aide d'un spectromètre de masse (Finigan Mat), et les résultats sont exprimés selon la convention  $\delta$  ‰ :

$$\delta^{18}\text{O} (\text{‰}) = (\mathbf{R}_e - \mathbf{R}_s) \cdot 10^3 / \mathbf{R}_s \quad (\text{eq. 7})$$

$R_e$  et  $R_s$  correspondent au rapport isotopique  $[^{18}\text{O}] / [^{16}\text{O}]$  de l'échantillon, et du standard SMOW (Standard Mean Ocean Water), respectivement. L'écart-type de la mesure est de 0,1 ‰.

## ■ Résultats

### *Phénologie et potentiel hydrique foliaire*

La pluviométrie totale fut de 919 et 1 065 mm en 1995 et 1996, respectivement. Une importante variabilité interannuelle est apparue, en termes de calage de la période des pluies (un mois plus tôt pendant la seconde année) et de pic de pluviométrie (fin juin la première année, et fin août la seconde). Les taux de feuillaison maximum et minimum sont apparus vers le milieu des saisons sèche et humide, respectivement (fig. 1a,b). Il est remarquable que la chute des feuilles ne soit apparue qu'après la saison sèche, soit environ un mois après les premières pluies durant les deux années.

Le potentiel hydrique foliaire de base ( $\psi_{wp}$ ) est un paramètre qui renseigne sur la composante édaphique de la contrainte hydrique subie par les plantes. Les plantes s'équilibrent la nuit en potentiels

avec les horizons de sols où elles sont enracinées. En conséquence, une diminution de la disponibilité en eau dans ces horizons se traduit généralement par une chute de  $\psi_{wp}$  vers des valeurs plus négatives.  $\psi_{wp}$  a été très peu affecté durant les deux saisons sèches (fig. 1a). La deuxième année,  $\psi_{wp}$  a diminué depuis -0,26 MPa (20/10/95) jusqu'à -0,53 MPa (21/3/96), pour remonter à nouveau à -0,31 MPa, le 5/7/96, après les premières pluies. La chute des feuilles s'est opérée durant la remontée des  $\psi_{wp}$ . Le potentiel hydrique minimum ( $\psi_m$ )

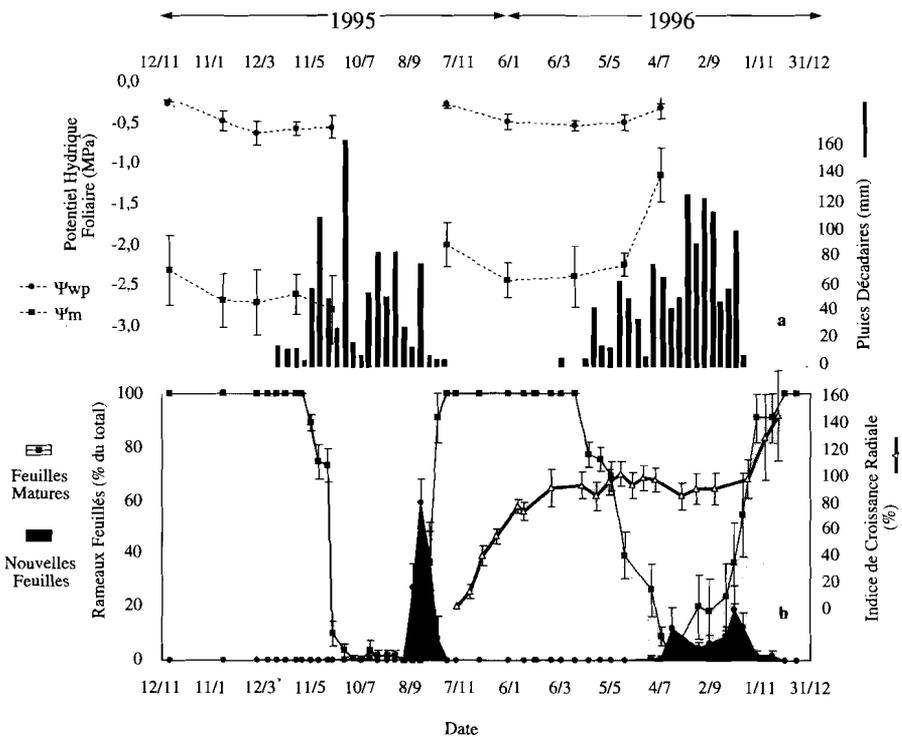


Figure 1

Évolution saisonnière des pluies, du potentiel hydrique foliaire ( $\psi$ ), du taux de feuillaison et de l'indice d'accroissement en circonférence (enregistrements durant deux années sur des *Faidherbia albida* adultes,  $n = 11$  arbres).

a) Évolution saisonnière des pluies décadaires, du potentiel hydrique foliaire de base ( $\psi_{wp}$ ), et minimum ( $\psi_m$ ) (moyennes  $\pm$  SD).

b) Évolution saisonnière du taux de feuillaison (pourcentage de branches portant des feuilles nouvelles ou matures), et de l'indice d'accroissement en circonférence (rapporté à l'accroissement maximum de la période 1995-96) (moyenne  $\pm$  SE).

renseigne sur la tension existant dans la sève xylémique au cours de la transpiration, qui dépend notamment de la tension de l'eau dans le sol, de l'intensité de la transpiration (ETP, surface foliaire, ouverture des stomates), de la conductance hydraulique totale du système sol-plante. Le fonctionnement des stomates permettrait à la plante de réguler  $\psi_m$  autour d'une valeur de consigne à ne pas dépasser, sous peine d'induire la cavitation des vaisseaux. Le  $\psi_m$  a été régulé essentiellement entre -2,0 et -2,7 MPa. Il était similaire durant les deux années, mais il s'est accru en début de saison humide la seconde année, en raison d'une forte proportion de nouvelles feuilles, qui transpiraient moins.

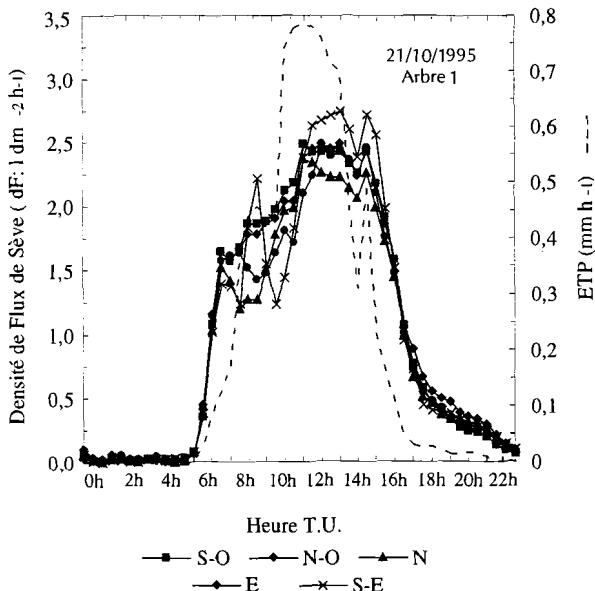
L'accroissement annuel moyen  $\pm$  SD sur le rayon était de  $0,71 \pm 0,25$  cm. Un ralentissement de la croissance s'est opéré vers mi-février 1996, soit plus d'un mois avant le début de la chute des feuilles. Des phénomènes de rétraction ont été observés dans le tronc pendant la saison humide. La croissance radiale a redémarré vers le 15 octobre, soit environ trois mois après le début de l'installation des nouvelles feuilles (fig. 1b).

### *Régulation de la transpiration*

Un exemple de cinétique journalière de densité de flux (dF) est présenté dans la figure 2, tel qu'il a été mesuré à l'aide de cinq capteurs distribués autour du tronc de l'arbre 1, au début de la saison sèche. Le CV n'était que de 5 % ce jour-là, mais la moyenne annuelle était de 18 %. Le flux de sève minimum est apparu avant le lever du jour, il était maximum après midi. Ces périodes ont été retenues pour la mesure des potentiels hydriques foliaires. Les niveaux maximum de transpiration ( $F_{\max}$ ) ont été obtenus en octobre (tabl. 3).  $F_{\max}$  a diminué de 29 % en cours de saison sèche (octobre 1995 à mars 1996). La chute des feuilles a ensuite affecté la transpiration très fortement. La transpiration annuelle de la composante *F. albida* des parcelles ne représentait qu'environ 4 % du cumul annuel des pluies.

Une cinétique annuelle des principales variables climatiques et du rapport Flux de sève/Evapotranspiration Potentielle (F/ETP) est présentée dans la figure 3a,b. Le rayonnement global et le déficit de pression de vapeur (VPD) étaient maximum en fin de saison sèche

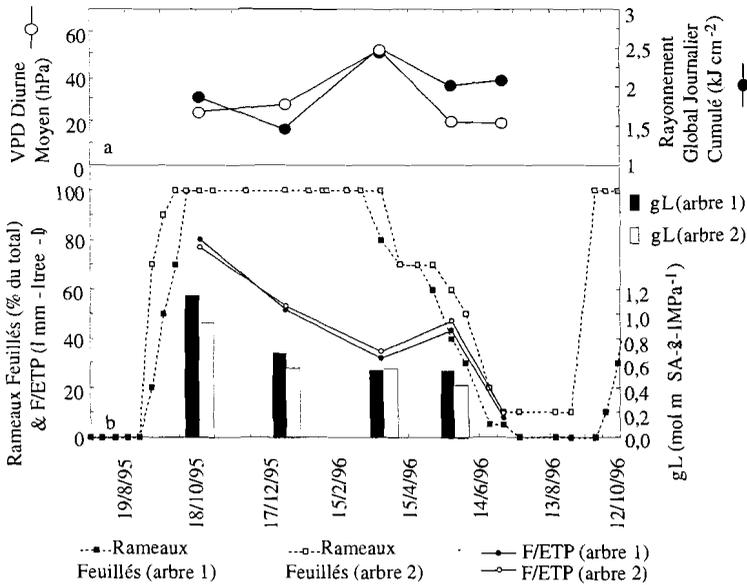
Figure 2  
Exemple de cinétique journalière de densité de flux de sève (dF) et d'évapotranspiration potentielle (ETP Penman) sur un *Faidherbia albida*. Les dF ont été mesurées à 1,30 m dans l'aubier de l'arbre (dont le diamètre était de 64 cm) en octobre 1995. Cinq sondes ont été insérées à 1,30 m sur 5 azimuts différents. Le CV du cumul journalier de transpiration était de 5 %, contre un CV de 18 % calculé pour l'année entière.



	Par Jour					Total
	20/10/95	16/12/95	20/3/96	25/5/96	5/7/96	Annuel
Flux de sève moyen des arbres expérimentaux (F : l. arbre <sup>-1</sup> )	385,9	290,1	275,3	238,8	51,9	67112
Transpiration estimée des <i>Faidherbias</i> des parcelles (T : mm)	0,213	0,160	0,151	0,131	0,028	36,9
T.100 / Pluviométrie (%)						4

Tableau 3

Évolution saisonnière de la transpiration de *Faidherbia albida*. Flux de sève (F: calculée à partir des densités de flux, dF, dans les deux arbres expérimentaux, et du profil de distribution des dF dans l'aubier; valeurs moyennes pour 2 arbres, avec 5 capteurs par arbre); estimation de la transpiration de la composante *F. albida* des parcelles (T: on a considéré que les densités de flux de sève variaient pas avec le diamètre des arbres, on a utilisé une densité de 8 arbres. ha<sup>-1</sup>, et une surface terrière de 1,7 m<sup>2</sup>. ha<sup>-1</sup>); estimation de la transpiration annuelle de la composante *F. albida* des parcelles, en pourcentage des pluies (considérant une pluviométrie annuelle de 924 mm).



■ Figure 3

Évolution saisonnière de variables climatiques, du Flux de sève/Evapotranspiration Potentielle Penman (F/ETP), et de la conductance hydraulique totale sol-feuille rapportée à la surface d'aubier ( $g_L$ ). Valeurs mesurées durant cinq sessions pendant la période feuillée des *Faidherbia albida* adultes ( $n = 2$ ). a) Déficit de saturation en vapeur d'eau (VPD : moyenne diurne), et rayonnement global journalier cumulé. b) Taux de feuillaison, F/ETP, et  $g_L$  (une valeur correspond à un arbre).

(le 21 mars 1996). Les variations saisonnières de F/ETP montrèrent une forte baisse à ce moment-là, alors que la surface foliaire était peu affectée. Nous en déduisons que les arbres ont probablement fermé leurs stomates au cours de la saison sèche. La conductance hydraulique totale sol-feuilles a également diminué de 50 % durant cette période. Malgré la perte de % des feuilles en mai, F/ETP a ré-augmenté, indiquant une probable réouverture des stomates.

### Réserves hydriques du sol

L'étude du contenu en eau et des potentiels hydriques des horizons du sol, comparée à la distribution des racines et aux potentiels hydriques

foliaires de base, fournit des indications sur les niveaux de contrainte hydrique subis par les arbres en cours de saison sèche et quelques pistes pour interpréter les niveaux de prélèvement de l'eau.

Le profil du sol a été décrit de la surface à -4,25 m (fig. 4a, b). La texture des particules < 2 mm était fine, argilo-sableuse de zéro à -0,4 m, argilo-limoneuse jusqu'à 1,7 m et enfin limoneuse. La fraction d'éléments > 2 mm était très élevée à partir de l'horizon BC, pour atteindre 85 % dans l'horizon C. Cette fraction correspondait aux schistes altérés.

L'enracinement des arbres était profond, il atteignait -7,25 m. La figure 4c montre la distribution verticale des racines observée en octobre, à l'ouverture du puits. Les racines fines étaient abondantes dans l'horizon A (0 à -0,20 m) et portaient de nombreux nodules coralloïdes. Le profil racinaire ne présentait pas de nodules sous cet horizon. Les racines disparaissaient presque entre -0,4 et -1,7 m, dans l'horizon argilo-limoneux. Elles étaient à nouveau abondantes entre -2 et -3,75 m, diminuaient ensuite, pour disparaître à proximité du niveau maximum de la nappe (-7,5 m). Le toit de la nappe a montré une fluctuation comprise entre -7,5 m et environ -11 m (cette dernière valeur a été estimée à partir d'observations sur des puits voisins).

Des réservoirs hydriques très importants et durables tout au long de la saison sèche ont été mis en évidence dans le volume de sol exploré par les racines. Les distributions verticales de l'humidité pondérale ( $H_p$  : %) et de la densité apparente sèche ( $D_{as}$  :  $g_{sol} \cdot ml^{-1}$ ) sont présentées dans les figures 4d,e. La roche altérée (horizon C) commençait sous -2,0 m, ce qui a beaucoup affecté la précision de la mesure de  $D_{as}$  et de l'humidité volumique ( $H_v$  : %). Les mesures ont donc été interrompues sous -4,25 m. Les horizons de sol compris entre -1,5 et -3,5 m montraient les  $H_p$  les plus élevées au cours de la saison sèche, et constituaient donc le réservoir hydrique principal. La réserve utile ( $R_u$ ) calculée entre 0 et -4,5 m était de 780 mm, soit  $174 \text{ mm} \cdot m^{-1}$ . Cette valeur correspond bien à un sol à texture très fine : compte-tenu de l'importance de la fraction de texture > 2 mm (fig. 4b), qui correspond aux altérites, on peut penser que la réserve utile est en fait importante dans ces roches. La fraction de réserve utile (REW) a été estimée à 93 % en octobre, et 36 % en avril. Les pertes d'eau totales s'élevaient à 446 mm, soit environ la moitié des précipitations annuelles.

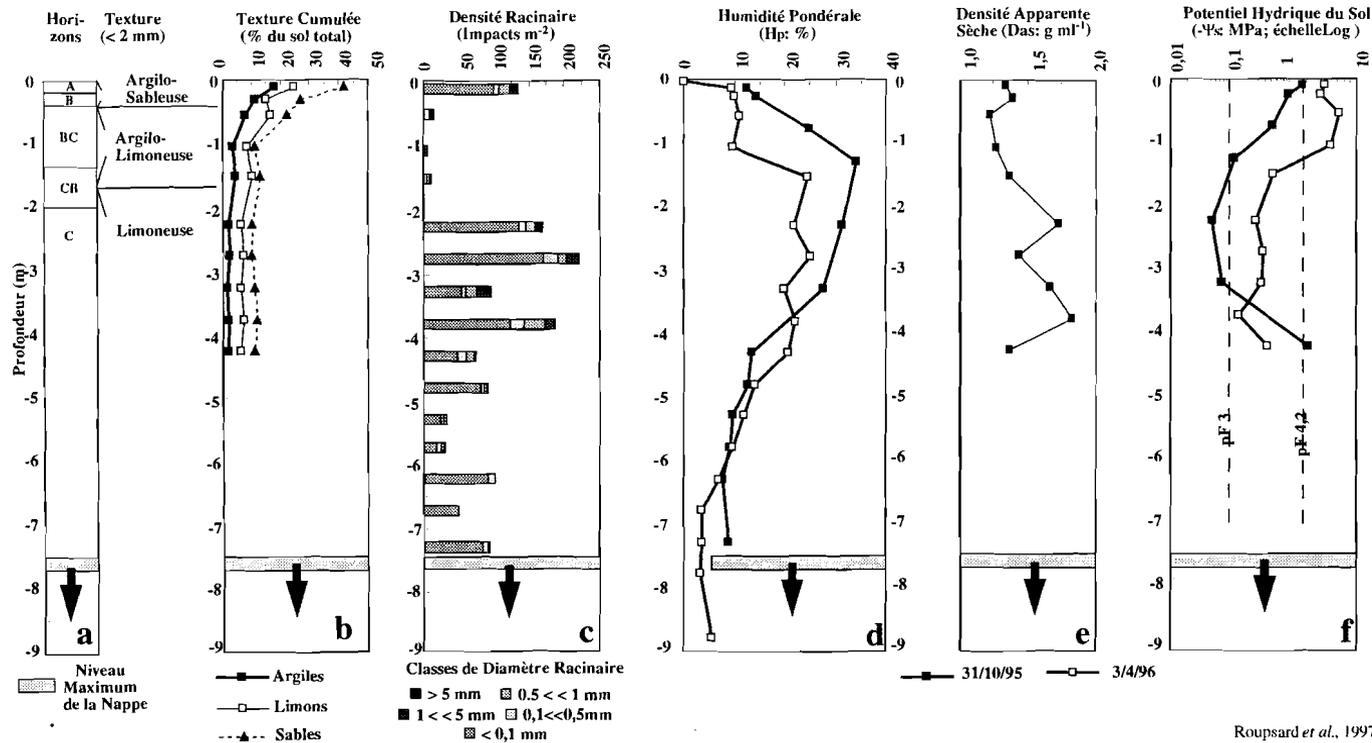


Figure 4

Caractéristiques du sol de la parcelle expérimentale. Mesures établies dans un puits creusé en octobre 1995 entre deux adultes suivis pour les flux de sève (distance aux troncs : 11 m ; longueur : 2 m ; largeur : 0,8 m ; profondeur : 9,5 m). Chaque valeur correspond à une mesure, et  $D_{as}$  à la moyenne de deux mesures. a) Horizons. b) Texture (argiles, limons et sables cumulés en pourcentage du sol total). c) Densité racinaire sur les parois latérales. d) Humidité pondérale ( $H_p$ ) au début et à la fin de la saison sèche. e) Densité apparente sèche. f) Potentiel hydrique du sol ( $\Psi_s$ ) au début et à la fin de la saison sèche.

La densité racinaire la plus importante a été enregistrée entre -2 et -4 m. La présence des racines et le drainage peuvent expliquer partiellement les pertes d'eau survenues dans cette couche qui constituait le réservoir principal. Les racines étaient quasiment absentes entre -0,4 et -1,7 m : dans cette zone, les pertes d'eau ne peuvent être expliquées que par l'évaporation. Les pertes totales estimées sur les 4,5 premiers mètres incluent l'absorption par les racines des arbres, l'évaporation, mais aussi probablement le drainage. En effet, les  $H_p$  d'octobre excédaient les valeurs obtenues à pF3 (fig. 4f), suggérant que le profil était sursaturé entre -1,25 et -3,25 m. Le drainage peut aussi expliquer le gain d'humidité observé entre -3,5 et -5,75 m en avril.

La comparaison du potentiel hydrique de base des feuilles ( $\psi_{wp}$ ) et du potentiel du sol ( $\psi_s$ ) peut apporter une information sur les horizons dans lesquels les arbres s'équilibrent durant la nuit. La figure 4f montre les profils de  $\psi_s$ . Au cours de la saison sèche, les  $\psi_{wp}$  des arbres près du puits ont varié de -0,28 à -0,46 MPa, ce qui permettait théoriquement un équilibrage avec le sol au moins entre -2 et -4,5 m (courbe du 3 avril 1996). Cependant, le potentiel hydrique du sol n'a pu être estimé au-delà, et il est vraisemblable que les arbres pouvaient aussi s'équilibrer avec des horizons plus profonds, au voisinage de la nappe par exemple.

L'ensemble de ces résultats permet d'envisager des prélèvements d'eau soit dans le réservoir principal, soit dans la nappe. Une approche isotopique peut permettre de trancher.

### *Isotopes de l'oxygène*

La composition isotopique ( $\delta^{18}O$ ) des pluies a montré une importante variabilité saisonnière. Les moyennes mensuelles pondérées étaient de -1,64 ‰ au début de la saison des pluies (avril) et de -5,79 ‰ en août (maximum de pluviométrie). La moyenne pondérée annuelle des pluies était de -4,28 ‰. Les nappes n'ont montré qu'une très faible variabilité stationnelle et saisonnière. La moyenne annuelle pondérée des pluies (-4,28 ‰) était comprise dans l'intervalle de confiance de la moyenne annuelle des nappes ( $-4,37 \pm 0,42$  ‰;  $n = 19$  mesures, réalisées dans deux puits du parc).

Les profils de  $\delta^{18}\text{O}$  du sol ont été établis en début et en fin de saison sèche (fig. 5a,b). Les profils étaient sinueux, et probablement explicables par la variabilité intra et inter-annuelle des pluies.

• Au début de la saison sèche (fig. 5a), le  $\delta^{18}\text{O}$  moyen était de  $-3,91 \pm 0,53 \text{ ‰}$  ( $n = 6$ ) dans la sève, non significativement différent de la moyenne annuelle des nappes. Le  $\delta^{18}\text{O}$  était plus négatif sur tout le profil, excepté vers  $-6$  à  $-7$  m, où les racines étaient plutôt rares, et l'humidité du sol réduite. Nous en déduisons que

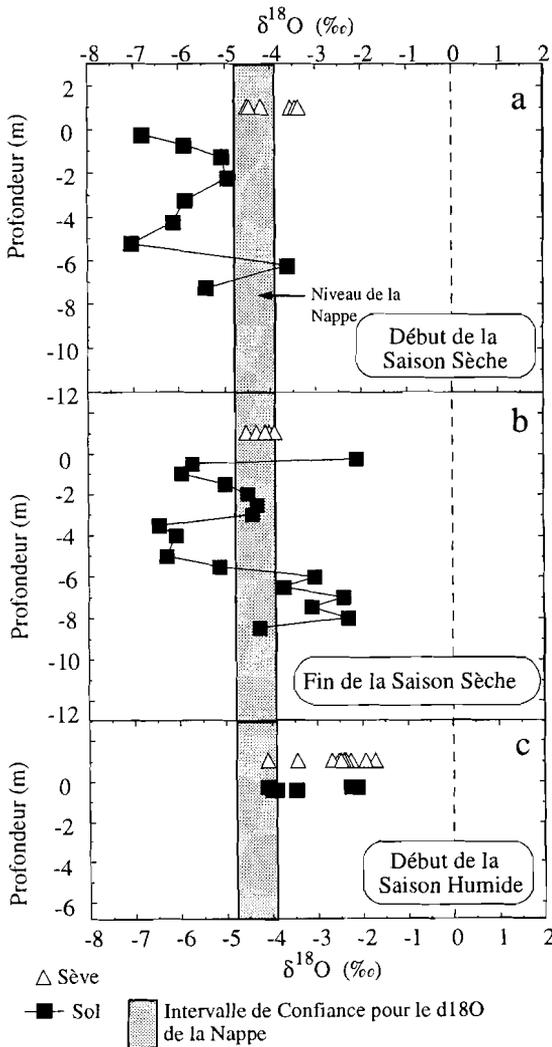


Figure 5  
Composition isotopique en oxygène ( $\delta^{18}\text{O}$ ), de la sève, du sol, et de la nappe à trois périodes de la phase feuillée de *Faidherbias* adultes. Chaque valeur correspond à une mesure. a) Début de la saison sèche. b) Fin de la saison sèche. c) Début de la saison humide. Parc agroforestier de Dossi, Burkina Faso, Afrique de l'Ouest sud-soudanienne. 1995-1996.

les arbres absorbaient probablement une grande partie de leur eau dans les remontées capillaires de la nappe, et non pas dans le réservoir principal identifié plus haut (-1,5 à -3,5 m), dont le  $\delta^{18}\text{O}$  était plus négatif.

- Le profil de  $\delta^{18}\text{O}$  à la fin de la saison sèche (fig. 5b) était comparable à celui d'octobre (fig. 5a), bien qu'enrichi en isotope lourd, surtout dans l'horizon superficiel (0 à -0,2 m). Cette tendance s'explique par l'évaporation. A la fin de la saison sèche (fig. 5b), le  $\delta^{18}\text{O}$  de la sève restait inchangé ( $-4,17 \pm 0,25 \text{ ‰}$ ), et les arbres absorbaient encore vraisemblablement majoritairement dans la nappe, et/ou dans le réservoir principal.

- Au début de la saison humide 1996 (fig. 5c), le  $\delta^{18}\text{O}$  de la sève était nettement plus élevé ( $-2,58 \pm 0,69 \text{ ‰}$ ,  $n = 10$ ). Les sols étaient humides en surface, en raison de pluies récentes. La gamme du  $\delta^{18}\text{O}$  de la sève était proche de celle des horizons superficiels. Les arbres utilisaient probablement les deux sources, nappe et surface. Le prélèvement en surface était rendu possible par un développement racinaire important dans cette zone, ce qui est cohérent avec la remontée des potentiels hydriques de base après les premières pluies.

## Discussion

### *Effets de la sécheresse sur le fonctionnement hydrique*

Trois phases distinctes ont été observées durant la saison sèche :

- d'octobre 1995 à mars 1996 (début et fin de la saison sèche), le taux de feuillaison des *faidherbias* adultes était maximum. Le rapport Flux de sève/Evapotranspiration potentielle (F/ETP) et la conductance hydraulique totale sol-feuille ( $g_L$ ) ont chuté de 50 % environ. A la fin de la saison sèche, le profil de sol montrait encore des valeurs de potentiel hydrique favorables, autour de -0,4 MPa, proches du potentiel hydrique foliaire de base ( $\psi_{wp} = -0,53 \text{ MPa}$ ).

L'ensemble de ces observations suggère l'installation d'un stress modéré chez *F. albida* au cours de la saison sèche. En réponse, des régulations ont pu être opérées : les stomates se seraient fermés, ce qui peut expliquer le maintien de potentiels hydriques foliaires à une valeur de consigne de -2,5 MPa environ et la réduction de F/ETP à surface foliaire constante. La fermeture des stomates, déduite du fonctionnement hydrique des adultes en cours de saison sèche, s'expliquerait, mais de façon indifférenciée, par la réduction du contenu en eau du sol et/ou par l'augmentation du déficit de saturation de l'air (VPD). Rouspard *et al.* (1996) ont montré qu'une valeur nulle de photosynthèse, conséquence d'une fermeture complète des stomates, était obtenue sur des jeunes *Faidherbias* en pot pour des  $\psi_{wp}$  voisins de -1 MPa, ce qui indiquait une forte sensibilité stomatique à un stress hydrique. Il serait opportun de qualifier *F. albida* d'espèce évitante de la sécheresse, en raison de sa sensibilité stomatique à la sécheresse et de son aptitude à la contourner par des prélèvements d'eau profonds.

- Durant la seconde période (avril-mai 1996), le taux de feuillaison a diminué, des  $\psi_{wp}$  moins négatifs ainsi que des VPD plus faibles sont apparus avec les premières pluies. La conductance hydraulique totale est restée inchangée, mais la conductance stomatique a probablement été restaurée, puisque F/ETP a ré-augmenté.
- Durant la dernière période (mai-juillet 1996), presque toutes les feuilles sont tombées et la transpiration est devenue négligeable.

### *Effets de la sécheresse sur la croissance et la chute des feuilles*

Chez *F. albida*, la croissance radiale était maximale au début de la saison sèche. Elle a montré deux phases, l'une d'expansion rapide d'octobre à mi-février, et la seconde de ralentissement, puis d'arrêt, de février à juin. Toutefois, nous n'avons pas trouvé trace de ces deux phases dans l'anatomie des cernes. Le ralentissement est intervenu avant le début de la chute des feuilles, et pourrait être une conséquence de la fermeture précoce des stomates. Le début de la croissance radiale est apparu longtemps après le début d'installation des nouvelles feuilles, quand le taux de feuillaison avait déjà atteint 70 %.

La chute des feuilles a commencé après les premières pluies, alors que le potentiel hydrique de base commençait à remonter, après avoir accusé une très légère diminution en cours de saison sèche : ceci suggère que la défoliation n'était pas la conséquence de la sécheresse. Pour illustrer ce point par une observation isolée, nous avons noté qu'un *F. albida*, placé dans un parc urbain sur une pelouse arrosée quotidiennement, perdait ses feuilles en début de saison pluvieuse, en même temps que les *faidherbias* témoins. Considérant la variabilité interannuelle des pluies et de la feuillaison, nous avons conclu, en accord avec Depommier (1996a), que la précocité, l'intensité et la durée des pluies étaient inversement corrélées au taux de feuillaison. Le rythme phénologique de *F. albida* apparaît relativement indépendant de la disponibilité en eau du sol, du moins dans une gamme de sécheresse édaphique modérée. Cependant, le contrôle de cette phénologie inversée reste très mal compris.

### *Contribution des eaux de nappe à la transpiration*

Le caractère le plus original de *F. albida* pourrait être l'efficacité de son système racinaire. Sa capacité à absorber l'eau de niveaux de sol très profonds a déjà fait l'objet de nombreuses observations (Vandenbeldt, 1992), mais nos résultats montrent un schéma de prélèvement à plusieurs compartiments, avec une contribution probablement majeure de la nappe.

(i) Nous avons retrouvé l'enracinement profond de *F. albida*, déjà rapporté par Dupuy et Dreyfus (1992). Le pivot est susceptible d'atteindre des niveaux de sol sous influence des remontées capillaires de la nappe, qui est probablement restée accessible de cette manière tout au long de la saison sèche. En outre, les profils d'enracinement étaient très complexes et colonisaient différents réservoirs intermédiaires.

(ii) La disponibilité en eau du sol a surtout diminué dans les couches superficielles du sol (0 à -1,5 m) en raison de l'évaporation, mais d'importants réservoirs hydriques ont été conservés sous 1,5 m ; ces niveaux (1,5-3,5 m) ont commencé la saison sèche au-dessus de la capacité au champ, ont ensuite drainé et leur potentiel hydrique ( $\psi_s$ ) n'est descendu qu'à environ -0,4 MPa à la fin de la saison sèche.

Les valeurs de  $\psi_s$  étaient comparables à celles du potentiel hydrique foliaire de base ( $\psi_{wp}$ ) autour de -0,5 MPa, ce qui suggère que durant toute la saison sèche, les arbres pouvaient éventuellement s'équilibrer durant la nuit avec ces niveaux de sol ou avec les remontées capillaires de la nappe. A ce stade, l'interprétation nécessite un traçage isotopique pour plus de précision.

(iii) La composition isotopique en oxygène  $\delta^{18}\text{O}$  du sol, de la nappe et de la sève s'avère une technique intéressante pour préciser l'origine de l'eau transpirée, à condition qu'existent des gradients suffisants dans le sol (Ehleringer et Dawson, 1992). Nous avons montré l'existence de gradients sur un profil plus profond et observé des valeurs de nappe différentes de celles du sol. Le profil que nous avons obtenu entre -1 et -2 m de profondeur durant la fin de la saison sèche peut être comparé à celui rapporté par Mathieu et Bariac (1996) à Barogo, Burkina Faso : ces deux gradients montrent un enrichissement en isotope lourd en surface, suite à l'évaporation, et des valeurs autour de -5 ‰ sous -0,5 m. L'allure sinueuse du profil sous ces niveaux peut s'expliquer par la variabilité saisonnière de la composition des pluies, ainsi que par l'évaporation. La moyenne pondérée des pluies annuelles était voisine de celle de la nappe, indiquant qu'une large proportion des pluies pouvait la réalimenter sans subir d'importante évaporation. La composition de la nappe a montré une faible variabilité saisonnière, ainsi que rapporté par Mathieu et Bariac (1996), ou Flanagan et Ehleringer (1991).

Au début de la saison sèche, la sève des arbres montrait la même composition que la nappe et les sols montraient, sauf en profondeur, des valeurs plus négatives : en conséquence, il est probable que les arbres pompaient majoritairement dans la nappe. A la fin de la saison sèche, la nappe est descendue. Le  $\delta^{18}\text{O}$  de la sève n'a pas varié, mais il n'est pas exclu que le réservoir principal du sol (2-4 m) ait contribué à l'alimentation en eau des arbres. Ceci mériterait d'être confirmé à l'aide d'un marquage isotopique de ce compartiment (Bishop et Dambrine, 1995), d'autant que ce réservoir peut avoir une importance cruciale pour l'installation des juvéniles. Après les premières pluies, le sol était humide en surface, les potentiels hydriques foliaires de base ( $\psi_{wp}$ ) sont remontés, et le  $\delta^{18}\text{O}$  de la sève indiquait des prélèvements en surface. Cette absorption d'eau s'est répercutée dans la transpiration (puisque F/ETP est remontée), dans la remontée de  $\psi_{wp}$ , mais pas dans la reprise de croissance

radiale. Il est vraisemblable que les arbres prélevaient à ce moment dans les mêmes horizons que les cultures qui levaient. Cependant, la compétition devait être modérée, du fait de la faible transpiration des arbres fortement défeuillés.

## Conclusion

La phénologie de *Faidherbia albida* était centrée sur la saison sèche. La disponibilité en eau du sol a diminué modérément durant la période de croissance. Néanmoins, la transpiration et la croissance ont diminué de façon significative, probablement suite à la fermeture des stomates, conséquence de la diminution de l'eau du sol et/ou de l'augmentation du déficit de pression de vapeur (VPD). La chute des feuilles est apparue comme un phénomène indépendant de la sécheresse.

La stratégie de *F. albida* face à la sécheresse dépendrait surtout de l'efficacité de son système racinaire, permettant des prélèvements d'eau profonds. Les arbres absorbaient majoritairement au voisinage de la nappe, bien que les sols aient aussi présenté des réservoirs intermédiaires à des potentiels hydriques favorables. Mais, le système racinaire des faidherbias était complexe et colonisait des compartiments à diverses profondeurs, qui présentaient des régimes hydriques très dissemblables. Il est vraisemblable que les arbres les exploitent à différentes périodes de l'année, ou de leur vie. Ainsi, bien que le comportement phréatophyte apparaisse prépondérant, la présence de ces réservoirs intermédiaires pourrait favoriser la survie des juvéniles au cours de la mise en place de leur système racinaire profond. Ceci mériterait d'être étudié dans le cadre des problèmes de régénération, de survie des juvéniles dans les sols sableux profonds, ou de phénologie adoptée par les juvéniles. Les études agroforestières, telles que celle des interactions arbres-cultures pourraient bénéficier de l'usage des techniques isotopiques.

Une estimation très grossière de la transpiration de la composante arbre des parcelles a été proposée : les arbres transpireraient moins de 5 % du volume annuel des pluies. Ceci confirme l'intérêt majeur

de cette espèce pour les applications agroforestières, en raison de la faible compétition arbre-cultures permise par la phénologie inverse, des faibles densités des arbres dans les parcelles, et de l'utilisation massive de réservoirs hydriques non-accessibles aux cultures.

### Remerciements

Les auteurs remercient vivement A. Dao, les familles Kobié et N'Kambi pour leur aimable assistance technique, ainsi que tous les habitants du village de Dossi pour leur accueil. Ils remercient également Mme Agnès Noir qui a réalisé les mesures isotopiques. Ils sont très reconnaissants à l'INERA-Productions Forestières (ex-IRBET-Ouagadougou, Burkina Faso) d'avoir accueilli O. Rouspard deux années durant. O. Rouspard était allocataire de recherches du CIRAD-Forêt.

## Bibliographie

- ALEXANDRE (D. Y.),  
 OUEDRAOGO (J. S.), 1992 -  
 « Variations in roots morphology of *Faidherbia albida* in relation to soil and agronomic effects. »  
*In Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics, Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991, Vandembeldt éd, ICRISAT-ICRAF : 107-110.
- BISHOP (K.), DAMBRINE (E.) 1995 -  
 Localization of tree water uptake in Scots Pine and Norway spruce with hydrological tracers. *Can. J. For. Res.*, 25: 286-297.
- DEPOMMIER (D.), 1996a -  
*Structure, dynamique et fonctionnement des parcs à Faidherbia albida (Del.) A Chev.*  
 Caractérisation et incidence des facteurs biophysiques et anthropiques sur l'aménagement et le devenir des parcs de Dossi et de Watinoma, Burkina Faso. Thèse de doctorat. Université Paris VI. 2 tomes.
- DEPOMMIER (D.),  
 DÉTIENNE (P.), 1996b -  
 « Croissance de *Faidherbia albida* dans les Parcs du Burkina Faso. Etude des cernes annuels dans la tige et le pivot racinaire. » *In Les Parcs à Faidherbia*, Cahiers scientifiques n° 12, CIRAD-Forêt : 23-53.
- DUPUY (N. C.), DREYFUS (B. L.), 1992 -  
*Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under the leguminous tree *Acacia albida*. *Applied and Env. Microbiol.*, 58 (8): 2415-2419.
- EHLERINGER (J. R.),  
 DAWSON (T. F.), 1992 -  
 Water uptake by plants: perspective from stable isotope composition. *Plant Cell Environ.*, 15: 1073-1082.
- EPSTEIN (S.), MAYEDA (T.), 1953 -  
 Variation in <sup>18</sup>O content of waters from natural sources. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 4: 213-224.
- FAGG (C. W.), BARNES (R. D.), 1990 -  
*African acacias: study and acquisition of the genetic resources*. Final Report

- on ODA Research Scheme R. 4348. Oxford Forestry Institute, Oxford : 99 p.
- FAO, UNESCO 1982. -  
Carte Mondiale des Sols. Légende révisée : 125 p.
- FLANAGAN (L. B.),  
EHLERINGER (J. R.) 1991 -  
Stable isotope composition of stem and leaf water: applications to the study of plant water use. *Funct. Ecol.* 5: 270-277.
- GRANIER (A.), 1987 -  
Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3: 309-320.
- GUINKO (S.), 1984 -  
*Végétation de Haute-Volta. Thèse pour le grade de docteur ès Sciences Naturelles.* Université de Bordeaux III/UER Aménagement et ressources naturelles. Département de l'homme et son environnement, 318 p.
- ICRAF 1989 -  
*Potentialités agroforestières de la zone semi-aride du Burkina Faso.* Rapport AFRENA/SALWA, n° 24, J. Pégorié, éd, 117 p.
- MATHIEU (R.), BARIAC (T.), 1996 -  
An isotopic study ( $^2\text{H}$  and  $^{18}\text{O}$ ) of water movements in clayey soils under a semiarid climate. *Water Resour. Res.*, 32: 779-789.
- PÉLISSIER (P.), 1980 -  
« L'arbre en Afrique tropicale. La fonction et le signe. » Cahiers ORSTOM, XVII (3-4) : 127-130.
- PENMAN (H. L.) 1948 -  
Natural evaporation from open water, bare soils and grass. *Proc. R. Soc., Ser. A* 193: 120-145.
- ROUPSARD (O.), JOLY (H. I.),  
DREYER (E.), 1996 -  
« Ecophysiologie de *Faidherbia albida*. I/Fonctionnement hydrique en parc agoforestier ; II/Variabilité intraspécifique de caractéristiques juvéniles. » *In Les Parcs à Faidherbia.* Cahiers Scientifiques n° 12. CIRAD-Forêt : 85-101.
- VANDENBELDT (R. J.), 1992 -  
“*Faidherbia albida* in the West African semi arid tropics”. Proceedings of a Workshop, Niamey, April 1991. Vandenbeldt éd., ICRISAT-ICRAF : 83-86.
- WICKENS (G. E.), 1969. A study of *Acacia albida* Del. (Mimosoideae). *Kew Bull.*, 23 (2): 181-202.