

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP DE DAKAR  
(U.C.A.D.)

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE VEGETALE



MEMOIRE DE D.E.A. \* DE BIOLOGIE VEGETALE

# **L'EAU DANS LE SYSTEME SOL-PLANTE-ATMOSPHERE : CONCEPTS, METHODES D'ETUDE, APPLICATION**

*A Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi)  
Brenan var. raddiana Brenan, (Mimosaceae R. Br.)*

présenté et soutenu publiquement le 24 février 1993

par

**Macoumba DIOUF**

Titulaire de l'A.E.A. \* de Biologie Végétale

COMMISSION D'EXAMEN :

Président	: M. Mouhamadou Lamine THIAM,	Professeur titulaire, F.S.T., U.C.A.D.
Membres	: M. Antoine NONGONIERMA,	Professeur titulaire, F.S.T., U.C.A.D.
	M. Amadou Tidiane BA,	Professeur titulaire, F.S.T., U.C.A.D.
	M. Georges NIZINSKI,	Docteur-Ingénieur, ORSTOM, Dakar
Directeurs de Mémoire	: M. Georges NIZINSKI	.
	M. Antoine NONGONIERMA	

## **AVANT-PROPOS**

Notre accueil et notre insertion dans l'équipe scientifique du laboratoire d'Ecologie Végétale de l'ORSTOM au Centre de Hann, ont esquissé nos pas dans le domaine de la recherche. Ceci nous a offert l'occasion, non seulement de vivre en pratique certaines de nos connaissances dont les bases théoriques nous ont été dispensées au cours de cycles antérieurs, mais aussi et surtout, avec l'acquisition de méthodes et de techniques d'étude nouvelles, constitue pour nous un début louable de spécialisation.

Ce mémoire a été élaboré grâce à l'aide et à la collaboration de nombreuses personnes physiques ou morales. Ainsi, nous avons le plaisir de remercier ici tous ceux, nommément cités ou non, à qui nous devons d'avoir vu aboutir nos propres efforts.

Néanmoins, il nous sera permis d'adresser l'hommage de notre profonde reconnaissance, après Dieu le Tout Puissant pour nous avoir créé et son Prophète Mouhamed (Paix et Salut sur Lui) le prince de la création, tout particulièrement :

- à notre maître et président de jury, le Professeur Mouhamadou Lamine THIAM de la Faculté des Sciences et Techniques de l'U.C.A.D. Vous avez énormément participé à notre formation et à notre orientation. En plus des conseils, l'immense honneur que vous nous faites en acceptant de présider ce jury, nous offre l'occasion de vous exprimer notre attachement, notre admiration et notre profonde gratitude ;

- à notre maître et juge, le Professeur Amadou Tidiane BA, chef du Département de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences et Techniques de l'U.C.A.D. Vous avez beaucoup participé à notre formation, avez favorisé notre inscription à l'A.E.A. de Biologie Végétale et avez facilité notre accueil à l'ORSTOM. Nous avons été très touché par la promptitude avec laquelle vous nous avez habitué à solutionner nos problèmes. Aujourd'hui encore, vous nous faites un très grand honneur en acceptant de participer à notre jury de mémoire, pour juger de ce modeste travail, soyez assuré de notre sincère reconnaissance ;

- à notre maître, juge et superviseur de ce travail, le Professeur Antoine NONGONIERMA. Nous avons été très touché par la simplicité et l'amabilité avec lesquelles, vous avez accepté notre requête pour parrainer cette maigre oeuvre. Votre modestie, votre disponibilité, votre rigueur, votre compétence reconnue et acceptée par tous, votre talent de pédagogue confirmé, de psychologue averti, font de vous l'enseignant très estimé par tous vos étudiants. La clarté, le sérieux et le dévouement avec lesquels

vous nous avez dispensé le cours d'écologie en année de maîtrise et à l'A.E.A. pouvaient-ils ne pas faire naître en nous toute une affection pour vous et pour cette discipline, et nous valoir le présent choix ?

Pour avoir accepté de superviser ce travail, avoir lu et corrigé régulièrement toutes les versions, vous avez énormément contribué à l'amélioration de ce mémoire. Les mots nous manquent pour vous exprimer ce que nous ressentons envers votre modeste personne, merci pour tout ;

- au Docteur Georges NIZINSKI. Vous avez accepté volontiers de diriger ce travail malgré toutes vos préoccupations de recherche. Nous vous avons régulièrement perturbé pendant que vous étiez en pleine concentration dans votre bureau ; et ceci, souvent pour des questions peu pertinentes. Notre sincère reconnaissance pour ce que vous nous avez appris et que vous nous apprendrez peut être encore pour le reste de votre séjour au Sénégal ;

- à notre maître, le Docteur Michel GROUZIS, Responsable du laboratoire d'Ecologie Végétale de l'ORSTOM. Vous avez accueilli avec le maximum de bienveillance, notre candidature à l'ORSTOM ; ce qui nous a valu le présent mémoire, qui est aussi le vôtre pour y avoir contribué tant sur le plan scientifique par l'expérience, que moral par les nombreux conseils, que matériel par les moyens énormes que vous avez bien voulu mettre à notre disposition. Très tôt, vous avez voulu nous faire gagner en expérience en favorisant notre participation à des rencontres de haut niveau telle que le Séminaire sous-régional (Afrique de l'Ouest) tenu à Mbour du 30 novembre au 10 décembre 1992 sur "Les Techniques d'étude de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère". Votre méthode, votre rigueur scientifique et votre sincérité vous érigent, pour votre étudiant que nous sommes, en exemple à suivre, sincères remerciements ;

- à Monsieur Philippe MATHIEU, Représentant de l'ORSTOM au Sénégal. Avec votre bienveillance, notre séjour à l'ORSTOM a été possible et du reste, a été des meilleurs, profonde gratitude ;

- à Monsieur Roger PONTANIER, Responsable de l'U.R.\* 3I Département M.A.A.\* à Montpellier, pour les moyens de travail énormes que vous nous avez permis d'acquérir ;

- à Monsieur Ahmet SEYDI, Doyen de la Faculté des Sciences et Techniques de l'U.C.A.D. Vous nous avez particulièrement aidé et votre modestie surtout ne nous a pas laissé indifférent, sincère reconnaissance ;

Nos remerciements vont aussi :

### III

- à Monsieur Christian FLORET, Chercheur à l'ORSTOM. Vous oeuvrez avec beaucoup de discrétion mais notre reconnaissance vous empêchera de passer inaperçu, merci pour tout ;

- à Monsieur Dominique MASSE, Chercheur à l'ORSTOM membre du laboratoire d'Ecologie Végétale. Votre soutien constant et indéfectible sur les plans scientifique avec pas mal de discussions fructueuses, et technique avec un apport louable dans l'amélioration de nos connaissances en informatique, fait que nous ne vous remercierons jamais assez. Nous n'avons pas de regrets pour votre arrivée au laboratoire et demeurons frappé par la facilité et la sympathie avec lesquelles, vous avez assuré votre intégration ;

- à Monsieur Malaïny DIATTA, Chercheur associé, compatriote et aîné et à sa famille. Vos conseils et votre soutien ont été ceux d'un frère, sincères remerciements ;

- à Monsieur Léonard-Elie AKPO, Assistant au Département de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences et Techniques. Nous vous manifestons toute notre reconnaissance pour les conseils et l'assistance dont nous avons bénéficié de votre part ;

- à tous les membres du laboratoire d'Ecologie Végétale de l'ORSTOM, Christophe FOURNIER, El Hadji FAYE, Mbaye YOUM, et Dominique MORAND ;

- à tous les enseignants qui ont contribué à notre formation, à quelque niveau que ce soit ;

- aux bibliothécaires de l'ISRA (M. CISSE), du C.R.DO. (Centre Régional de Documentation (ORSTOM)) (Mme LEBLANC, Mlle ANNE, M. F.SECK, M. MAURICE), de l'IFAN et de la bibliothèque centrale de l'U.C.A.D. ;

- à notre mère Fatou FAYE et à notre père Soucka dit Ibrahima DIOUF pour nous avoir engendré, protégé, et surtout pour le sacrifice qu'ils ont consenti pour nous permettre d'en arriver là aujourd'hui. Merci infiniment.

Il nous est impossible de citer ici tous ceux qui ont contribué à la réalisation de ce travail, mais que tous trouvent ici l'expression de notre sincère reconnaissance.

**Author :** Macoumba DIOUF

**Title :** Water in soil-plant-atmosphere continuum : concepts, methods, application to *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan study.

**Abstract :** After reminding of water relations in plants, some of the methods and techniques among the much used now, are presented with their interests and limits. The methods have been applied to *Acacia tortilis* study in natural and semi-controlled conditions.

*Acacia tortilis* is a current species in arid and semi-arid areas. However, its physiological adaptation to drought is still known a little. Then, a few measurements in senegalese Sahel (Ferlo, 287.4 mm mean annual pluviometry) prove that :

- this species offers, in field, daily high potentials in rainy season [ $Y_b = -0.4$  MPa and  $Y_{min} = -2.3$  MPa] and plainly lower in dry season [ $Y_b = -1.4$  MPa and  $Y_{min} = -3.1$  MPa] ;
- after a water stress, it reacts quite rapidly and recover high water potentials under the effects of water resupply or considerable decrease of water losses by transpiration. This species has been compared with *Balanites aegyptiaca* another woody species growing in the same area.
- as regards predawn potentials evolution, it would seem that there is a stratification of the rooting of these two species. That would favour the exploitation of different levels in soil. Moreover, it has been demonstrated that the soil portion from 10 cm to 250 cm, presents greatest availability in water.
- in semi-controlled conditions, this species transpire abundantly if the water supply is optimal (to the field capacity) and much less if a water deficit is imposed to it (1/3 of the field capacity). Then, stomatal control of transpiration appears more severe in dry spell ( $G_{wmax} = 0.40$  m/s) than in wet spell ( $G_{wmax} = 0.64$  m/s) ;
- stomatal conductance depends on the hydration aspects of leaves materialized by the sap pressure.

To better characterize the *Acacia tortilis* adaptative responses to drought, a wide spread ecophysiological study related to the diversity of the arid and semi-arid areas, is considered.

**Key Words :** Water potential, stomatal conductance, leaf transpiration, soil-plant-atmosphere continuum, *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan, Ferlo, Sahel, Sénégal.

**NB :** Voir résumé en français en page de couverture (verso du document).

<b>SOMMAIRE</b>
-----------------

AVANT-PROPOS	I
ABSTRACT	IV
SOMMAIRE	V
LISTE ALPHABETIQUE DES ABREVIATIONS UTILISEES	VIII
LISTE DES ESPECES CITEES	IX
INTRODUCTION	1
 Chapitre 1. CONCEPTS DE BASE.	 5
1.1. L'eau.	5
1.1.1. Introduction.	5
1.1.2. Quelques définitions	7
1.1.2.1. L'eau du sol.	7
1.1.2.1.1. L'eau libre.	8
1.1.2.1.2. L'eau de rétention.	8
1.1.2.1.2.1. L'humidité à la capacité au champ (Hc.c.).	9
1.1.2.1.2.2. L'humidité au point de flétrissement permanent (Hp.f.p.).	9
1.1.2.1.2.3. L'humidité hygroscopique (Hh).	10
1.1.2.1.2.4. L'humidité utile (H.U.) ou réserve utile (R.U.).	10
1.1.2.1.2.5. L'humidité facilement utilisable (H.F.U.) ou réserve facilement utilisable (R.F.U.).	11
1.1.2.2. L'eau biomassique.	12
1.1.2.2.1. L'eau de constitution.	12
1.1.2.2.2. L'eau circulante.	13
1.1.2.2.3. L'eau d'imbibition.	13
1.1.2.2.4. L'eau d'adsorption.	13
1.1.2.3. L'eau gazeuse.	13
1.1.3. L'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère.	14
1.1.3.1. Notion d'état hydrique.	14
1.1.3.1.1. Paramètres quantitatifs.	15
1.1.3.1.1.1. Teneur en eau (T.E.).	15
1.1.3.1.1.2. Teneur relative en eau (T.R.E.).	16
1.1.3.1.1.3. Potentiel hydrique.	17
1.1.3.1.1.3.1. Potentiel efficace.	22
1.1.3.1.1.3.2. Potentiel de base.	22
1.1.3.1.1.3.3. Le potentiel minimum.	23
1.1.3.1.1.3.4. Le potentiel de récupération.	23
1.1.3.1.2. Paramètres qualitatifs.	24
1.1.3.1.2.1. Conductance stomatique (Gw) ou résistance stomatique (Rst).	24
1.1.3.1.2.2. Variations de diamètre des organes.	28
1.1.3.1.2.3. La croissance et le rapport E.T.R./E.T.P.	28
1.1.3.1.2.4. Potentiel de base et conditions de l'offre-demande.	32
1.1.3.2. L'eau atmosphérique.	33
1.1.3.3. L'eau du sol.	39
1.1.3.3.1. Localisation de l'eau du sol.	39
1.1.3.3.2. Disponibilité de l'eau du sol.	41
1.1.3.3.3. Extraction de l'eau du sol.	43
1.1.3.3.4. Flux d'eau dans le sol.	43
1.1.3.4. L'eau dans la plante.	44
1.1.3.4.1. Localisation de l'eau de la plante.	44
1.1.3.4.2. Teneur en eau de la plante.	45
1.1.3.4.2.1. L'eau dans la cellule.	45

1.1.3.4.2.2. L'eau des fruits.	46
1.1.3.4.2.3. L'eau des feuilles	46
1.1.3.4.2.4. L'eau des tiges.	46
1.1.3.4.2.5. L'eau des racines.	46
1.1.3.4.3. Le potentiel de sève de la plante.	47
1.1.3.4.4. Disponibilité de l'eau de la plante.	48
1.1.4. Principes de la circulation de l'eau.	48
1.1.4.1. Lois de circulation en phase liquide.	48
1.1.4.1.1. Circulation dans le sol.	48
1.1.4.1.2. Circulation dans la plante.	49
1.1.4.1.3. Flux vapeur.	49
1.2. Circulation de l'eau dans le système sol- plante-atmosphère (S.S.P.A.).	50
1.2.1. Modèle de circulation de l'eau dans le S.S.P.A.	50
1.2.1.1. Circulation de l'eau dans le S.S.P.A. selon le flux conservatif.	51
1.2.1.2. Circulation de l'eau dans le S.S.P.A. selon le flux non conservatif.	53
1.2.2. Résistances à la circulation de l'eau dans le S.S.P.A.	54
1.2.2.1. A l'état liquide.	54
1.2.2.1.1. Résistance du sol à la circulation de l'eau.	55
1.2.2.1.2. Résistance de l'interface sol-racine à la circulation de l'eau.	55
1.2.2.1.3. Résistance de la racine à la circulation de l'eau.	56
1.2.2.1.4. Résistance du xylème.	57
1.2.2.1.5. Résistance des feuilles à la circulation de l'eau dans le S.S.P.A.	58
1.2.2.2. A l'état vapeur.	59
1.2.3. Transpiration et circulation de l'eau dans le S.S.P.A.	60
1.2.3.1. La transpiration moteur de la circulation.	60
1.2.3.2. Circulation dans le S.S.P.A.	63
1.2.3.2.1. Circulation du sol aux racines.	64
1.2.3.2.2. Circulation à travers la plante.	65
1.2.3.2.2.1. A travers la racine.	65
1.2.3.2.2.2. Le long du xylème.	67
1.2.3.2.2.3. Dans la feuille.	67
1.2.3.2.3. De la plante à l'atmosphère.	69
Chapitre 2 . MATERIEL ET TECHNIQUES DE MESURE.	72
2.1. La chambre à pression.	72
2.1.1. Principe de la chambre à pression.	73
2.1.2. Mesure du potentiel de sève.	73
2.1.3. Quelques dispositions importantes.	75
2.2. La sonde à neutrons.	76
2.2.1. Principe de la sonde à neutrons.	77
2.2.2. Mesure in situ de l'humidité volumique du sol.	78
2.2.3. Etalonnage de la sonde à neutrons.	78
2.3. Le psychromètre-microvoltmètre.	79
2.3.1. Principe du psychromètre-microvoltmètre.	79
2.3.2. Mesure du potentiel hydrique du sol.	80
2.3.3. Etalonnage du psychromètre-microvoltmètre.	81
2.4. Le poromètre.	81
2.4.1. Principe du poromètre.	82
2.4.2. Mesures au poromètre.	82
2.4.3. Quelques dispositions importantes.	84

Chapitre 3. APPLICATION A L'ETUDE DE L'Acacia tortilis.	86
3.1. Station d'étude.	86
3.1.1. Situation géographique de la station.	86
3.1.2. Présentation climatique de la station.	86
3.1.3. Aperçu géologique et pédologique de la station.	86
3.1.4. Végétation de la station	88
3.2. Matériel végétal et méthode d'étude.	88
3.2.1. Matériel végétal d'étude.	88
3.2.2. Méthode d'étude.	88
3.2.2.1. Humidité volumique du sol ( $H_{vol}$ ).	88
3.2.2.2. Potentiel hydrique du sol ( $\Psi_{sol}$ ).	89
3.2.2.3. Potentiel de sève ( $\Psi_s$ ).	89
3.2.2.4. Transpiration ( $Tr$ ) et conductance stomatique ( $G_w$ ).	91
3.3. Résultats et discussion.	91
3.3.1. Résultats d'étude.	91
3.3.1.1. Etalonnage de la sonde à Souilène.	91
3.3.1.2. L'humidité volumique et le potentiel hydrique du sol.	92
3.3.1.2.1. L'humidité volumique.	92
3.3.1.2.2. Le potentiel hydrique du sol.	94
3.3.1.2.3. Relation entre l'humidité volumique et le potentiel hydrique ou suction du sol.	97
3.3.1.3. Le potentiel de sève.	98
3.3.1.3.1. Représentativité des mesures à la chambre à pression.	98
3.3.1.3.2. Application au suivi de l'évolution journalière et saisonnière du potentiel de sève.	100
3.3.1.4. La transpiration et la conductance stomatique.	103
3.3.1.4.1. Cinétique journalière de la transpiration et de la conductance stomatique.	103
3.3.1.4.2. Relation entre la conductance stomatique et le potentiel de sève chez Acacia tortilis avec alimentation à la capacité au champ.	105
3.3.1.5. Etalonnage de la sonde à Dahra.	106
3.3.2. Discussion des résultats.	107
3.3.2.1. Etalonnage de la sonde à la station de Souilène.	107
3.3.2.2. L'humidité volumique et le potentiel hydrique du sol.	107
3.3.2.3. Le potentiel de sève.	108
3.3.2.4. La transpiration, la conductance stomatique et le potentiel de sève.	112
Conclusion	113
Perspectives.	116
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	117
RESUME (page de couverture au verso du document)	



Liste alphabétique des abréviations utilisées dans le texte.

- ABA : Abscissic Acid.
- A.C.P. : Analyse en Composantes Principales.
- A.E.A. : Attestation d'Etudes Approfondies.
- comité LAT : comité de Lutte contre l'Aridité en milieu Tropical.
- C.R.DO. : Centre Régional de Documentation.
- D.E.A. : Diplôme d'Etudes Approfondies.
- D.G.R.S.T. : Direction Générale de la Recherche Scientifique et Technique.
- F.A.O. : Food and Agriculture Organization of United Nations.
- I.E.M.V.T. : Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des pays Tropicaux.
- ISRA : Institut Sénégalais de Recherches Agricoles.
- M.A.A. : Milieux et Activités Agricoles.
- ORSTOM : Institut Français de Recherche Scientifique et Technique en Coopération.
- P.B.I. : Programme Biologique International.
- p.m.a. : pluviométrie moyenne annuelle.
- PMS : Plant Moisture Stress.
- S.T.D. : Sciences et Technologies du vivant pour les pays en Développement.
- T.U.C. : Temps Universel Coordonné.
- U.C.A.D. : Université Cheikh Anta Diop.
- U.R. : Unité de Recherche.

Liste des noms des espèces citées dans le texte.

- *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan.

Synonymes :

- \* *Acacia raddiana* Savi,
- \* *Acacia fasciculata* Guill. & Perr.,
- \* *Acacia tortilis* forma *raddiana* (Savi) Roberty,
- \* *Acacia tortilis* var. *lenticellosa* Chiov.

- *Balanites aegyptiaca* (L.) Del.

- *Eucalyptus camaldulensis* Dehn.

## INTRODUCTION

Les écosystèmes sahéliens subissent depuis plusieurs décennies, une forte dégradation en raison de la péjoration des conditions climatiques et pédologiques, mais aussi de l'anthropisation croissante [ALBERGEL *et al.*, 1985].

Cette situation est préjudiciable aux conditions de vie des populations et à l'économie des pays sahéliens, quand on sait que la végétation spontanée, constitue la base de l'alimentation des troupeaux [GROUZIS *et al.*, 1991].

Les pâturages sahéliens ont été étudiés depuis de nombreuses années [AUBREVILLE, 1949] ; leurs sols et végétations ayant fait l'objet de nombreuses cartes par l'ORSTOM \* et l'Institut d'Elevage et de Médecine Vétérinaire des Pays Tropicaux (I.E.M.V.T.)\*(1) .

Le Sénégal, à l'instar des autres pays du monde en général, et du Sahel en particulier, a adopté de nouvelles stratégies de développement, d'aménagement de l'espace, de gestion des ressources naturelles et de protection de l'environnement.

Cette attitude est d'ailleurs d'autant plus justifiée, qu'elle a été réitérée à la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement, tenue à RIO-DE-JANEIRO au Brésil en Juin de l'année 1992.

C'est en 1969 que fût entreprise dans le Nord-Sénégal, l'étude des écosystèmes représentatifs de la zone sahélienne subdésertique, sous l'égide des programmes tels que le P.B.I.\* (Programme Biologique International) [BILLE, 1977 ; BOURLIERE, 1978 ; POUPON, 1980], le comité LAT \* (comité de Lutte contre l'Aridité en milieu Tropical), et la D.G.R.S.T. \* (Direction Générale de la Recherche Scientifique et Technique) [BARRY *et al.*, 1983 pour le Mali ; TOUTAIN *et al.*, 1983 ; CHEVALIER *et al.*, 1985 ; CLAUDE *et al.*, 1991 pour le Burkina Faso ; BARRAL *et al.*, 1983 pour le Sénégal]. Par la suite, l'anomalie climatique de 1972, mais aussi et surtout la succession d'années sèches qui ont entraîné une baisse sensible de la pluviométrie de 1972 à 1984 et plus globalement jusqu'à nos jours, attirèrent l'attention de l'opinion sur cette longue bande de territoire sahélien.

Les modifications profondes qu'elle a connues, incitèrent à la poursuite des investigations jusqu'à ce que les conséquences de la période sèche puissent être définies sur :

- la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes ;
- l'évolution démographique du peuplement ligneux et ses réactions avec les variations inter-annuelles du climat [POUPON, 1980].

Pour cela, de nombreuses études ont été menées dans la zone : inventaire floristique, typologie et cartographie des parcours [VALENZA *et*

---

(1) Les sigles suivis d'un astérisque sont définis dans une liste avant-texte.

DIALLO, 1972] réalisés notamment par l'I.E.M.V.T., productivité primaire au Sahel [PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982] ; projet de l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA)\* / F.A.O.\* [VAN PRAET, 1983].

De plus, ces recherches ont mis en évidence les variations de la structure spécifique du couvert végétal, en relation avec les conditions édapho-climatiques [BILLE, 1977 ; CORNET, 1981 ; GROUZIS, 1988], certains mécanismes de la mise en place du peuplement herbacé [GROUZIS et al., 1991], les fluctuations spatio-temporelles des cycles de production [BILLE, 1977 ; BARRAL et al., 1983], le déterminisme hydrique [CORNET, 1981] et trophique [PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982] de la production.

Des modèles de production des pâturages [RAMBAL et CORNET, 1982 ; PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982] ont été proposés.

La phénologie des ligneux a été reliée aux variations des conditions écologiques [POUPON, 1980 ; GROUZIS et SICOT, 1980] et la productivité d'un certain nombre d'espèces ligneuses a été évaluée [POUPON, 1980 ; TOUTAIN et al., 1983].

Plus récemment, on peut noter les recherches sur la fixation symbiotique de l'azote par les *Leguminoae* tropicales, qui ont été abordées [DOMMERGUES et DREYFUS, 1985 in AKPO, 1992], et qui se développer encore.

Toutefois, il faut préciser que les réactions des plantes à la sécheresse, s'expriment aussi bien sur les plans morphologique et anatomique, que physiologique. De ce dernier point de vue, c'est le lieu de souligner le peu de connaissances sur les propriétés écophysiologiques des espèces autochtones et sur les processus de partage et d'utilisation des ressources.

D'autre part, les travaux de SALL, 1988, et les échecs des différents autres essais d'introduction de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. en zone sèche, font de la recherche d'espèces locales susceptibles d'avoir une production significative et résistantes à l'aridité, une évidente priorité. Et pourtant, la connaissance des relations hydriques des plantes, est d'un grand intérêt si l'on s'en remet à l'importance biosphérique et physiologique de l'eau qui, entre autres, contrôle non seulement la répartition de la végétation sur la surface terrestre, mais aussi les rendements des cultures surtout en milieu aride ; et ceci plus que tout autre facteur pris isolément [KRAMER, 1983].

Par ailleurs, même si des recherches sur le comportement hydrique interne des plantes ont été faites sur quelques plantes *herbaceae* essentiellement graminéennes [BOYER, 1975 ; BOYER, 1976 ; GROUZIS, 1976 ; BOYER et GROUZIS, 1977 ; BOYER, 1986] et *papilionaceae* [ANNEROSE, 1988], puis sur quelques plantes pérennes [EYOG MATIG et DREYER, 1991, pour le Nord-Cameroun ; SALL, 1988 ; SALL et al., 1991 pour le Sénégal ; LATIRI-SOUKI et al., 1992, pour la Tunisie], peu de travaux ont été consacrés aux

problèmes hydriques de l'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan (2).

Par conséquent, on dispose de peu d'informations [ULLMANN, 1985 et 1989 ; COLONNA et al., 1990 ; NIZINSKI et GROUZIS, 1991 ; BENALI, 1991 ; FOURNIER, 1993 (en préparation)] sur les besoins en eau et sur le fonctionnement de cette espèce. C'est ainsi, qu'il a été créé sous l'égide de l'ORSTOM, un programme intitulé : "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" [ANONYME, 1991].

Ce programme a comme sites d'expérimentation, la Tunisie pour le Nord-Sahara, le Sénégal pour le Sud-Sahara, et s'est fixé les objectifs suivants :

- utilisation des légumineuses pérennes pour la réhabilitation des terres dégradées ;
- caractérisation des micro-organismes en acquérant une bonne connaissance du fonctionnement de la symbiose en milieu naturel et en déterminant les mécanismes d'adaptation à l'aridité des plantes-hôtes et des associations symbiotiques.

La réalisation des travaux dans des situations écologiques semblables (aridité), mais avec des spécificités (tropical aride d'une part et méditerranéen d'autre part), permettra d'interpréter les résultats sous l'angle de l'écologie comparative.

Il s'agira ainsi de mieux comparer les réponses pour mieux comprendre, et mieux comprendre pour mieux agir.

C'est dans ce cadre que nous nous proposons d'étudier quelques caractéristiques adaptatives de l'espèce au niveau de la plante entière, sous l'aspect donc de l'équilibre hydrique. D'ailleurs, cette étude s'intègre bien dans ce programme ; *Acacia tortilis* ayant été considérée jusqu'ici, comme l'une des espèces qui conviennent le mieux pour un développement systématique de la régénération naturelle [VON MAYDELL, 1983]. Tout le long de ce travail, il s'est agi principalement :

- d'estimer le potentiel hydrique du sol ;
- de jauger l'humidité volumique du sol ;
- de mesurer le potentiel de sève (pour des journées complètes d'observation), la conductance stomatique et la transpiration (en conditions semi-contrôlées) ;
- d'établir des corrélations entre ces différentes variables.

Ce mémoire comprend trois parties : dans une première partie, nous serons d'abord amené à rappeler les données bibliographiques indispensables à la bonne compréhension de ce travail ; ensuite, dans une deuxième partie, nous traiterons du matériel et de la méthodologie utilisés dans cette étude et enfin, dans une troisième et dernière partie, les résultats qui

---

(2) Cette espèce sera appelée *Acacia tortilis* dans la suite du texte

découleront de l'expérimentation seront présentés, analysés, et discutés pour déboucher sur une conclusion générale et des perspectives.

## Chapitre 1. CONCEPTS DE BASE .

### 1.1 L'eau.

#### 1.1.1 Introduction.

La matière vivante est constituée d'un très grand nombre de molécules (macromolécules et micromolécules), appartenant à des familles chimiques et biochimiques les plus diverses. Ces molécules sont des éléments dont la structure est plus ou moins complexe.

D'autre part, elles sont toutes formées à partir de corps simples, qui se trouvent dans la matière minérale. Les corps simples qui entrent dans la constitution de la matière vivante, sont au nombre de vingt huit [PARES, 1987, cours inédit]. Ces corps sont dans des proportions différentes qui permettent de distinguer les macroéléments (99.9%) et les microéléments (0.1%).

Les macroéléments constituent deux sous-groupes :

- le Carbone (C), l'Hydrogène (H), l'Oxygène (O) et l'Azote (N) qui représentent 95% ;
- le Soufre (S), le Phosphore (P), le Chlore (Cl), le Calcium (Ca), le Magnésium (Mg), le Potassium (K) et le Sodium (Na) qui représentent 4.9%.

Les microéléments constituent 0.1% de ces corps et comprennent : le Fluor (F), le Brome (Br), l'Iode (I), l'Arsenic (As), le Bore (Bo), le Silicium (Si), le Molybdène (Mo), le Fer (Fe), le Cuivre (Cu), le Plomb (Pb), le Zinc (Zn), le Nickel (Ni), le Cobalt (Co), le Manganèse (Mn), l'Etain (Sn), l'Aluminium (Al) et le Titane (Ti).

On distingue ainsi, les macroéléments ou éléments majeurs et les microéléments ou éléments mineurs. Cette distinction tient comme nous venons de le dire (ci-dessus) aux proportions car, la signification fonctionnelle est autre.

Ce sont ces éléments simples, qui s'associent différemment, et donnent les corps composés.

L'eau apparaît ainsi comme un corps composé, constitué de macroéléments que sont : (H) et (O), sous le rapport de 2 H pour 1 O.

Elle se présente sous forme d'un monomère qui, pour la plupart du temps, se polymérise (union de plusieurs molécules) et donne l'eau liquide. Ces molécules sont associées dans une structure très ordonnée, à l'aide de liaisons appelées forces de VAN DER WAALS, qui font la cohésion de l'eau [GARNIER, 1985].

D'ailleurs, notons que la liquéfaction des gaz dépend de ces forces et aussi, qu'il est communément admis que le point d'ébullition des liquides dépend de l'énergie nécessaire pour rompre ces liaisons.

Certes, de nos jours, l'importance de l'eau n'est plus à démontrer quand on sait, que la vie elle-même a pris naissance dans l'eau au Précambrien (environ 4,5 milliards d'années) avec des formes primitives telles que les algues, et que ce n'est qu'au Dévonien de l'ère primaire (environ 395 millions d'années), qu'on assiste à l'apparition des plantes avec tige, puis avec tige et feuilles et enfin avec tige, feuilles et racines, donc à l'avènement des premières forêts [JOHN et DOROTHY PAULL, 1992].

L'existence des êtres vivants, est liée à la présence de l'eau aussi bien dans leur organisme, dans leur constitution, que dans leur environnement. KRAMER et KOZLOWSKI, 1960, précisent que, plus de 50% du poids frais des arbres, est constitué par l'eau. Cette teneur en eau varie selon l'espèce, l'âge, le biotope, la saison et même l'heure [KRAMER et KOZLOWSKI, 1960].

D'ailleurs, pour résumer l'importance de l'eau, faisons appel à ses fonctions les plus importantes qu'on peut regrouper sous quatre rubriques essentielles : constituant, solvant, réactif et maintien de la turgescence [KRAMER, 1983].

#### **(i) Constituant.**

L'eau représente 80 à 90% du poids frais de la partie herbacée des plantes et plus de 50% du poids frais des plantes ligneuses.

#### **(ii) Solvant.**

C'est un solvant des gaz , de certains éléments minéraux et autres solutés et à travers lequel, tous les éléments pénètrent dans les cellules des plantes et passent de cellule en cellule mais aussi d'organe en organe.

#### **(iii) Réactif.**

De nombreux et importants processus tels que la photosynthèse et les réactions d'hydrolyse ont pour substrat l'eau.

#### **(iiii) Maintien de la turgescence.**

Ce maintien est essentiel pour la croissance et l'élargissement des cellules et pour maintenir la forme des feuilles des plantes.

D'un autre point de vue, la disponibilité en eau explique non seulement la répartition des communautés végétales dans différentes régions du monde, mais aussi, la productivité primaire nette [CORNET, 1981 ; DAVIS et al., 1992]. D'ailleurs, les êtres vivants ont gardé en souvenir cette



eau qu'on trouve dans différentes proportions selon les espèces et même les organes des espèces.

Vue sous l'angle des productions végétale et animale, l'eau apparaît souvent comme un facteur limitant important [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990]. Que nous voyagions en avion et en tirions une grande fierté, ne nous empêche pas de dépendre du fromage que nous sert l'hôtesse, de la vache au pâturage et de l'eau dont l'herbe est essentiellement constituée.

L'eau se présente sous trois formes physiques distinctes : liquide, solide, et gazeuse.

Dans la nature , elle passe constamment d'une forme à l'autre et dans chacune, elle présente des propriétés différentes. Dans le cadre de ce travail où eau, sol et plantes constituent les sujets principaux, ce sont plutôt les formes liquide (pour l'absorption) et gazeuse (pour la transpiration) qui vont surtout retenir notre attention. De surcroît, l'eau liquide qui provient des précipitations est celle qu'on connaît le mieux parce que plus facile à mesurer alors que la vapeur d'eau l'est beaucoup moins.

### 1.1.2. Quelques définitions.

L'eau liquide se présente dans le sol sous forme d'eau de saturation, d'eau de gravité ou eau libre, d'eau de rétention, d'eau utile et d'eau liée. De même, dans la biomasse végétale, on distingue l'eau de constitution, l'eau circulante, l'eau d'imbibition et l'eau d'adsorption.

L'eau gazeuse quant à elle, est sous forme vapeur.

#### 1.1.2.1. L'eau du sol.

L'aération peut être définie comme le volume de gaz contenu dans l'unité de volume d'un sol en place. Elle correspond à la part de la porosité non occupée par l'eau.

La porosité totale du sol se définit comme le pourcentage de vides par rapport au volume apparent du sol qui est la somme du volume de solide et du volume des vides [CALLOT et al., 1982] d'où l'expression :

$$P_{t.p.100} = V_v / V_a \times 100 \quad (1),$$

avec,  $P_{t.p.100}$  = porosité totale pour 100 ;  $V_v$  = volume des vides ;  $V_a$  = volume apparent.

L'aération et la porosité constituent ainsi les deux propriétés essentielles, qui caractérisent la disponibilité de l'eau du sol.

### 1.1.2.1.1. L'eau libre.

On l'appelle également eau de gravité, eau de drainage interne ou eau de macroporosit . Elle caract rise l'eau situ e dans les gros pores du sol (de diam tre  $\phi \geq 50 \mu\text{m}$  in DUCHAUF UR, 1991) dans lesquels, elle circule [CALLOT *et al.*, 1982] sous l'effet de la force basip te de la pesanteur vers la profondeur du sol d'o  elle gagne le sous-sol. C'est le ph nom ne auquel on assiste   la suite d'une pluie abondante ou d'une irrigation convenable et saturante du sol.

### 1.1.2.1.2. L'eau de r tention.

Il convient de rappeler que, seule l'eau faiblement retenue est utilisable par la plante ; les forces de succion de ses racines  tant en moyenne d'environ 15 atm. Pour  valuer cette eau, il nous semble plus judicieux, de la situer entre une limite sup rieure correspondant   l'eau qui commence    tre retenue sous l'effet de la tension superficielle, et une limite inf rieure qui repr sente la fraction de cette eau qui n'est plus extractible par les racines.

Ceci nous am ne   d finir respectivement les notions :

- d'humidit    la capacit  au champ ( $H_{c.c.}$ ),
- d'humidit  au point de fl trissement permanent ( $H_{p.f.p.}$ ),
- d'humidit  hygroscopique ( $H_h$ ),
- d'humidit  utile ( $H.U.$ ) ou r serve utile ( $R.U.$ ),
- d'humidit  facilement utilisable ( $H.F.U.$ ) ou r serve facilement utilisable ( $R.F.U.$ ).

Pour les diff rentes limites, voir figures 1 et 2 extraits de CALLOT *et al.*, 1982.

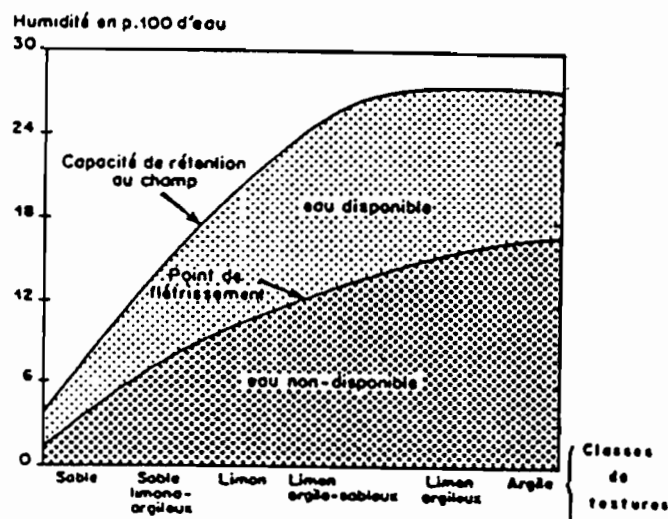
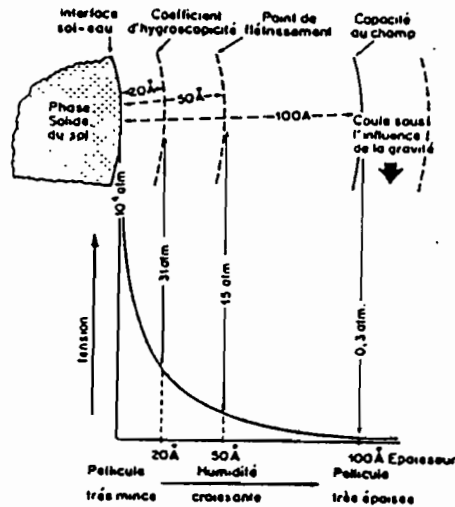


Figure 1 : R serve utile du sol en fonction de la texture.  
(in CALLOT *et al.*, 1982).



**Figure 2 :** Rapport entre l'épaisseur des pellicules d'eau et la tension de rétention de l'eau (*in* GARNIER, 1985).

#### 1.1.2.1.2.1. L'humidité à la capacité au champ ( $H_{c.c.}$ ).

Par analogie à la vapeur d'eau atmosphérique, l'eau du sol présente une limite maximale qui est fonction de sa structure et de sa texture.

La texture ou granulométrie correspond à la répartition en pourcentages pondéraux des minéraux par catégorie de grosseur (diamètre), indépendamment de leur nature et de leur composition [DUCHAUFOR, 1984]. Selon le même auteur, la structure détermine plutôt le mode d'assemblage des particules en agrégats et unités structurales.

La capacité de rétention ou capacité au champ correspond à l'humidité du sol après cessation du drainage par gravité [BRIGGS et MAC LANE, 1907 *in* CALLOT et al., 1982] 48h après saturation du sol [BERGER, 1975] et avant toute perte d'eau par évaporation ou par absorption racinaire. La succion qui lui est appliquée, est fonction de sa composition granulométrique (texture) et on retient avec CALLOT et al., 1986 :

- \* 0.1 atm pour les sables,
- \* 0.3 atm pour les limons,
- \* 1.0 atm pour les argiles.

Cette fraction d'eau du sol, est également appelée humidité utile maximum [AHO et al., 1980].

#### 1.1.2.1.2.2. L'humidité au point de flétrissement permanent ( $H_{p.f.p.}$ ).

Elle est définie [BRIGGS et SCHANTZ, 1912 *in* CALLOT et al., 1982] par l'humidité qui n'est plus extractible par la plante. Elle est d'ailleurs déterminée pour une valeur de la succion moyenne égale à 15 atm.

Elle est aussi caractérisée par le degré d'humidité du sol en-dessous duquel, la plante se flétrit et meurt irrémédiablement, même si par la

suite on lui apporte de l'eau. Cette humidité constitue en d'autres termes, une limite biologique inférieure.

C'est une eau liée et DUPRIEZ et DE LEENER, 1990, parlent d'eau captive, d'eau pelliculaire.

AHO et al., 1980, parlent également d'humidité minimum inexploitable.

Elle est due aux forces de capillarité du sol et à la tension superficielle exercée par les molécules organiques et/ou minérales. Elle est généralement déterminée par  $pF = 4.2$  (*potential of free energy* par analogie au potentiel hydrogène  $pH$ ).

L' $H_{p.f.p.}$  dépend étroitement de la texture du sol. Elle s'élève d'ailleurs des sols sableux aux sols tourbeux, en passant par les sols limoneux, les sols à argiles peu gonflantes (comme les sols à kaolinite) et ceux à argiles gonflantes (sols à vermiculite et montmorillonite).

Elle représente environ [NONGONIERMA, 1992 cours D.E.A. inédit] :

- \* 10% de l'eau de rétention des sols sableux ;
- \* 20% de l'eau de rétention des sols limoneux ;
- \* 40% de l'eau de rétention des sols à argiles peu gonflantes ;
- \* 60% de l'eau de rétention des sols à argiles gonflantes ;
- \* 80 à 90% de l'eau de rétention des sols tourbeux à nappe

phréatique profonde.

Ce point de flétrissement peut aussi être temporaire et correspond à  $pF = 3.7$ . Il caractérise un état de flétrissement de la plante qui est réversible par suite d'un apport convenable d'eau.

#### 1.1.2.1.2.3. L'humidité hygroscopique (Hh).

Elle constitue l'eau qui forme une mince pellicule d'eau sur les particules minérales et organiques du sol et n'est pas absorbable par les plantes. Elle est en équilibre avec l'humidité atmosphérique et varie donc avec le degré d'hygrométrie de l'atmosphère [CALLOT et al., 1982]. C'est ainsi que, pour un degré hygrométrique de 98%, la succion doit être égale à 31 atm pour que la plante puisse s'alimenter en eau.

#### 1.1.2.1.2.4. L'humidité utile (H.U.) ou réserve utile (R.U.).

Notons d'abord que, c'est surtout la quantité d'eau que les végétaux peuvent absorber à l'aide de leurs racines ou de leurs organismes uni ou paucicellulaires, qui est importante pour eux.

Ainsi, l'humidité utile est la quantité d'eau que le sol peut céder aux plantes, après avoir été saturé à la capacité au champ et suite à l'effet de rétention des forces capillaires agissant en sens contraire à la force de pesanteur.

Elle dépend aussi bien des caractéristiques du sol, et en particulier de sa structure, que de la force de succion racinaire des plantes qui,

elle-même, varie d'une espèce à l'autre [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990]. Aussi, elle est accessible entre  $H_{c.c.}$  et  $H_{p.f.p.}$  [VEIHMEYER et HENDRICKSON, 1933 *in* CALLOT et al., 1982].

Néanmoins, on constate aussi qu'elle devient plus importante, lorsque la texture devient plus fine jusqu'aux limons sableux puis, reste constante. Toutefois, elle peut être sujette à une chute dans les domaines très argileux [CALLOT et al., 1982].

Considérons un horizon donné de sol d'épaisseur ( $Z$ ), de densité apparente ( $d.a.$ ), avec  $H_{c.c.}$  et  $H_{p.f.p.}$  représentant respectivement les humidités pondérales (grammes d'eau pour 100g de sol) à la capacité au champ et au point de flétrissement permanent. On peut exprimer  $H.U.$  comme suit [AHO et al., 1980] :

$$H.U. = Z \times (H_{c.c.} - H_{p.f.p.}) / 100 \times d.a. \quad (2).$$

$H.U.$  et ( $Z$ ) sont exprimées dans la même unité de longueur.

N'empêche,  $H_{c.c.}$  étant une donnée empirique et  $H_{p.f.p.}$  une donnée entachée d'une imprécision quoique moindre par rapport à celle de  $H_{c.c.}$ , l'utilité de  $H.U.$  peut être remise en cause ou tout au moins son mode de calcul [AHO et al., 1980]. Cependant, l'humidité étant le plus couramment exprimée en millimètres, SALL en 1988 propose plutôt les expressions ci-après :

$$\mathcal{Q} = H \times d.a. \times Z \quad (3),$$

pour la hauteur d'eau du sol et,

$$R.U. = \sum_0^p Z_i \times d.a._i \times (H_{c.r.} - H_f) \quad (4),$$

pour  $R.U.$  à différents horizons ;

avec,  $\mathcal{Q}$  = hauteur d'eau en mm ;  $d.a.$  = densité apparente du sol ;  $Z$  = épaisseur de l'horizon ;  $H_{c.r.}$  = humidité à la capacité de rétention ;  $H_f$  = humidité au point de flétrissement permanent correspondant à  $pF = 4,2$ .

Quoique  $H_{c.c.}$  et  $H_{p.f.p.}$  accusent une certaine imprécision, il nous semble plus judicieux d'exprimer  $R.U.$  sous la forme suivante :

$$R.U. = H.U. = (H_{c.c.} - H_{p.f.p.}) \times d.a. \times Z \quad (5).$$

$H.U.$  apparaît ainsi comme une valeur purement statique et qu'on ne peut mesurer avec grande précision.

#### 1.1.2.1.2.5. L'humidité facilement utilisable ( $H.F.U.$ ) ou réserve facilement utilisable ( $R.F.U.$ ).

$H.F.U.$  est la quantité d'eau du sol disponible, que les plantes peuvent utiliser et qui leur assure une alimentation hydrique optimale telle que, le flux transpiratoire ne diminue guère.

Alors que  $H.U.$  symbolise une valeur statique, la  $R.F.U.$  quant à elle, apparaît comme une valeur dynamique qui dépend d'un certain nombre de

facteurs. C'est ainsi que HALLAIRE, 1960, *in* AHO et al., 1980, a montré que la R.F.U. dépend en particulier de l'intensité de la demande climatique en eau (évapotranspiration potentielle E.T.P.).

D'autres auteurs pensent, qu'elle est fonction de la fourniture en eau à la plante voire de la "mobilité" de l'eau dans le sol [MORIZET et MILLET, 1971] ou alors, dans une large mesure, de la profondeur explorée par le système racinaire [AHO et al., 1980].

En somme, d'après ces auteurs, R.F.U. dépend des éléments du sol, de la plante et du climat et peut s'exprimer comme suit [NONGONIERMA, 1992, cours D.E.A. inédit] :

$$R.F.U. = P - (c + s + v + t + f + e) \quad (6),$$

où, P = apport d'eau sous forme de pluie liquide et/ou solide ; c = eau de pluie écoulee à la surface du sol ; s = eau de gravité ; v = eau évaporée par la température et le vent ; t = eau évapotranspirée par les êtres vivants ; f = eau du sol au point de flétrissement permanent ; e = eau d'exhaure prélevée du sol par l'homme et les animaux. Un autre auteur [SALL, 1988], l'exprime sous la forme :

$$R.F.U. = \sum_0^P Z_i \times d.a_i. \times (Hc.r. - Hr.c.) \quad (7),$$

pour différents horizons successifs ;

avec,  $Z_i$  = épaisseur du sol pour cet horizon ;  $d.a_i.$  = densité apparente du sol ;  $Hr.c.$  = humidité de rupture de lien capillaire, c'est à dire humidité au point de flétrissement temporaire fixée à  $pF = 3,7$ .

Ainsi, d'après GARNIER, 1985, elle symbolise l'intervalle de valeurs d'humidités où la disponibilité est constante.

#### 1.1.2.2. L'eau biomassique.

Elle représente l'eau contenue dans la biomasse; la biomasse étant la masse de matière vivante organisée en cellules et qu'on rencontre sur une terre [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990].

Cette eau est incorporée dans les plantes et les animaux, mais aussi dans les déchets des êtres vivants et dans les micro-organismes du sol. Toutefois, nous nous intéresserons surtout, dans le cadre de ce travail, à la fraction de cette eau incluse dans les plantes.

En effet, l'eau cellulaire des végétaux se présente sous quatre formes principales : l'eau de constitution, l'eau circulante, l'eau d'imbibition et l'eau d'adsorption.

##### 1.1.2.2.1. L'eau de constitution.

Elle est appelée eau intramoléculaire et fait partie intégrante du protoplasme cellulaire. Elle entre dans la composition des molécules

organiques et surtout protéiques (3 à 4% de l'eau cellulaire) [OBRE et al., 1966].

Elle ne peut d'ailleurs être extraite de celles-ci, sans qu'elles ne soient détruites.

#### **1.1.2.2.2. L'eau circulante.**

On l'appelle également eau libre. Elle est donc très mobile, entre et sort facilement des cellules végétales. En d'autres termes, elle n'est soumise à aucune contrainte de rétention.

On l'appelle aussi eau solvante, du fait qu'elle solubilise les molécules organiques et/ou minérales (sucres, sels minéraux, acides aminés, acides organiques) [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990].

Elle est aussi qualifiée d'eau ionisante, parce qu'elle ionise les électrolytes. Il convient d'ailleurs de préciser que, le bon fonctionnement d'une cellule est assujéti à une quantité élevée d'eau libre (pleine turgescence).

Bien plus, soulignons que chez les plantes subissant les effets de la sécheresse, le flétrissement n'est que le signe d'une diminution de cette eau circulante. Quant à la mort de celles-ci, elle résulte d'une réduction trop importante de cette eau, dépassant même le seuil critique ou eau métabolique.

#### **1.1.2.2.3. L'eau d'imbibition.**

Elle occupe les espaces entre les grosses molécules du protoplasme (cas des molécules protidiques), et surtout les colloïdes hydrophiles. Elle est ainsi peu mobilisable. Elle constitue par ailleurs, la partie la plus importante de l'eau cellulaire et peut représenter jusqu'à 20% de l'eau totale [OBRE et al., 1966].

#### **1.1.2.2.4. L'eau d'adsorption.**

Elle occupe les interstices ou capillaires de la matière vivante, mais aussi, elle est retenue à la surface des molécules organiques et des ions avec une certaine force.

Par opposition à l'eau libre, un autre auteur, HELLER, 1963, cité par OBRE et al., 1966, pense que l'eau d'adsorption, constitue avec l'eau d'imbibition, ce que l'on appelle l'eau liée.

#### **1.1.2.3. L'eau gazeuse.**

Elle est essentiellement représentée par la vapeur d'eau atmosphérique qui, pour des taux croissants de concentration, détermine brume, brouillard, rosée et nuages mais aussi, sous certaines latitudes, la neige et/ou la grêle.

### 1.1.3. L'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère.

L'eau rejetée par la plante au niveau des stomates peut provenir du sol, de la plante ou de l'atmosphère et, est à 99% liquide [SALL, 1988]. Il convient donc, de caractériser son état dans chacune de ces parties ; ce qui nous mène à une tentative d'élucidation de la notion d'état hydrique.

#### 1.1.3.1. Notion d'état hydrique.

Même si dans les pays les plus avancés, il est possible, pour pallier les déficits hydriques, de s'adonner à des pratiques comme l'irrigation, il n'en demeure pas moins que, sous d'autres cieux, à l'instar de notre zone d'étude (Sahel), de tels moyens restent difficilement accessibles, bien que leur réseau hydrographique s'avère défavorable. Sous cette approche, la plupart des pays concernés ont engagé un important potentiel de recherche en vue d'une part, d'améliorer la productivité végétale qui demande une meilleure maîtrise de l'eau [BOYER, 1976], et d'autre part, de régénérer les écosystèmes dégradés.

Cette option s'oriente surtout vers la création d'un matériel végétal adéquat. Pour ce faire, nous pensons qu'une condition préalable est à remplir : celle d'une meilleure appréhension de la notion d'état hydrique du végétal et de la gestion de cette eau dans un milieu donné.

Devant la montée fulgurante des connaissances scientifiques concernant les processus physiologiques intrinsèques aux plantes, et surtout qu'avec SACHS, 1884 *in* KRAMER et KOZLOWSKI, 1960, on assiste à la naissance de la physiologie moderne, nous nous proposons, dans les lignes qui suivent, de relater cette notion.

Nous concevons ainsi que l'état hydrique d'un végétal, constitue une réponse intégrée à différents facteurs climatiques tels que l'évapotranspiration et l'état hydrique du sol [BERGER, 1970 ; ESTRADA et al., 1991]. Mais aussi, bien que beaucoup moins, il dépend des facteurs intrinsèques à la plante [SLATYER, 1967 ; KATERJI et HALLAIRE, 1984 ; ESTRADA et al., 1991] comme sa résistance à la sécheresse et sa capacité à extraire l'eau du sol. Depuis l'avènement d'idées préconisant l'étude de la circulation de l'eau du sol à l'atmosphère à travers la plante, le complexe sol-plante-atmosphère est admis comme un système [GRADMANN, 1928 *in* GARNIER, 1985].

D'ailleurs, un système, tel qu'on peut le définir, est une portion d'espace ouverte ou fermée selon qu'elle échange ou non de l'énergie avec l'extérieur [LEMEÉ, cours inédit ORSAY].

Par conséquent, on s'aperçoit que le complexe rhizosphère-plante vasculaire-portion d'atmosphère couvrant ses parties aériennes, constitue bien un système ouvert car, il échange de l'énergie sous forme de chaleur issue du rayonnement incident.



De là, nous allons passer en revue les critères physiques d'usage courant à l'état actuel des connaissances dans la détermination de l'état hydrique dans ce système.

Il apparaît néanmoins, que la manière d'exprimer les résultats de mesure de teneur en eau, demeure un problème de taille. De ce fait, la problématique suivante s'impose : peut-on la rapporter au poids frais ou faut-il la ramener au poids sec ?

En effet, le poids frais et le poids sec sont tous soumis à des variations journalières et/ou saisonnières en rapport avec les conditions climatiques. C'est ainsi que le poids sec varie avec l'intensité de la photosynthèse et la vitesse de translocation des produits formés, au moment où le poids frais, quant à lui, est fonction de l'intensité de la transpiration [PARCEVAUX, 1964]. Pour cet auteur, le poids sec semble néanmoins, relativement plus constant que le poids frais, surtout que, pense-t-il, il ne fluctue qu'indirectement avec le facteur eau. Il suggère ainsi, que l'expression de la teneur en eau en fonction du poids sec, serait préférable.

Mais, étant entendu que cette variation de matière sèche n'est qu'une conséquence d'une dynamique de l'eau dans le système, il nous semble plus recommandé de traiter de cette dynamique. D'ailleurs, c'est ce que nous comptons développer dans la deuxième partie de ce chapitre.

Néanmoins, nous envisageons d'examiner d'abord, en quoi consistent ces différentes méthodes d'estimation. Il existe ainsi un certain nombre de paramètres qui aident à déterminer l'état hydrique dans un système donné.

Ces derniers tiennent :

- d'une part à une méthode directe, quantitative qui revient à une mesure de la quantité d'eau contenue dans les organes végétaux, dans le sol ou dans l'atmosphère, et de l'état énergétique de cette eau;
- d'autre part, à une méthode indirecte dite qualitative et qui consiste à appréhender notamment, la réponse du végétal aux variations de cette quantité d'eau.

Bien plus, KATERJI et HALLAIRE, 1984, les qualifient respectivement de grandeurs X pour les premières et de grandeurs Y pour les secondes.

#### 1.1.3.1.1. Paramètres quantitatifs.

On distingue essentiellement la teneur en eau (T.E.), la teneur relative en eau (T.R.E.) et le potentiel hydrique avec ses différentes composantes; chacun d'eux présentant son envers et son revers.

##### 1.1.3.1.1.1. Teneur en eau (T.E.).

C'est le rapport du poids d'eau contenue dans l'échantillon sur son poids sec. Ce poids sec est obtenu après séchage à l'étuve à 85°C pendant 24h pour éliminer l'eau [LOUGUET et LAFFRAY, 1988] mais plus fréquemment à 105°C (que nous préconisons) pendant 24h [SALL, 1988].

Le poids d'eau s'obtient, par la différence entre le poids frais et le poids sec. Ainsi, la T.E. s'exprime par :

$$T.E. = P.F. - P.S. / P.S. \times 100 \quad (8),$$

avec, T.E. = teneur pondérale en eau ; P.F. = poids frais de l'échantillon ; P.S. = poids sec de l'échantillon.

Soulignons cependant, que dans le cas d'un échantillon de végétal, la T.E. est exprimée compte non tenu de l'état d'hydratation de la plante en question [LOUGUET et LAFFRAY, 1988]. Surtout, il faut noter qu'elle est incommode car, varie d'une plante à l'autre et sur une même plante, d'un organe à l'autre.

C'est ainsi que MAXIMOV, 1929, *in* PARCEVAUX, 1964, montre respectivement sur le maïs et le haricot que :

- les jeunes feuilles de maïs ont une teneur en eau de 804% à pleine turgescence et 472% au point de flétrissement permanent ;

- les feuilles de haricot ont 694% pour teneur en eau à pleine turgescence et 486% au point de flétrissement permanent.

#### 1.1.3.1.1.2. Teneur relative en eau (T.R.E.).

Cette T.R.E. est généralement exprimée soit en pourcentages du poids sec, soit en pourcentages du poids frais et correspond au rapport de la teneur en eau instantanée de l'échantillon sur la teneur en eau à pleine turgescence et s'écrit,

$$T.R.E. = P.F. - P.S. / P.T. - P.S. \times 100 \quad (9),$$

avec, P.T. = poids à pleine turgescence.  
ou alors,

$$T.R.E. = T.E. / T.E.max. \times 100 \quad (10),$$

avec, T.E.max. = teneur en eau à pleine turgescence.

De la sorte, LOUGUET et LAFFRAY, 1988, ont défini aussi le déficit de saturation (D) qu'ils appellent le complément à 100 du contenu relatif en eau avec :

$$T.R.E. = 100 - D \quad , \quad (11)$$

avec,  $0 < T.R.E. < 100$  .

La teneur relative ou non en eau, s'obtient par des pesées successives et s'érige comme le plus simple et le plus ponctuel des paramètres d'estimation de l'état hydrique. Cependant, il faut noter qu'elle n'est pas toujours aisée à réaliser : cas de la réhydratation en conditions expérimentales pour obtenir la T.R.E. De surcroît, c'est une technique relativement laborieuse puisque manuelle mais aussi longue et destructive

[SALL, 1988], par comparaison avec toutes les méthodes qui utilisent les pesées.

#### 1.1.3.1.1.3. Potentiel hydrique.

Compte-tenu du fait que T.E. et T.R.E. ne donnent aucune information sur l'état énergétique de l'eau dans le système S.P.A., encore moins sur le sens du mouvement de cette eau, on comprend aisément que la notion de potentiel hydrique se soit imposée actuellement à tous les chercheurs qui s'intéressent à la quantification et à la spécification des différents types de forces auxquelles, l'eau est soumise dans le sol, la plante et dans l'atmosphère. Bien que URSPRUNG, 1915, *in* LEMEE, cours ORSAY et SPANNER, 1973 *in* GROUZIS, 1976, suggéraient que l'ancienne notion de "potentiel de succion" soit conservée à la place de celle d'"hydrature" proposée par WALTER, 1931, *in* LEMEE, dans le même cours ou de celle de "déficit de pression de diffusion" préconisée par MEYER, 1945, cité par le même auteur, nous retiendrons plutôt, avec la plupart des auteurs, celle de "*potentiel hydrique*".

Ainsi, trois raisons [KATERJI et HALLAIRE, 1984] justifient cet intérêt particulier :

- le potentiel hydrique traduit l'état énergétique de l'eau alors que les autres paramètres ne donnent qu'une indication relative, imparfaite de l'état d'hydratation ;

- le potentiel hydrique commande directement certaines fonctions de la plante comme la résistance stomatique, la différenciation et l'élongation cellulaires [LUDLOW, 1976], mais aussi et surtout le potentiel de turgescence [BEGG et TURNER, 1976] ;

- le potentiel hydrique est plus facile à mesurer que la teneur relative en eau ; ceci, depuis la découverte de la chambre à pression par SCHOLANDER *et al.* en 1965.

D'autre part, il est intéressant, pour représenter l'état hydrique de l'eau dans la plante, de s'appuyer sur une notion purement physique susceptible de s'appliquer, non seulement à la plante mais aussi, à tous les milieux contenant de l'eau [PARCEVAUX, 1964].

Au sens étymologique du terme [ROBERT, 1985], "potentiel" vient du latin "potens", "potentis" qui veulent dire "puissant", qui n'est qu'en puissance, qui agit après coup. Il apparaît donc que le terme donne une idée de force, de puissance latentes.

Par ailleurs, on sait aussi qu'au sens physique, la puissance traduit le travail effectué pendant l'unité de temps. En outre, d'après le premier principe de la thermodynamique dit principe d'équivalence de l'énergie thermodynamique, le travail et l'énergie sont analogues.

Ce faisant, le potentiel apparaît donc comme une grandeur thermodynamique [PARCEVAUX, 1964 ; SLATYER, 1967].

Le potentiel hydrique provient de la notion de potentiel chimique de l'eau [MEIDNER et SHERIFF, 1976 ; GARNIER, 1985] qui se rapporte généralement à une mole de soluté.

A cette notion de potentiel chimique, on ajoute celle d'énergie libre qui est partie intégrante de l'énergie interne [LEMEE, cours inédit, ORSAY] et celle d'énergie libre de GIBBS [KRAMER, 1969 et 1983 ; LOUGUET et LAFFRAY, 1988]. De ce point de vue, une bonne définition du potentiel hydrique nécessite au préalable, celle du potentiel chimique.

Il faut ainsi rappeler qu'en thermodynamique, et selon GARNIER, 1985, le potentiel chimique d'un élément  $j$  est sa contribution, par mole, à l'enthalpie libre du système c'est à dire, à la quantité d'énergie qui peut fournir du travail. Soulignons d'ailleurs que cette enthalpie est fonction de l'énergie libre et de la température du système et peut s'exprimer comme suit :

$$\Delta H = \Delta G + T\Delta S ; \quad (12)$$

avec,  $\Delta H$  = variation de l'enthalpie,  $\Delta G$  = variation de l'énergie libre,  $S$  = entropie et  $T$  = température en degrés Kelvin.

D'après GARNIER, 1985, ce potentiel chimique peut s'écrire

$$U_j = U_j^* + RT \ln a_j + \bar{V}_j P + Z_j F E + m_j g h \quad (13).$$

On constate que l' $U_j$  dépend donc :

- de l'activité de l'élément ( $a_j$ ) et de sa température ( $T$ ) exprimée en degrés Kelvin.  $R = 0.00832 \text{ l.atm/}^\circ\text{K/mole}$  représente la constante des gaz parfaits [KRAMER, 1969] ;
- de la pression hydrostatique ( $P$ ) ; avec ( $\bar{V}_j$ ) volume molaire partiel de l'élément dans le système ;
- du potentiel électrique ( $E$ ) si l'élément est chargé avec ( $Z_j$ ) représentant la charge de cet élément et ( $F$ ) la constante de FARADAY (23 000 cal) ;
- des forces de gravité, ( $m_j$ ) étant la masse molaire de l'élément, ( $g$ ) l'accélération de la pesanteur et ( $h$ ) la hauteur de l'élément par rapport au sol.

Il apparaît donc, que le potentiel chimique est défini par rapport à une valeur de référence ( $U_j^*$ ).

Considérant l'acuité avec laquelle le problème du fonctionnement hydrique du système sol-plante-atmosphère se pose, la notion de potentiel hydrique issue de la notion de potentiel chimique a été perçue sous divers angles.

On la définit comme :

- la différence entre le potentiel chimique de l'eau d'un système étudié, qu'elle soit liquide ou gazeuse et celui de l'eau pure libre à la même température [SLATYER, 1967 ; BERGER, 1973 ; MEIDNER et SHERIFF, 1976 ; GARNIER, 1985], à la même hauteur, sans modification de la concentration saline [HALLAIRE et BALDY, 1963], à la pression atmosphérique et au niveau gravitationnel zéro [GARNIER, 1985] ;

- la capacité de l'eau, en un point donné du système étudié, à effectuer du travail par comparaison à la capacité de travail de l'eau pure libre [PARCEVAUX, 1964 ; SLATYER, 1967 ; KRAMER, 1969 et 1983 ; HINCKLEY et al., 1978] ;

- l'énergie à fournir pour extraire l'eau liée d'un système et l'amener à l'état libre [HALLAIRE et BALDY, 1963 ; SLATYER, 1967 ; RITCHIE et HINCKLEY, 1975 ; BERGER, 1978] ;

- l'enthalpie libre spécifique de l'eau contenue dans ce système [SLAVIK, 1974 ; SALL, 1988].

De cette façon donc, il nous paraît judicieux de définir le potentiel hydrique total ( $\Psi$ ) d'un système comme la différence d'enthalpie libre, le travail à fournir pour vaincre la liaison avec le substrat et porter cette eau à l'état libre. Le tout est rapporté à l'unité de volume qui est ici le volume molaire partiel de l'eau ( $\bar{V}$ ) exprimé en  $\text{cm}^3/\text{mole}$  ( $18 \text{ cm}^3/\text{mole}$ ).

Ce potentiel caractérise d'ailleurs l'énergie avec laquelle, l'eau est liée à un substrat dans le système étudié. Il s'oppose à la notion de déficit de pression de diffusion (D.P.D.) qui reflète quant à elle, le pouvoir de rétention de l'eau par un tissu [SPANNER, 1973 *in* LANGE, 1975] ou un autre substrat.

Il est admis par ailleurs, que le potentiel hydrique de l'eau pure libre à la pression atmosphérique est nul et puisque c'est ce dernier qui est pris comme référence (Figure 3), il va de soi que le potentiel hydrique total sera généralement négatif ; d'autant plus négatif que le potentiel chimique de l'eau dans le système est éloigné de celui de l'eau pure libre.

Dés maintenant, il ne devient positif que pendant l'exsudation, la guttation (qui est une sortie de liquides aux extrémités des feuilles par des stomates aquifères appelés hydatodes qui sont des lacunes communiquant avec l'extérieur par des ostioles bordées de deux cellules mortes ; cette sortie ayant lieu tôt le matin et le soir après arrêt de la transpiration) ou des phénomènes similaires [SLATYER, 1967]. Ces phénomènes sont négligeables chez la plupart des plantes [KRAMER, 1969]. Il peut aussi être nul s'il y a équilibre en l'absence de transpiration et que le potentiel devient identique à tous les points du système [RICHTER, 1976].

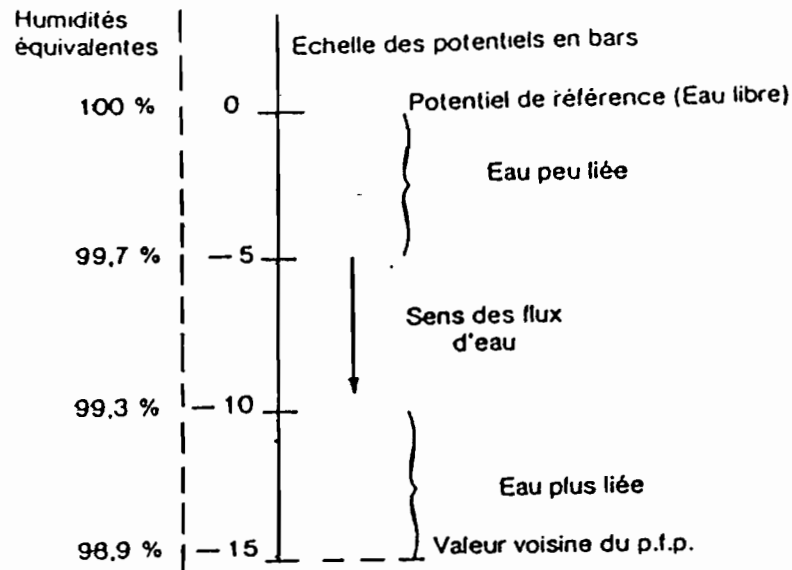


Figure 3 : Signe conventionnel du potentiel hydrique associé au sens des mouvements selon des gradients décroissants (*in* GARNIER, 1985).

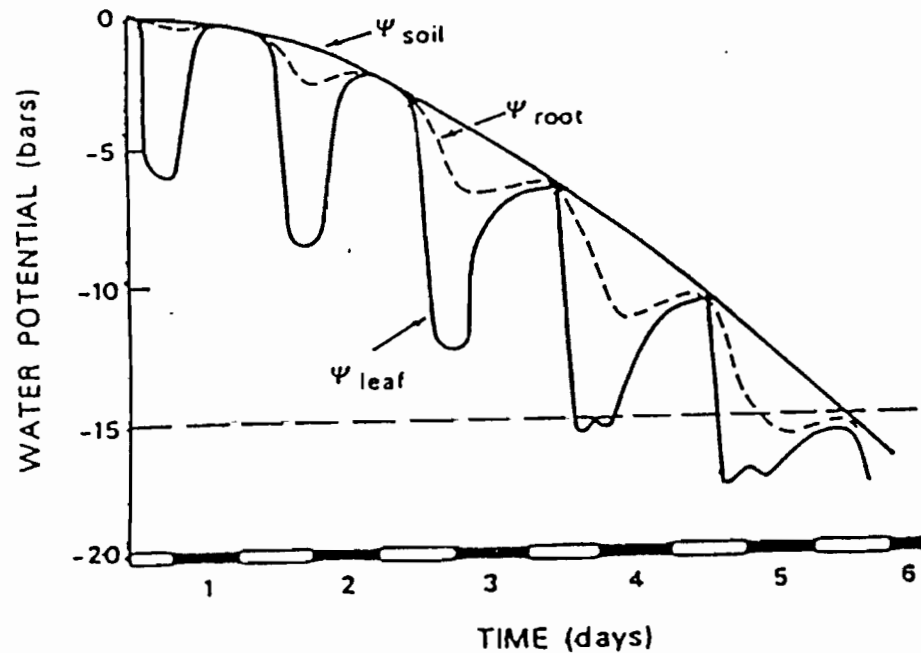


Figure 4 : Amplitude de variation du potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_{\text{leaf}}$ ), du potentiel hydrique des racines ( $\Psi_{\text{root}}$ ) et du potentiel hydrique du sol ( $\Psi_{\text{soil}}$ ), pendant le dessèchement du sol (*in* SLATYER, 1967). Le potentiel au point de flétrissement permanent correspond à la ligne horizontale en tirets.

A partir de l'équation (13), on peut convenir avec GARNIER, 1985, que le potentiel hydrique puisse s'exprimer comme suit :

$$\Psi = U_w - U_w^* / V_w = P - \pi - Q_w g h \quad (14),$$

avec,  $U_w - U_w^* =$  différence de potentiel chimique ;  $\pi =$  potentiel osmotique ;  $Q_w =$  densité de l'eau.

( $\Psi$ ) traduit donc une énergie par unité de volume ( $\text{N.m/m}^3$ ) ou une unité de force par unité de surface ( $\text{N/m}^2$ ), ce qui équivaut à une pression. On comprend donc, que l'unité internationale de ( $\Psi$ ) soit le Pascal (Pa) avec  $1\text{Pa} = 1\text{N/m}^2$ .

Bien que le bar ( $1\text{ bar} = 10^5\text{ Pa}$ ) soit l'unité la plus communément utilisée, nous considérerons dans le cadre de ce travail le Mégapascal (MPa) qui est un multiple du Pascal avec ( $1\text{ MPa} = 10^6\text{ Pa} = 10\text{ bars}$ ).

$Q_w g$  représente la contribution de la pesanteur ( $Q_w g = 0.01\text{ Pa.m}^{-1}$ ).

Cependant, nous allons négliger cette dernière composante puisque nous opérons sur des individus dont la taille n'est pas suffisamment grande (5 à 6 m), pour permettre une influence notable de la pesanteur sur le potentiel total.

( $\Psi$ ) peut s'exprimer de différentes façons et c'est ainsi que SLATYER, 1967, KRAMER, 1969 et 1983, proposent les formulations suivantes

$$\Psi = U_w - U_w^* / \bar{V}_w = RT / \bar{V}_w \ln N_w, \quad (15)$$

$$\Psi = U_w - U_w^* / \bar{V}_w = RT / \bar{V}_w \ln a_w, \quad (16)$$

$$\Psi = U_w - U_w^* / \bar{V}_w = RT / \bar{V}_w \ln e/e_0, \quad (17),$$

selon qu'il s'agisse :

\* d'une solution non électrolytique, avec  $N_w$  = fraction molaire de l'eau (15) ;

\* d'une solution ionique, avec  $a_w$  = activité de l'eau (16) ;

\* de l'atmosphère surmontant l'échantillon, avec  $e/e_0$  = pression de vapeur relative (17).

Précisons que d'autres unités permettent d'exprimer ( $\Psi$ ) et on peut citer en exemples : atmosphère (atm),  $\text{erg.cm}^{-3}$  et  $\text{dyne.cm}^{-2}$  avec l'équivalence:  $1\text{ bar} = 10^5\text{ Pa} = 0.987\text{ atm} = 10^6\text{ dynes.cm}^{-2} = 10^6\text{ erg.cm}^{-3}$ .

Si l'on considère une partie quelconque d'un système donné, le potentiel hydrique total peut comporter trois composantes essentielles plus ou moins importantes selon le milieu (sol ou plante) et on note :

$$\Psi = P + \pi + \tau \quad (18),$$

avec,  $P$  = potentiel hydrostatique ou potentiel de turgescence développé dans la cellule contre les parois ou par la colonne d'eau au-dessus du point étudié du système ;  $\pi$  = potentiel osmotique tributaire de la présence de solutés essentiellement dans la vacuole pour les cellules ou alors dans la solution du sol ;  $\tau$  = potentiel matriciel redevable à la tension superficielle des macromolécules organiques (colloïdes hydrophiles surtout) et aux forces capillaires.

Il faut noter également que  $\pi$  et  $\tau$  sont toujours négatifs car solutés et capillaires ont tous tendance à s'opposer à la capacité de l'eau d'effectuer du travail. Par contre,  $P$  est toujours positif, car, il agit sur les parois cellulaires pour contrebalancer la chute de potentiel induite par  $\pi$  et  $\tau$ .

L'équation (18) peut donc s'écrire :

$$\Psi = P - \pi - \tau \quad (19).$$

D'autre part, les principales composantes contribuent différemment au potentiel total. C'est ainsi que GARNIER, 1985, montre que dans une cellule du parenchyme, c'est  $\pi$  qui domine alors que dans le xylème mais aussi dans le sol (exception faite des sols salés et des sols secs), il est négligeable. Le potentiel varie différemment au cours de la journée, selon qu'on le mesure au niveau du sol, des racines ou des feuilles (Figure 4).

Néanmoins, il convient de préciser que le potentiel présente un certain nombre d'autres variantes, et on peut distinguer le potentiel efficace, le potentiel de base, le potentiel minimum et le potentiel de récupération.

#### 1.1.3.1.1.3.1. Potentiel efficace.

C'est un concept dû à HALLAIRE, 1964, et qui constitue une variante du potentiel matriciel au niveau du sol et s'exprime par

$$\Psi_e = \Psi(H) - KL/\lambda \times dH/dt \quad (20),$$

avec,  $\Psi_e$  = potentiel efficace ;  $K$  = constante ;  $L$  = longueur du parcours à l'intérieur des mailles du sol ;  $\lambda$  = conductivité du sol ;  $dH/dt$  = vitesse de dessèchement du sol ;  $\Psi(H)$  = potentiel matriciel en fonction de l'humidité.

- Si le régime hydrique du sol est satisfaisant et constant, on a  $H$  = constante et  $dH/dt$  devient nulle d'où  $\Psi_e = \Psi(H)$ , d'où le potentiel efficace équivaut au potentiel matriciel. On obtient :

$$\Psi_e = \Psi(H) \quad (21).$$

- Si par contre, le sol est soumis à un dessèchement progressif, alors:

$$\Psi_e = \Psi(H) + KL/\lambda \times dH/dt \quad (22).$$

#### 1.1.3.1.1.3.2. Potentiel de base.

Il est aussi appelé potentiel d'équilibre. Il englobe à l'état d'équilibre, le potentiel au niveau du sol raciné [FOURNIER, 1993 en préparation], celui de la plante mesuré au niveau des feuilles ou des



rameaux et généralement obtenu la nuit (tout juste avant le lever du soleil) pendant que l'évapotranspiration est nulle. Précisons toutefois que dans le sol, ce potentiel diminue rarement et mieux, il est constant pour une large gamme de valeurs [GARNIER, 1985 ; GARNIER et BERGER, 1987] et atteint aussi très rarement ce que AUSSENAC et GRANIER, 1978, appellent le potentiel de base critique ( $\Psi_{bo}$ ).

Ce potentiel de base critique s'accompagne d'un quasi arrêt de la circulation de l'eau dans la plante et finit par provoquer un arrêt de la croissance dû à la perturbation du fonctionnement des méristèmes apicaux et du cambium [SALL et al., 1991]. D'ailleurs, AUSSENAC et GRANIER, 1978, pensent qu'il est un point caractéristique de la cinétique d'évolution journalière du potentiel hydrique.

Il permet ainsi, dans les zones comme la nôtre où le régime hydrique est aléatoire, de situer les périodes d'apparition du stress aigu et donc, de dégager les mesures palliatives qui s'imposent.

#### 1.1.3.1.1.3.3. Le potentiel minimum.

On le détermine au niveau de la plante, et il révèle le déficit hydrique interne maximal de celle-ci ; déficit issu du bilan entre flux transpiratoire et flux d'absorption d'eau. Chez la plante, il est généralement mesuré au niveau des feuilles et donne l'état de stress hydrique instantané de celles-ci [RITCHIE et HINCKLEY, 1975].

Sa valeur dépend à la fois de l'évapotranspiration potentielle et de la réponse propre de la plante caractérisée par sa résistance au transfert de l'eau et particulièrement, par sa régulation stomatique [AUSSENAC et GRANIER, 1978].

#### 1.1.3.1.1.3.4. Le potentiel de récupération.

C'est le potentiel hydrique du végétal caractérisant sa réhydratation progressive suite à un arrêt momentané le soir (après le coucher du soleil), des pertes d'eau par évapotranspiration. La récupération peut être une caractéristique intéressante d'autant plus que, sa vitesse serait liée [LOUGUET et LAFFRAY, 1988] à la tolérance protoplasmique et surtout que ces mêmes auteurs ont fini par démontrer qu'une forte tolérance protoplasmique minimise les effets post-sécheresse.

Le potentiel de récupération est mesuré deux heures après le coucher du soleil [FOURNIER, 1993, en préparation] et permet, par comparaison au potentiel d'équilibre, de s'enquérir de la vitesse de récupération, de regain de potentiel de la plante.

Cependant, il nous semble important, de signaler que le potentiel hydrique total peut être modifié par un certain nombre de facteurs. Ainsi, on constate avec KRAMER, 1969 :

\* qu'il décroît avec les paramètres suivants qui agissent par réduction de la pression de vapeur d'eau,

- solutés ajoutés diminuant l'activité de l'eau,
- forces capillaires et de tension superficielle qu'on rencontre dans le sol, dans les parois des cellules, dans le protoplasme et dans d'autres substances qui absorbent l'eau ou se lient à elle,
- pressions ou tensions négatives comme celles du xylème dans les plantes transpirantes,
- température basse.

\* qu'il augmente sous l'influence de

- l'augmentation des pressions de l'ordre de celles exercées par les membranes des cellules en expansion sur leur contenu,
- l'augmentation de la température.

Somme toute, le potentiel hydrique total se révèle comme le plus adéquat de tous les paramètres étudiés plus haut. Il doit cet atout à la maniabilité de son dispositif de mesure (chambre à pression), donc de son utilisation en milieu naturel d'une part et d'autre part, aux résultats fiables mais aussi et surtout instantanés (aux instants  $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ , . . .  $t_n$ ) qu'il fournit malgré quelques sources d'erreurs inhérentes à toute mesure.

#### 1.1.3.1.2. Paramètres qualitatifs.

Ils constituent une réponse à l'état hydrique interne du végétal. Parmi les plus étudiés, on peut distinguer: la conductance ( $G_w$ ) et son inverse la résistance stomatique ( $R_{st}$ ) [avec  $G_w = 1/R_{st}$ ], les variations de diamètre des organes, la croissance, le rapport E.T.R./E.T.P. (E.T.R. = évapotranspiration réelle; E.T.P. = évapotranspiration potentielle), le potentiel de base, et les conditions d'offre et de demande en eau.

##### 1.1.3.1.2.1. Conductance stomatique ( $G_w$ ) ou résistance stomatique ( $R_{st}$ ).

Chez les Cormophytes, les feuilles comportent au niveau de leurs épidermes inférieur et supérieur, des unités anatomiques appelées stomates qui communiquent avec le milieu ambiant par des ouvertures laissées entre paires de cellules réniformes, ouvertures qui constituent les ostioles.

A l'exception des plantes qui secrètent de la résine, cette résine agissant comme anti-transpirant [MEINZER et al., 1990], les plantes libèrent de l'eau sous forme de vapeur vers l'atmosphère. Ceci dans des conditions d'alimentation hydrique acceptables lesquelles sont influencées par des facteurs du climat tels que l'éclairement, le déficit de pression

de vapeur, la température, l'humidité relative, la vitesse et la force du vent. Un tel processus caractérise la transpiration des végétaux.

Toutefois, notons que ce transfert ne se fait généralement pas sans contrainte.

D'autre part, la croissance des plantes, est réglée à travers l'ouverture stomatique ainsi que par le mécanisme qui régit la conductance stomatique [GARDNER, 1973]. Cette régulation est due au fait que la vitesse d'assimilation est fermement liée à la conductance stomatique et que par conséquent, une quelconque réduction de la conductance induite par une augmentation du D.P.V. par exemple, entraînerait aussi une réduction de la croissance.

Nous exprimerons le degré d'ouverture des stomates, par le terme "conductance" plutôt que par celui de "résistance". Ce terme "conductance", semble plus conforme aux processus physiologiques qui régissent la vie des plantes [FISCUS et KRAMER, 1975] ; ceci, parce que les flux de  $\text{CO}_2$  et de vapeur d'eau, sont proportionnels à la conductance, mais également, parce que c'est le terme qui a la plus grande signification biologique [HALL et al., 1976 ; LUDLOW, 1980]. Les recherches actuelles dans les Sciences des plantes, se sont fixées un objectif majeur, celui d'atteindre un haut niveau d'efficacité de l'utilisation de l'eau tout en maintenant une bonne productivité.

Il apparaît donc, que l'utilisation de l'eau et la productivité sont intimement liées, dépendent toutes du rayonnement énergétique, et ensemble, ils sont tous influencés par d'autres facteurs climatiques qui contrôlent les échanges gazeux entre plante et atmosphère.

Cette conductance stomatique ou son inverse, la résistance stomatique dont le rôle dans la physiologie des végétaux est évident, relèvent de l'action des six paramètres suivants.

1°) - *Du potentiel hydrique foliaire* [RASCHKE, 1975 ; BARRY et CARLSON, 1990].

On admet avec ces auteurs, qu'il existe une valeur limite dite valeur critique (entre -7 et -18 atm) du potentiel hydrique foliaire en-deça de laquelle, la plante réagit par une fermeture hydroactive de ses stomates. Cette fermeture peut être progressive ou spontanée et plus ou moins complète selon l'intensité et la vitesse de la chute du potentiel : c'est une réponse mécanique [BERGER, 1971]. Cette réaction est à l'origine d'une réduction de la conductance stomatique qui est concomitante avec un déclin de la photosynthèse [KANEMASU et al., 1974]. De plus, les données révèlent que la moindre chute de potentiel nécessaire à la fermeture stomatique en condition de stress, résulte d'une chute du potentiel osmotique dans le tissu foliaire, et de sa conséquence sur les potentiels de pression des cellules [BROWN et al., 1976]. Ce fait d'ajustement osmotique a été également développé [LUDLOW, 1980] comme étant le principal mécanisme induit par le stress. Qui plus est, RASCHKE, 1975, montre que la réponse

stomatique au potentiel hydrique, est du genre *feed-back* classique et que lors de la fermeture de ces derniers, on assiste à une réduction des pertes en eau permettant ainsi au potentiel de se rétablir (récupération). Il apparaît donc que  $G_w$  et potentiel hydrique foliaire sont intimement corrélés [GARDNER, 1973].

2°) - de l'eau du sol [COWAN, 1965 ; GARDNER, 1973 ; KAUFMANN et HALL, 1974 ; RITCHIE et HINCKLEY, 1975 ; GOLLAN et al., 1985 ; GARNIER, 1985 ; LANGE et al., 1987 ; BARRY et CARLSON, 1990].

Une chute du potentiel hydrique du sol en-deça de -1 bar, fait apparaître une relation directe entre ( $G_w$ ) et ce potentiel [GARDNER, 1973]. Ces auteurs suggèrent que, la relation entre la résistance stomatique et le potentiel hydrique foliaire, ne peut être évaluée isolément [RITCHIE et HINCKLEY, 1975] mais plutôt, qu'elle doit être étudiée comme influencée par le régime hydrique du sol sur lequel les plantes croissent. De ce dernier point de vue, les échanges gazeux déclinent pour une valeur critique de la teneur en eau de ces sols [COWAN, 1965 ; GOLLAN et al., 1985], valeur qui correspond à un potentiel de -15 atm [GARDNER et EHLIG, 1963].

Des investigations sur des espèces d'*Acacia* [SCHULZE et HALL, 1982 ; ULLMANN, 1989] montrent que le profil de la conductance, présente un pic matinal avec une chute ultérieure plus accentuée chez les plants sous conditions de stress. De ce fait, la réponse à la réserve hydrique du sol et au stress sévère de l'atmosphère, a été observée chez des espèces variées dans les régions arides et semi-arides et l'allure générale de ce profil était la même, indépendamment de la distribution géographique et de la structure des organes d'assimilation (feuilles bipennées ou phyllodes) [SCHULZE et HALL, 1982]. Chez les pêcheurs, GARNIER et BERGER, 1987, ont montré que la conductance stomatique décroît de façon linéaire avec l'humidité du sol dans les soixante premiers centimètres, mais aussi avec le potentiel hydrique, ce qui laisse supposer une fermeture stomatique au cours du dessèchement.

3°) - du déficit de pression de vapeur (D.P.V. ou V.P.D.) [RASCHKE, 1975 ; BARRY et CARLSON, 1990 ; PELTIER et al., 1990 ; APHALO et JARVIS, 1991].

APHALO et JARVIS, 1991, ont prouvé que les interactions entre effets de la température foliaire et du D.P.V. n'étaient pas compatibles avec un mécanisme de réponse à l'humidité et à la température basé seulement sur l'humidité relative. A partir de ces données, ils ont conclu que le D.P.V. est la variable la plus appropriée pour décrire la réponse stomatique à l'humidité. Il permet d'expliquer dans une large mesure, les variations de cette résistance que l'éclairement ne peut justifier.

Il a été vérifié que le D.P.V. est indirectement inclus dans la détermination de la résistance stomatique, et induit un gradient de potentiel hydrique foliaire entre la surface et l'intérieur de la feuille (mésophylle) [BARRY et CARLSON, 1990].

4°) - *l'éclairement* [SCHULZE et al., 1982 ; ULLMANN et al., 1985 ; LANGE et al., 1987 ; PASSOS et DA SILVA, 1990].

Il est généralement admis que la lumière, en qualité et en quantité (quantité de photons reçus), stimule l'ouverture des stomates tôt le matin [LANGE et al., 1987]. Sur cette base, il a été démontré ce qui suit.

\* D'une part, la cinétique journalière de la conductance stomatique des espèces d'*Acacia* mesurée au Portugal avec un pic matinal précoce, est similaire à celle des espèces d'*Acacia* d'Australie en conditions de stress [SCHULZE et al., 1982 ; ULLMANN et al., 1985] mais est contradictoire à la forte conductance durant le milieu du jour qui a été montrée au printemps en ces deux sites.

\* D'autre part, l'ouverture relative des stomates est maximale à midi, alors que le potentiel hydrique des feuilles est à sa plus faible valeur, et il est possible de conclure que les mouvements stomatiques dépendent primordialement du rayonnement solaire (contrairement à APHALO et JARVIS, 1991) et ne conduisent pas à une régulation effective de la perte d'eau en conditions de carence hydrique [PASSOS et DA SILVA, 1990]. Mais, ce dernier argument émis sur le comportement des stomates de cocotier, laisse croire plutôt que ce dernier est une phréatophyte adaptée à l'existence de nappe phréatique relativement proche de la surface.

5°) - *des facteurs de croissance* [GOLLAN et al., 1985 ; SCHULZE, 1986].

Dans ce cas, il sera surtout question de la cytokinine et de l'acide abscissique (ABA) produits au niveau des racines [GOLLAN et al., 1985 ; SCHULZE, 1986]. Il a été suggéré que, ces facteurs produits au niveau racinaire (surtout la cytokinine [GOLLAN et al., 1985] ), sont transportés jusqu'aux feuilles où ils affectent les mécanismes photosynthétique et stomatique.

Bien qu'il faille être prudent quand on essaie d'expliquer la réponse stomatique au potentiel hydrique foliaire en comparant les données de différentes espèces [THOMAS et al., 1975] et que les mesures de la résistance stomatique ne soient pas automatisables au couvert végétal [KATERJI et HALLAIRE, 1984], il convient néanmoins de préciser que la rigueur climatique augure une chute de la conductance souvent précoce pour permettre une bonne fixation du CO<sub>2</sub> occasionnant par voie de conséquence, une réduction de la photosynthèse [KANEMASU et al., 1974 ; VAN BAVEL, 1974] donc de la productivité primaire nette [PATHRE et al., 1990]. Cette dernière affirmation est confirmée par DAVIS et al., 1992 qui renchérissent en montrant que cette baisse de productivité, est liée à une chute du potentiel de l'eau.

Dans la même lancée, KATERJI et HALLAIRE, 1984, suggèrent qu'il est possible de déterminer la résistance stomatique à l'aide de mesures simultanées :

\* de l'évapotranspiration réelle ;

- \* du rayonnement net ;
- \* du déficit hydrique ;
- \* de la température de l'air ;
- \* de la résistance aérodynamique au-dessus du

couvert.

A partir de ces mesures, on peut déterminer  $G_w$  qui sera valable pour l'ensemble du couvert végétal et ceci sert beaucoup dans les études de la végétation.

Compte non tenu des variations spatiales et systématiques de ( $R_{st}$ ) [COWAN, 1972 *in* KATERJI et HALLAIRE, 1984], cette grandeur s'avère valable pour exprimer les conditions d'alimentation hydrique.

Il ressort donc de ce qui précède que, sans régulation photique, l'accroissement de ( $R_{st}$ ) traduit un dessèchement relatif des feuilles aboutissant à une réduction de la transpiration et de l'assimilation.

6°) - *de l'âge des feuilles*. [REICH et BORCHERT, 1988].

Ces auteurs ont noté un déclin de la conductance avec l'augmentation de l'âge des feuilles et plus particulièrement pour les espèces décidues.

#### 1.1.3.1.2.2. Variations de diamètre des organes.

Elles se manifestent à différents niveaux de la plante mais, les organes les plus étudiés sont surtout les tiges [GARNIER, 1985 ; BESNARD, résultats non publiés], les racines [CRUIZIAT, 1974] qui en fonction des exigences de l'atmosphère et de la disponibilité ou non de l'eau du sol, subissent les quelques variations suivantes.

\* Au niveau des tiges, GARNIER, 1985, montre qu'il faut une chute d'environ 0.4 MPa du potentiel minimum par rapport au potentiel de base avant que le tronc du pêcher ne commence à se contracter. BESNARD quant à lui, et bien qu'il ait travaillé sur des graminées pérennes, prouve qu'avec une baisse du potentiel hydrique foliaire, on note une diminution du diamètre des tiges sous l'effet de l'utilisation des réserves internes d'eau pour lutter contre le dessèchement. D'autre part, GARNIER, 1985, trouve que les variations diurnes réversibles du diamètre de tiges sont dues à des flux d'eau radicaux entre le xylème et le phloème, le phloème étant le seul à subir les variations. Ces variations représentent une participation du réservoir d'eau du phloème à la transpiration.

\* Au niveau des racines, il a été évoqué une réduction du diamètre au cours du dessèchement [CRUIZIAT, 1974], notamment sur le tournesol et le haricot.

#### 1.1.3.1.2.3. La croissance et le rapport E.T.R./E.T.P.

Leur impact est plus évident au niveau morphologique et SLATYER, 1967, ESTRADA et al., 1991, ont montré que la croissance était étroitement contrôlée par l'équilibre hydrique interne de la plante.

Quant au rapport E.T.R./E.T.P., KATERJI et HALLAIRE, 1984, soulignent qu'il est le reflet quoiqu'imparfait, de la résistance stomatique et détermine la croissance ou le rendement agricole sous ses deux formes E.T.R./E.T.P. ou E.T.R./E.T.M. (avec E.T.M. = évapotranspiration maximale). Pour une meilleure compréhension de la dynamique de l'évolution des peuplements, il convient d'établir, pour une période d'étude considérée, le bilan de l'eau qui correspond à la différence entre entrées (gains par précipitation ( $P_i$ ) ) et sorties (pertes par évaporation (E) et transpiration ( $Tr$ ) ) d'eau en prenant plus ou moins comme référence, la variation du stock d'eau du sol ( $dR$ ) pendant la durée des calculs ( $dt$ ).

C'est ainsi que ce bilan peut s'écrire :

$$\text{Entrées} = \text{Sorties} \pm dR/dt \quad (23),$$

pourvu que le sol soit homogène dans la zone d'étude et qu'il n'y ait pas d'alimentation du sol considéré par une source souterraine d'eau (nappe phréatique contigüe au sol).

Cette variation du stock d'eau des profils considérés est sous le contrôle de deux mécanismes essentiels : l'évaporation et la transpiration. L'évaporation étant constituée par le phénomène de vaporisation physique de l'eau libre ou de celle contenue dans les substances inertes (bois mort, sol etc) et, la transpiration, le rejet de vapeur d'eau par les plantes sous le rapport 99 pour 100 unités d'eau absorbée [SALL, 1988]. Il en ressort que ces deux processus, constituent l'essentiel des pertes accusées par le bilan hydrique. Ils permettent de distinguer 2 termes génériques : évaporation et évapotranspiration.

L'évapotranspiration peut être réelle ou potentielle.

\* **L'évapotranspiration réelle.** Elle équivaut à la quantité d'eau réellement perdue sous forme de vapeur par une région [BOUCHET, 1964] pouvant être évaluée en mesurant les pertes d'eau et consiste donc au suivi du rythme des profils hydriques soumis au régime des précipitations [LACOSTE et SALANON, 1991] ; l'eau étant elle-même le principal facteur limitant de l'E.T.R. Il existe aussi plusieurs méthodes de mesures directes de l'E.T.R. et on peut distinguer selon la maniabilité ou la précision des résultats :

- la détermination directe en case lysimétrique [VAN BAVEL, 1961 ; PERRIER *et al.*, 1974 *in* SALL, 1988] ;
- la méthode du bilan hydrique [HUTTEL, 1972 ; DAUDET et VACHAUD, 1977 ; AUSSENAC et BOULANGEAT, 1980 *in* SALL, 1988] ;
- le bilan d'énergie et les méthodes aérodynamiques [DAMAGNEZ, 1973 *in* SALL, 1988] ;
- la détermination à partir des fluctuations de la nappe [AUSSENAC, 1972 *in* SALL, 1988] ;

- les méthodes radioactives [IBRAHIM et al., 1979 in SALL, 1988].

Pour exprimer l'E.T.R. en fonction des autres paramètres du bilan hydrique, posons son équation classique :

$$P_i = E + T + I_n + D + F + R \pm dR/dt \quad (24),$$

avec,  $P_i$  = précipitation incidente ;  $E$  = évaporation du sol ;  $T$  = transpiration ;  $I_n$  = interception nette ;  $D$  = drainage profond (interne) ;  $F$  = drainage latéral plus superficiel ;  $R$  = ruissellement ;  $dR/dt$  = variation du stock d'eau du sol pendant l'unité de temps.

Puisque ce bilan n'aura de sens que s'il est défini dans une zone géographique donnée avec ses conditions propres, il sera question d'exprimer ce dernier en tenant compte de notre zone d'étude. Sous ce rapport, on peut constater en intégrant des facteurs comme la topographie, la pluviométrie et les températures, que :

\*  $D$  et  $F$  sont négligeables si l'on s'en remet aux caractéristiques hydrodynamiques de la parcelle expérimentale et de la quantité d'eau pouvant être perdue par écoulement souterrain ;

\*  $R$  est négligeable quand on sait que la topographie y est relativement uniforme (altitude faible ou nulle).

D'ores et déjà, on pourra donc exprimer le bilan qui s'impose de la manière suivante

$$P_i = E + T + I_n + dR/dt \quad (25).$$

Cependant, il faut préciser [NIZINSKI et SAUGIER, 1989] qu'au cours du dessèchement, l'évaporation du sol peut être négligée ; d'où l'équation :

$$P_i = T + I_n + dR/dt \quad (26).$$

Par contre, lorsque  $E$  n'est pas négligeable, on convient avec SALL, 1988, que l'équation simplifiée du bilan hydrique au sol devient :

$$P_i = (E + T) \pm dR/dt \quad (27) ;$$

$P_i$  et  $I_n$  en mm/j ; et  $I_n$  relativement faible.

Partant de l'équation classique, on peut exprimer l'E.T.R. selon la formule :

$$E.T.R. = E + T + I_n \quad (28) ;$$

E.T.R. en mm/j,  
mais aussi,

$$I_n = P_i - (P_s + E_c) \quad (29).$$

avec,  $E_c$  = écoulement le long des troncs ;  $P_s$  = pluviométrie au-dessus du peuplement.



N'empêche qu'il faut préciser que l'interception nette peut être importante pour certains couverts [SALL, 1988].

**\* L'évapotranspiration potentielle.** Cette notion est introduite par THORNTHWAITE en 1948 *in* TARDY, 1986. Elle représente la quantité d'eau qu'une région peut perdre dans les mêmes conditions que celles de l'E.T.R. et ceci, quand cette eau est abondante dans le sol. Autrement dit, l'énergie est le seul facteur limitant pendant que l'alimentation en eau est illimitée [LACOSTE et SALANON, 1991].

L'E.T.P. dépend des facteurs du milieu mais aussi, à l'albédo près, du coefficient de forme et de dimension de l'organe. Il existe comme pour l'E.T.R., un certain nombre de méthodes permettant de calculer l'E.T.P. et les plus indiquées seraient les 2 suivantes.

Première méthode. Le calcul par l'équation de PENMAN, 1948, selon laquelle,

$$E.T.P. = (DR_n + q_{cp} d.e./r_a) / L (D + C), \quad (30), \quad E.T.P. \text{ en mm/J},$$

sachant que  $D$  est une dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur d'eau saturante de l'air à la température de cet air ;  $R_n$  est le rayonnement net en  $W.m^{-2}$  pour

$$R_n = R_g(1 + g) + R_a - R_t, \quad (31),$$

avec,  $R_g$  = rayonnement global ;  $R_a$  = rayonnement atmosphérique ;  $R_t$  = rayonnement terrestre ;  $q_{cp}$  = capacité calorifique de l'air à pression constante en  $J/m^3^{\circ}C$  ;  $d.e.$  = déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau en mb ;  $C$  = constante psychrométrique en  $mb/^{\circ}C$  ;  $L$  = chaleur latente de vaporisation en  $J/kg$  ( $2.46.10^6$ ) ;  $r_a$  = résistance aérodynamique ;  $g$  = albédo = réflectivité de la surface.

$R_g$  s'obtient aussi par :

$$R_g = (0,18 + 0,55(n/N)) / R_o, \quad (32),$$

$R_g$  en  $W.m^{-2}$  avec,  $n$  = durée d'insolation en heures ;  $N$  = durée astronomique du jour en heures ;  $R_o$  = rayonnement global au sommet de l'atmosphère et dépend de la latitude du lieu, de la déclinaison solaire (angle du soleil avec le plan de l'équateur) et de la constante solaire ( $I_o = 1\,353\, W.m^{-2}$ ).

Puisque le rayonnement net reçu par un couvert se transforme généralement en chaleur latente de vaporisation, en chaleur sensible (réchauffement des feuilles et conduction dans le sol puis convection vers l'atmosphère) et en énergie chimique utilisée pour la réaction photosynthétique de fixation du  $CO_2$ , on peut l'exprimer ainsi :

$$R_n = Q_s + Q_a + LE + A \quad (33),$$

où,  $Q_s$  = flux de chaleur sensible par conduction (sous l'effet du gradient de température  $dt/dz$ , la quantité de chaleur se déplace en direction des températures plus basses par conduction moléculaire) ;  $Q_a$  = flux de chaleur sensible par convection (le déplacement des molécules dans un fluide se produit par différence de température et sous l'action des vents et des courants) ;  $LE$  = flux de chaleur latente de vaporisation (énergie utilisée par évaporation ou libérée par condensation de l'eau) ;  $A$  = photosynthèse.

Deuxième méthode. Le calcul à l'aide du bac d'évaporation de type ORSTOM dû à CORNET en 1977b.

Selon ce dispositif, l'évaporation dans des conditions hydriques optimales avec l'énergie comme unique facteur limitant pour un couvert végétal, simule celle d'un vase contenant de l'eau et à l'air libre.

Faute de pouvoir effectuer des mesures continues en milieu naturel, POUPON en 1980, propose la formule suivante :

$$E.T.P. = \alpha \times E_{bac} \quad (34),$$

avec,  $E_{bac}$  = évaporation du bac ; quant à  $\alpha$ , c'est une constante déterminée par RIOU en 1975, et qui correspond pour le climat sahélien, à un certain nombre de valeurs selon les saisons :

- \* en saison fraîche :  $\alpha = 0,67$  ;
- \* en saison des pluies :  $\alpha = 0,77$  ;
- \* en saison chaude:  $\alpha = 0,70$  à  $0,75$ .

L'E.T.R. et l'E.T.P. qui constituent des pertes d'eau en milieu naturel, représentent des paramètres de toute première importance. Ceci parce qu'on constate que l'étude des relations entre le bilan d'eau de la plante et le flux transpiratoire dans un milieu très contrasté, représente une approche prometteuse pour la compréhension de l'adaptabilité de cette plante à ce milieu.

#### 1.1.3.1.2.4. Potentiel de base et conditions de l'offre-demande.

Ils ont été particulièrement étudiés [KATERJI et HALLAIRE, 1984] et le potentiel de base foliaire apparaît comme l'équivalent du potentiel du sol à plus ou moins un bar près :

$$\Psi_b = \Psi_s \pm 1 \text{ bar} \quad (35).$$

Ces auteurs montrent d'ailleurs que c'est plutôt le flux liquide maximal du sol aux racines ( $q_{\max}$ ) qui est le plus important et limite le plus l'E.T.R. mais aussi, que la résistance à ce flux de même que le potentiel de base en plein champ, contrôlent le principe de l'offre et de la demande évaporative. De là, ( $q_{\max}$ ) s'exprime comme suit :

$$q_{\max} = \alpha (W - W_f), \quad (36),$$

avec,  $W$  = humidité du sol ;  $W_f$  = humidité au point de flétrissement permanent.

Il faut rappeler d'ailleurs que, l'équilibre offre-demande connaît une perturbation d'autant plus faible que l'E.T.P. l'est aussi et que  $D$  (diffusivité de l'eau dans le sol) et  $dr$  (densité racinaire) sont plus grands.

Partant de là, il convient ainsi de situer l'eau dans les différentes parties de ce système mais aussi d'en étudier la disponibilité.

#### 1.1.3.2. L'eau atmosphérique.

La basse atmosphère est formée par une couche épaisse d'air entourant le globe terrestre et englobée par d'autres couches gazeuses comme la troposphère et la stratosphère [LACOSTE et SALANON, 1991].

Il est généralement démontré, que l'air atmosphérique, si l'on néglige les aérosols autres que l'eau, est un mélange de plusieurs gaz ; mélange dans lequel, on pourra distinguer deux parties :

- une partie relativement constante, constituée par l'air sec qui renferme de l'azote (78%), de l'oxygène (21%), du gaz carbonique (0.03%) et un certain nombre d'autres gaz dits rares ;

- une partie variable, constituée par la vapeur d'eau étroitement dépendante des précipitations, de l'évaporation et de l'évapotranspiration au sol.

C'est cette dernière partie qui fera l'objet de ce paragraphe.

Le microclimat définit chez les êtres vivants, l'ensemble des conditions climatiques plus ou moins confinées, propres à une station et résultant d'une modification plus ou moins prononcée du climat local engendrée par différents facteurs écologiques [LACOSTE et SALANON, 1991].

L'eau atmosphérique, dans ces conditions, représente un des éléments du microclimat dont on peut citer d'ailleurs les principaux. Il s'agit essentiellement :

- \* du rayonnement global qui naturellement, détermine la température et l'éclairement et

- \* du vent.

Au cours de cette remontée, la vapeur d'eau se condense dès qu'elle est suffisamment refroidie. Cette condensation peut se faire :

- soit par refroidissement direct qui s'observe lorsque l'air humide passe d'une région chaude à une région plus froide ; ce qui arrive aux courants dirigés de l'équateur vers les pôles ;

- soit par détente (diminution de pression) due à un mouvement d'air ascendant qui entraîne la vapeur d'eau, cas de la condensation qui engendre les pluies équatoriales mais aussi la formation de nuages contre les reliefs de haute altitude ;

- soit par mélange de deux masses d'air de températures différentes.

D'autre part, la condensation de l'eau atmosphérique comporte trois modes essentiels et on peut citer :

- \* les précipitations qui désignent communément, dans notre étude, la pluie due au front intertropical (F.I.T.), le heug, et la grêle ;

- \* la rosée proprement dite, la brume et le brouillard, nuages, qui, ensemble, déterminent la rosée au sens large ;

- \* les condensations invisibles [MASSON, 1948].

On parle ainsi de dissolution complète de la vapeur d'eau dans l'air à propos des condensations invisibles et, de dissolution incomplète s'agissant des précipitations et de la rosée au sens large.

En effet notre étude porte sur l'eau atmosphérique au sens de la rosée avec toutes ses composantes quand on sait que :

- d'une part, la pluviométrie est très variable mais aussi que la grêle est très rare dans notre zone d'investigation ; et que,

- d'autre part, la condensation invisible est négligeable si l'on s'en réfère à la rigueur thermique dans cette zone, due à un ensoleillement des plus importants aussi bien en durée qu'en intensité.

Néanmoins, nous tenterons d'élucider la dynamique de ces précipitations avant d'en arriver à la rosée paramètre-cible.

- **Cas des précipitations.** On peut distinguer les 4 paramètres suivants.

(i) **Les pluies.** Elles sont soumises aux mouvements du front intertropical (F.I.T.) qui sépare deux masses d'air :

- + l'air tropical continental de secteur-Est, et appelé harmattan ;

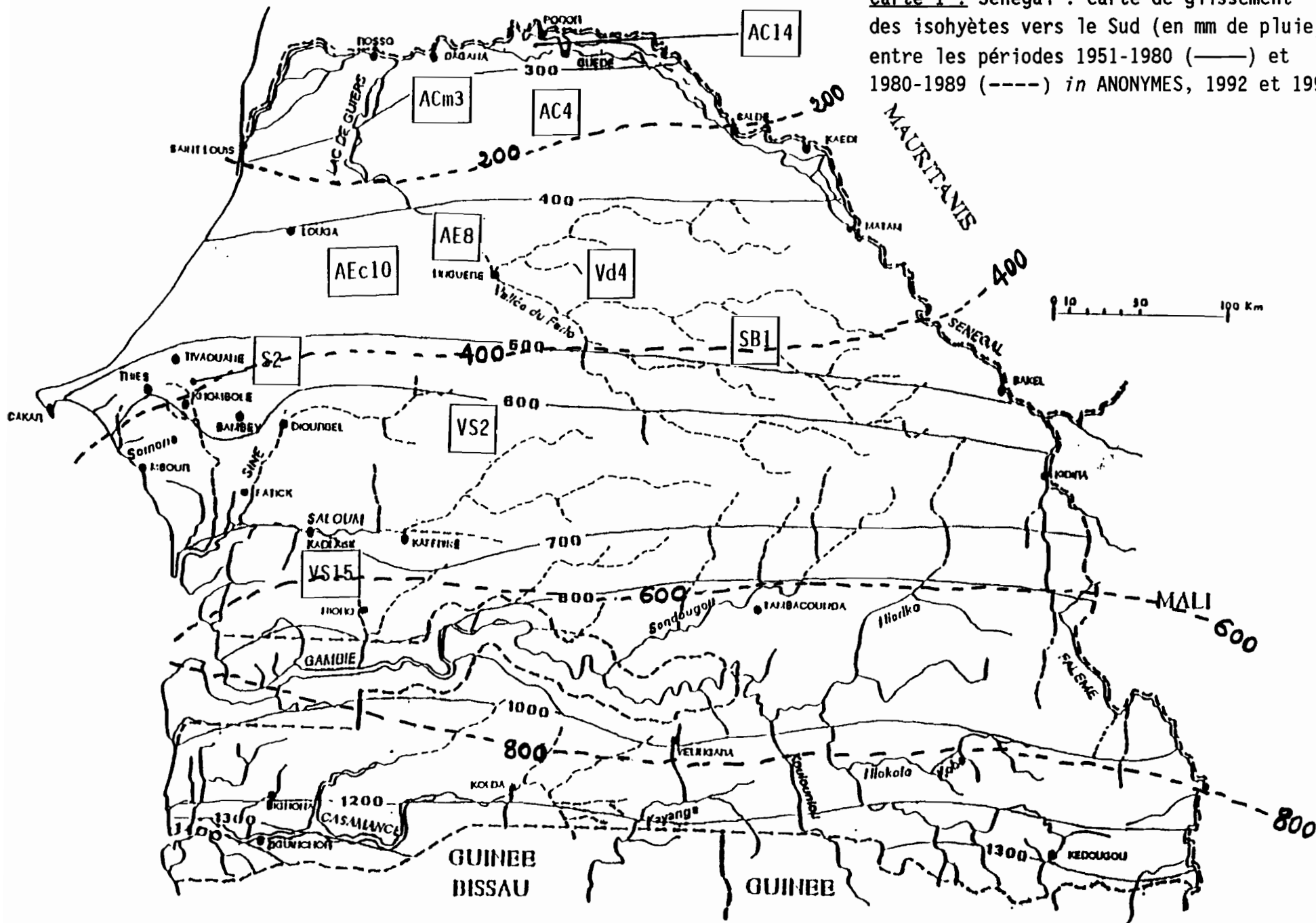
- + l'air tropical maritime originaire de l'anticyclone de Saint-Hélène et communément appelé mousson de secteur sud-ouest.

D'ailleurs, en janvier, le F.I.T. se trouve au sud du pays et plus précisément à la hauteur de la Côte d'Ivoire ; puis, se déplace progressivement vers le Nord avec le mouvement apparent du soleil [POUPON, 1980].

Pour visualiser cette mobilité des isohyètes, nous vous renvoyons à la carte n°1 élaborée à partir de ANONYME, 1992 et 1993.

(ii) **Le heug.** Il est aussi appelé "pluie des mangues" ou "pluie parasite" et apparaît entre novembre et février pendant la descente du F.I.T. Ce type de pluie est dû essentiellement aux perturbations atmosphériques des latitudes moyennes induites par des invasions de masses d'air polaire profondes et/ou des masses d'air froides d'Amérique du Sud.

Map of Senegal showing isohyets (solid lines for 1951-1980, dashed lines for 1980-1989) and climate stations (boxed labels). The map includes major rivers (Sénégal, Niger, Casamance), lakes (Lac de Guiers), and neighboring countries (Mauritanie, Mali, Guinée, Guinée-Bissau). A scale bar indicates 100 km.



(iii) La grêle. Lorsque la vapeur d'eau atmosphérique se condense en haute altitude à une température inférieure à zéro degré, elle devient solide et se présente sous forme de cristaux de glace [GRAND MEMENTO LAROUSSE, 1937].

- Cas de la rosée au sens large. MASSON, 1948, regroupe sous l'appellation de rosée les variables de l'eau atmosphérique suivantes.

(i) Les nuages. L'air échauffé au contact du sol, s'élève avec la vapeur d'eau des plantes récupérée par transpiration, celle du sol et celle des surfaces de masses d'eau par évaporation [TARDY, 1986].

En altitude, les couches d'air sont refroidies et puisque l'air ascendant est soumis au même phénomène de refroidissement, il se condense et occasionne la formation de gouttelettes. De la sorte, il se forme dans un premier temps la brume, puis les nuages et ce refroidissement atteignant la limite appelée point de rosée, on assiste à la manifestation de la pluie.

De ce point de vue, on conçoit bien, que la vapeur d'eau soit tributaire des conditions aérologiques, du reste, très importantes dans notre région d'étude. Ceci, parce que le Sénégal est un pays relativement plat où les reliefs dépassant 100 m n'existent qu'au Sud-Est et à l'extrême Ouest. Ces reliefs correspondent respectivement à l'apparition de massifs anciens faisant office de limite orientale du territoire et, aux éruptions volcaniques de la presqu'île du Cap-Vert [ATLAS NATIONAL DU SENEGAL, 1977].

(ii) Le brouillard et la brume. Le brouillard est un nuage qui se forme près du sol, par refroidissement des couches inférieures de l'air.

La brume quant à elle, est un brouillard peu épais mais souvent étendu dans le sens horizontal et, on la rencontre surtout en mer et dans l'air [GRAND MEMENTO LAROUSSE, 1937].

(iii) La rosée proprement dite. Elle se forme sur les plantes et objets déposés à une faible hauteur de la surface du sol par un phénomène de condensation. Ces différents corps étant soumis à l'échauffement pendant la journée, puis, les rayons solaires diminuant d'intensité et ensuite disparaissant la nuit, on assiste au renvoi vers l'atmosphère de la chaleur accumulée au cours de cette même journée [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990].

Par suite de l'abaissement de la température, la vapeur d'eau contenue dans l'air se condense et forme la brume dans l'air et la rosée sur les plantes et le sol.

L'étude de l'eau atmosphérique est d'une importance notoire, et plus particulièrement dans les régions tropicales sèches auxquelles, appartient notre région d'étude et où il ne pleut que pendant 2 à 4 mois dans l'année [MASSON, 1948].

Sous forme de vapeur d'eau, de brouillard, de rosée et à une moindre mesure, de brume, l'eau atmosphérique représente une fraction non négligeable de l'alimentation du système sol-plante-atmosphère. Ceci en même temps que les précipitations incidentes, le ruissellement à la surface et dans le sol, la nappe phréatique et l'absorption d'eau par la cuticule des feuilles [NIZINSKI et MORAND, 1991].

C'est dans ce cadre que l'interception nette définie plus haut, contribue à réduire le flux transpiratoire même si c'est pour un temps bref. Cette réduction est due à l'évaporation directe de l'eau retenue par le feuillage d'abord, avant que l'eau interne du végétal ne soit perdue.

Il existe par ailleurs deux modes d'utilisation de l'eau atmosphérique par les plantes [MASSON, 1948] :

- \* soit par pénétration directe dans les tissus par l'intermédiaire du sol et des racines;

- \* soit par les organes aériens (feuilles).

Dans ce dernier cas, MASSON en 1948, montre que le contact feuille-eau, augmente momentanément le poids de cette feuille et que cette eau pénètre donc directement dans les tissus par l'intermédiaire des feuilles et qu'en plus, la rosée agit de manière similaire.

Quoique le front d'infiltration de l'eau atmosphérique soit faible, d'un centimètre en moyenne [MASSON, 1948], on peut souligner quand même l'importance de cette eau pour la végétation des climats secs et arides.

#### \* Disponibilité de l'eau atmosphérique.

Le potentiel hydrique de la phase vapeur dépend de l'humidité relative (HR) exprimée en pourcentage et définie par le rapport :

$$HR \% = e_a / e_{sat} \times 100 \quad (37),$$

avec,  $e_a$  = pression de vapeur à la température  $T_a$ ,  $e_{sat}$  = pression de vapeur saturante à la même température considérée [BERGER, 1973 ; LOUGUET et LAFFRAY, 1988]. Il peut ainsi s'exprimer comme suit :

$$\Psi = RT_a / \sqrt{V} \ln e_a / e_{sat} = 1.061 T_a \log HR\% \quad (38)$$

Lorsqu'il est à son maximum c'est à dire quand  $e_a = e_{sat}$  avec  $\ln e_a / e_{sat} = 0$ , il augmente notablement l'alimentation en eau des végétaux soit sous forme de pluies, de rosée, de brume ou de brouillard. Par contre, il est d'autant plus bas, que le déficit hydrique est important ; ce qui par là même est préjudiciable aux végétaux. Ce manquement est révélé par une réduction de l'économie en eau à cause d'une évaporation intense chez les espèces à plus grande surface foliaire.

Toutefois, c'est le lieu de rappeler que la présence de vapeur d'eau dans l'air et notamment en quantité, relève de l'effet d'un certain nombre

de facteurs dont les principaux sont les vents, la température et l'humidité relative.

\* **Les vents.** Ce sont des déplacements de masses d'air provoqués par des différences de températures entre lieux plus ou moins éloignés [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990]. Ils ont une action mécanique reflétée par les individus végétaux mais aussi une action physiologique par l'influence exercée sur l'état hygrométrique de l'atmosphère.

Précisons d'ailleurs, qu'ils dessèchent l'air de façon d'autant plus intense qu'ils sont limpides (peu de pertes de chaleur par rayonnement, absorption ou diffusion), éclairés (action sur l'ouverture stomatique), véloce (accélèrent l'évapotranspiration par renouvellement rapide et régulier de la pellicule d'air au contact du feuillage), échauffés (vaporisation de l'eau) et de faible hygrométrie (favorise la vivacité thermique du milieu) [NONGONIERMA, 1992 cours D.E.A. inédit].

\* **La température.** Le réchauffement d'un milieu est une résultante surtout, de l'action des rayons solaires (la géothermie ne fournissant que 1/10 000e des calories de la basse atmosphère). Il dépend de la quantité d'énergie qui y est absorbée. Notons également que cette quantité absorbée sera d'autant plus faible, que l'albédo est important. Cet albédo caractérise la réflectance de la surface du sol, et détermine par conséquent la fraction du rayonnement solaire qui est réfléchi. Il est représenté par un coefficient compris entre 0 et 1.

Cette température diminue suivant un gradient thermique vertical au fur et à mesure qu'on s'élève en altitude. On note ainsi une baisse de 6.5°C par kilomètre [ENCYCLOPAEDIA UNIVERSALIS, 1983].

Vents et températures, se combinent pour déterminer l'évapotranspiration responsable de la diffusion de la vapeur d'eau biologique dans l'atmosphère, diffusion qui s'effectue selon la loi de FICK qui, à pression et température constantes [LEMEE, cours inédit ORSAY] s'exprime ainsi :

$$Q_v = - D_w \times \Delta e / \Delta l \quad (39),$$

avec,  $Q_v$  = densité du flux de vapeur d'eau en  $\text{g.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$  ;  $\Delta e$  = différence de concentration de vapeur d'eau dans l'air en  $\text{g.cm}^{-3}$  aux extrémités du trajet parcouru  $\Delta l$  ;  $D_w$  = coefficient de diffusion turbulente de la vapeur d'eau dans l'air et dépend des mouvements de ce dernier.

Le signe (-) symbolise le fait que le flux est orienté selon un gradient de pression de vapeur négatif.

Cette diffusion est dans une large mesure, fonction du rayonnement net (voir 1.1.3.1.2.3.).

\* **L'humidité relative (HR).** L'air étant un mélange gazeux, d'après la loi de DALTON, chacun de ces gaz exercera une pression partielle propre. C'est ainsi qu'on définit par HR la pression partielle de la vapeur



d'eau dans l'atmosphère à une température donnée et par rapport à la saturation.

HR s'exprime selon la formule :

$$HR \% = e/e_0 \times 100 \quad (40),$$

avec,  $e$  = pression actuelle,  $e_0$  = pression à la saturation.

Rappelons ici que la température au point de rosée sera celle à laquelle, la pression actuelle deviendrait saturante. D'autre part, le potentiel de l'air dépend de l'humidité relative [LEMEE, cours inédit ORSAY] et, à titre indicatif, on peut souligner les relations suivantes :

- \* 20 atms pour 98.6% d'HR à 17°,
- \* 1 500 atms pour 32% d'HR à 17°.

Une des variables de cette humidité, notamment le déficit de pression de vapeur, contrôle le mieux la proportion d'eau atmosphérique car, il détermine l'état des besoins en eau de l'atmosphère.

Il s'exprime [PELTIER et al., 1990] en KPa selon la formule:

$$D.P.V. = V.P.D. = (1-HR/100) \times P_{sat} \quad (41),$$

avec, D.P.V. = déficit de pression de vapeur = V.P.D. = *vapour pressure deficit* ;  $P_{sat}$  = pression de vapeur d'eau saturante à la température de l'air en KPa.

### 1.1.3.3. L'eau du sol.

#### 1.1.3.3.1. Localisation de l'eau du sol.

En considérant la vie et la survie, la nutrition, le développement, la croissance et la reproduction des végétaux, le sol apparaît comme un support d'un intérêt tout particulier. Ainsi, l'importance du sol pour les plantes tient aux raisons suivantes [KRAMER, 1969] :

- il constitue un lieu de stockage de l'eau et de développement des racines ;
- il constitue un réservoir d'éléments minéraux et permet l'ancrage des plantes ;
- il renferme une microflore et une microfaune dont les effets sur les propriétés physiques et chimiques mais aussi sur la croissance des racines, n'est plus à démontrer.

Ce support est de nature complexe, et renferme dans des proportions différentes et variées, quelques composantes principales :

- \* les particules de roches, la flore et la faune endogées qui constituent la matrice solide ;
- \* l'air qui occupe les macropores ( $\phi > 50 \mu m$ ) [CALLOT et al., 1982] de la matrice solide ;
- \* la solution du sol dans les petits pores ( $2 < \phi < 10 \mu m$ ) et ceux de diamètre moyen ( $10 < \phi < 50 \mu m$  in DUCHAUFOR, 1991).

C'est d'ailleurs de cette solution qui, en dehors de l'eau liquide renferme d'autres éléments essentiellement minéraux, dissous ou en suspension, qu'il sera question dans cette partie du travail.

Dans le sol, c'est la réserve utile, autrement dit, l'humidité comprise entre  $H_{c.c.}$  et  $H_{p.f.p.}$ , qui sera surtout importante pour les végétaux. Cette réserve est étroitement liée d'une part, aux propriétés du sol et notamment à sa texture et à sa structure puisque, selon GARNIER, 1985, l' $H_{c.c.}$  est fonction de la nature du sol ; et d'autre part, liée à la plante avec  $H_{p.f.p.}$  qui dépend en partie de celle-ci.

C'est ainsi qu'on peut distinguer avec ANNEROSE en 1990, des teneurs en eau du sol exprimées en mm et variables selon la nature de ce sol comme le reflète le tableau n°1 suivant (pour trois types de sol du Sénégal) :

- sols *Deck* = sols hydromorphes à engorgement temporaire de profondeur,  $\pm$  argileux, plus durs que les sols *Dior*.

- sols *Dior* = appellation *wolof* = sols ferrugineux tropicaux sableux peu lessivés où se développent certains sols brun-rouge subarides.

- sols *Dior-Deck* = sols de transition entre les sols *Dior* meubles du plateau et les sols *Deck* plus durs et plus argileux des bas-fonds.

- sols *Diéri* = appellation *peul* des sols ferrugineux tropicaux sableux peu lessivés qu'on rencontre autour du delta du fleuve Sénégal.

Une autre caractéristique importante du sol se trouve être la porosité qui est le pourcentage de sol non occupé par la phase solide, c'est à dire le volume disponible pour l'eau, dans les micropores et les pores moyens, et/ou l'air, dans les macropores, [SALL, 1988].

Il apparaît donc que la texture et la structure du sol, laissent obligatoirement un certain nombre de vides qui constituent la porosité.

Tableau 1 : Teneur en eau (mm) de différents types de sols du Sénégal (in ANNEROSE, 1990).

Profondeur de sol(cm)	Type de sol		
	Diéri	Dior	Dior-Deck
10	4,0	9,5	12,0
20	4,0	9,5	12,0
30	4,0	11,8	12,0

La porosité totale ( $P_t$ ) définit ainsi le pourcentage de vides par rapport au volume apparent du sol (1), qui est la somme du volume de solides et du volume de vides.

En outre, on peut utiliser l'indice des vides ( $e$ ), pour caractériser la porosité; cet indice définissant le rapport du volume de vides au volume de solides contenu dans le même volume apparent, d'où

$$e = V_v/V_s \quad (42),$$

avec,  $V_s$ , volume de solides.

Néanmoins, il existe une relation simple entre  $P_t$  et  $e$ , puisque :

$$V_a = V_v + V_s \quad (43).$$

On obtient alors :

$$P_t.p.100 = (e/1+e) \times 100 \quad (44).$$

De plus, il existe une relation qui lie la porosité totale du sol à sa masse volumique apparente  $D_a$  (rapport de la masse de sol sec à son volume apparent  $D_a = M/V_a$ ) et à sa masse volumique réelle  $D_r$  rapport de la masse de sol sec au volume de la phase solide  $D_r = M/V_s$ ).

De là, il ressort qu'il faudrait exprimer la porosité totale en fonction de  $D_a$  et  $D_r$ ; et obtient:

$$P_t.p.100 = (1-D_a/D_r) \times 100 \quad (45).$$

D'ores et déjà, la porosité du sol augmentera quand sa masse volumique apparente (densité apparente) diminuera.

#### 1.1.3.3.2. Disponibilité de l'eau du sol.

Cette disponibilité de l'eau du sol est perçue comme dépendante de facteurs liés au sol, à la plante et à l'atmosphère [GARNIER, 1985].

Le flux d'eau du sol qui arrive au niveau des racines, est un aspect de la disponibilité, qui dépend de la conductivité hydraulique du sol [GARNIER, 1985] et cette conductivité a tendance à diminuer en période de dessèchement [HALLAIRE, 1964]. Cependant, loin de négliger les facteurs intrinsèques à la plante (capacité de la plante de soustraire l'eau du sol aux forces qui la retiennent) ou de l'atmosphère (demande évaporative), il apparaît que, c'est plutôt à la porosité du sol qu'est soumise cette disponibilité ; exception faite des sols salés ou secs où les forces osmotiques sont loin d'être négligeables [BENALI, 1991].

De ce qui précède, il ressort donc, que la quantité d'eau disponible au niveau des racines des plantes dépend à la fois des conditions météorologiques c'est à dire de la balance entre précipitations et évaporation [ALVIM et KOZLOWSKI, 1977] et des facteurs du sol c'est à dire

des relations entre teneur en eau, potentiel hydrique et conductivité hydraulique [HILLEL, 1974 *in* GARNIER, 1985 ; ALVIM et KOZLOWSKI, 1977].

Comme suggéré plus haut, l'absorption dépendra de la capacité de la plante à soustraire cette eau retenue par diverses forces dont les principales sont : les forces osmotiques, matricielles et capillaires [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990], de gravitation [BENALI, 1991]. Ces forces déterminent le potentiel hydrique total comme étant la somme algébrique des potentiels osmotique, de gravité et matriciel [RICHTER, 1976 ; LOUGUET et LAFFRAY, 1988]. En outre, deux notions importantes apparaissent à partir de ce moment :

- \* celle d'humidité volumique qui caractérise la quantité d'eau contenue dans le sol ;

- \* celle de potentiel hydrique qui incarne l'état énergétique de cette eau dans le sol.

C'est le lieu d'ailleurs de préciser, qu'à l'instar des raisons évoquées en faveur du potentiel hydrique d'un système (1.1.3.1.1.3), cette dernière s'avère donc plus intéressante pour matérialiser l'état hydrique du sol, bien que l'humidité volumique soit plus facile à déterminer.

Au niveau du sol, ce potentiel renferme un certain nombre de composantes d'importance variable suivant les conditions d'alimentation en eau du sol. Il s'agit du potentiel osmotique ( $\pi$ ), du potentiel de gravitation ( $Z$ ), du potentiel matriciel ( $\tau$ ) [CLARK, 1990 ; BENALI, 1991], du potentiel hydrostatique ( $P$ ) [LEMEE, cours inédit ORSAY], avec :

$$\Psi = \pi + \tau + P + Z \quad (46).$$

La disponibilité de l'eau du sol, sera fonction de l'humidité volumique de ce dernier. Autrement dit, suivant que le sol est saturé ou non, l'eau sera plus ou moins disponible. C'est ainsi qu'on peut distinguer déjà les deux cas de figures suivants.

- **Sol saturé.** On peut remarquer que le potentiel de gravitation est prépondérant et assure en même temps que le potentiel hydrostatique, la circulation de l'eau. Par là même, la conductivité devient très grande quoique tributaire du type de sol :

- \* 1 à 10 cm/h pour les sols sableux,

- \* moins de 0.01 cm/h pour les sols argileux [LEMEE, cours inédit ORSAY].

Quant aux potentiels osmotique et matriciel, ils sont négligeables. On peut donc poser :

$$\Psi = P + Z \quad (47).$$

- **Sol insaturé ou soumis au dessèchement.** Dans ce cas, ce sont les forces de capillarité [LOUGUET et LAFFRAY, 1988] et celles exercées par les macromolécules d'adsorption (colloïdes hydrophiles surtout), qui constituent le principal obstacle à l'absorption de l'eau par

les racines. Ce résultat découle du fait qu'au cours du dessèchement, l'air pénètre dans les pores et les potentiels gravitationnel et hydrostatique deviennent négligeables. Au même moment, le potentiel matriciel gagne de l'importance, de l'ordre de -0.1 à -0.3 atm (important pour les sols argileux et faible pour sols à sable grossier) [LEMEE, cours inédit ORSAY] ; et l'eau de drainage avoisine zéro.

Avant d'examiner le mode d'extraction de cette eau du sol ainsi que son flux, rappelons cependant, qu'il est possible dans la pratique, de mesurer sa teneur par plusieurs techniques [SALL, 1988] :

- \* gravimétrie,
- \* mesure de la radiation (gamma, neutrons, microwave),
- \* réflectométrie.

Dans ce travail, nous avons utilisé la technique de la sonde à neutrons pour l'évaluation de cette teneur en eau (Chapitre 2).

#### 1.1.3.3.3. Extraction de l'eau du sol.

Elle relève de l'aptitude que la plante a pour vaincre les forces de rétention de l'eau du sol. Ce sont donc les racines qui déterminent le pouvoir absorbant de celle-ci dans la zone racinée du sol.

Nous savons que, de la demande évaporative, naît une différence de potentiel entre la surface des racines et le sol, et, différence d'autant plus importante que cette demande l'est ; ceci, de façon à résorber le flux transpiratoire [GARNIER, 1985]. Cette assertion révèle que l'on peut convenir avec HALLAIRE, 1964, et exprimer le potentiel racinaire ou potentiel efficace au fil du temps (à l'échelle de la journée ou de la saison) selon la formule :

$$\Psi_e = \Psi_r = \Psi(H) - KL/\lambda \times dH/dt \quad (48).$$

#### 1.1.3.3.4. Flux d'eau dans le sol.

Le flux et les processus de transport dans l'horizon insaturé du sol, impliquent une interaction parmi les plus complexes entre, les conditions climatiques, les facteurs de la plante et du sol. D'ailleurs, l'une des complications majeures liée au flux et au transport en milieu naturel, est constituée par l'hétérogénéité des sols [JENSEN et REFSGAARD, 1991].

Ces 2 auteurs ont par la suite confirmé ces propos, à l'aide d'une simulation qui a permis d'obtenir une concordance les flux simulés et ceux observés.

En cela, nous pensons qu'il serait judicieux d'adopter l'équation différentielle générale du flux vertical dite équation de RICHARDS, pour décrire le mouvement de l'eau à l'échelle locale (pour des colonnes données de sol).

On peut donc poser :

$$C \delta\Psi/\delta t = \delta/\delta Z (K \delta\Psi/\delta Z) - \delta K/\delta Z - S \quad (49),$$

avec,  $\Psi$  = pression capillaire ; C = capacité de l'eau ; K = conductivité hydraulique ; S = terme caractéristique de l'absorption racinaire ; Z = coordonnée verticale positive ; t = temps.

Du point de vue qualitatif, l'essentiel de l'eau transpirée par les végétaux, provient du sol [GARNIER, 1985]. Ceci nous amène à étudier l'état de l'eau dans la plante en milieu naturel.

#### 1.1.3.4. L'eau dans la plante.

##### 1.1.3.4.1. Localisation de l'eau de la plante.

La plante est constituée d'un certain nombre d'organes, les organes de tissus et les tissus de cellules. Si l'on considère le nombre infiniment grand de cellules qui composent chaque organe, et sachant que, chacune renferme une quantité minimale d'eau indispensable à son bon fonctionnement (eau métabolique), on s'aperçoit bien évidemment que cette plante contient une quantité relativement importante d'eau pouvant intervenir dans le mécanisme de la transpiration en particulier et de la physiologie en général. D'autre part, l'eau absorbée par les plantes a trois rôles principaux [SALL, 1988] :

- \* la plus grande partie sert à assurer la transpiration et représente 99% de l'eau absorbée, mais sert aussi pour le transport des éléments minéraux hydrosolubilisés nécessaires à la plante ;

- \* une faible partie d'environ 0.85% permet de maintenir l'hydratation des cellules ;

- \* une troisième fraction, relativement très faible 0.15% sert à la métabolisation et entre dans la composition de la matière sèche.

Nous étudierons ici les deux fractions qui correspondent à l'eau retenue par la plante. Quant à sa dynamique, elle sera développée en 1.2.3. Cette eau constitue ce qu'il est convenu d'appeler les réservoirs [KATERJI et HALLAIRE, 1984] et est localisée dans les capacités [BERGER, 1969].

Ces capacités constituent les réservoirs parmi lesquels nous citons la racine, la tige, les feuilles et les fruits. Il faut surtout préciser, que ces réservoirs ne peuvent être négligés comme le prétendent BERGER, 1978, HINCKLEY et al., 1978, quand on sait avec AHO et al., 1980, que même si le sol, après avoir été alimenté à la capacité au champ, commence à se dessécher, la transpiration augmente quand même.

D'ailleurs, pour symboliser cette participation des réservoirs internes de la plante, empruntons à CRUIZIAT, 1978, son modèle selon lequel, ces réservoirs sont en parallèle entre eux et en série par rapport

au sol, mais aussi impliqués dans la transpiration. Ceci nous permet d'exprimer le flux transpiratoire comme suit :

$$Tr = A + \sum_{i=1}^{i=n} q_i \quad (50),$$

avec,

$$q_i = \Psi_i - \Psi_x / R_i \quad (51),$$

où,

$$\Psi_i = f(h_i) \quad (52).$$

Ici,  $q_i$  = différents flux provenant des diverses parties de la plante ;  $\Psi_x$  = potentiel dans le circuit principal de la transpiration ;  $R_i$  = résistance entre le réservoir considéré et le circuit principal ;  $\Psi_i$  = potentiel hydrique du réservoir  $i$  ;  $h_i$  = teneur relative en eau ;  $Tr$  = transpiration ;  $A$  = absorption.

Les paramètres descriptifs de l'état hydrique du végétal ont été étudiés plus haut par de nombreux auteurs parmi lesquels PARCEVAUX, 1964, SLATYER, 1967, KRAMER, 1969, BERGER, 1973, KRAMER, 1983, KATERJI et HALLAIRE, 1984, GARNIER, 1985, SALL, 1988, SALL et al., 1991.

Ainsi donc, pour caractériser gains et pertes d'eau chez les végétaux, nous utiliserons essentiellement la teneur en eau d'abord et le potentiel ensuite.

#### 1.1.3.4.2. Teneur en eau de la plante.

La quantité d'eau contenue dans les plantes varie selon l'espèce, selon l'organe [KRAMER, 1969 ; DUPRIEZ et DE LEENER, 1990], selon le cycle végétatif [DUPRIEZ et DE LEENER, 1990], selon la période de l'année [HAMMEL, 1967 *in* HINCKLEY et al., 1978 ; DUPRIEZ et DE LEENER, 1990] et selon l'âge [KOZLOWSKI et CLAUSEN, 1965 ; GARY, 1971 ; HELKVIST, 1973 ; HUZULAK, 1975 *in* HINCKLEY et al., 1978]. Cependant, les réserves permettant à la plante d'éviter la déshydratation en maintenant un état hydrique aussi proche que possible de l'optimum, correspondent [BERGER, 1971] à un certain nombre de caractéristiques anatomiques et physiologiques.

Ainsi, avant d'envisager la teneur en eau de ces réservoirs, essayons d'abord de situer cette eau à l'échelle de la cellule.

##### 1.1.3.4.2.1. L'eau dans la cellule.

Les travaux de WEATHERLEY en 1963 *in* BERGER, 1971, font état d'un isolement relatif du milieu intracellulaire qui stocke l'eau, par rapport au milieu extracellulaire qui à la fois, stocke et conduit l'eau.

D'autre part, on peut distinguer [LEMEE, cours inédit ORSAY] :

\* l'eau des membranes, qui constitue environ 50% du volume de celles-ci, et est retenue par leurs groupements hydroxyles mais

aussi, par les espaces intercellulaires, les pores fins (cuticule) sans perdre de vue, les tensions superficielles qu'elle génère ;

\* l'eau du cytoplasme, qui représente 90% de la masse de ce dernier chez les cellules actives, mais le plus souvent retenue voire absorbée par les molécules hydrophiles ;

\* l'eau des vacuoles, elle y permet la formation d'une solution colloïdale et constitue l'essentiel de celles-ci chez les cellules adultes.

#### 1.1.3.4.2.2. L'eau des fruits.

Dans ce cas, bien que peu de travaux aient été effectués, les variations journalières de la taille des fruits [KOZLOWSKI, 1972 *in* GARNIER, 1985], l'utilisation par la plante de l'eau contenue dans les fruits [CHANEY et KOZLOWSKI, 1971 *in* GARNIER, 1985], le flétrissement rapide chez les individus portant une récolte [CHALMERS et WILSON, 1978 *in* GARNIER, 1985], ont été étudiés. Toutefois, nous pensons que, cette teneur en eau est surtout fonction de l'état de développement du fruit. C'est en cela que HUANG *et al.*, 1992, ont montré que le flux d'eau, décroît après le premier tiers du développement du fruit.

Par ailleurs, les mouvements de l'eau dans le fruit, peut varier avec le taux de transpiration [CHALMERS *et al.*, 1983 *in* GARNIER, 1985 ; BOYER, 1985 *in* HUANG *et al.*, 1992].

#### 1.1.3.4.2.3. L'eau des feuilles

Depuis JARVIS en 1975, on sait que les feuilles renferment entre 80 et 98% d'eau respectivement, pendant la journée et à l'aube. Ainsi, même si cette eau n'est pas importante du point de vue quantitatif, sa signification qualitative et fonctionnelle est tout autre. Ceci relève de son contrôle sur le mouvement des stomates, en maintenant une turgescence dans les cellules de garde ou en y induisant un stress relatif.

#### 1.1.3.4.2.4. L'eau des tiges.

D'après GARNIER, 1985, elles renferment la plus importante teneur en eau dans la plante, eau qui, pour l'essentiel est localisée dans les tissus extérieurs au xylème [JARVIS, 1975], notamment dans le phloème. D'ailleurs, les variations diurnes réversibles qu'accuse le diamètre des tiges sont dues à des flux d'eau [GARNIER, 1985] qui s'effectuent entre le xylème et le phloème. Ceci reflète la participation de l'eau du phloème au flux transpiratoire.

#### 1.1.3.4.2.5. L'eau des racines.

La teneur en eau des racines [JARVIS, 1975], correspondrait à trois heures de transpiration pour les cultures herbacées et à quatorze heures



dans un peuplement de conifères. A l'échelle du jour, les contractions enregistrées au niveau des racines [LANGE, 1975 ; WEATHERLEY, 1982 *in* GARNIER, 1985], sont attribuées aux pertes d'eau subies par les cellules corticales [JARVIS, 1975].

Notons néanmoins que, la teneur en eau sera, dans une large mesure, déterminée par celle du sol dans la rhizosphère puisqu'elle constitue la source principale pour l'absorption.

#### 1.1.3.4.3. Le potentiel de sève de la plante.

Le potentiel hydrique de la plante est généralement mesuré au niveau de ses feuilles et donne l'état de stress instantané de celle-ci [RICHTER et HINCKLEY, 1975] d'une part ; d'autre part, il est le plus étroitement relié aux processus physiologiques et biochimiques qui contrôlent la croissance [KRAMER, 1969]. Toute description complète de l'état hydrique d'une plante, envisagerait [RICHTER, 1976] les points suivants:

- \* la variation spatiale du potentiel hydrique total de la plante ;
- \* l'état du système sol-plante-atmosphère qui serait responsable de ces potentiels ;
- \* la propriété de la plante d'ajuster le potentiel hydrique total.

Ce potentiel hydrique total peut être exprimé, selon le niveau considéré de la plante, par deux types d'équations suivant qu'un flux existe ou non [RICHTER, 1976] :

- S'il y a un flux, l'équation peut s'écrire

$$\Psi_{\text{total}} = \Psi_{\text{sol}} + \Psi_{\text{gravité}} + \Psi_{\text{friction}} \quad (53),$$

avec,  $\Psi_{\text{total}}$  = potentiel hydrique total ;  $\Psi_{\text{sol}}$  = potentiel hydrique du sol ;  $\Psi_{\text{gravité}}$  = potentiel de gravité ;  $\Psi_{\text{friction}}$  = potentiel de friction ; sachant que  $\Psi_{\text{sol}}$  est fonction de l'état de siccité du sol,  $\Psi_{\text{gravité}}$  est fonction de l'altitude du point considéré,  $\Psi_{\text{friction}}$  est fonction des différentes résistances internes aux flux hydriques.

- S'il n'y a pas de flux, on peut écrire

$$\Psi_{\text{total}} = \Psi_{\text{osmotique}} + \Psi_{\text{matriciel}} + \Psi_{\text{turgescence}} \quad (54),$$

avec,  $\Psi_{\text{osmotique}}$  = potentiel osmotique qui est fonction de la concentration des substances dissoutes ;  $\Psi_{\text{turgescence}}$  = potentiel de turgescence ou pression hydrostatique ;  $\Psi_{\text{matriciel}}$  = potentiel matriciel.

Cependant, l'équation la plus adéquate pour exprimer les variations temporelles et spatiales [HINCKLEY et al., 1978] du potentiel à n'importe quel point de l'arbre, peut être ainsi définie

$$\Psi_x = \Psi_{sol} - @gh - \sum_{sol}^x f_i r_i \quad (55),$$

où  $@gh$  = potentiel de gravitation, produit de la densité de l'eau ( $@$ ), de la constante de gravité ( $g$ ) et de la hauteur ( $h$ ) du point considéré par rapport au sol et qui est de l'ordre de  $-0.1 \text{ bar.m}^{-1}$  ;  $\sum_{sol}^x f_i r_i$  = représente la somme des produits des flux partiels ( $f_i$ ) et des résistances partielles ( $r_i$ ) le long du trajet sol-point  $x$  [RICHTER, 1973].

#### 1.1.3.4.4. Disponibilité de l'eau de la plante.

La disponibilité de l'eau pour le végétal, dépend d'abord des caractéristiques du sol comme souligné plus haut, et des propriétés de la plante.

De manière générale, les organes de la plante, sont capables d'alimenter le courant de transpiration en eau par l'intermédiaire des réservoirs, pourvu qu'un gradient règne entre l'organe-cible et les itinéraires de circulation. Peu importe la position de celui-ci par rapport à ceux-là [GARNIER, 1985]. La morphologie racinaire [DY, 1991] est considérée comme ayant une influence sur le comportement hydrique.

#### 1.1.4. Principes de la circulation de l'eau.

Ces principes régissent, le transfert de l'eau qui provient du sol pour parvenir à l'atmosphère à travers la plante. Sur ce trajet, l'eau se présente sous deux formes essentielles: une forme liquide d'abord et gazeuse ensuite.

C'est ainsi que les lois qui vont contrôler ce transfert seront différentes selon qu'on est en phase liquide ou gazeuse; quant aux voies, elles seront étudiées dans le chapitre 2 de ce travail.

##### 1.1.4.1. Lois de circulation en phase liquide.

Notons que la circulation en phase liquide a lieu à la fois, dans le sol et dans le végétal.

##### 1.1.4.1.1. Circulation dans le sol.

Il est généralement admis que, le mouvement de l'eau dans le sol répond aux gradients de potentiels matriciels. C'est en ce sens que COWAN, 1965, a proposé de traiter de cette circulation dans le sol, en utilisant la formule suivante

$$V = -K \text{ grad} \tau \quad (56),$$

avec,  $V$  = vecteur flux d'eau ;  $K$  = conductivité hydraulique du sol et dépendant de l'état hydrique de ce dernier ;  $\tau$  = potentiel capillaire.

Il s'ensuit que :

$$\delta\theta/\delta t = -\text{div } V = \text{div } (K \text{grad} \tau) \quad (57),$$

avec,  $\theta$  = humidité volumique du sol.

Par la suite, CALDWELL en 1976, suggère l'usage de l'expression suivante qui au fait, développe la même idée que COWAN, mais la précise un peu plus

$$\delta w/\delta t = -k \delta\psi/\delta Z \quad (58),$$

avec,  $\delta w/\delta t$  = l'intensité du mouvement ;  $\delta\psi/\delta Z$  = gradient de potentiel ;  $k$  = conductivité capillaire.

Cette conductivité aussi est souvent exprimée par l'équation suivante

$$k = a/|\psi|^n \quad (59),$$

avec,  $n$  variant essentiellement entre 2 et 3 pour les sols à texture fine mais pouvant aller jusqu'à 5 pour les sols à texture grossière ;  $a$  est une constante [LANG et GARDNER, 1970 *in* CALDWELL, 1976].

#### 1.1.4.1.2. Circulation dans la plante.

La loi de base qui semble régir la circulation de l'eau dans la plante est due à DAINITY, 1969 *in* BERGER, 1978, et s'exprime comme ci-après

$$J_w = L_p \Delta\psi \quad (60),$$

avec,  $J_w$  = flux volumique d'eau en  $\text{cm}^3.\text{cm}^2.\text{s}^{-1}$ ,  $\Delta\psi$  = différence de potentiel en bars,  $L_p$  = conductivité hydraulique en  $\text{cm}.\text{s}^{-1}.\text{bar}^{-1}$ .

Pour tenir compte de toutes les composantes du végétal, la loi généralisée suivante est applicable aux échanges entre la cellule et le milieu :

$$J_w = L_p (\Delta P - \Delta\pi_{\text{imp}} - \sigma\Delta\pi_p - \Delta\tau) \quad (61),$$

où,  $P$  = différence de potentiel hydrostatique,  $\pi_{\text{imp}}$  = différence de potentiel osmotique due aux solutés non perméants,  $\pi_p$  = différence de potentiel osmotique due aux solutés perméants,  $\tau$  = différence de potentiel due aux interactions capillaires,  $\sigma$  = coefficient de réflexion de la membrane exprimant le fait que les solutés responsables de  $\pi_p$  n'exercent pas totalement la pression osmotique liée à leur concentration.

#### 1.1.4.1.3. Flux vapeur.

La diffusion de l'eau de la feuille vers l'atmosphère, obéit à la loi de FICK selon laquelle

$$J_j = D_j \times C_j/\Delta x \quad (62),$$

avec,  $J_j$  = flux net en  $\text{moles}.\text{cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$  ;  $D_j$  = coefficient de diffusion en  $\text{cm}^2/\text{s}$  ;  $C_j$  = variation de concentration sur le trajet  $\Delta x$  ( $\text{moles}.\text{cm}^{-3}$ ).

Cette diffusion apparaît comme un processus spontané, entraînant un mouvement d'une substance d'une région à d'autres adjacentes où sa concentration est moindre. Elle se passe à la fois dans les phases liquides et gazeuses associées aux plantes.

## 1.2. Circulation de l'eau dans le système sol- plante-atmosphère (S.S.P.A.).

Bien que la disponibilité en eau soit le facteur essentiel influençant la distribution et la productivité de la végétation terrestre [GHOLZ et al., 1990], les mécanismes par lesquels ces effets sont ressentis, n'ont pas été suffisamment élucidés.

Toutefois, rappelons que le potentiel le plus bas de l'eau, se rencontre dans l'air atmosphérique ; ceci crée, en rapport avec la teneur importante en eau des feuilles (80 à 90%) [GARNIER, 1985], un appel d'eau vers l'atmosphère. Cette diffusion est d'ailleurs facilitée par l'ouverture des stomates.

La plante sera ainsi confrontée à un véritable dilemme de base évoqué par RASCHKE en 1975, dilemme d'après lequel, il aura à choisir entre mourir de faim (fermer ses stomates pour économiser son eau et ne plus photosynthétiser faute de lumière et de  $\text{CO}_2$ ) ou mourir de soif (ouvrir ses stomates et perdre de son eau par transpiration).

Par ailleurs, WORTHINGTON et al., 1984, in GARNIER, 1985, révèlent chez un pêcher de cinq ans, une perte d'eau pouvant aller jusqu'à 135 litres pour une journée ensoleillée.

Partant, il nous semble imminent, d'élucider le processus par lequel l'eau quitte le sol, passe à travers les racines puis la tige, arrive aux feuilles où elle s'évapore vers l'atmosphère. Cette dernière étape, de loin la plus importante, est appelée évapotranspiration et représente le moteur principal de la circulation de l'eau dans le S.S.P.A. car, elle assure 99% [CRUIZIAT, 1978] du trajet à l'état liquide.

### 1.2.1. Modèle de circulation de l'eau dans le S.S.P.A.

Soulignons en effet que tout mouvement de l'eau dans un sens ou dans un autre, est amorcé dès qu'il y a des différences dans son niveau d'énergie potentielle entre deux points quelconques du système considéré; d'où donc, cette dynamique revêt une notion énergétique [SALL, 1988]. De cette façon, la circulation se fera des potentiels élevés ( 0 atm.cm<sup>3</sup> pour l'eau pure) aux potentiels les plus bas ( de l'ordre de -1 500 atm.cm<sup>3</sup> dans l'air).

C'est le lieu également de rappeler, qu'une différence de potentiel de -10 atm.cm<sup>3</sup> suffit pour transporter la sève jusqu'à la cime d'un arbre de 100 m de hauteur.

### 1.2.1.1. Circulation de l'eau dans le S.S.P.A. selon le flux conservatif.

On parle également de modèle simplifié ou de modèle linéaire. Depuis très longtemps, le processus général de transport a été décrit à l'aide d'une équation linéaire simple du genre

$$dQ/dt = -C (dF/dx) \quad (63),$$

avec,  $dQ/dt$  = quantité de matière transportée pendant l'unité de temps et qui peut être de la chaleur, un fluide, des charges électriques ou une masse,  $dF/dx$  = gradient de force  $dF$  qui induit le mouvement sur une distance  $dx$ ,  $C$  = conductivité du système.

Dans ce cadre, de nombreux exemples sont connus et on peut évoquer la loi de FICK pour le transport de masse, la loi de FOURIER pour le transport de chaleur, la loi de POISEUILLE pour le transport des fluides de même que celle de DARCY, et la loi d'OHM pour le transport des charges électriques. Sous ce rapport, après GRADMANN, 1928, VAN DEN HONERT, 1948, propose de traiter de la circulation dans le S.S.P.A., en la considérant comme un processus en chaîne, simulant un circuit électrique comprenant diverses résistances en série, et conçoit donc pour chaque portion du circuit, l'analogie avec la loi d'OHM (Figure 5). Ceci notamment pour l'entrée de l'eau dans la plante à travers les racines et pour la sortie par évaporation au niveau des feuilles.

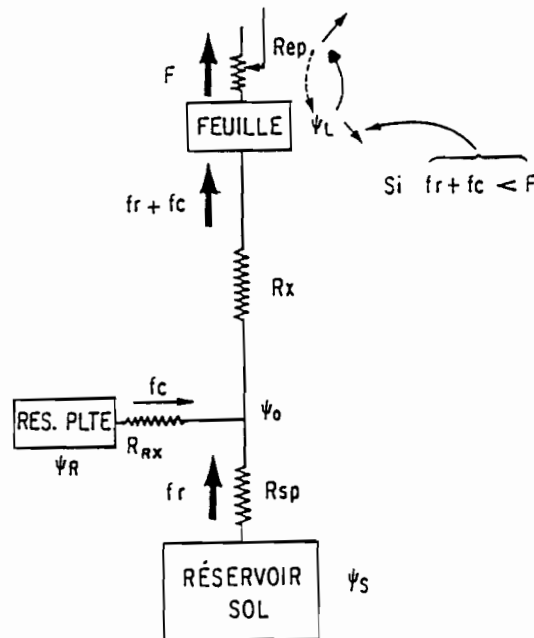


Figure 5 : Représentation schématique de la circulation de l'eau dans la plante selon la loi d'OHM.  
 $\psi_S$  = potentiel du sol ;  $\psi_L$  = potentiel foliaire ;  $\psi_R$  = potentiel du réservoir de la plante ;  $f_r$  = flux absorbé ;  $f_c$  = contribution du réservoir ;  $F$  = flux de transpiration ;  $R_{sp}$ ,  $R_{px}$ ,  $R_x$ , et  $R_{ep}$  = respectivement résistances sol-plante, réservoir du xylème, xylème, et épidermique. (in GARNIER, 1985).

La formulation classique de cette analogie se présente comme suit

$$dm/dt = \Psi_s - \Psi_r / R_{s-r} = \Psi_r - \Psi_f / R_{r-f} = \Psi_f - \Psi_a / R_{f-a} \quad (64),$$

avec,  $dm/dt$  = quantité d'eau traversant la plante par unité de temps,  $\Psi_s$ ,  $\Psi_r$ ,  $\Psi_f$  et  $\Psi_a$  = respectivement potentiel hydrique du sol, de la racine, des feuilles et de l'atmosphère,  $R_{s-r}$ ,  $R_{r-f}$ ,  $R_{f-a}$  = respectivement résistance du sol aux racines, des racines aux feuilles et des feuilles à l'atmosphère.

Cependant, afin d'éviter toute erreur d'application de ce concept, un certain nombre de précisions sont nécessaires :

- l'aptitude des différentes parties de la plante d'intervenir comme source et/ou réservoir d'eau, n'est pas envisagée dans cette expression ;

- l'idée de flux constant y est considéré ;

- les résistances en phases liquide et gazeuse des stomates sont différentes et les changements de phase au niveau de la feuille, compliquent la résistance entre feuille et atmosphère ;

- la dernière précision et probablement la plus importante est que, l'analogie avec la loi d'OHM suppose seulement que le flux d'eau à travers toutes les racines, tous les vaisseaux du xylème, toutes les ramifications (branches) et toutes les feuilles, soit le même ; ce qui n'implique pas que les flux à travers les sections indéfinies du circuit principal dites discrètes, sont numériquement égaux [RICHTER, 1973].

Pour ces raisons, FISCUS et KRAMER en 1975, suggèrent que ce concept soit remplacé par un autre plus approprié. Cependant, malgré ces réserves, l'analogie avec la loi d'OHM demeure, à l'état actuel des connaissances, un outil très utile à la recherche et à l'enseignement.

La circulation selon le flux conservatif suppose que  $A = Tr$  ( $A$  = absorption ;  $Tr$  = transpiration), donc que le régime soit permanent. C'est ainsi qu'avec NIZINSKI et MORAND, 1991, on peut rappeler que le flux d'eau liquide est proportionnel au gradient de potentiel hydrique du sol et des feuilles, mais inversement proportionnel à la résistance qu'il rencontre sur son parcours soit :

$$A = Tr = \frac{Pot_{sol} - Pot_{feuille}}{R_{sp}} \quad (65),$$

avec,  $A$  = absorption racinaire en  $mm.j^{-1}$  ;  $Tr$  = transpiration en  $mm.j^{-1}$  ;  $Pot_{sol}$  = potentiel hydrique du sol en bars ou en mégapascals (MPa) ;  $Pot_{feuille}$  = potentiel hydrique de la feuille en bars ou en MPa ;  $R_{sp}$  = résistance totale sur l'ensemble du trajet sol-cavité stomatique en  $bars.j^{-1}.mm^{-1}$ .

Parmi les arguments en faveur de cette hypothèse, on peut rappeler celui d'un autre auteur, PARCEVAUX, 1964, qui affirme qu'il n'existe pratiquement pas dans le végétal de zone d'accumulation d'eau constituant

une réserve importante, et que par conséquent, le flux peut être considéré comme conservatif. On pose ainsi avec ELFVING et al., 1972 :

$$\Psi_f = \Psi_s - (\text{flux}) \times r_{sf} \quad (66).$$

Toutefois, NIZINSKI et MORAND en 1991, précisent que ce modèle ne sera satisfaisant, que pour un intervalle de temps de calcul inférieur à la journée. Mieux, BERGER en 1978, montre que ce modèle linéaire, quoique commode dans une large mesure, n'est pas toujours applicable pour 3 raisons principales :

- 1- les conditions expérimentales introduisent des résistances variables supplémentaires (par exemple à l'interface racine-sol) ;
- 2- la fréquence des régimes transitoires en conditions naturelles où le pouvoir évaporant de l'air varie énormément au cours de la journée et d'une journée à l'autre ;
- 3- les interactions importantes entre le flux de solutés et celui de l'eau.

Pour ces 3 raisons, la circulation selon le flux non conservatif, a été envisagée.

#### 1.2.1.2. Circulation de l'eau dans le S.S.P.A. selon le flux non conservatif.

Même si un auteur comme COMOLET dans CRUIZIAT, 1978, pense que la cavitation (réserves en eau de la plante) ne joue pas un rôle appréciable dans le flux et que, par contre cette dernière interviendrait dans le flétrissement, nous pensons comme BERGER, 1969, que la plante ne joue pas uniquement le rôle de mèche entre le sol et l'atmosphère, mais qu'elle apporte plutôt sa contribution positive ou négative propre, au flux entre ces deux zones.

Malgré l'idée selon laquelle, pour un laps de temps relativement court, le flux serait permanent [CRUIZIAT, 1978 ; NIZINSKI et MORAND, 1991], nous pensons que le flux obtenu, n'est jamais permanent pendant la journée et qu'il s'acquiert probablement, en fin de nuit, lorsque toutes les conditions le permettent avec le phénomène de récupération [FOURNIER, 1993 en préparation]. Néanmoins, on est édifié en effectuant des mesures à l'échelle du couvert végétal [NIZINSKI et SAUGIER, 1989 ; NIZINSKI et MORAND, 1991]. Là, on se rend compte que le taux de transpiration horaire n'est pas linéairement lié au gradient des potentiels du sol et de la feuille.

Ceci nous permet d'adopter l'équivalence: un organe = un réservoir. D'autre part, la non linéarité constatée dans la relation flux-potentiel, tient pour une part, au fait qu'il y a couplage entre flux de solutés et flux d'eau [CRUIZIAT, 1978].

On peut donc considérer que la plante pourra céder une partie de son eau au courant de transpiration, et qu'elle peut également la récupérer

pendant la phase nocturne [JARVIS, 1975 ; CRUIZIAT, 1978]. C'est ainsi que, dans la formulation [WEATHERLEY, 1970 *in* GARNIER, 1985 ; CRUIZIAT, 1978] on intégrera la contribution des divers tissus. D'où :

$$F = Tr = fr + fc = A + \sum_{i=1}^{i=n} q_i \quad (67),$$

avec,  $F$  = flux,  $Tr$  = transpiration,  $fr$  = flux absorbé par les racines,  $fc$  = flux provenant des divers tissus,  $A$  = absorption racinaire,  $q_i$  = contribution des réservoirs  $i$ .

Nous conviendrons avec GARNIER, 1985, que, même si au point de vue quantitatif, la participation des réserves est faible, leur contribution à la régulation des pertes en eau demeure qualitativement importante. C'est ainsi qu'il faut rappeler qu'à l'état actuel des connaissances sur la circulation de l'eau dans le S.S.P.A. , les études déjà effectuées sur n'importe lequel des segments de ce système, doivent être corrélées avec les autres investigations, le tout constituant un système unique et entier, plutôt que de considérer isolément les propriétés de chacune [BERGER, 1973].

Il en est ainsi car, ce qui se passe dans une des parties est déterminé par ce qui se passe dans les autres.

Cependant, puisque ce flux d'eau de la plante vers l'atmosphère ne s'effectue pas sans contraintes, nous nous proposons d'étudier la nature des éventuelles résistances à ce dernier.

### 1.2.2. Résistances à la circulation de l'eau dans le S.S.P.A.\*

L'existence de résistances à la circulation de l'eau le long du trajet S.P.A., est à l'origine des gradients de potentiel qui s'établissent dans la plante et qui sont d'autant plus grands que résistances et flux le sont [GARNIER, 1985]. Il a d'ailleurs été prouvé chez les *Dicotylédones*, que le potentiel hydrique foliaire , est largement indépendant de  $q$  (flux) ; ce qui implique que la résistance décroît avec l'augmentation de ( $q$ ) [JARVIS, 1975].

En réalité, il faut distinguer deux types de résistances :

- d'une part, les résistances opposées à la diffusion de l'eau à l'état liquide, donc à l'interface sol-plante ;
- d'autre part, les résistances opposées à la diffusion de l'eau à l'état de vapeur donc à l'interface plante- atmosphère [PARCEVAUX, 1964].

#### 1.2.2.1. A l'état liquide.

Les passages de l'eau à travers les parois cellulaires, présentent la plus grande résistance. Malgré l'étroitesse des parois, pour un débit donné ( $q$ ), leur présence est à l'origine d'une chute de potentiel ( $\Delta\psi$ ) largement supérieure à celle qui a lieu dans les vaisseaux de diamètre plus gros que



celui des pores et partant, la résistance sera donc plus faible dans ces derniers.

Si l'on compare la chute de potentiel entre la plante et l'air à celle entre sol et plante, on s'aperçoit que la première domine largement ( $-1\ 500\ \text{atm.cm}^3$ ) la seconde ( $-20\ \text{atm.cm}^3$ ) [PARCEVAUX, 1964].

Dans le but de localiser la résistance majeure à cette circulation, nous nous proposons de passer en revue, les principales résistances que présente le S.S.P.A. d'abord à l'état liquide puis à l'état vapeur. On peut d'ailleurs exprimer la résistance totale [BOYER et GROUZIS, 1977] sous la forme suivante

$$R_{\text{totale}} = R_{\text{sol}} + R_{\text{racine}} + R_{\text{xylème}} + R_{\text{feuille}} \quad (68).$$

#### 1.2.2.1.1. Résistance du sol à la circulation de l'eau.

Rappelons que le terme "résistance" est moins usité par rapport à son inverse : la "conductivité" hydraulique", s'il s'agit de traiter du flux d'eau dans le sol. La conductivité varie avec la texture et l'humidité du sol et est difficile à évaluer [HILLEL et al., 1972 in HINCKLEY et al., 1978].

D'autre part, elle ne détermine pas seulement l'intensité du flux dans le profil du sol, mais aussi l'intensité du mouvement vers les racines.

En deça de la capacité au champ, une petite variation de l'humidité du sol est à l'origine de modifications considérables de cette conductivité. En plus, les problèmes liés à l'hétérogénéité des sols forestiers, savaniques et steppiques, les difficultés à décrire avec précision le potentiel hydrique du sol pour une vaste superficie, méritent d'être évoqués.

#### 1.2.2.1.2. Résistance de l'interface sol-racine à la circulation de l'eau.

A l'instar des microbiologistes du sol, des physiologistes pour la plante entière, les écophysiologistes s'intéressent de plus en plus à cette portion de sol colonisé par les racines des plantes et impliqué dans leur alimentation notamment en eau et éléments minéraux hydrosolubles ; donc à leur survie. C'est ainsi qu'on envisage, en dehors de la résistance dans la plante, deux types de résistances à l'interface sol-racine, et qui diffèrent par leur géométrie spatiale. Ce sont notamment [NEWMAN, 1969] :

- la résistance rhizosphérique qui correspond au trajet de l'eau vers les racines à partir du sol environnant ;
- la résistance pararhizale qui intervient au cours du déplacement de l'eau d'un point donné du sol vers un autre.

D'ailleurs, BERGER en 1975, confirme l'ampleur de la résistance rhizosphérique, en la situant à l'interface sol-racine et en lui attribuant l'origine du gradient de potentiel entre sol et racines. Mieux, il précise

qu'elle peut doubler ou tripler au cours de la journée suivant l'état hydrique du sol.

#### 1.2.2.1.3. Résistance de la racine à la circulation de l'eau.

Notons d'abord que la plupart des investigations menées sur la résistance de la racine, l'ont été en conditions contrôlées. C'est ainsi que la résistance au flux d'eau du sol dans le voisinage immédiat de la racine, est habituellement prise en compte dans le terme de la résistance racinaire [NEWMAN, 1969].

D'autre part, et hormis la résistance rhizosphérique, la résistance dans la racine varie avec l'âge, l'espèce, le degré de subérisation [BORCHERT, 1975 ; STONE et STONE, 1975a ; BAXTER et WEST, 1977], la morphologie du xylème [BORCHERT, 1975 ; STONE et STONE, 1975a] et de la sensibilité aux facteurs de l'environnement tels que la température, l'aération et la teneur en eau du sol. A partir de plusieurs expériences, il a été déduit que le système racinaire, était le siège de la plus importante résistance au flux d'eau et que le xylème avait une résistance faible au niveau de la tige [JARVIS, 1975].

BOYER, 1971, obtient des résultats pareils mais, en plus des racines dont la résistance est dominante, il montre aussi que les feuilles présentent une résistance non négligeable.

Parmi les méthodes permettant de déterminer la résistance de la racine, celle qui utilise le calcul à l'aide de la formule de POISEUILLE, figure en bonne place. Selon cette loi, on peut poser :

$$P = 8\eta f / \pi r^4 \quad (69),$$

avec,  $P$  = pression,  $r$  = diamètre du capillaire,  $\eta$  = viscosité de l'eau,  $f$  = débit ou flux d'eau,  $l$  = longueur de la racine.

Toutefois, cette méthode très controversée ne semble pas s'adapter aux pores de petite taille ( $0.2 < \phi < 10 \mu\text{m}$ ).

Néanmoins, quelques résultats ont été obtenus et portent sur la prédominance de la conductivité de telle ou telle autre voie parmi les trois définies par MORIZET, 1978. Ce sont essentiellement :

- la voie apoplasmique (libre) ;
- la voie symplasmique ;
- la voie vacuolaire.

D'après cet auteur, la voie libre correspondant au passage de l'eau dans les parois cellulaires, est 20 fois plus conductrice que la voie vacuolaire (de vacuole en vacuole après avoir traversé membranes et cytoplasmes). Alors que TYREE, 1969 *in* MORIZET, 1978, prône une légère prédominance de la voie vacuolaire.

Pendant ce temps, à propos de la voie symplasmique (circulation dans le cytoplasme après passage au niveau des plasmodesmes (petits passages entre cellules)), MORIZET, 1978, néglige la résistance des plasmodesmes et,

d'après MORIZET, 1978, CLARKSON et al., 1971, pensent que ces derniers sont moins franchissables.

D'autre part, BERGER, 1978, précise que l'origine de la résistance rhizosphérique est à rechercher au niveau de la modification de l'endoderme, en particulier au niveau de la formation des bandes de CASPARY qui constituent ainsi une entrave. L'endoderme est l'assise de cellules, la plus interne du cortex et entoure le cylindre vasculaire au niveau des racines surtout et parfois des tiges chez les plantes [METRO, 1975].

BERGER, 1978, pense que cette résistance ne présente pas de variations pour des débits faibles et qu'au delà d'un certain seuil, elle reste constante.

C'est dans ce sens que LANGE, 1975, situe la plus grande résistance au flux d'eau dans la racine au niveau de l'endoderme. En outre, un mécanisme hormonal est soupçonné comme intervenant dans la résistance de la racine, et, de fait, l'acide abscissique (ABA<sup>\*</sup>) a été ciblé comme agent réducteur de la perméabilité racinaire [LANGE, 1975].

#### 1.2.2.1.4. Résistance du xylème.

Avant d'évoquer les caractéristiques du flux dans le xylème, rappelons brièvement quelques uns des aspects anatomiques de ses cellules. Ainsi, il apparaît comme constitué par l'ensemble des tissus de conduction de la sève brute, et de soutien, dans les tiges et les racines, caractérisé par la présence d'éléments conducteurs [METRO, 1975]. Ces éléments conducteurs sont des cellules à paroi épaisse et secondairement lignifiée mais sans protoplaste [NOBEL, 1970] et constituent le xylème mort.

Ces cellules du xylème, assurent leur fonction principale d'alimentation de la plante avec une faible résistance, bien que certaines d'entre elles soient mortes. Généralement, on peut noter une différence de potentiel entre le xylème et les autres tissus [GARNIER, 1985] et ce dernier, révèle qu'il y a une chute de potentiel de l'ordre de -1 MPa pendant la journée, entre le xylème et les autres cellules.

Même si HELLKVIST et al., 1974, suggèrent que la résistance au niveau du tronc (chez l'épicéa) domine largement celle au niveau des racines et des feuilles, il s'avère que d'autres auteurs [BOYER, 1971 ; CRUIZIAT, 1978 ; MEIDNER, 1983], pensent au contraire que la résistance au niveau du xylème est à la limite négligeable.

La conductivité du xylème croît d'ailleurs de deux à quatre fois avec la distance par rapport au collet ; ce qui favorise l'absorption de l'eau sauf au voisinage de la base de tige. La résistance du xylème devrait pouvoir être considérée comme variable en fonction, du stockage et de la libération journaliers ou saisonniers de l'eau par ses vaisseaux [JARVIS, 1975], de l'intensité du flux [JARVIS, 1975 ; RICHTER, 1976]; mais aussi, dans des conditions de faible flux, ce tissu développe la plus grande

résistance au S.S.P.A. Cette résistance résulte d'une équilibration incomplète avec l'arbre ou alors entre l'arbre et le sol [RICHTER, 1976].

#### 1.2.2.1.5. Résistance des feuilles à la circulation de l'eau dans le S.S.P.A.

La résistance des feuilles à la diffusion (Figure 6), augmente avec la réduction de l'intensité lumineuse et l'augmentation de la température, mais les effets de l'intensité lumineuse sont beaucoup plus marqués [PEREIRA et KOZLOWSKI, 1977]. Mais la plupart des auteurs considèrent le D.P.V. comme prépondérant. Cette résistance présente deux composantes en parallèle : la résistance adaxiale et la résistance abaxiale.

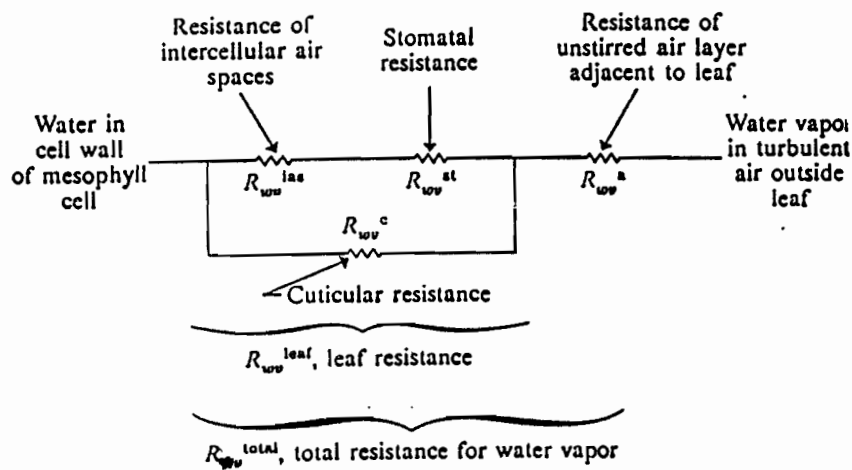


Figure 6 : Résistances impliquées dans le phénomène de diffusion de l'eau en phase vapeur lors de la transpiration : analogie électrique. (in NOBEL, 1970)

$R_{wv}^{total}$  = résistance totale en phase vapeur ;  $R_{wv}^{leaf}$  = résistance foliaire ;  $R_{wv}^c$  = résistance cuticulaire ;  $R_{wv}^{st}$  = résistance stomatique ;  $R_{wv}^{ias}$  = résistance des espaces intercellulaires ;  $R_{wv}^a$  = résistance de la couche limite.

D'ailleurs, d'après HINCKLEY et al., 1978, en tenant compte des différentes composantes de celle-ci, on peut écrire :

$$R_{feuille-air} = R_{couche\ limite} + R_{feuille} \quad (70),$$

mais aussi,

$$R_{f \rightarrow air} = R_{couchlim} + (R_{st} + R_{mésoph}) R_{cut} / R_{st} + R_{mésoph} + R_{cut} \quad (71)$$

avec,  $R_{feuille-air}$  = résistance de la feuille à l'air,  $R_{couche\ limite}$  = résistance de la couche limite,  $R_{st}$  = résistance stomatique,  $R_{mésoph}$  = résistance du mésophylle ;  $R_{cut}$  = résistance cuticulaire,  $R_{feuille}$  = résistance de la feuille.

On peut aussi déterminer la conductivité foliaire ( $K_{feuille}$ ) avec,

$$K_{\text{feuille}} = 1/R_{\text{feuille}} \quad (72),$$

et en intégrant les autres composantes, on obtient,

$$K_{\text{feuille}} = 1/R_{\text{st}} + R_{\text{mésoph}} + 1/R_{\text{cut}} \quad (73).$$

Il en est ainsi pour  $K_{\text{feuille}}$  quand on sait avec BERGER, 1971 ; HINCKLEY *et al.*, 1978, que  $R_{\text{st}}$  et  $R_{\text{mésoph}}$  sont en série, alors que  $R_{\text{cut}}$  leur est parallèle. On peut également situer une résistance entre le pétiole et le tissu foliaire [HINCKLEY *et al.*, 1978].

D'une part, le flux d'eau allant des vaisseaux de la feuille aux stomates, suit une voie apoplasmique. D'ailleurs, l'eau traverse les cellules épidermiques et particulièrement les parois des cellules de garde et s'évapore à travers les stomates [MEIDNER, 1975b *in* MEIDNER, 1983].

D'autre part, la résistance de la feuille est d'une importance particulière pour deux raisons [HINCKLEY *et al.*, 1978] :

1- la plupart du temps, c'est la plus grande résistance au transfert de l'eau dans la plante ; mais elle est généralement faible si on la compare à celle des racines [BOYER, 1971] ;

2- avec la fermeture des stomates, elle semble être la seule résistance qu'une plante peut activement et rapidement contrôler [SLATYER, 1967].

En outre, l'ABA a été considéré, comme inhibiteur de la perte d'eau par transpiration et donc, catalyseur de l'activité stomatique. C'est ainsi qu'il y a interaction entre ce dernier et les promoteurs [COOPER *et al.*, 1972 *in* LANGE, 1975] tels que les cytokinines.

Même en conditions optimales d'alimentation hydrique, le potentiel hydrique foliaire devrait décroître en même temps que le flux d'eau à travers le système augmente [KAUFMANN et HALL, 1974], ce qui atteste que, les résistances du sol à la feuille ne sont pas négligeables.

Il apparaît donc que la résistance à la circulation de l'eau à travers la plante, n'est pas constante au cours de la journée [JARVIS, 1975 ; BOYER et GROUZIS, 1977 ; RICHTER, 1976 ; HINCKLEY *et al.*, 1978], contrairement aux résultats obtenus précédemment [STOCKER et WEATHERLEY, 1971 *in* GARNIER, 1985 ; BERGER, 1971 ; BARRS, 1973 *in* BOYER et GROUZIS, 1977].

#### 1.2.2.2. A l'état vapeur.

A l'image des autres surfaces évaporantes, on conçoit que c'est surtout à partir de la feuille que l'eau passe de l'état liquide à l'état vapeur. Ce phénomène est corrélé à une augmentation importante de volume de l'ordre de  $60\,000\text{ cm}^3$  pour un gramme d'eau [PARCEVAUX, 1964].

Exception faite de la circulation cuticulaire, les résistances à la diffusion de l'eau à l'état liquide dans la plante sont faibles si on les compare à celles opposées à la diffusion à l'état vapeur dans les stomates

et leur couche limite, sachant que, lorsque les stomates sont grandement ouverts, la résistance unique est celle de la couche limite.

La résistance dans les chambres sous-stomatiques [PARCEVAUX, 1964], est négligeable devant la résistance qui règne dans les stomates ouverts. Cette dernière représente environ le dixième de celle de la couche limite.

D'ailleurs, d'après PARCEVAUX, 1964, qui cite BANGE, 1953, il existe quatre types de résistances à la diffusion en phase gazeuse dans la transpiration stomatique :

$r_A$  = résistance des cavités sous- stomatiques ;

$r_B$  = résistance des stomates ;

$r_C$  = résistance de la couche superficielle des stomates où la diffusion est divergente ;

$r_D$  = résistance de la couche limite où la diffusion est plane.

C'est le lieu de préciser qu'en régime permanent, c'est à dire lorsque la teneur en eau de la plante ne varie plus ou varie peu, la résistance majeure est celle entre plante et atmosphère [VAN DEN HONERT, 1948].

La confirmation d'une telle assertion revient à GRADMANN, 1928 et VAN DEN HONERT, 1948, qui montrent, que la résistance au mouvement de l'eau entre la cellule et l'air , est au moins vingt fois plus importante que la résistance totale entre le sol et les racines et à travers la plante. Toutefois, lorsque le potentiel hydrique des tissus s'est équilibré avec celui du xylème, les flux cessent et un régime permanent s'établit [GARNIER, 1985]. Cette situation étant difficilement réalisable en conditions naturelles et surtout dans notre zone d'investigation, une meilleure connaissance de la stratégie utilisée par la plante pour résister aux déficits, s'érige en priorité.

Ce faisant, nous allons aborder la circulation de cette eau dans le S.S.P.A., sous l'angle de la transpiration qui en est le moteur essentiel.

### 1.2.3. Transpiration et circulation de l'eau dans le S.S.P.A.

#### 1.2.3.1. La transpiration : moteur de la circulation.

En jour ensoleillé, deux phénomènes ont été les cibles de chercheurs, comme susceptibles d'assurer la circulation de l'eau du sol aux feuilles. Ce sont notamment.

- *La poussée racinaire*, tributaire d'un gradient important de pression osmotique entre milieu extérieur et stèle racinaire [GARNIER, 1985]. Elle est variable en fonction du temps, selon que la transpiration est plus ou moins intense [LOUGUET, 1978 *in* MORIZET, 1978]. Mieux, elle est négligeable devant cette transpiration pendant la journée et n'est prépondérante dans la montée de la sève [CRUIZIAT, 1978 sur les herbacées], qu'à certaines périodes.

- *La transpiration*, phénomène par lequel, l'eau s'évapore des chambres sous-stomatiques des feuilles de la plante et diffuse vers l'atmosphère. C'est un phénomène très important chez les plantes quand on sait que 99% (comme énoncé plus haut) de l'eau liquide qui arrive au niveau des chambres sous-stomatiques, est perdue par transpiration.

Cette transpiration est un facteur important du bilan hydrique du sol et est très liée à la photosynthèse [PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982]. Elle caractérise un processus physiologique plutôt que physique du sol et comporte deux composantes :

- \* la transpiration stomatique, et
- \* la transpiration cuticulaire.

Ainsi, le flux d'eau dans le S.S.P.A., est déterminé par la transpiration, mais les voies de ce flux présentent des résistances et des capacités [BERGER, 1969 ; JARVIS *et al.*, 1981] qu'il faut prendre en compte dans la prévision et l'interprétation des changements subis par le potentiel hydrique et la teneur en eau à n'importe quel point du système.

Définie comme la quantité de carbone fixée par unité de volume d'eau évaporée, cette transpiration apparaît comme une propriété intrinsèque de la feuille [TANNER et SINCLAIR, 1983 *in* WINKEL et DO, 1991]. Lorsque les stomates se ferment, la résistance à la diffusion de la vapeur offerte par la voie stomatique augmente et réduit sensiblement la transpiration stomatique. Ainsi, il ne reste plus que la transpiration cuticulaire qui, quant à elle, varie avec l'état des parois [REICOSKY et RITCHIE, 1976] puisqu'on sait qu'elle s'effectue à travers une couche cuticulaire étanche dont les petits pores, ne laissent passer que de faibles quantités d'eau [TRANQUILLINI, 1969 ; CALDWELL, 1970 *in* KRAMER, 1983].

Cette transpiration cuticulaire s'effectue à la surface des feuilles et il lui correspond une diffusion dans la couche limite de type plan, semblable à celle d'une surface totalement évaporante. Une fraction plus ou moins importante (0 à 30% selon les espèces) de l'évaporation d'une surface équivalente totalement évaporante, la caractérise [PARCEVAUX, 1964].

Pendant ce temps, la transpiration stomatique, représente la majeure partie de l'eau perdue et peut perdre presque autant d'eau qu'une surface totalement évaporante [PARCEVAUX, 1964]. Dans l'ensemble, la transpiration est principalement contrôlée par deux variables météorologiques :

- \* le rayonnement solaire ;
  - \* le déficit de pression de vapeur (D.P.V.) [HUBAC *et al.*, 1982 ; SALL, 1988 ; PELTIER *et al.*, 1990] ;
- et une variable physiologique,
- \* la conductance stomatique [JARVIS, 1975].

En dehors de ces facteurs, elle peut varier en fonction de la température de l'air et de la vélocité du vent. On l'exprime généralement selon la loi de diffusion de FICK en posant [GARNIER, 1985] :

$$E = (C_w - C_a) / r \quad (74),$$

avec,  $E$  = densité du flux de vapeur en  $\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ,  $r$  = résistance à la diffusion de vapeur en  $\text{s.m}^{-1}$ ,  $C_w - C_a$  = gradient de concentration de vapeur entre la surface évaporante et l'air en  $\text{kg.m}^{-3}$ .

Par analogie à une pompe, cette chute de pression hydrostatique émanant de la perte d'eau, induit un gradient de potentiel responsable de l'aspiration de l'eau du sol. La force nécessaire pour assurer la remontée de l'eau, devra vaincre les forces de gravité du sol dues essentiellement à la pesanteur et les forces de friction dans la plante.

De là, est née la théorie de la cohésion due à DIXON en 1914 *in* GARNIER, 1985, et selon laquelle, la continuité de la colonne d'eau entre le sol et les feuilles est assurée par les forces de liaison entre molécules d'eau [NOBEL, 1983 *in* GARNIER, 1985]. L'intensité de la transpiration foliaire est le résultat d'une interaction complexe entre facteurs de l'environnement cités plus haut et facteurs intrinsèques à la plante tels que la résistance à la diffusion et la dimension de la surface foliaire [ELFVING et al., 1972].

L'absorption d'eau par les racines, s'effectue de la solution du sol retenue par capillarité, vers la solution concentrée de la vacuole du poil absorbant. Elle a été décrite comme ci-après [DAINTY, 1969 *in* BERGER, 1978 ; KRAMER, 1969] :

$$q = \Psi_{p_{\text{xylème}}} - (\Psi_{\pi_{\text{sol}}} - \Psi_{\pi_{\text{xylème}}}) - \Psi_{r_{\text{sol}}} / R_{\text{racines}} \quad (75),$$

avec,  $q$  = flux.

Dans des conditions de transpiration rapide,  $\Psi_{\pi_{\text{xylème}}}$  (potentiel osmotique du xylème) avoisine zéro comme le  $\Psi_{\pi_{\text{sol}}}$  (potentiel osmotique du sol humide).

Donc le taux d'absorption est essentiellement gouverné par la différence entre  $\Psi_{r_{\text{sol}}}$  (potentiel matriciel du sol),  $\Psi_{p_{\text{xylème}}}$  (potentiel hydrostatique du xylème), et la résistance développée. Approximativement, 98 à 99% de l'eau absorbée par les racines, passe à travers la plante (comme évoqué plus haut) pour être évaporée dans l'atmosphère.

C'est ainsi que l'eau perdue par transpiration ( $E'$ ) d'une voûte forestière peut s'exprimer comme suit grâce à MONTEITH, 1965 : Cette expression  $L_v E'$  a été pour la première fois utilisée par RUTTER en 1967, *in* WHITEHEAD et al., 1981.

$$L_v E' = \Delta Q^* + C_p \theta (e_g - e) / R_a / \Delta + \mathcal{J} (R_{cy} + R_a) / R_a \quad (76),$$

avec,  $L_v$  = chaleur latente de vaporisation par unité de volume,  $\Delta$  = pente de la courbe de pression de vapeur de saturation,  $Q^*$  = rayonnement net,  $C_p$  = capacité calorifique de l'air,  $\theta$  = densité de l'air,  $e_g$  = pression de vapeur de saturation à la température de l'air,  $e$  = pression de vapeur ambiante ;  $R_a$  = résistance de la couche limite ;  $\mathcal{J}$  = constante



psychométrique,  $R_{cy}$  = résistance de la voûte et qui équivaut au rapport de la résistance de la surface foliaire par l'indice de cette surface (L.A.I. = Leaf Area Index).

Le problème de commodité posé par cette expression fait que la formule la plus généralement utilisée est celle proposée par ELFVING et al. en 1972.

$$\Psi_f = \Psi_{sol} - q(r_{sf}) \quad (77),$$

d'où donc,

$$q = (\Psi_{sol} - \Psi_f) / r_{sf} \quad (78),$$

avec,  $r_{sf}$  = résistance du sol à la feuille.

- D'autre part aussi, on peut déterminer l'intensité de la transpiration par la différence entre le potentiel minimum et le potentiel de base [AUSSENAC et GRANIER, 1978].

De ce même point de vue, REICOSKY et RITCHIE, 1976, posent l'équivalence suivante :

$$Tr = \Psi_s - \Psi_r / R_s = \Psi_r - \Psi_f / R_p \quad (79),$$

avec,  $R_s$  = résistance du sol,  $R_p$  = résistance de la plante.

De la sorte,  $R_s$  et  $R_p$  peuvent influencer énormément ( $\Psi_f$ ) quand le déficit hydrique du sol devient suffisamment important pour limiter les processus physiologiques. Cette influence peut se manifester à tel point que la transpiration est réduite par le comportement stomatique.

Pour les plantes enracinées, l'évaluation de  $R_s$  et  $R_p$  est délicate et est compliquée par la difficulté à mesurer ( $\Psi_r$ ) pendant l'absorption. Ainsi, l'équation (79) peut s'écrire :

$$Tr = \Psi_s - \Psi_f / R_p + R_s \quad (80).$$

A partir de l'équation (80), les résistances combinées de la plante et du sol, peuvent être évaluées. Il apparaît naturellement que, même si la transpiration n'est pas jugée essentielle dans le transport à longue distance des éléments minéraux dans les plantes [TANNER et BEEVERS, 1990], elle est et reste le moteur principal de la circulation, donc de la nutrition des végétaux. Ceci nous permet d'envisager la circulation de l'eau dans les différents segments du S.S.P.A..

#### 1.2.3.2. Circulation dans le S.S.P.A.

Il est généralement admis que l'eau est d'abord absorbée par le système racinaire de la végétation. Dans les racines, il se trouve que le transport de cette eau se fait de cellule en cellule ou à travers les membranes cellulaires, le long de gradients décroissants de potentiels

hydriques jusqu'à ce que cette eau atteigne les vaisseaux du xylème des racines.

Puis, à partir des racines, l'eau est transportée vers les feuilles de la plante d'abord par l'intermédiaire du xylème. Dès qu'elle accède aux feuilles, elle gagne les cellules du mésophylle et se déplace vers les sites d'évaporation [JARVIS, 1975] situés au niveau des parois des cellules des cavités stomatiques des feuilles. C'est à partir de ces cavités que l'eau est transportée en phase vapeur vers l'air ambiant à travers les stomates d'abord, la couche limite après et enfin vers l'atmosphère.

#### 1.2.3.2.1. Circulation du sol aux racines.

Chez les végétaux, l'absorption d'eau par les racines constitue la composante majeure du bilan hydrique des sols [REICOSKI et RITCHIE, 1976]. Les mesures effectuées dans la journée, montrent une différence de potentiel entre le sol et la plante, et cette différence de potentiel reflète le rôle essentiel de la résistance entre le sol et la plante (sol-racines) [BERGER, 1969]. Ceci limite d'ailleurs le débit maximal à une certaine valeur.

C'est ainsi qu'à l'aide d'une analyse théorique de ce processus de prélèvement de l'eau par les racines des plantes, on peut estimer la résistance du sol en posant :

$$Tr = \Psi_s - \Psi_r / R_s \quad (81),$$

d'où,

$$R_s = \Psi_s - \Psi_r / Tr \quad (82).$$

La valeur de la résistance au transfert de l'eau dans la rhizosphère, peut être considérée comme négligeable par rapport à la résistance au transfert de l'eau dans l'ensemble de la plante si le sol est suffisamment humide ou en culture hydroponique. D'où l'approximation [MORIZET et al., 1988] :

$$A = \Psi_s - \Psi_f / R_1 \approx \Psi_f - \Psi_a / R_s + R_a \quad (83),$$

avec,  $R_1$  = résistance au transfert de l'eau en phase liquide dans l'ensemble de la plante,  $\Psi_a$  = potentiel hydrique de l'air et  $R_a$  = résistance de l'air.

En cela, [NEWMAN, 1974 in MORIZET et al., 1988] montrait que la résistance hydraulique du sol était négligeable quand l'humidité atteint la capacité au champ, à plus forte raison s'il y a saturation.

Pour arriver au xylème, l'eau absorbée par les poils doit franchir un certain nombre de barrières. D'abord le parenchyme cortical, puis l'endoderme où [LANGE, 1975] se situe la résistance majeure qui est une couche monocellulaire présentant un épaissement des parois appelé cadre

de CASPARY, pour enfin aboutir aux cellules de la stèle racinaire proprement dite [GARNIER, 1985].

Les principales voies empruntées par l'eau sont :

- la voie apoplasmique ;
- la voie symplasmique ;
- la voie vacuolaire.

Elles seront étudiées plus loin avec MORIZET, 1978. Néanmoins, cette question a été abordée aussi par WEATHERLEY, 1982, *in* GARNIER, 1985. Nous convenons avec cet auteur pour écarter la voie vacuolaire qui suppose la traversée d'une dizaine de cellules donc d'une vingtaine de membranes, si l'on s'en remet aux gradients de potentiel nécessaires pour vaincre les résistances. Sous un autre aspect, l'extension du système racinaire pour une exploitation plus complète des ressources en eau du sol, pose également la question de la densité racinaire suffisante à l'extraction de l'eau disponible dans les différents horizons [WINKEL et DO, 1991].

Pour fixer les idées, une valeur minimale est retenue et égale à 0,5cm de racine par  $\text{cm}^3$  de sol [PASSIOURA, 1983 *in* WINKEL et DO, 1991].

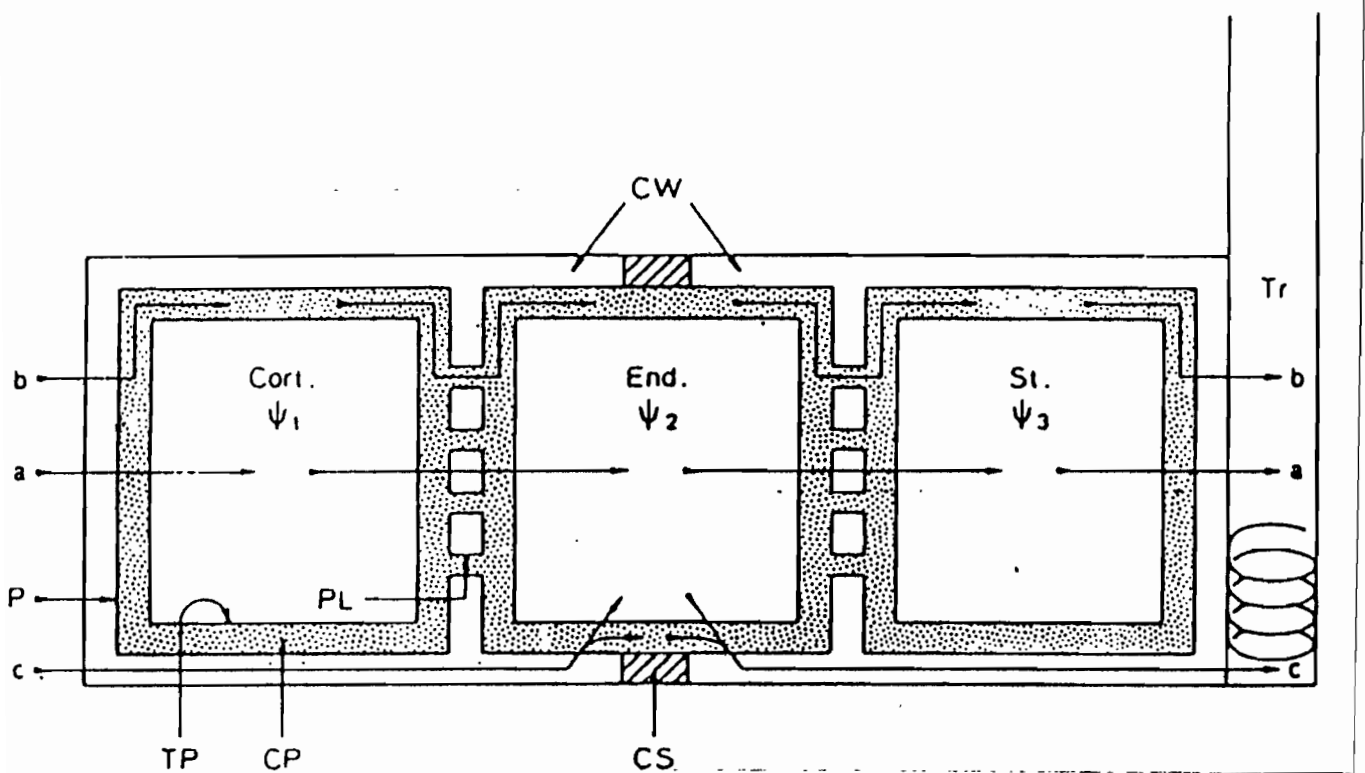
#### **1.2.3.2.2. Circulation à travers la plante.**

##### **1.2.3.2.2.1. A travers la racine.**

Etudier l'absorption d'eau par les végétaux, revient à l'analyse du fonctionnement des racines qui, à propos de cette absorption, mérite une place de choix. D'autre part, la suprématie voire l'exclusivité de l'absorption est à localiser au niveau de la zone pilifère, car, il est unanimement reconnu que, les régions méristématiques et de développement sont celles où l'absorption prédomine.

Cependant, il est à souligner que les régions à croissance rapide des racines, ne représentent qu'une faible proportion de l'ensemble du système racinaire et qu'il faut donc, soupçonner une contribution à l'absorption de l'eau des parties subérisées quoique peu perméables [GARNIER, 1985].

Au niveau de la racine, à l'instar des autres segments du S.S.P.A., la circulation s'effectue selon les potentiels décroissants. Dans cette racine, 3 voies (Figure 7) ont été ciblées comme susceptibles d'intervenir dans la circulation radiale de l'eau [MORIZET, 1978 ; WEATHERLEY, 1982 *in* GARNIER, 1985].



**Figure 7 :** Voies possibles de circulation de l'eau dans la racine. (in GARNIER, 1985).

CP = cytoplasme, P = plasmalemme, TP = tonoplaste, PL = plasmodesme, End. = endoderme, Cort. = cellules corticales, St. = cellules de la stèle, CW = paroi, CS = cadre de CASPARY, Tr = vaisseaux conducteurs.

En outre, il faut surtout noter que, l'identification précise de ces voies, fait encore et devrait dans l'avenir continuer à faire l'objet de recherches plus fines. Une telle tentative serait d'autant plus justifiée que pas mal d'auteurs situent la résistance majeure sol-plante à ce niveau racinaire.

Selon MORIZET, 1978, et GARNIER, 1985 qui cite WEATHERLEY, 1982, les trois principales voies de cette circulation peuvent être évoquées comme suit.

1- Voie libre = Voie apoplasmique : dans les parois cellulaires et les espaces lacuneux intercellulaires.

2- Voie symplasmique = voie cytoplasmique : d'une cellule à l'autre par l'intermédiaire des plasmodesmes qui sont de petits passages reliant les cellules contiguës.

3- Voie vacuolaire : l'eau traverse la vacuole de chaque cellule après avoir franchi membrane et cytoplasme.

Le flux d'eau à travers la racine implique surtout une voie apoplasmique [HINCKLEY et al., 1978] ; cependant, le flux symplasmique

s'effectueraient probablement dans l'endoderme [NAGAHASHI *et al.*, 1974 *in* HINCKLEY *et al.*, 1978]. De même, la résistance racinaire peut être théoriquement obtenue en négligeant la résistance du sol [MORIZET *et al.*, 1988].

$$A = \Psi_s - \Psi_c / R_r \quad (84),$$

avec,  $\Psi_c$  = potentiel hydrique du xylème au niveau du collet.

Néanmoins, certaines caractéristiques et notamment celles de la racine [DY, 1991], ont été spécifiées quant au mouvement de l'eau en réponse aux gradients de potentiels du S.S.P.A. [COWAN, 1965]. On peut citer :

- \* la profondeur de pénétration dans le sol ;
- \* la densité racinaire (longueur de racine par  $\text{cm}^3$  du volume de sol) ;
- \* la résistance interne de la plante au flux d'eau et la chute du potentiel hydrique foliaire qui induit par la suite une fermeture des stomates.

#### 1.2.3.2.2.2. Le long du xylème.

Le processus qui préside à la conduction de la sève brute depuis les racines jusqu'aux feuilles, a pour support, des cellules vides (sans protoplasme) d'un diamètre de 10 à 500  $\mu\text{m}$  et de quelques centaines de  $\mu\text{m}$  à quelques mm de long. D'ailleurs, cette zone est présentée comme ayant une résistance relativement faible [BERGER, 1978]. D'autre part, la conductivité hydraulique des vaisseaux étant fonction du diamètre, l'étroitesse et le nombre réduit de vaisseaux dans le xylème, favorisent l'économie de l'eau par la plante tout en limitant les risques de cavitation du système conducteur [WINKEL *et al.*, 1991].

La chute de potentiel est plus rapide d'ailleurs dans les voies principales de circulation de l'eau (xylème surtout) [BEGG *et al.*, 1976]. Ce qui induit des gradients entre ces dernières et les tissus adjacents tels que le mésophylle et le phloème, provoquant ainsi des sorties d'eau à partir de ces tissus. Dans le xylème de la feuille, le potentiel hydrique est une entité à origine double : hydrostatique et osmotique.

La composante osmotique étant négligeable, le potentiel de la feuille se confond au potentiel hydrostatique [NIZINSKI *et al.*, 1991].

#### 1.2.3.2.2.3. Dans la feuille.

Dans ce cas précis, les nervures qui sont les parties terminales du système conducteur, vont assurer la circulation de l'eau dans les feuilles.

Cette eau devra ainsi traverser un massif cellulaire non vascularisé, pour terminer sa course dans la zone d'évaporation (Figure 8).

Soulignons qu'il n'y a aucune structure de type endodermique qui interrompt la voie pariétale [BERGER, 1978].

Ces structures de transfert (racine, xylème, feuille) de composition anatomique particulière chacune, développent des résistances différentes contre la circulation de l'eau en phase liquide.

Il faut également rappeler le cas de l'épiderme qui constitue aussi une structure impliquée dans le processus de diffusion de la vapeur d'eau évaporée à partir des méats intercellulaires [BERGER, 1978]. Il est constitué d'une couche de cellules dont la paroi externe est tapissée de cutine, substance imperméable à la diffusion de gaz.

Les échanges sont perçus comme dus aux pores et aux stomates qui constituent la perforation de l'épiderme. Leur diamètre est très sensible d'ailleurs à un certain nombre facteurs externes à la plante [BERGER, 1978] tels que : la lumière, la température, l'humidité de l'air, du sol, et internes comme l'état hydrique, la teneur en  $\text{CO}_2$  des feuilles et la régulation hormonale.

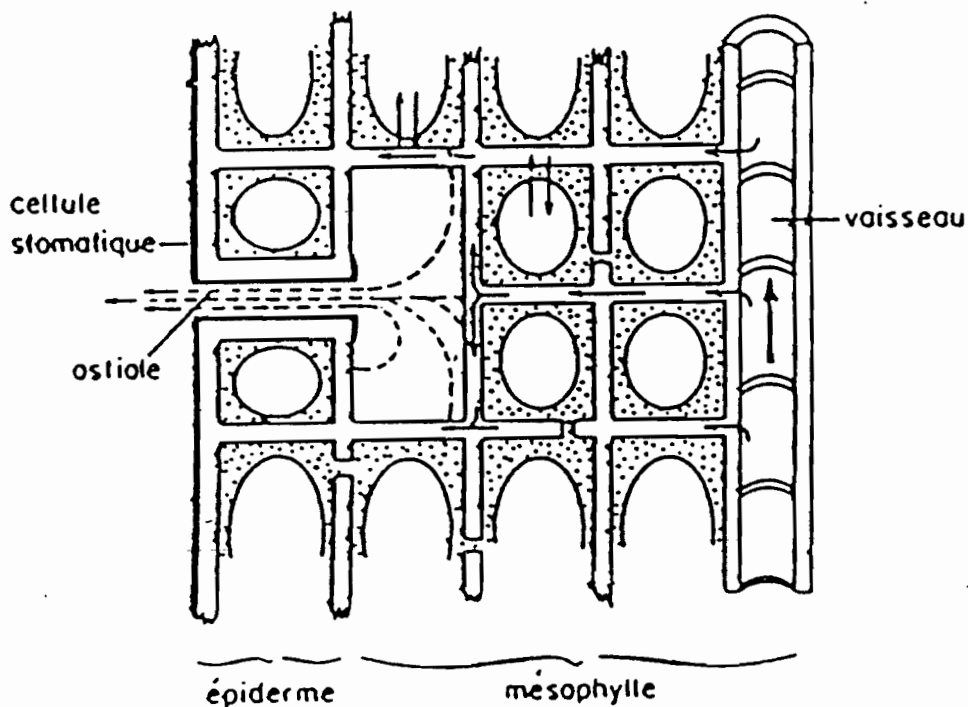


Figure 8 : Circulation de l'eau dans la feuille. Phase vapeur (----), phase liquide (—). (in BERGER, 1978).

Jusqu'à récemment, le flux d'eau à travers la feuille était considéré comme apoplasmique. Le long de ce trajet dit principal, l'eau va des éléments vasculaires aux parois du mésophylle et aboutit aux cavités stomatiques [HINCKLEY et al., 1978]. Cependant, cet auteur in SCHOLZ, 1974, affirme qu'il existe une barrière endodermique qui serait responsable du flux symplasmique.

D'un autre point de vue, lorsque le sol se dessèche,  $(\Psi_s)$  diminue. Dans des conditions atmosphériques supposées constantes, pour que le flux de transpiration puisse être satisfait,  $(\Psi_f)$  doit également diminuer. Ainsi, l'écart entre  $(\Psi_s)$  et  $(\Psi_f)$  ( $\Psi$ ) est constant jusqu'à ce que  $(\Psi_f)$  atteigne une valeur critique  $(\Psi_{f0})$  [GARNIER, 1985] fixée à -1.5 MPa [SLATYER, 1967].

Si le dessèchement se poursuit, cet écart ne pourra plus se maintenir sans dommage pour la plante. C'est en ce moment que les stomates se ferment et la transpiration est réduite au maximum.

Egalement, l'ABA est considéré comme un inhibiteur de l'ouverture stomatique [HINCKLEY et al., 1978], et induit une chute du flux transpiratoire à l'image du dessèchement.

#### 1.2.3.2.3. De la plante à l'atmosphère.

Pour l'essentiel, la transpiration s'opère au niveau des parties aériennes de la plante, notamment au niveau des feuilles (Figure 9). Ceci se passe dans des sites particuliers, les stomates.

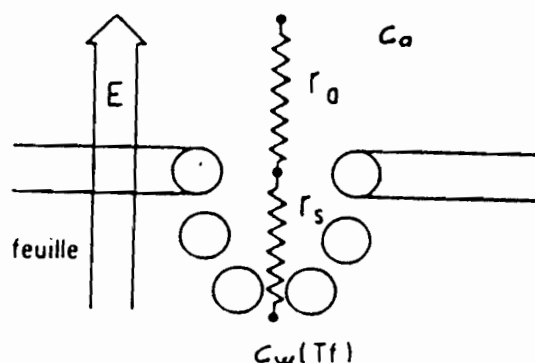


Figure 9 : Trajet de la vapeur d'eau des stomates vers l'atmosphère. (in GARNIER, 1985).

$r_a$  = résistance de la couche limite ;  $r_s$  = résistance stomatique ;  $E$  = flux de transpiration ;  $c_w$  et  $c_a$  = concentrations respectives de vapeur dans la feuille et dans l'air.

Ces stomates, sous le contrôle essentiel de l'éclairement et du déficit de pression de vapeur, règlent les pertes en eau du végétal. D'ailleurs, même si la transpiration cuticulaire a été évoquée par KRAMER, 1983, qui cite TRANQUILLINI, 1969 et CALDWELL, 1970, par GARNIER, 1985, citant LARCHER, 1975, les sites essentiels de l'évaporation de l'eau semblent être les parois internes des cellules de l'épiderme proches des stomates [MEIDNER et SHERIFF, 1976] ; car, c'est à ce niveau que le trajet plante-atmosphère est raccourci.

Rappelons néanmoins, que ce passage de l'eau de la plante à l'atmosphère, obéit à la loi de diffusion de FICK et permet la formulation suivante :

$$E = (C_w - C_a) / r_s + r_a \quad (85),$$

avec,  $r_s$  = résistance stomatique,  $r_a$  = résistance de la couche limite.

La morphologie de la feuille, le nombre de stomates, leur dimension, leur position, interviennent dans le processus de transfert de l'eau de la feuille à l'atmosphère. Le flux d'eau vapeur entre la feuille et la couche limite, est donné selon BARRY et TOBYN, 1990, par la formule :

$$L_e E_f = \theta C_p \gamma \times V / r_l + r_{af} \quad (86),$$

avec,  $E_f$  = flux transpiratoire de la feuille,  $V$  = différence de pression de vapeur à saturation à la température de la feuille,  $C_p$  = chaleur spécifique de l'air sec,  $L_e$  = chaleur latente de vaporisation de l'eau,  $r_l$  = résistance foliaire reliée à la résistance stomatique,  $r_{af}$  = résistance de l'interface feuille-air qui est fonction de la vitesse du vent et de l'indice de surface foliaire (L.A.I.) d'après THOM, 1972, *in* BARRY et THOM, 1990,  $\theta$  = densité de l'air, et

$$\gamma = PC_p / 0.622 L_e \quad (87),$$

avec,  $P$  = pression atmosphérique en mbars.

D'autre part,  $r_l$  étant reliée à  $r_s$  par la formule d'expression des résistances en parallèle, on obtient :

$$1/r_l = 1/r_s + 1/r_{cut} \quad (88).$$

Les résistances de chacun des 2 épidermes (inférieur et supérieur) ont été mesurées séparément et ces deux épidermes sont admis comme présentant 2 résistances à la diffusion qui sont en parallèle [TURNER, 1970 *in* HALL et al., 1976]. C'est ainsi que la résistance foliaire est obtenue en faisant la somme des inverses des résistances adaxiale et abaxiale.

$$1/R_f = 1/R_{ad} + 1/R_{ab} \quad (89),$$

avec,  $R_f$  = résistance foliaire,  $R_{ad}$  = résistance adaxiale,  $R_{ab}$  = résistance abaxiale.

Partant, nous rappellerons que les études sur n'importe quelle partie du S.S.P.A., doivent être coordonnées avec les autres investigations déjà effectuées ou en cours sur le système dans son ensemble, et non considérées isolément, car ce qui se passe dans un segment est déterminé par ce qui règne dans les autres parties.

Il ressort ainsi, que le problème majeur semble être la difficulté d'évaluer avec précision, le flux d'eau à travers ce qu'on peut appeler les



segments discrets du S.S.P.A. en considérant les plantes en conditions naturelles.

Dans le second chapitre de ce travail, nous présentons le matériel expérimental qui a été utilisé de même que les techniques en tenant lieu.

## Chapitre 2 . MATERIEL ET TECHNIQUES DE MESURE .

Dans cette seconde partie du travail, il s'agira de présenter le matériel expérimental et les techniques que nous avons utilisés pour mesurer les différents paramètres étudiés. L'appareillage comprend essentiellement :

- une chambre à pression Type PMS\* Modèle 1 001 [CLEARY et ZAERR, 1984] ;
- une sonde à neutrons Type SOLO 25 - 40 millicuries (241 Am-Be - 1.48 GBq ) [NARDEUX humisol, 1988] ;
- un psychromètre - microvoltmètre Type WESCOR Modèle PR-55 (WESCOR, Inc.) ;
- un poromètre Type LI-1 600 [LI-COR, Inc.; Lincoln, Nebraska, USA, 1989].

Ces principaux éléments nous ont permis d'évaluer respectivement : le potentiel hydrique de la plante, l'humidité pondérale puis volumique du sol, le potentiel hydrique du sol, la conductance stomatique (l'inverse de la résistance stomatique) et la transpiration.

### 2.1. La chambre à pression.

Des mesures fiables de l'état hydrique de la plante sont essentielles, pour une meilleure compréhension de la productivité végétale dans un milieu comme le Sahel, où, les conditions écologiques sont des plus variées. Selon BENNETT, 1990, diverses techniques sont utilisées pour évaluer l'état hydrique de la plante, et mieux appréhender la réponse de celle-ci au déficit hydrique.

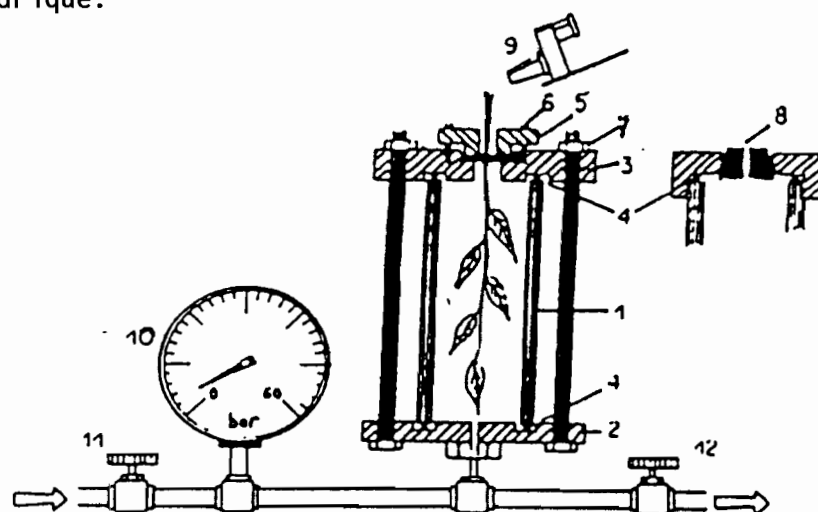


Figure 10 : Schéma d'une chambre à pression.

1 = chambre en acier ; 2 = couvercle inférieur ; 3 = couvercle supérieur ; 4 = joints toriques ; 5 = dispositif d'insertion tenu par quatre vis (6) et utilisé pour étanchéifier le pourtour de la tige du végétal au moyen d'un joint torique (7) ; 8 = caoutchouc d'arrêt ; 9 = loupe ; 10 = manomètre ; 11 = vanne d'entrée du gaz comprimé ; 12 = vanne de sortie. En haut et à droite : une autre méthode de fermeture de la chambre à l'aide d'un bouchon en caoutchouc. (*in* SLAVIK, 1974).

La méthode de la chambre à pression (Figure 10) est actuellement la plus utilisée. C'est une technique d'usage courant et très approuvée par la plupart des chercheurs, praticiens et/ou enseignants.

Elle connaît des applications pratiques en pépinière, en serre, en agriculture, en foresterie et dans d'autres domaines d'amélioration de la croissance végétale. Elle doit cette priorité à sa simplicité, à sa fiabilité, à sa portabilité (mesures en conditions naturelles), à son coût relativement bon marché mais aussi et surtout à sa rapidité d'exécution des mesures (2 mn au maximum).

#### 2.1.1. Principe de la chambre à pression.

D'après SCHOLANDER *et al.*, 1965, la théorie de la cohésion proposée par ASKENASY, 1895, a été reconnue depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle comme étant la seule théorie conséquente, qui expliquait comment la remontée de la sève par un arbre était 10 fois plus rapide qu'avec une pompe à vide. Le principe de la méthode est dû à DIXON, 1914, qui renonça à la réalisation de sa chambre à pression suite à deux explosions.

C'est seulement un demi siècle après, que SCHOLANDER *et al.*, 1965, se sont attelés à décrire une technique simple de mesure de la pression de sève dans le xylème des plantes vasculaires. Ce principe repose sur le fait que la colonne d'eau dans le xylème des plantes, est presque toujours sous tension sous l'effet de la transpiration des feuilles.

Quand un échantillon de végétal est sectionné, cette colonne d'eau est interrompue et se rétracte, comme le ferait un ressort lâché après avoir été étiré.

Il s'agira donc de mesurer, la pression qui compense celle à laquelle, la sève était initialement soumise dans les vaisseaux intacts du xylème.

#### 2.1.2. Mesure du potentiel de sève.

Le Modèle 1001 du type PMS que nous avons utilisé, comporte une chambre en acier inoxydable et mesure l'état de stress hydrique des plantes pour une gamme de pressions de 0 à 70 bars à 0,1 bar près.

Avant toute manipulation, retourner le couvercle de la chambre et adapter l'échantillon du végétal à la tête prévue à cet effet (changer ou non de tête selon la nature du matériel végétal).

Le procédé de mesure est le suivant.



Photo 1 (M. Grouzis)

# Légende :

Photo 1 : Station  
micrométéorologique.

Photo 2 : Chambre à  
pression PMS.



Photo 2 (M. Grouzis)



Photo 3 (M. Grouzis)

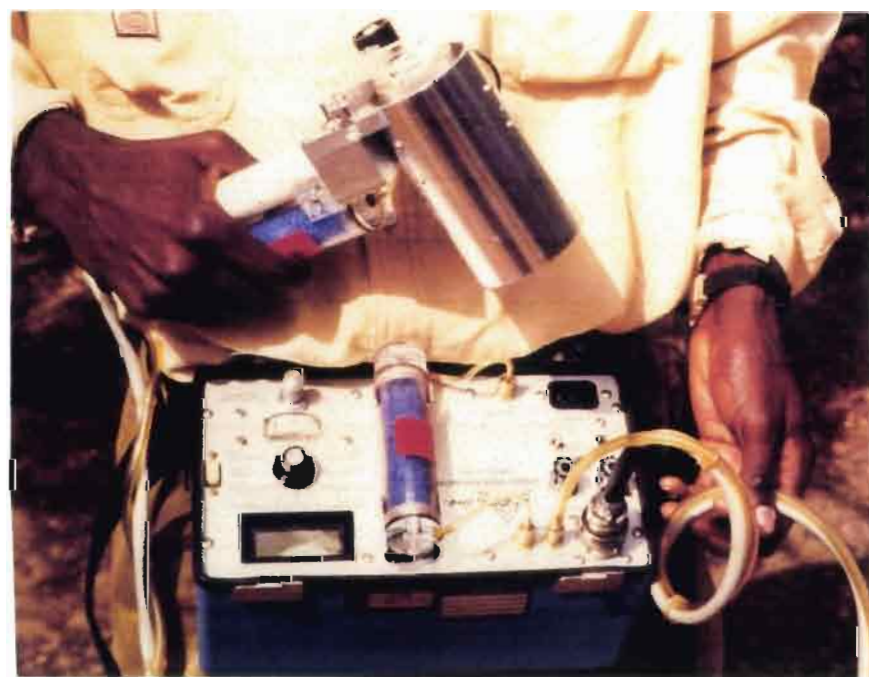


Photo 3 : Sonde à  
neutrons Solo 25.

Photo 4 : Poromètre  
LICOR 1 600.

Photo 4 (D. Masse)

1- On effectue d'un seul coup une section en biseau d'un rameau feuillé, section bien franche et bien propre à l'aide d'une lame de scalpel bien tranchante, ceci pour éviter une seconde coupure qui est d'ailleurs source d'erreurs chez certaines espèces [CLEARY et ZAERR, 1984].

2- On introduit l'échantillon dans le joint d'étanchéité adéquat que l'on choisit, en fonction du diamètre du rameau. On veille également à ce que le bout sectionné dépasse d'une longueur aussi réduite que possible.

Ce joint est recouvert de mastic sur sa face supérieure, pour éliminer tous risques de fuite de gaz.

3- Installer le joint sur le couvercle de la chambre après avoir sorti ou non le réducteur de volume, selon la longueur de l'échantillon.

4- Replacer le couvercle sur la chambre et fermer hermétiquement.

5- Mettre l'échantillon sous pression, en actionnant la valve de contrôle qui permet l'arrivée de l'azote (ou air comprimé ou autre gaz inerte) dans la chambre.

6- Observer attentivement à l'aide d'une loupe binoculaire, l'apparition du ménisque de sève à l'emplacement des vaisseaux du xylème. D'ailleurs, l'assombrissement du bois, juste avant l'émission de sève, peut être pris comme indice de référence.

7- Dès l'apparition du ménisque, mettre aussitôt la valve de contrôle à "OFF" (arrêt de l'alimentation en gaz de la chambre).

8- Lire la valeur correspondante sur le manomètre (valeur exprimée en bars avec  $1 \text{ bar} = 14.5038 \text{ psi} = 0.986923 \text{ atm} = 100 \text{ KPa} = 0.1 \text{ MPa}$ ).

9- Mettre la seconde valve à "EXHAUST".

10- Enlever le couvercle de la chambre et tirer l'échantillon.

Une telle démarche devra être reprise, au moins 3 fois pour chaque individu et à chacune des heures de mesure.

Elle nous a permis d'estimer successivement : le potentiel de base (entre 5h et 6h du matin T.U.C. (Temps Universel Coordonné)), le potentiel minimum (entre 11h et 13h T.U.C.), le potentiel de récupération (entre 18h et 19h T.U.C.) et toute une gamme de valeurs intermédiaires entre ces extrêmes; donc d'établir une cinétique journalière consignée dans le dernier chapitre de ce mémoire.

### 2.1.3. Quelques dispositions importantes.

Afin d'obtenir des résultats les plus représentatifs possibles du potentiel hydrique, un certain nombre de précautions nous paraissent indispensables.

a- Puisque les mesures doivent être effectuées avec le maximum de rapidité (2 mn au plus) après la section, il est recommandé de transporter le dispositif sur les lieux de mesure (le plus près possible de l'individu étudié). Cela permet de minimiser le temps entre coupe et mesure.

b- De nombreuses erreurs de mesure, redevables aux pertes d'eau par transpiration [SCHOLANDER et al., 1965 ; MERON et al., 1987], ont été révélées. Pour parer à de telles anomalies, il importe :

- de réduire autant que possible le temps entre coupe et mesure ;

- d'humidifier l'azote qui sera introduite dans la chambre [SLAVIK, 1974] ;

- de tapisser les parois internes du cylindre d'un papier filtre imbibé d'eau distillée [SLAVIK, 1974 ; PELTIER et al., 1990] ;

- d'emballer le rameau dans un sachet en plastique [SALL, 1988] ou avec du papier aluminium [MERON et al., 1987] avant la section.

c- Pratiquer une section franche du matériel végétal, faute de quoi, on peut assister à une émission précoce de bulles.

d- Prêter attention à l'apparition éventuelle de bulles de gaz à la périphérie de la section ; bulles issues du phloème et susceptibles d'engendrer des erreurs d'appréciation.

e- Choisir autant que possible les échantillons dans une zone homogène de hauteur.

f- Homogénéiser les âges des rameaux prélevés (ni les très jeunes, ni les trop vieilles pousses) en ciblant les rameaux adultes indemnes et en pleine activité.

g- Après le lever du soleil, prélever au mieux les rameaux dans les parties les plus éclairées de la plante.

Néanmoins, il convient de noter qu'au cours de nos mesures, même si nous n'avons pas eu à envelopper les échantillons avant section à cause des épines qui troueraient le sachet, nous avons cherché autant que faire se peut, à réduire les pertes d'eau. Nous y sommes parvenu en manipulant au voisinage immédiat des bosquets, et, en réduisant sensiblement le temps de mesure.

## 2.2. La sonde à neutrons.

Comme pour le potentiel hydrique de la plante, il existe plusieurs méthodes de mesure de l'humidité du sol. Parmi celles-ci, on peut citer.

- La méthode gravimétrique qui utilise les pesées et donne des résultats précis ; mais, elle est fastidieuse parce que longue et destructive. Surtout, elle ne permet pas de suivre la cinétique de l'humidité en un lieu donné.

- La technique de mesure de la résistance d'une sonde poreuse qui est très limitée.



- La méthode de mesure de la capacité du diélectrique qui ne permet pas de diversifier les points de mesure [SALL, 1988].

- La méthode de la sonde à neutrons qui a été utilisée dans le cadre de notre travail, pour sa fiabilité, le temps de mesure relativement court et la possibilité qu'elle offre de faire plusieurs mesures non destructives au même endroit [AUSSENAC et GRANIER, 1978] à différentes périodes de l'année.

Au cours de nos manipulations, nous disposons d'une sonde à neutrons type SOLO 25  $^{241}\text{Am-Be}$  - 1,48 GBq [NARDEUX humisol, 1988], pour déterminer l'humidité volumique dans la zone d'étude représentée par la station.

### 2.2.1. Principe de la sonde à neutrons.

La détermination du taux d'humidité du sol par un humidimètre à neutrons (qui sont des particules nucléaires élémentaires dépourvues de charges électriques) utilise les phénomènes de la "*diffusion élastique*" (émission de neutrons par la source radioactive) et de "*thermalisation*" (ralentissement) de ces neutrons définis comme suit.

Un tube d'accès en aluminium, matériau réputé transparent aux neutrons (sans interaction avec ces derniers), est préalablement installé dans le sol. Des neutrons de grande énergie sont émis dans le sol par la source radioactive constituée d'un mélange d'Américium et de Béryllium (Am-Be), et introduite dans ce tube.

Ces derniers perdent peu à peu de leur énergie cinétique lors de leur propagation, ceci, sous l'effet des chocs subis avec les noyaux des atomes constituant le sol. Ils parviennent de cette façon, à gagner une énergie thermique qui correspond à l'agitation. On dit qu'ils sont "*thermalisés*".

Ces neutrons ralentis sont comptés à l'aide d'un détecteur de neutrons lents *in situ* à la sonde. Au cours du processus de ralentissement, la distance parcourue en moyenne par un neutron animé au départ d'une énergie donnée, dépend du nombre de noyaux atomiques qu'il rencontre. Ceci explique bien la variation du rayon d'influence de la sonde en fonction du degré d'humidité du sol. D'ailleurs, d'après NARDEUX humisol, 1988, les correspondances suivantes peuvent être établies :

\* pour 10% d'humidité volumique (Hvol) dans le sol, on a une sphère d'environ 80 cm de diamètre ( $\phi$ ) ;

\* pour 35% d'Hvol,  $\phi \approx 40$  cm ;

\* pour 45% d'Hvol,  $\phi \approx 30$  cm .

En outre, les noyaux qui contribuent le plus efficacement à la thermalisation sont ceux de même masse que le neutron.

Cette dernière condition étant satisfaite par les noyaux d'hydrogène, on comprend donc que l'on puisse déterminer les taux d'humidité (sous forme  $\text{H}_2\text{O}$ ) du sol en mesurant le flux neutronique thermalisé.

### 2.2.2. Mesure *in situ* de l'humidité volumique du sol.

Sur la base de ce principe, les mesures sont effectuées selon la démarche suivante.

- Après vérification de la connexion entre le câble de liaison et le moniteur de la sonde, nous avons effectué trois mesures à vide de façon à chauffer le compteur et son système électronique.

- Nous introduisons la sonde dans le tube d'accès de 45 mm de  $\phi$  dépassant de 20 cm au-dessus du sol. Cette sonde repose sur un réflecteur neutronique qui, à la fois, permet la mesure à 10 cm de profondeur et protège l'opérateur contre les risques d'irradiation.

- Nous faisons descendre assez rapidement (pour éviter tous risques d'irradiation) cette sonde dans le tube à l'aide d'un câble de 5 m (pouvant atteindre 30 m sur demande de l'utilisateur), jusqu'aux horizons de mesurés choisis (de 10 cm à 450 cm), en commençant toujours par les niveaux les plus superficiels.

- Nous choisissons un pré-temps de comptage court avec la commande correspondante.

- Pour lire dans 12 secondes le nombre de neutrons thermiques comptés, la commande "**MARCHE**" est actionnée.

- Avec un écart de 10 cm de la première cote, nous passons à la cote suivante, en faisant descendre la sonde avec le câble à l'aide de la gâchette de débrayage.

C'est de la sorte que nous procédons de proche en proche, jusqu'au dernier niveau de mesure à 450 cm. A chaque fois, nous effectuons au moins deux mesures pour chaque horizon et éventuellement une troisième si les deux précédentes sont trop écartées (de 10 unités ou plus).

### 2.2.3. Etalonnage de la sonde à neutrons.

L'usage de la sonde à neutrons pour une mesure précise de l'humidité volumique du sol, n'est pas aussi aisée qu'il puisse paraître. Cet ennui relève du fait que :

- d'une part, les corps comme le bore (B) et le chlore (Cl) absorbent les neutrons ralentis, et que leur présence même en quantité faible, abaisse le flux de neutrons thermiques [SALL, 1988] ;

- d'autre part, le sol possède une certaine teneur en eau de constitution, liée à la présence d'argiles ou de matière organique et, qui a la même propriété que l'eau libre de ralentir les neutrons rapides.

Afin d'éviter autant que possible ces sources d'erreurs, un étalonnage préalable de la sonde en fonction du milieu s'impose. Parmi les méthodes d'étalonnage utilisées on peut en citer trois qui sont très actuelles.

- La méthode gravimétrique.
- La méthode gammagravimétrique.
- La méthode neutronique ou type "BLOC GRAPHITE".



Nous avons utilisé la première non seulement parce qu'elle est plus adaptée à notre matériel, mais qu'elle est aussi la plus usitée de nos jours.

Le principe de cette méthode est l'établissement d'une corrélation, entre mesures neutroniques (N) et mesures gravimétriques Hvol (soit le produit de l'humidité pondérale Hp par la densité apparente sèche @<sub>s</sub>). On parvient ainsi, pour une densité sèche constante, à établir la courbe d'étalonnage qui sera une droite d'équation suivante :

$$Hvol = a \times N + b ,$$

avec, N = nombre de neutrons thermiques comptés, a et b = coefficients.

Etant donné que a et b sont fonction du type de sol (composition chimique et masse volumique), cette équation peut donc être différente ; d'où la nécessité d'étalonner les différents types de sol étudiés avant toute mesure.

Dans la pratique, cette opération consiste respectivement :

- à prélever les échantillons de sol (à différents niveaux de profondeur) lors du forage des trous d'installation des tubes ;
- à mesurer leur humidité pondérale Hp qui s'obtient, en faisant la différence, entre poids frais et poids sec ; le poids sec est celui obtenu après séjour des échantillons à l'étuve à une température de 105°C pendant 7 jours ;
- à effectuer des comptages neutroniques N ;
- à déterminer les densités sèches à partir d'une fosse (sol non remanié) ;
- à procéder à des corrélations entre valeurs obtenues, pour déterminer a et b.

## 2.3. Le psychromètre-microvoltmètre.

### 2.3.1. Principe du psychromètre-microvoltmètre.

Il est basé sur le phénomène thermoélectrique communément appelé "effet Seebeck" selon lequel, lorsque deux fils métalliques, de nature différente, sont joints par leurs extrémités pour former une boucle, ces jonctions étant maintenues à des températures différentes, il se produit un courant électrique le long de cette boucle. L'intensité de ce courant dépend de la nature des métaux utilisés et du gradient de température entre les deux bouts.

On peut faire fonctionner ce système en sens inverse, en faisant passer un faible courant à travers ces fils. Il se crée un gradient de température entre ces derniers (l'un des bouts se refroidit et l'autre se

réchauffe) : c'est l'"*effet Peltier*" qui régit le fonctionnement du psychromètre.

Le psychromètre - microvoltmètre type WESCOR modèle PR-55 que nous avons utilisé, est à la fois une unité de contrôle et un dispositif de lecture. Il utilise les thermocouples Peltier à refroidissement pour une détermination du potentiel hydrique du sol.

Un raccordement simultané de 10 sondes est possible grâce aux connecteurs et réceptacles prévus à cet effet.

### 2.3.2. Mesure du potentiel hydrique du sol.

Pour une mesure du potentiel hydrique du sol, chaque sonde dispose d'un connecteur qui assure sa liaison avec le microvoltmètre par l'intermédiaire des réceptacles. Pour ce faire, nous avons procédé de la manière suivante.

- A l'aide d'un commutateur d'entrée, nous avons sélectionné la première sonde.

- Puis, nous avons choisi la gamme de valeurs 100 (la gamme 1000 étant rarement utilisée) pour la lecture de la tension en microvolts ( $\mu\text{V}$ ).

- Après avoir mis le microvoltmètre en marche, nous avons sélectionné "*READ*" grâce au système sélecteur de fonction.

- L'affichage numérique est à zéro avec la commande "*MISE A ZERO*".

- Ensuite, nous sommes passé à "*SHORT*" pour lire la valeur affichée qui, en prévision de tous risques d'erreur, ne doit pas dépasser  $2\mu\text{V}$ .

- Nous avons sélectionné la durée de refroidissement de 10 s en fonction de la gamme de potentiel dans laquelle se trouve le potentiel attendu c'est à dire entre -5 et -30 bars. Cette durée est de 5 s pour la gamme 0 à -5 bars et de 15 s en-dessous de -30 bars.

- Pour induire un refroidissement automatique pendant le temps choisi, la commande "*AUTO COOL*" est actionnée. On peut également, pour effectuer un refroidissement manuel, maintenir la commande "*MAN COOL*" appuyée pour le temps choisi (5, 10, ou 15 s).

L'afficheur indique la valeur de la tension en  $\mu\text{V}$  proportionnelle au potentiel hydrique du sol.

En plus du potentiel hydrique, le psychromètre - microvoltmètre permet de mesurer la température. Pour cela,

- la commande de fonction est réglée à "*TEMP*" et l'écran donne alors la température en dizaines de degrés Celsius.

Puisque l'option pour le temps de refroidissement était automatique, après lecture, nous avons désactivé le circuit de blocage en appuyant une nouvelle fois sur "*AUTO COOL*".

Avec le sélecteur d'entrée, les sondes suivantes ont été sélectionnées, et le procédé ci-dessus décrit a été repris autant de fois que nécessaire.

Néanmoins, il convient de préciser que les valeurs lues doivent être corrigées en fonction des caractéristiques des appareils. Pour le PR-55 en l'occurrence, les valeurs correspondantes seront :

\* pour la tension, **Valeur correcte** =  $V / (0,325 + 0,68V)$  ; avec,  $V$  = tension lue en  $\mu v$  ; on obtient ainsi la valeur de la lecture correcte à  $25^{\circ}C$  ;

\* pour la température, **Valeur correcte** =  $T / (0,325 + 0,027T)$  ; avec,  $T$  = température lue en  $^{\circ}C$ .

D'autre part, les valeurs du potentiel lues en  $\mu v$  sont converties en bars à l'aide de la courbe d'étalonnage de ce psychromètre.

### 2.3.3. Etalonnage du psychromètre-microvoltmètre.

Il est réalisé en usine (WESCOR, Inc.), et consiste à établir l'équilibre entre la chambre psychrométrique et la phase gazeuse d'une solution de chlorure de sodium ( $NaCl$  0,5514 molale) en général de potentiel et de température connus ( $20 \mu v - 24^{\circ}C$ ).

Le temps d'équilibrage est variable selon la nature de la chambre et est d'environ d'une demie heure pour le modèle PR-55 que nous avons utilisé.

Toutefois, un contrôle rigoureux de la température s'impose, car, les gradients importants induisent des erreurs de mesure et d'étalonnage. Pour cela, il est aussi recommandé de manipuler l'appareil autant que possible à l'ombre.

### 2.4. Le poromètre.

Le contrôle stomatique de la conductance est un moyen efficace, grâce auquel, les plantes limitent leurs pertes d'eau. Il est souvent utilisé comme indicateur du niveau de stress hydrique, et représente un facteur important dans les études de la photosynthèse.

Un équipement automatisé permettant de mesurer la conductance stomatique devint disponible au cours de ces dernières années chez plusieurs industriels. Selon leur principe de mesure, il existe actuellement deux catégories essentielles de poromètres utilisés pour mesurer la transpiration et la résistance stomatique :

- les poromètres à régime stationnaire munis d'un système de ventilation, du type de celui utilisé dans ce travail ;
- les poromètres à régime transitoire.

S'il est judicieusement utilisé, cet équipement permet d'obtenir des résultats fiables en conditions naturelles.

### 2.4.1. Principe du poromètre.

En régime stationnaire, les facteurs connus comme ayant une influence majeure sur la conductance stomatique sont : le rayonnement, le potentiel hydrique foliaire, le D.P.V., la température foliaire, et la teneur en CO<sub>2</sub> [HALL et al., 1976]. Un nouveau type de poromètre à diffusion a été mis au point par BEARDSELL et al., 1972, et mesure, en régime stationnaire, la transpiration des feuilles.

Le poromètre LI-1 600 [LI-COR, Inc., 1989] que nous avons utilisé, est de ce genre. C'est un appareil portable, permettant une mesure rapide et précise de la perte en eau par transpiration et de la résistance à la diffusion.

Il comprend essentiellement :

- une console de lecture, et
- un détecteur principal.

Son principe est le suivant : dès que la feuille est placée dans la chambre, l'humidité commence à augmenter, et un flux d'air sec suffisant pour maintenir l'humidité relative interne constante, donc qui stabilise la transpiration foliaire, est introduit ; la résistance stomatique est calculée par l'appareil, à partir du flux d'air sec, de la pression de vapeur de la chambre, de la pression de vapeur saturante de la feuille [McDERMITT, 1990].

### 2.4.2. Mesures au poromètre.

1- On place la feuille dans la chambre de transpiration.

Une fois la feuille en place, l'une de ses faces est en contact avec un thermocouple qui mesure la température foliaire. A l'intérieur de la cuvette, un autre thermocouple sert à mesurer la température de l'air, et un capteur permet de mesurer l'humidité relative.

Les températures de la feuille et de l'air ainsi que l'humidité, sont mesurées en continu, à l'aide d'un compteur de la console munie d'un écran.

2- Se mettre en position "*FLOW*".

L'air ambiant pénètre dans LI-1 600 par la console, et est reçu dans une cuve avant distribution dans le système.

Le flux de cet air dans le système, est mesuré par le compteur qui détermine s'il est nécessaire de faire varier l'intensité de ce dernier, afin de maintenir l'humidité relative interne de référence (généralement celle du milieu ambiant) constante.

A la sortie de cette jauge de flux, l'air est desséché une première fois grâce au gel de silice scellé dans un cylindre (au niveau de la console), et une seconde fois par le desséchant du détecteur, juste avant l'accès à la cuvette.

Dans la cuvette, l'air est mélangé à fond à l'aide d'une ventilation qui permet, de minimiser la résistance de la couche limite de la feuille.

L'excès d'air de la cuvette est éliminé à travers un petit pore prévu sur sa paroi.

3- Régler le flux d'air à l'aide de la commande "**NULL ADJUST**" de sorte à centrer l'aiguille.

4- Appuyer sur "**HOLD**" vers la gauche (sens de la flèche) pour conserver les valeurs qui seront indiquées par l'appareil.

5- Fixer l'humidité relative de référence en appuyant sur "**HUM SET**".

D'autre part, un détecteur de lumière LI-190S-1 disposé latéralement sur le détecteur principal permet une lecture directe de l'intensité du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) reçu perpendiculairement à la feuille.

Au sortir de ces différentes étapes, nous sommes passé à la lecture des résultats. Pour ce faire, nous avons sélectionné les paramètres respectifs, avec la commande de contrôle de la console. Dans l'ordre, nous sommes parvenu à lire :

- \* la surface de l'ouverture de la cuvette qui est constante et réglée à 1 cm<sup>2</sup> pour les feuilles étroites (2 cm<sup>2</sup> pour les feuilles larges) ; pour cela, nous avons sélectionné "**APER.SET**" ;

- \* le volume en cm<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> du flux d'air sec qui arrive dans la cuvette avec "**FLOW**" ;

- \* la température de l'air dans la cuvette en °C avec "**CUV.TEMP.**" ;

- \* la température foliaire en °C avec "**LEAF TEMP.**" ;

- \* l'humidité relative interne de la cuvette exprimée en % en utilisant "**REL.HUM.**" ;

- \* l'intensité du rayonnement photosynthétique reçu exprimée en μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> avec "**QUANTUM**" ;

- \* la résistance stomatique à la diffusion de vapeur en s.cm<sup>-1</sup> avec "**DIFF.RES.**" ;

- \* la transpiration en μg.cm<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> avec "**TRANS.**" ;

- \* la pression exprimée en KPa, utilisée par le microprocesseur dans les calculs ; pour cela nous avons sélectionné "**PRES.SET**".

D'autre part, la valeur de l'humidité relative interne de la cuvette est lue en position "**HUM.SET**".

Après la lecture, appuyer sur "**HOLD**" vers la droite pour effacer les valeurs précédentes de la mémoire de l'appareil.

**N.B.** : Le LI-1 600 calcule la résistance à la diffusion en supposant que la résistance de la couche limite (R<sub>b</sub>) est égale à 0.15 s.cm<sup>-1</sup>. De ce fait, l'utilisateur devra soustraire cette valeur de celle lue, pour obtenir la valeur réelle de la résistance stomatique ; d'où,

$$R = (R_d + 0,15) [A_t / A] - R_b ,$$

avec,  $R$  = résistance stomatique réelle,  $R_d$  = résistance lue,  $R_b$  = résistance de la couche limite,  $A_t$  = surface réelle de l'échantillon,  $A$  = valeur de la surface réglée dans LI-1 600.

Cette équation doit être utilisée si la valeur réelle de la surface de l'échantillon est différente de celle programmée dans LI-1 600.

La transpiration ( $E$ ) quant à elle, peut être reliée à l'intensité du flux d'air sec ( $F$ ) par la formule suivante :

$$E = (\rho_c - \rho_a) \times F/A ,$$

avec,  $\rho_c$  et  $\rho_a$  = densités respectives de la vapeur d'eau dans la cuvette et de l'air sec entrant dans cette cuvette.

Les mesures commencent habituellement au lever du soleil et se poursuivent jusqu'à son coucher.

S'agissant de l'étalonnage de LI-1 600, il a été déjà effectué en usine et, de ce fait, ne nécessite aucun aménagement particulier. Toutefois, il est imminent de veiller aux quelques dispositions préalables importantes suivantes.

#### 2.4.3. Quelques dispositions importantes.

Une fois sur le terrain, il convient, pour chaque journée de mesure, d'effectuer avant toute manipulation, un contrôle préalable de l'état du système. Ceci consiste :

- à acclimater l'appareil aux conditions ambiantes en le mettant en marche pendant 30 mn, avec valve d'ajustement fermée et pince du détecteur principal soulevée ;
- à dessécher à fond le gel de silice (à 175°C pendant 1h) même s'il est conservé dans un état relativement sec (coloré en bleu foncé), et s'assurer de la bonne connexion des cylindres qui les contiennent ;
- à enlever et à nettoyer la capsule entourant l'ouverture de la cuvette ; la changer ou non selon qu'on veuille travailler sur un autre type de feuille ou non ;
- à régler avec "**APER.SET**" l'ouverture adéquate selon le type de feuille (étroite, large etc.) ;
- à régler l'humidité relative du détecteur en référence à celle de l'air ambiant ;
- à veiller à ce que l'extrémité du thermocouple, soit bien en contact avec la surface foliaire.

D'autre part, essayer autant que possible, de travailler en faisant face au soleil, de sorte à ne pas ombrager la feuille avant et pendant la mesure. Cette mesure devra être faite tout en conservant l'orientation normale de la feuille sur le végétal.

S'il s'agit de mesurer sur la face adaxiale de la feuille, cette dernière doit être retournée, mais ne pas renverser le détecteur sur celle-ci (source d'ombrage).

Il est également déconseillé, d'effectuer des mesures si les feuilles sont imprégnées par la rosée.

**Chapitre 3 : APPLICATION  
A L'ETUDE DE  
*L'Acacia tortilis*.**

### **3.1. Station d'étude.**

#### **3.1.1. Situation géographique de la station.**

Les mesures du potentiel hydrique du sol, du potentiel hydrique de la plante et de l'humidité volumique du sol ont été effectuées dans le Ferlo nord du Sahel sénégalais. La parcelle expérimentale (surface = 10 000 m<sup>2</sup>, pente : 0,78%, altitude : 100 m) est située à Souilène, village maure (16°20'99'' Nord et 15°25'40'' Ouest) qui se trouve à 400 km de Dakar et à 20 km au sud de Dagana dans la région du Fleuve (Cartes 2a et 2b).

#### **3.1.2. Présentation climatique de la station.**

Selon Le HOUEROU, 1989, la station appartient à la zone écoclimatique sahélienne au sens strict, avec un climat tropical sec.

Cette sécheresse climatique est caractérisée à la fois par un déficit pluviométrique et une évapotranspiration importants. Un D.P.V. important dans l'air, y maintient des pertes d'eau considérables vers l'atmosphère.

Les pluviométries varient entre 200 et 400 mm en saison des pluies allant de début juillet à fin septembre. La pluviométrie moyenne annuelle est de 309 mm [Anonyme, 1988], largement inférieure à l'E.T.P. calculée [PENMAN, 1948] qui s'élève à 1 685 mm par an.

La saison sèche sans pluies sinon accidentelles, y dure neuf mois.

La moyenne annuelle des températures varie entre 25 et 30°C pendant que les moyennes annuelles minimale et maximale varient respectivement entre 18 et 20°C et entre 35 et 38°C.

Quant aux moyennes mensuelles minimales, elles sont de 10 à 15°C en janvier et celles maximales, de 38 à 44°C en mai-juin [Le HOUEROU, 1989].

#### **3.1.3. Aperçu géologique et pédologique de la station.**

Le substrat géologique de la *quasi* totalité du Ferlo est presque entièrement constitué par des formations grés-argileuses du Continental terminal [VALENZA et DIALLO, 1972].

A l'est, il est recouvert par une cuirasse ferrugineuse partiellement démantelée et reconstituée en cuirasse gravillonnaire et conglomératique.

C'est cette dernière qui constitue par endroits, le support des sables quaternaires. Ceci amène à distinguer deux Ferlo :



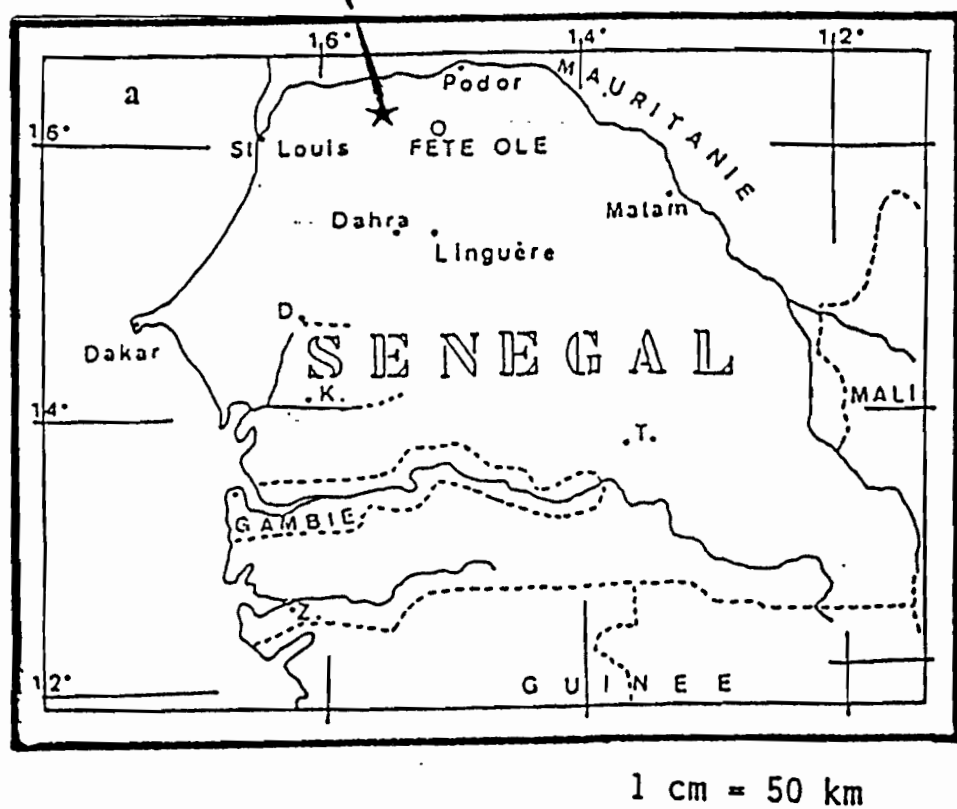
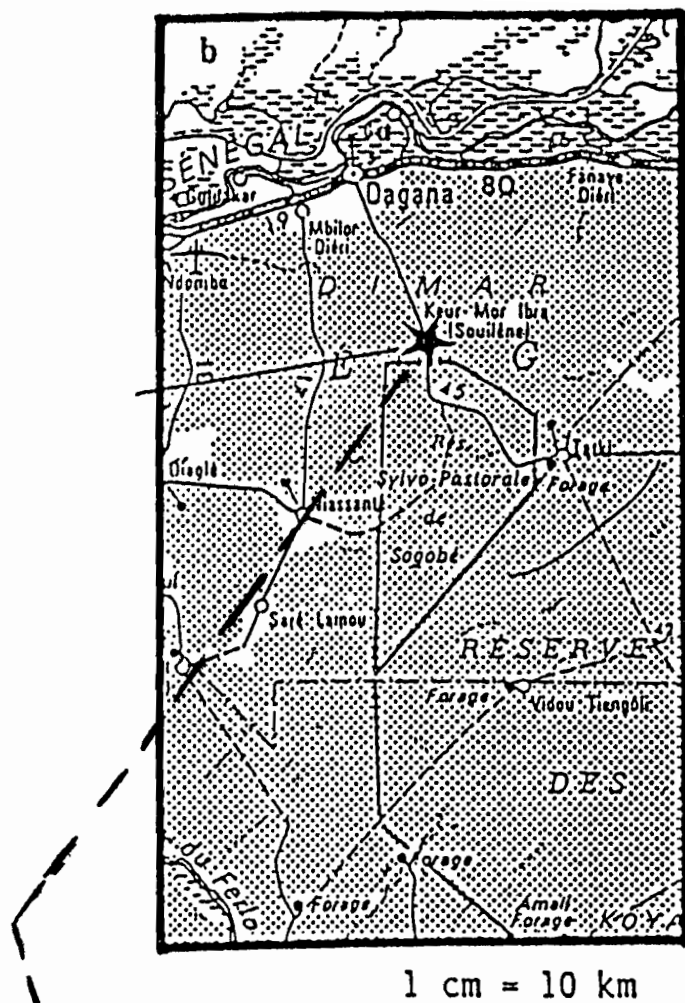


Figure 2, a et b : Situation géographique de la station d'étude.

- le Ferlo cuirassé, et
- le Ferlo sableux auquel appartient notre station d'étude.

La station fait partie du groupe des sols subarides tropicaux, et, est représenté par un sol brun rouge formé de sable et relativement pauvre en argile [NIZINSKI et GROUZIS, 1991]. Ce sont des sols poreux et pauvres en azote et phosphore.

#### **3.1.4. La végétation de la station.**

De par sa physionomie, c'est une entité phytogéographique qui se présente comme une steppe à épineux. Elle est constituée d'une strate d'herbes annuelles à dominance graminéenne (thérophytes) et d'une strate d'arbustes (microphanérophytes) plus ou moins clairsemée.

Dans la station d'étude, *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca* dominent largement. D'autre part, la dominance des types biologiques thérophytes et microphanérophytes, témoigne d'une adaptation écologique aux sévères conditions d'aridité du milieu [GROUZIS, 1988].

### **3.2. Matériel végétal et méthode d'étude.**

#### **3.2.1. Matériel végétal d'étude.**

*Acacia* est l'un des genres les plus importants de la flore arbustive des steppes, savanes sèches et déserts d'Afrique.

En alternance, il perd et retrouve ses feuilles selon la saison (sèche ou humide) ; ce qui lui confère un comportement particulier parmi les plantes pérennes sahéliennes.

Partant, l'espèce *Acacia tortilis*, a été choisie comme support végétal pour quantifier les différents paramètres écophysologiques à étudier dans le cadre de ce travail.

#### **3.2.2. Méthode d'étude.**

Les différentes mesures, ont été réalisées en des périodes différentes de l'année.

Pour ce faire, l'équipement utilisé et dont la description est achevée dans le chapitre 2 de ce mémoire, est constitué d'un psychromètre, d'une sonde à neutrons SOLO 25, d'une chambre à pression type SCHOLANDER et d'un poromètre LI-1 600.

##### **3.2.2.1. Humidité volumique du sol (Hvol).**

Le stock d'eau du sol a été mesuré à l'aide de la sonde à neutrons Solo 25 (Nardeux Humisol). L'étalonnage de la sonde a été effectué sur dix huit tubes d'accès au moment de leur mise en place (Carte 3).

Il consiste à mettre en relation l'humidité volumique de chaque horizon, avec le résultat du comptage "*in situ*", rapporté à une valeur de référence obtenue par un comptage dans l'eau.

L'humidité volumique du sol, est déterminée à partir de son humidité pondérale (pesage des échantillons avant et après séchage à l'étuve à 105°C pendant sept jours) et de sa densité apparente sèche.

Les mesures sont faites tous les 10 cm, depuis le niveau 10 cm jusqu'au niveau 100 cm, ensuite tous les 20 cm du niveau 100 cm au niveau 200 cm, tous les 50 cm du niveau 200 cm au niveau 400 cm, et enfin, tous les 25 cm du niveau 400 cm au niveau 450 cm.

Le stock hydrique de la steppe, est ensuite estimé par la moyenne arithmétique de valeurs, obtenues avec quinze tubes d'accès.

IL faut également noter, que l'étalonnage que nous avons réalisé dans le cadre de ce travail, a été effectué dans la station de Dahra en octobre 1992.

#### 3.2.2.2. Potentiel hydrique du sol ( $\Psi_{sol}$ ).

Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un psychromètre - microvoltmètre Wescor PR-55, pour les mêmes profondeurs que les tubes d'accès. On a ainsi utilisé douze sondes psychrométriques, et les potentiels des différents niveaux, représentent aussi une moyenne arithmétique des potentiels de l'ensemble des sondes de la steppe étudiée.

#### 3.2.2.3. Potentiel de sève ( $\Psi_s$ ).

A l'aide de la chambre à pression type Scholander, nous avons effectué des mesures du potentiel de sève de deux espèces ligneuses sahéliennes : *Acacia tortilis* qui est particulièrement suivi et *Balanites aegyptiaca*. Pour des journées entières d'observations, nous avons estimé leur potentiel de base (entre 5h et 6h du matin T.U.C.\*), leur potentiel minimum (entre 11h et 13h), la vitesse de récupération (après 18h), et toute une gamme de valeurs horaires intermédiaires entre ces extrêmes (cinétique journalière).

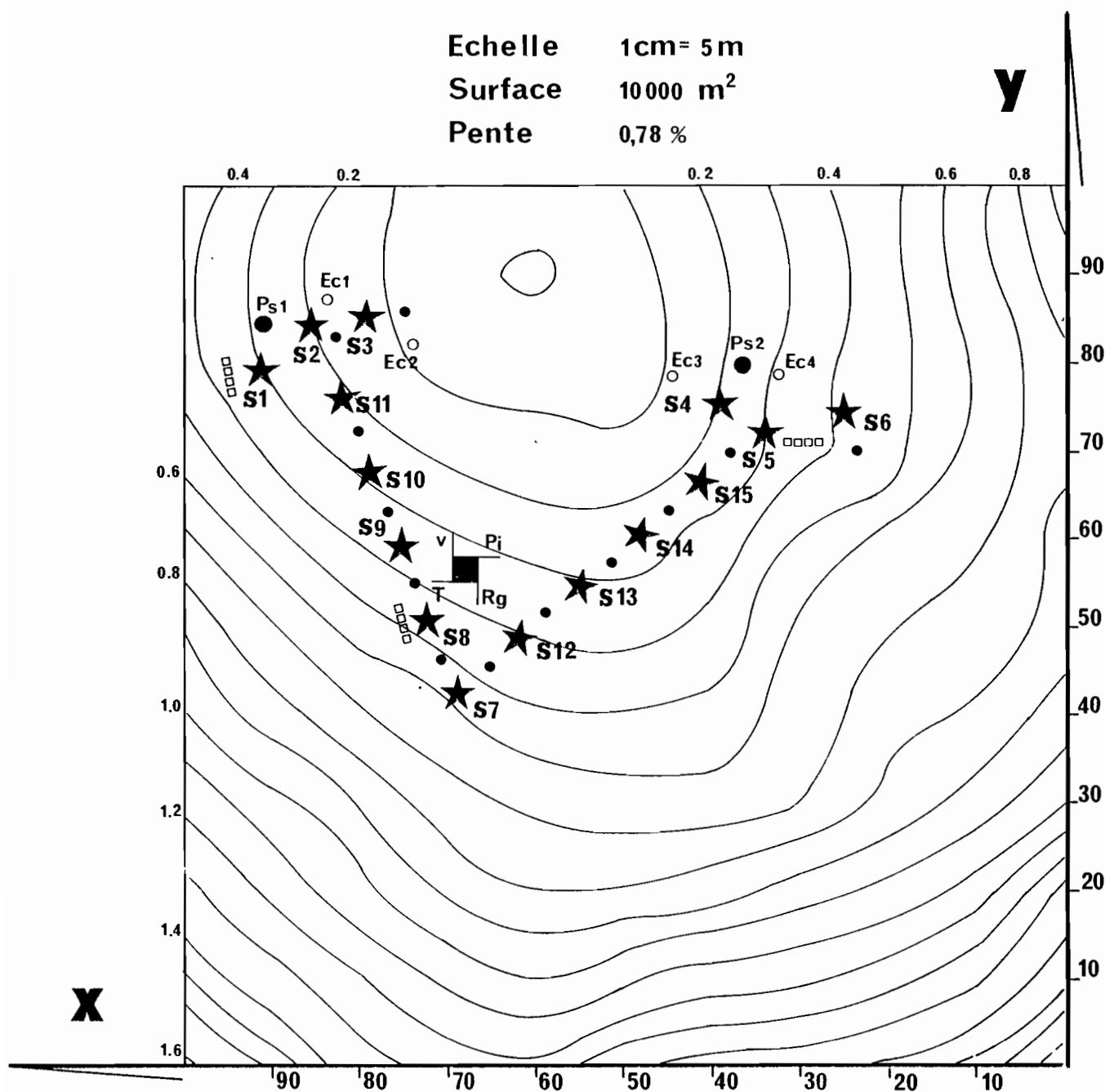
La période d'étude couvre une saison sèche (novembre 1991, janvier et mai 1992), et une saison des pluies (août et septembre 1992). Les individus qui ont fait l'objet de ces mesures sont de taille moyenne de 5 à 6 mètres et d'âge autant que possible comparable.

Carte 3 : Vue spatiale du dispositif de mesure.

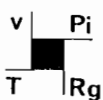
# STATION D'ETUDE

Echelle 1cm= 5m  
Surface 10 000 m<sup>2</sup>  
Pente 0,78 %

**Y**



## Légende:



Station météorologique

Pi - précipitations incidentes  
Rg - rayonnement global  
T - températures  
v - vitesse du vent



Tube d'accès pour la sonde à neutrons

**S1**

Numéro du tube



Pluviomètre

Ps - précipitations au sol



Gouttière

Ec - écoulement le long des troncs



Sonde psychrométrique

Sur ces derniers, les mesures ont été réalisées à partir de rameaux adultes les mieux éclairés, d'âge comparable, de même orientation, situés à peu près à la même hauteur, intacts et en pleine activité.

Pour le potentiel de base mesuré avant le lever du jour, ces rameaux sont prélevés à l'aide d'une ampoule portable.

#### 3.2.2.4. Transpiration (Tr) et conductance stomatique (Gw).

Pour mieux saisir la réaction de *Acacia tortilis* en période de stress, la transpiration et la conductance stomatique sont étudiées en conditions semi-contrôlées.

Les mesures qui ont fourni les résultats qui sont présentés, ont été réalisées simultanément pour Tr et Rs grâce à un poromètre à diffusion LICOR-1 600. Elles ont porté sur *Acacia tortilis* en cases lysimétriques, avec deux régimes hydriques différents : une alimentation en eau à la capacité au champ (100% du volume à la capacité au champ Vc.c.) et en conditions limitantes en eau (33% de Vc.c.). Au même moment, cet appareil permet d'obtenir entre autres paramètres, l'humidité relative ambiante (HR) et l'intensité de l'éclairement (Q).

### 3.3. Résultats et discussion.

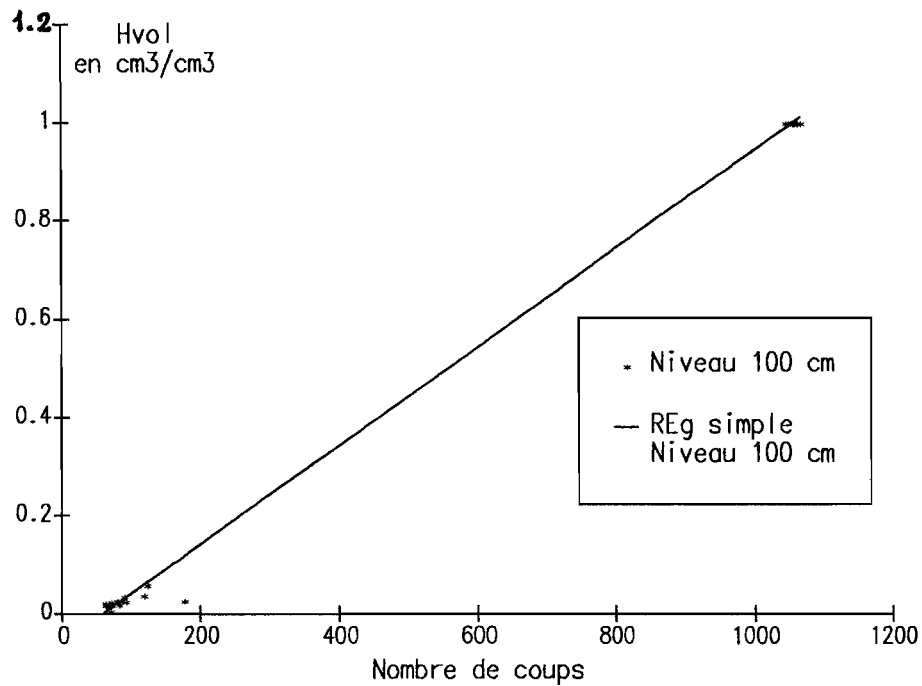
Après un examen de l'approche conceptuelle (Chapitre 1) et des principales techniques de mesure utilisées (Chapitre 2), nous comptons exposer dans cette partie du travail, les résultats obtenus à l'issue des différentes opérations de mesures.

#### 3.3.1. Résultats d'étude.

Pour les différents paramètres étudiés, les résultats présentés sont issus des mesures effectuées respectivement en conditions naturelles et en conditions semi-contrôlées.

##### 3.3.1.1. Etalonnage de la sonde à Souilène.

Il a été réalisé par l'équipe du laboratoire, lors de la mise en place de la station en 1989. On l'a effectué à partir de 18 sondes et de 12 points d'eau. Les résultats obtenus pour le niveau 100 cm, entre autres (Figure 11), montrent une relation linéaire entre l'humidité volumique du sol et le comptage neutronique. On obtient les coefficients a et b par une régression linéaire avec :  $H_{vol} = 10^{-3} N - 6.10^{-2}$ .



**Figure 11 :** Etalonnage de la sonde à neutrons : humidité volumique (Hvol) en fonction du comptage neutronique rapporté au comptage dans l'eau (N) pour le niveau 100 cm : Sondes 1 à 18 + points eau.

Le coefficient de corrélation ( $r = 0.99$ ,  $P < 0.01$ ), est hautement significatif et prouve que cette liaison est très forte.

### 3.3.1.2. L'humidité volumique et le potentiel hydrique du sol.

#### 3.3.1.2.1. L'humidité volumique.

Elle a été déterminée à l'aide de la sonde à neutrons pour les niveaux 10 cm à 450 cm. Les résultats que nous présentons ici sont ceux de 2 niveaux représentatifs d'horizon de surface (niveau 100 cm) et d'horizon de profondeur (niveau 450 cm) pendant la période d'observation du 16 octobre 1991 au 18 septembre 1992, couvrant ainsi une saison sèche et une saison des pluies.

Pour les niveaux considérés (Figure 12), l'allure générale des courbes est la même bien que le stock d'eau dans le sol présente une prépondérance pour le niveau 450 cm.

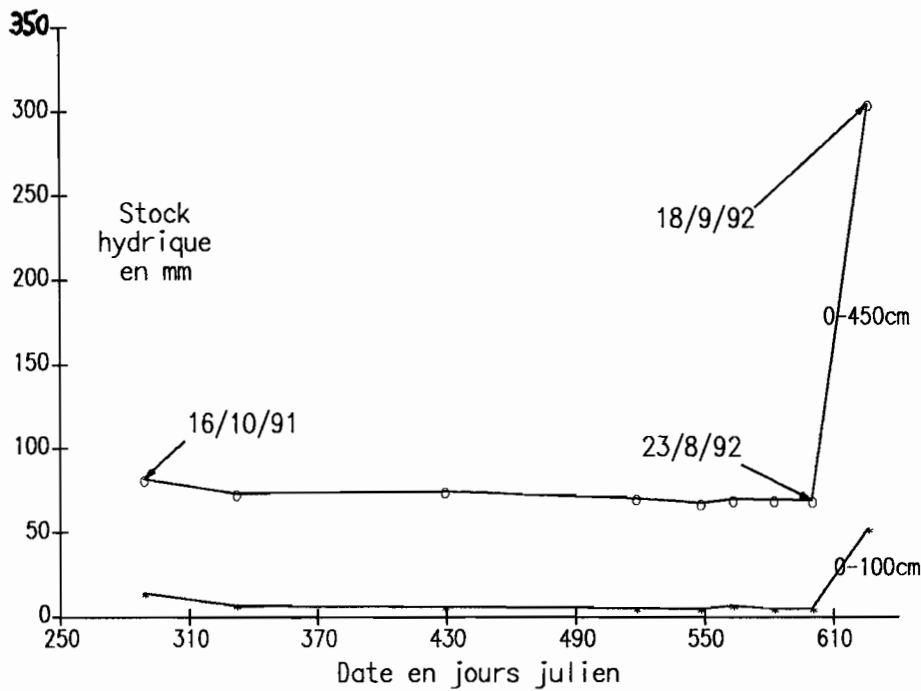


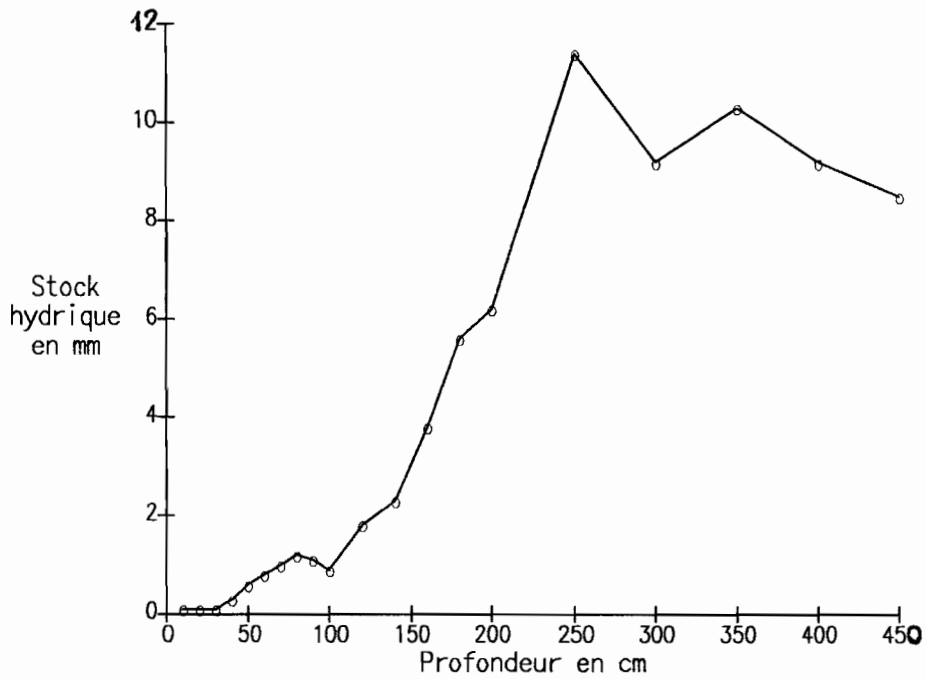
Figure 12 : Variation saisonnière de l'humidité volumique du sol dans une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

On observe ainsi un palier relativement constant des profils ( $\approx 5$  mm pour le niveau de 100 cm et 64 mm pour le niveau de 450 cm) pendant la période sèche, et un accroissement brusque dès les premières pluies significatives (de 6 mm à 36.3 mm au niveau de 100 cm et de 64 mm à 293.2 mm au niveau de 450 cm).

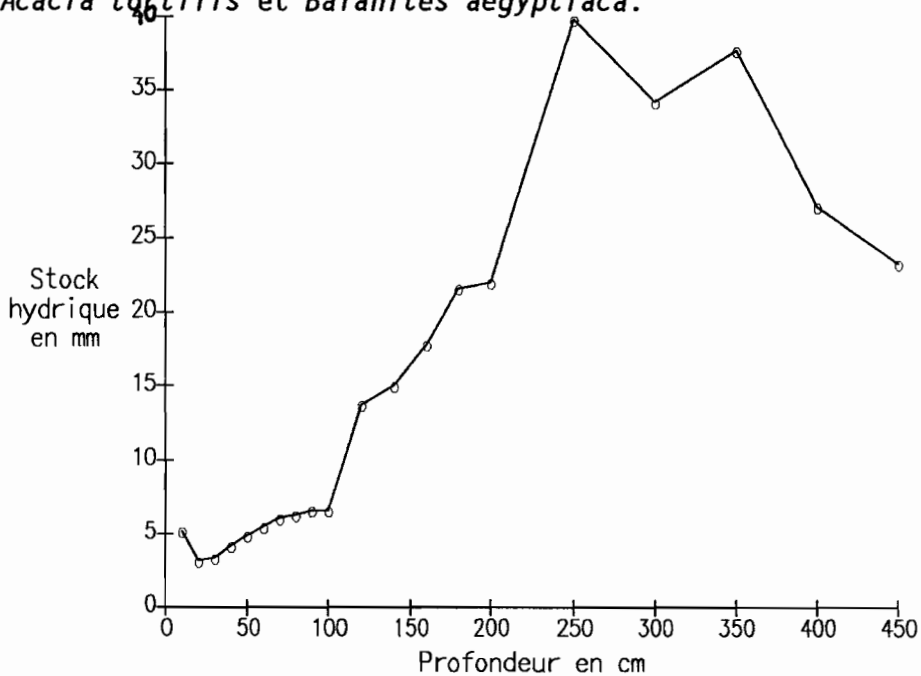
Toutefois, cette augmentation du stock est beaucoup plus accentuée en profondeur (450 cm) qu'en surface (100 cm). Egalement, ce constat est valable aussi bien en saison sèche qu'en saison des pluies.

D'autre part, on constate que la réserve hydrique du sol augmente de façon progressive, à partir des couches superficielles vers les profondeurs du sol (Figures 13a et 13b) ; ceci, jusqu'à une limite qui correspond à 250 cm.

Au-delà de cette cote, on assiste globalement, aussi bien en période sèche qu'en période humide, à une réduction progressive de cette réserve hydrique du sol.



**Figure 13a :** Réserve en eau en saison sèche (mars 1992) dans une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

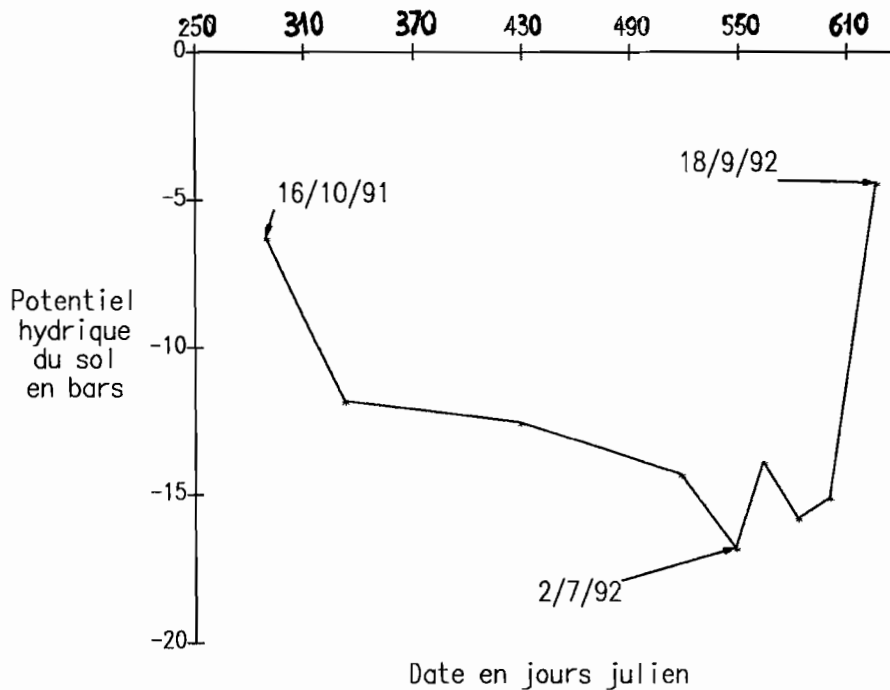


**Figure 13b :** Réserve en eau du sol en saison des pluies (septembre 1992) dans une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

### 3.3.1.2.2. Le potentiel hydrique du sol.

Pour la même période que l'humidité volumique, nous avons déterminé le potentiel hydrique moyen du sol pour la tranche de 10 cm à 450 cm de profondeur (Figure 14).



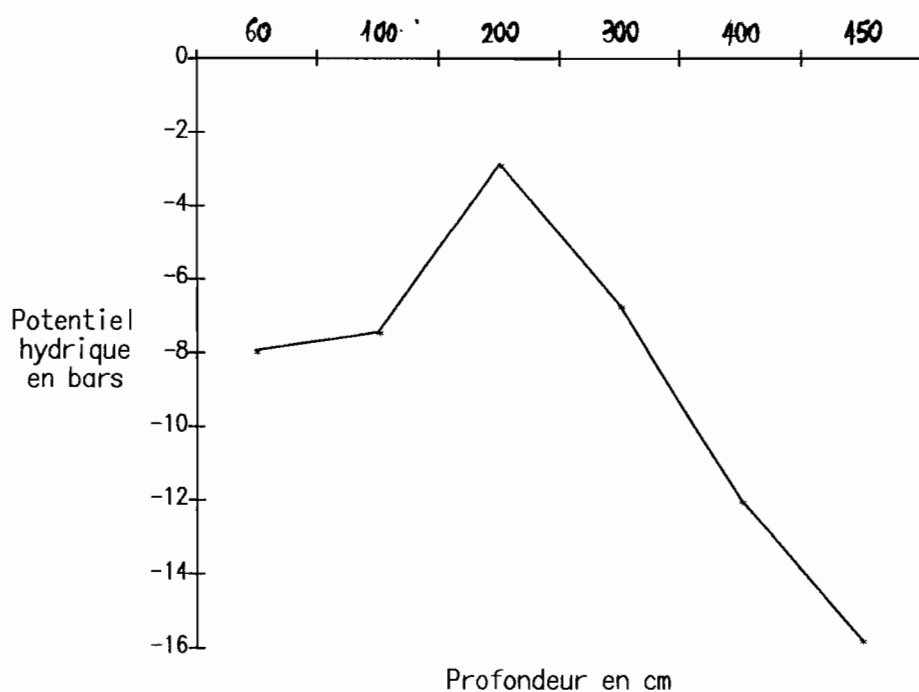


**Figure 14 :** Evolution saisonnière du potentiel hydrique du sol dans une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

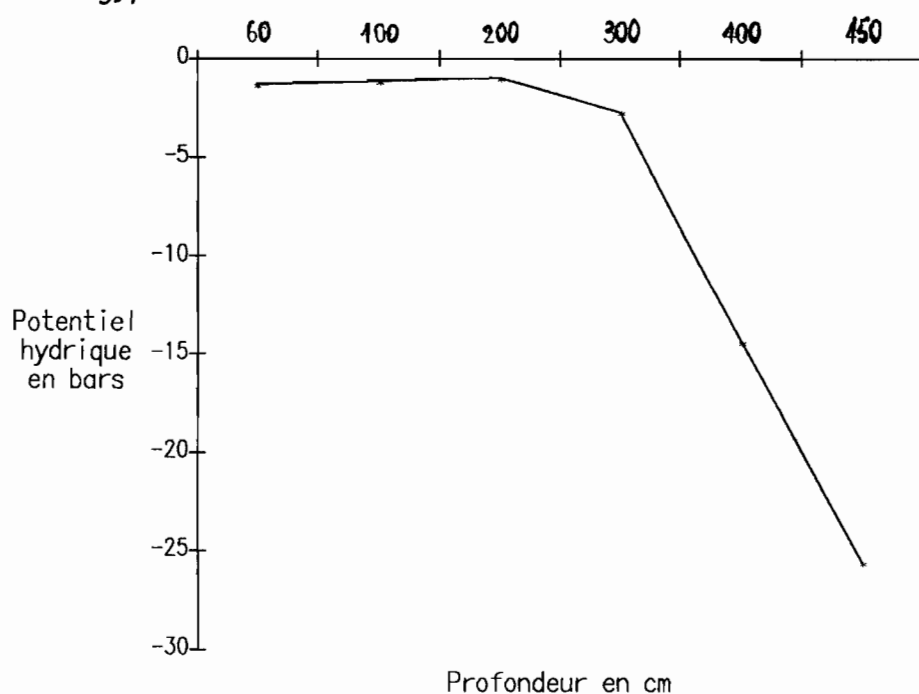
On note globalement une chute du potentiel (-6 bars à -14.3 bars) en saison sèche (octobre 1991 à juin 1992) suivie d'une augmentation prononcée (-15.1 bars à -3.4 bars en saison pluvieuse (août 1992 à septembre 1992)). Entre ces deux phases bien différenciées, on note un segment (du 2 juillet au 5 août 1992) le long duquel, on assiste d'abord à un léger accroissement du potentiel (-16.8 à -13.9 bars) (du 2 au 17 juillet 1992) puis à une légère diminution (-13.9 à -15.8 bars) (du 17 juillet au 5 août) et enfin au maintien d'un niveau de potentiel pratiquement constant (du 5 au 23 août).

Par contre, si l'on étudie séparément l'évolution de ce potentiel en période sèche (mars 1992) (Figure 15a) et en période humide (septembre 1992) (Figure 15b), on note une progression quelque peu différente. Ainsi, on constate que dans les 200 premiers centimètres du sol (de 10 à 200 cm), le potentiel augmente et atteint son maximum à  $\approx -3.5$  bars en saison sèche ; alors que, pour cette même tranche de sol, il est plus élevé ( $\approx -1.5$  bars) et à peu près constant.

Il en ressort aussi que, depuis les couches superficielles du sol jusqu'à 200 cm de profondeur, les potentiels sont toujours plus élevés (donc la succion du sol plus faible) par rapport aux horizons inférieurs jusqu'à 450 cm.



**Figure 15a :** Evolution du potentiel hydrique du sol en fonction de la profondeur en période sèche (mars 1992) dans une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.



**Figure 15b :** Evolution du potentiel hydrique du sol en fonction de la profondeur en période humide (septembre 1992) dans une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

Egalement, on peut constater en même temps que ces potentiels sont nettement plus élevés en période humide qu'en période sèche ; ce qui paraît évident du fait que la réserve hydrique, pour la même tranche de sol, est plus importante en période humide.

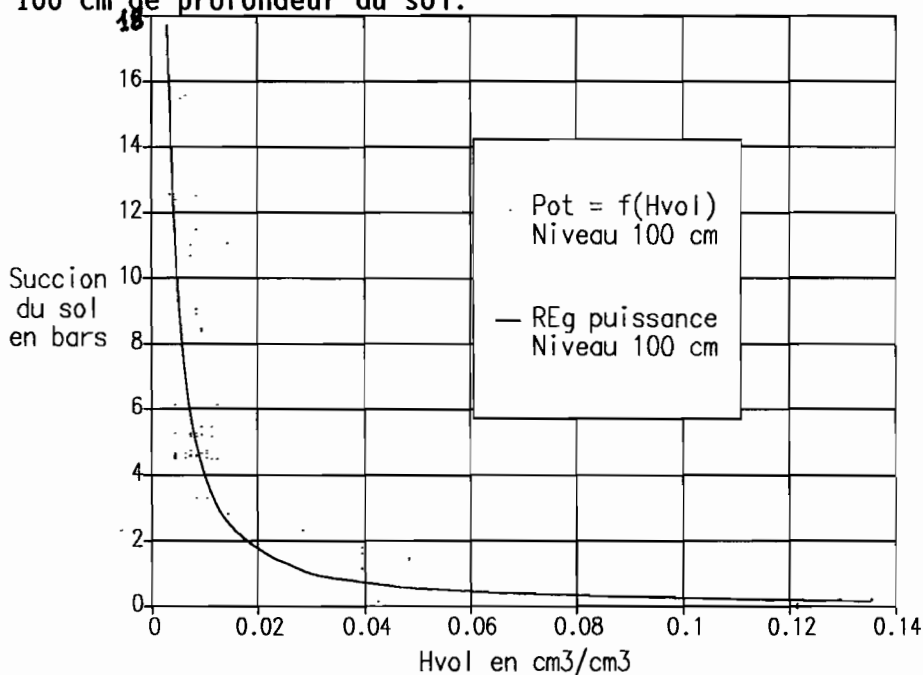
Cependant, de la cote 200 cm à la cote 450 cm, on remarque pour ces deux périodes une réduction nette et graduelle de ce potentiel. Pour cette même portion de sol (200 cm à 450 cm), nous venons de voir avec le stock hydrique que les teneurs en eau y décroissent aussi bien en saison des pluies qu'en saison sèche ; ceci, par rapport aux horizons plus superficiels.

Ce faisant, puisque les valeurs du potentiel caractérisent la plus ou moins grande disponibilité de l'eau du sol, ceci laisse supposer que la teneur en eau s'affaiblit dans cette tranche de sol.

### 3.3.1.2.3. Relation entre l'humidité volumique et le potentiel hydrique ou succion du sol.

Notons que dans cette relation qui lie potentiel et humidité du sol, on utilise plutôt les termes "succion" ou "tension" du sol qui sont synonymes "potentiel" du sol, mais exprimées en bars et en valeurs positives. Elles permettent ainsi d'éliminer le signe négatif du reste peu esthétique [HILLEL, 1988] qui caractérise la pression de l'eau du sol.

Cette relation a été déterminée à différentes profondeurs du sol. Les résultats présentés représentent des moyennes obtenues au niveau de 100 cm (Figure 16) à partir de 6 tubes d'accès de sonde à neutrons (S1, S5, S8, I, II, et III) (Carte 3) et 19 sondes psychrométriques, pour la période allant de septembre 1990 à mars 1992. Cette figure 16 nous donne ainsi l'allure de la courbe Succion du sol =  $f(\text{Humidité volumique})$  ou  $\text{Succion} = f(H_{vol})$  pour le niveau 100 cm de profondeur du sol.



**Figure 16 :** Relation entre la succion et l'humidité volumique du sol : Niveau 100 cm.

Cette courbe a une équation de la forme :  $Succion = a \times (Hvol)^{-b}$ . L'équation de cette courbe obtenue par une régression en puissance est la suivante :  $Succion = -1.23 \times (Hvol)^{-0.01}$ .

Le coefficient de corrélation trouvé ( $r = 0.71$ ,  $p < 0.05$ ) est significatif et permet ainsi de confirmer une bonne liaison entre ces deux paramètres.

Etant donné que le dispositif a été humecté à la capacité au champ dès après sa mise en place, on a pu suivre donc l'évolution simultanée de la succion et de l'humidité du sol avec l'évaporation en périodes sèches et la réhumectation en périodes pluvieuses. Globalement, cette courbe présente 3 phases plus ou moins distinctes :

- à la capacité au champ ;
- en-dessous de la capacité au champ et avant la teneur minimale ;
- à la teneur en eau minimale (réduction extrême du stock d'eau).

### 3.3.1.3. Le potentiel de sève.

#### 3.3.1.3.1. Représentativité des mesures à la chambre à pression.

Une analyse en composantes principales (A.C.P.) avec le logiciel *BIOMECO* nous a permis de déterminer les corrélations entre les potentiels des différents individus de chacune des 2 espèces suivies (*Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*) d'une part, et entre les potentiels de ces 2 espèces d'autre part. Une telle analyse nous a fourni les résultats présentés sous forme de matrices de corrélation entre ces individus, pour des potentiels déterminés en novembre 1991 et janvier 1992.

**Tableau 2 :** Matrices de corrélation (a) entre les individus d'*Acacia tortilis* (ACA1, ACA3) et le *Balanites aegyptiaca* n°4 (BAL4) et (b) entre les individus de *Balanites aegyptiaca* (BAL5, BAL6) et l'*Acacia tortilis* n°2.

#### (a) novembre 1991.

Esp.	ACA1	ACA3	BAL4
ACA1	1	0.97*	0.96
ACA3	0.97	1	0.95
BAL4	0.96	0.95	1

(b) janvier 1992.

Esp.	ACA2	BAL5	BAL6
ACA2	1	0.96	0.95
BAL5	0.96	1	0.96*
BAL6	0.95	0.96	1

Pour déterminer ces matrices, nous avons utilisé la régression linéaire qui est une méthode statistique permettant de déterminer l'intensité de la liaison entre 2 ou plusieurs variables quantitatives [SCHWARTZ, 1969]. Les coefficients de corrélation ( $r$ ) obtenus (Tableaux 2a et 2b) montrent que la liaison entre les potentiels des individus de chacune des espèces d'une part, et entre les potentiels des 2 espèces d'autre part, est très étroite. Il en est ainsi car, cette liaison est d'autant plus intense que la valeur absolue de ( $r$ ) est voisine de l'unité (1).

On peut donc déterminer, pour une heure de mesure donnée, le potentiel d'un individu de chaque espèce en fonction de celui d'un autre individu de cette même espèce ; mais aussi le potentiel d'une des espèces en fonction du potentiel de l'autre. Cette assertion est confirmée par les premiers résultats des mesures effectuées sur ces espèces avec les capteurs de déplacements linéaires [GROUZIS et BERGER, 1992, com. verb.].

Ceci nous permet de résoudre le problème posé par le suivi simultané de plusieurs individus à la même heure, en rapport avec la contrainte que constituent le transport régulier du dispositif de mesure d'un individu à un autre et le respect de délai de mesure (2 mn au maximum). D'ailleurs, les relations qui lient ces différents potentiels sont définies par équations suivantes :

$$\begin{aligned}
 \Psi_{ACA1} &= -2.98 \pm 1.02 + 0.90 \pm 0.04 \Psi_{ACA3} & r = 0.97, p < 0.01 & n = 27 \\
 \Psi_{ACA3} &= +1.93 \pm 1.22 + 1.05 \pm 0.04 \Psi_{ACA1} \\
 \Psi_{ACA1} &= -1.46 \pm 1.31 + 0.63 \pm 0.03 \Psi_{BAL4} & r = 0.96, p < 0.01 & n = 27 \\
 \Psi_{BAL4} &= -0.47 \pm 2.05 + 1.47 \pm 0.08 \Psi_{ACA1} \\
 \Psi_{ACA3} &= +0.66 \pm 1.67 + 0.67 \pm 0.04 \Psi_{BAL4} & r = 0.93, p < 0.01 & n = 27 \\
 \Psi_{BAL4} &= -4.50 \pm 2.18 + 1.33 \pm 0.09 \Psi_{ACA3} \\
 \Psi_{ACA2} &= -2.77 \pm 1.15 + 0.63 \pm 0.03 \Psi_{BAL5} & r = 0.96, p < 0.01 & n = 21 \\
 \Psi_{BAL5} &= +1.72 \pm 1.94 + 1.47 \pm 0.08 \Psi_{ACA2} \\
 \Psi_{ACA2} &= -1.55 \pm 1.40 + 0.63 \pm 0.04 \Psi_{BAL6} & r = 0.95, p < 0.01 & n = 21 \\
 \Psi_{BAL6} &= -0.96 \pm 2.13 + 1.41 \pm 0.09 \Psi_{ACA2}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\Psi_{BAL5} &= +1.11 \pm 1.85 + 0.99 \pm 0.05 \Psi_{BAL6} \\ r &= 0.96, p < 0.01 \quad n = 21 \\ \Psi_{BAL6} &= -3.38 \pm 1.68 + 0.94 \pm 0.05 \Psi_{BAL5}\end{aligned}$$

Cette bonne liaison nous a permis par la suite, d'appliquer la méthode de détermination du potentiel de sève (à l'aide de la chambre à pression) au suivi de l'état hydrique de ces deux espèces. Ces mesures ont été effectuées en période sèche et en période humide.

### 3.3.1.3.2. Application au suivi de l'évolution journalière et saisonnière du potentiel de sève.

L'évolution saisonnière et journalière du potentiel de sève a été suivie à l'aide de la chambre à pression, pour des journées complètes d'observation (entre 5-6h et 19h) chez 2 espèces *Acacia tortilis* n°1 et *Balanites aegyptiaca* n°4. La cinétique du 17 janvier 1992 (Figure 17) montre toujours des potentiels élevés le matin avant le lever du soleil (potentiel de base  $\Psi_b$ ) et qui accusent une chute progressive jusqu'à un minimum ( $\Psi_{min}$ ) entre 11h et 13h. A partir de ce minimum, ils augmentent à nouveau de façon graduelle en fin d'après-midi et atteignent, au coucher du soleil, des valeurs maximales voisines celle du potentiel de base.

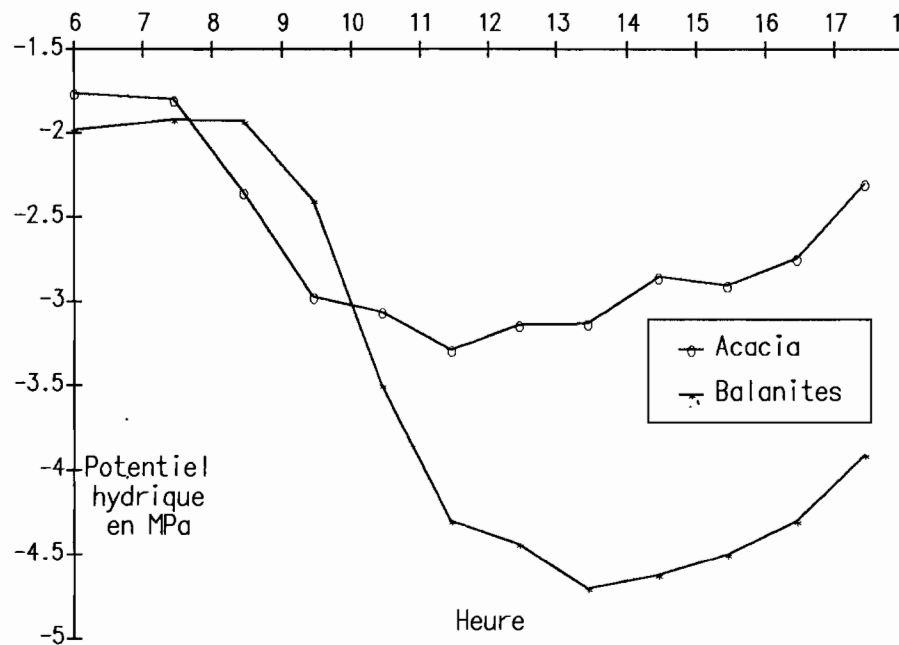
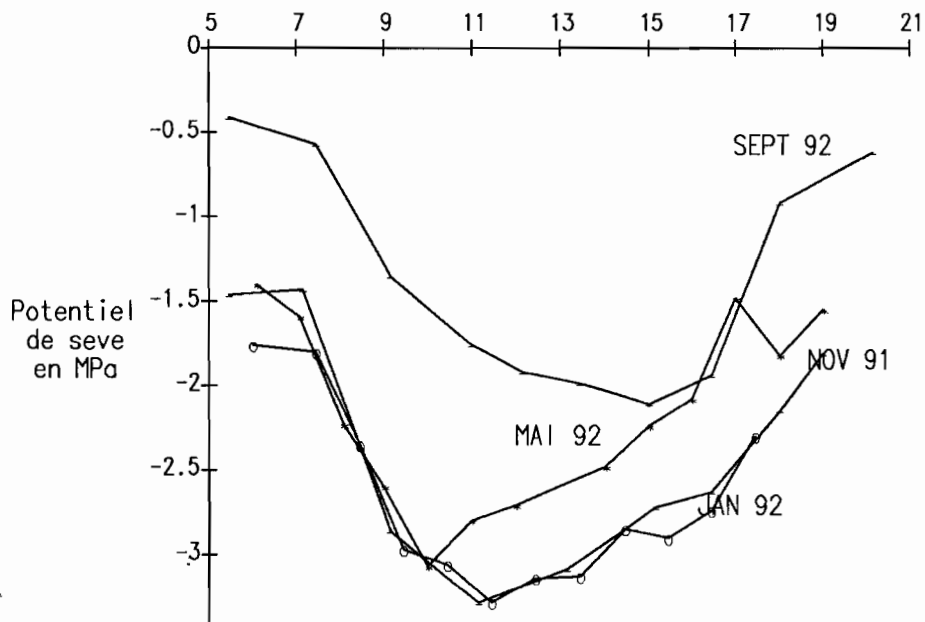


Figure 17 : Evolution journalière du potentiel de sève de *Acacia tortilis* et de *Balanites aegyptiaca*.

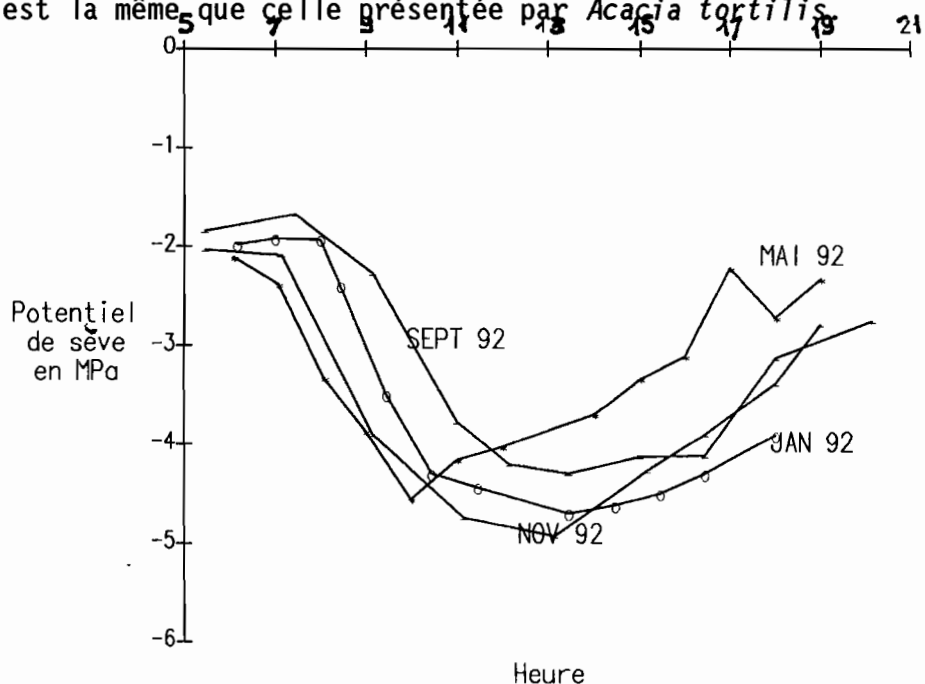
- Pour *Acacia tortilis*, les résultats (Figure 18) donnent une gamme de potentiels généralement faibles en période sèche [ $\Psi_b$  entre -1.4 et -1.8 MPa ;  $\Psi_{min}$  entre -3.1 et -3.4 MPa] et élevés en saison pluvieuse [ $\Psi_b$  = -0.4 MPa et  $\Psi_{min}$  = -2.3 MPa].



**Figure 18 :** Evolution saisonnière du potentiel de sève de *Acacia tortilis*.

On constate cependant qu'au mois de mai, bien qu'on soit encore en saison sèche, les potentiels sont relativement élevés [ $\Psi_b \approx -1.3$  MPa et  $\Psi_{min} \approx -3$  MPa] par rapport à ceux de novembre 1991 et janvier 1992.

- Pour *Balanites aegyptiaca* (Figure 19), l'allure générale des courbes obtenues est la même que celle présentée par *Acacia tortilis*.



**Figure 19 :** Evolution saisonnière du potentiel de sève de *Balanites aegyptiaca*.

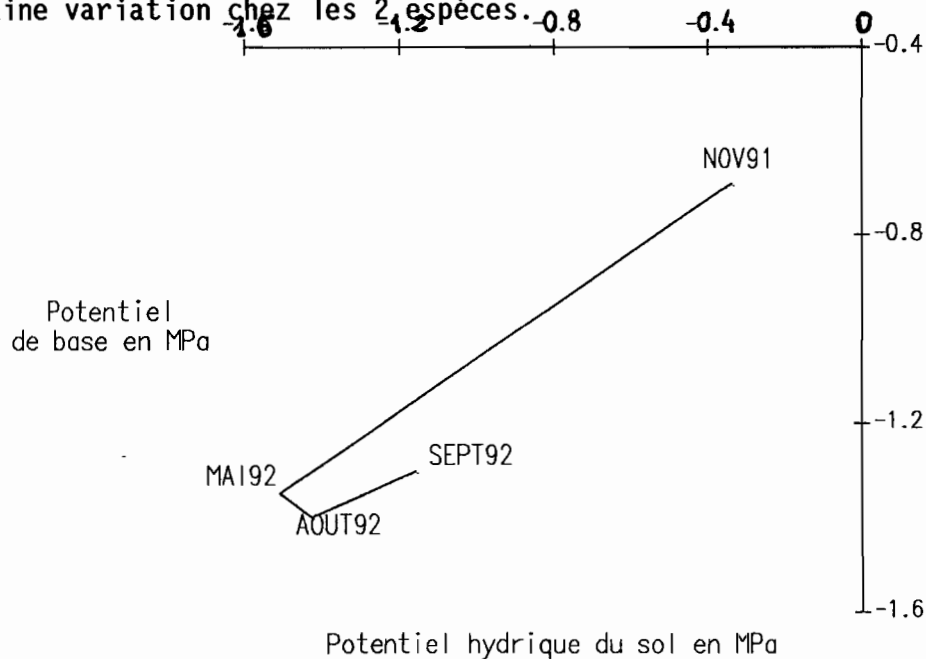
Toutefois, on peut remarquer dans ce dernier cas que dans l'ensemble, les potentiels sont plus faibles chez *Balanites aegyptiaca* que chez *Acacia tortilis* ; ce qui est valable aussi bien en saison sèche [ $\Psi_b$  entre -2 et -

2.1 MPa ;  $\Psi_{\min}$  entre -4.4 et -4.7 MPa] qu'en saison des pluies [ $\Psi_b = -1.8$  MPa et  $\Psi_{\min} = -4.3$  MPa]. La même anomalie observée au mois de mai chez *Acacia tortilis* est aussi révélée chez *Balanites aegyptiaca*.

Il ressort aussi de ces cinétiques, que l'amplitude de variation des potentiels ( $\Delta\Psi$ ) [entre le potentiel de base et le potentiel minimum], est plus grande en période humide [ $\Delta\Psi \approx 1.9$  pour *Acacia tortilis* et  $\Delta\Psi \approx 2.5$  pour *Balanites aegyptiaca*] qu'en période sèche [ $\Delta\Psi \approx 1.6$  pour *Acacia tortilis* et  $\Delta\Psi \approx 2.3$  pour *Balanites aegyptiaca*].

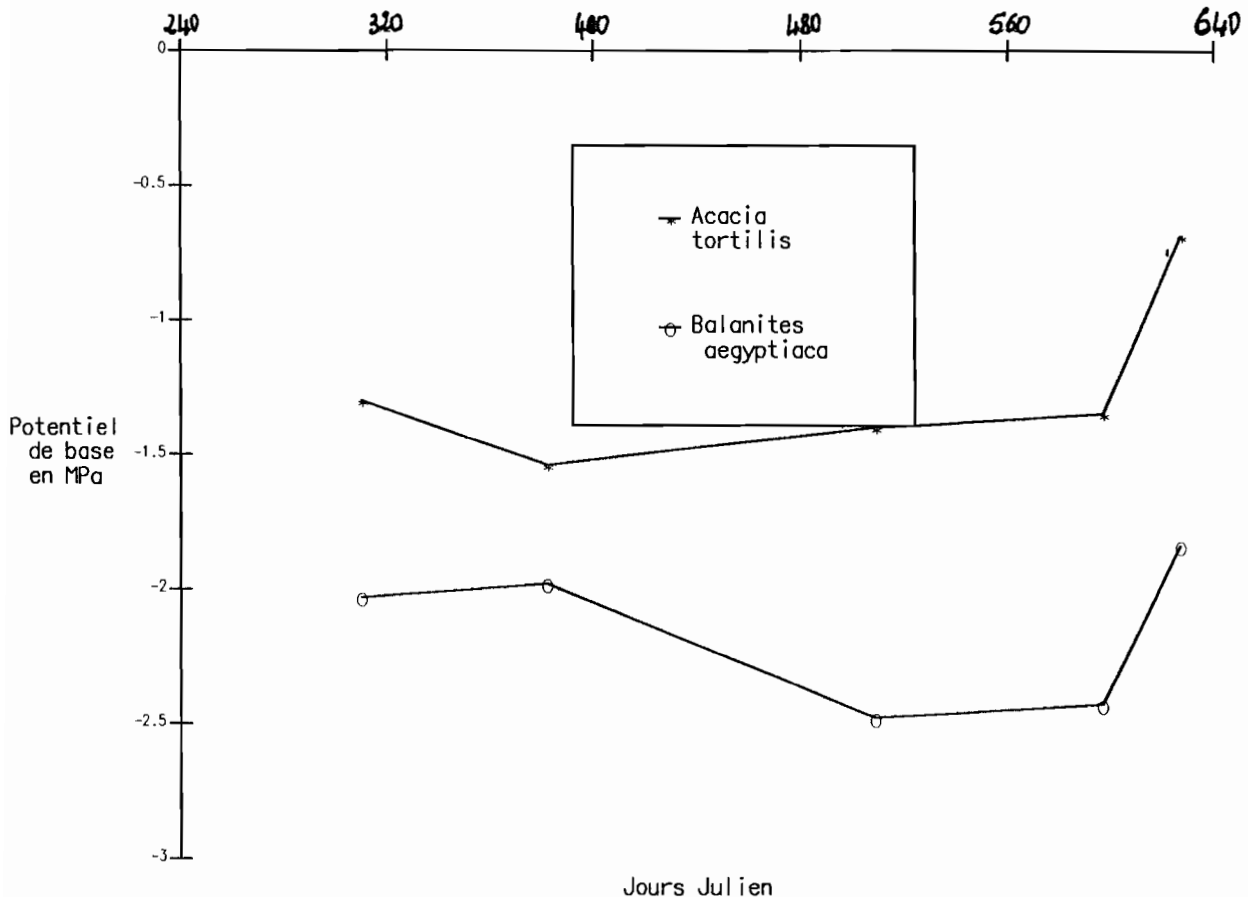
Par ailleurs, on peut constater aussi que les potentiels minimaux de ces 2 espèces sont plus faibles en saison sèche [entre -3.1 et -3.4 MPa pour *Acacia tortilis* et entre -4.4 et -4.7 MPa pour *Balanites aegyptiaca*] qu'en saison humide [-2.3 MPa pour *Acacia tortilis* et -4.3 MPa pour *Balanites aegyptiaca*]. En outre, les résultats révèlent d'une part, que les valeurs du potentiel de base sont plus élevées chez *Acacia tortilis* [-1.4 MPa en période sèche et -0.4 MPa en période humide] que chez *Balanites aegyptiaca* [-2 MPa en période sèche et -1.8 à -1.6 MPa en période humide], et d'autre part, qu'il en est ainsi tant en saison sèche qu'en période de bonne alimentation hydrique. Il existe également une relation qui lie le potentiel de base des plantes au potentiel hydrique du sol. La figure 19 nous a permis de mettre en évidence une relation linéaire entre ces 2 potentiels aussi bien en saison sèche (novembre 1991 à mai 1992), qu'en saison des pluies (août-septembre 1992).

Cette liaison a été établie à partir de mesures du potentiel de base effectuées sur *Acacia tortilis* et du potentiel hydrique du sol aux mêmes moments. L'évolution saisonnière du potentiel de base (Figure 21) connaît une certaine variation chez les 2 espèces.



**Figure 20 :** Relation entre le potentiel de base d'*Acacia tortilis* et le potentiel hydrique du sol.





**Figure 21 :** Evolution saisonnière du potentiel de base chez *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

Il s'avère ainsi que ce potentiel est globalement faible en période sèche pour toutes ces 2 espèces (valeurs ci-dessus) et élevé en alimentation hydrique optimale. On constate aussi que *Acacia tortilis* retrouve plus rapidement des valeurs de potentiels de base élevées (récupération) après les pluies que *Balanites aegyptiaca*.

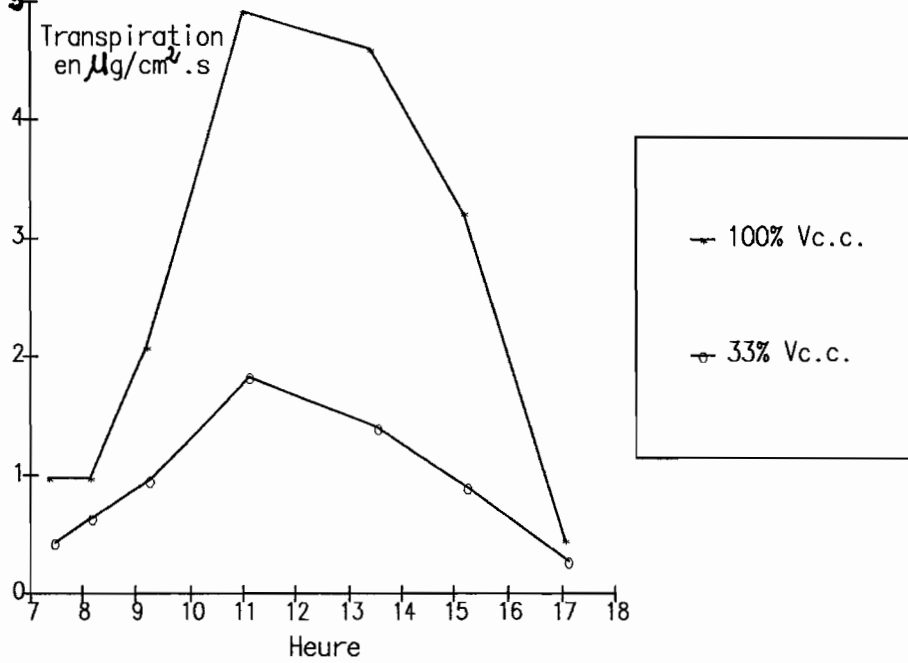
#### 3.3.1.4. La transpiration et la conductance stomatique.

##### 3.3.1.4.1. Cinétique journalière de la transpiration et de la conductance stomatique.

Les mesures de ces 2 paramètres ont été effectuées simultanément sur des feuilles d'*Acacia tortilis* à l'aide du poromètre à diffusion LI-COR 1600. Les résultats sont obtenus pour 2 régimes hydriques contrastés, correspondant d'une part à une alimentation en eau optimale (100% de Vc.c) et d'autre part à une alimentation en eau limitante (33% de Vc.c). Les figures 22 et 23 donnent les cinétiques à l'échelle de la journée pour ces 2 variables.

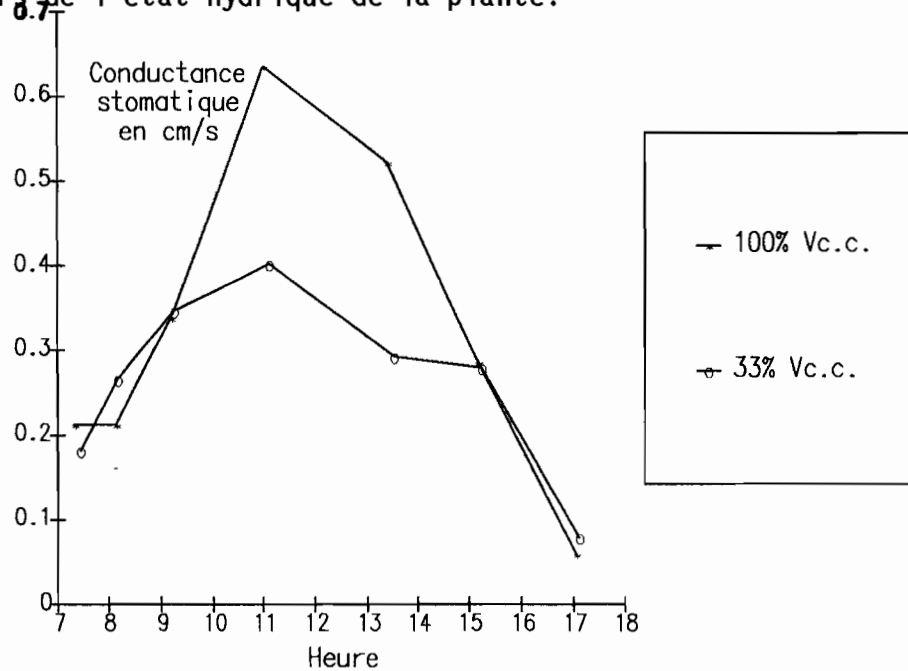
- A la capacité au champ (100% Vc.c), la courbe se présente sous de dôme avec un flux transpiratoire qui s'élève dans la matinée (Figure 22) après le lever du soleil, pour atteindre un maximum entre 11h ( $4.9 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). A partir de ce moment, le flux connaît d'abord une légère baisse

jusqu'à 13h40 ( $\approx 4.6 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) puis amorce une chute définitive jusqu'à un minimum ( $0.45 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) à 17h correspondant à la fermeture complète des stomates.



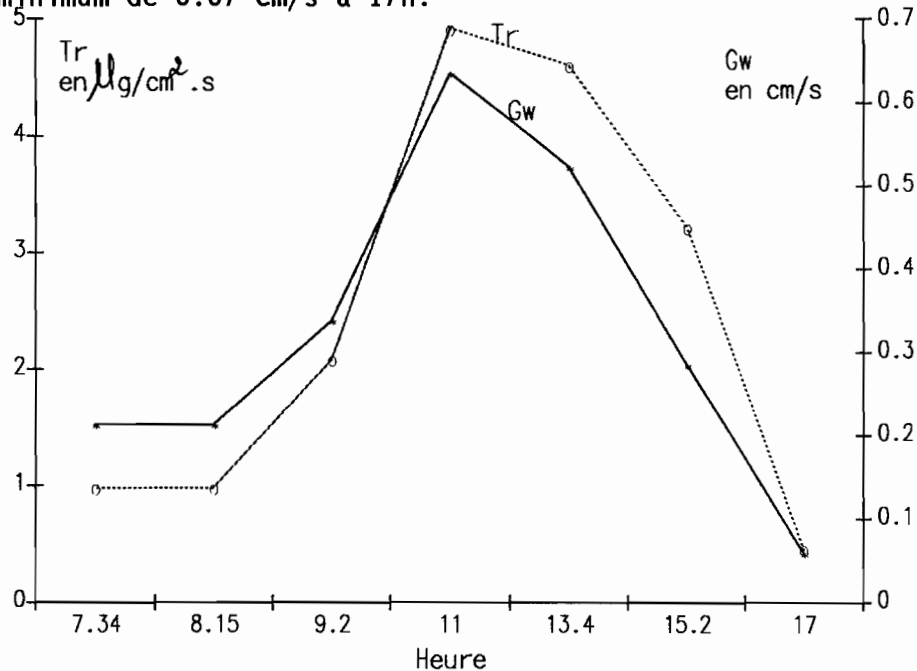
**Figure 22 :** Cinétique journalière de la transpiration d'*Acacia tortilis*.

Au même moment (Figure 23), la conductance stomatique varie exactement de la même façon au cours de la journée avec un maximum de 0.40 cm/s au même moment (à 11h). Ceci laisse supposer une certaine relation entre ces 2 indicateurs de l'état hydrique de la plante.



**Figure 23 :** Cinétique journalière de la conductance stomatique d'*Acacia tortilis*.

- En alimentation limitante (33% Vc.c), la courbe de la transpiration présente un maximum (Figure 22) de  $1.8 \mu\text{g}.\text{cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$  à 11h à partir duquel, on assiste une chute très prononcée jusqu'au minimum de  $0.27 \mu\text{g}.\text{cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$  à 17h. Egalement,  $G_w$  présente dans ce cas le même type d'évolution que  $Tr$  mais avec une baisse plus accentuée depuis son maximum de  $0.40 \text{ cm/s}$  à 11h jusqu'au minimum de  $0.07 \text{ cm/s}$  à 17h.

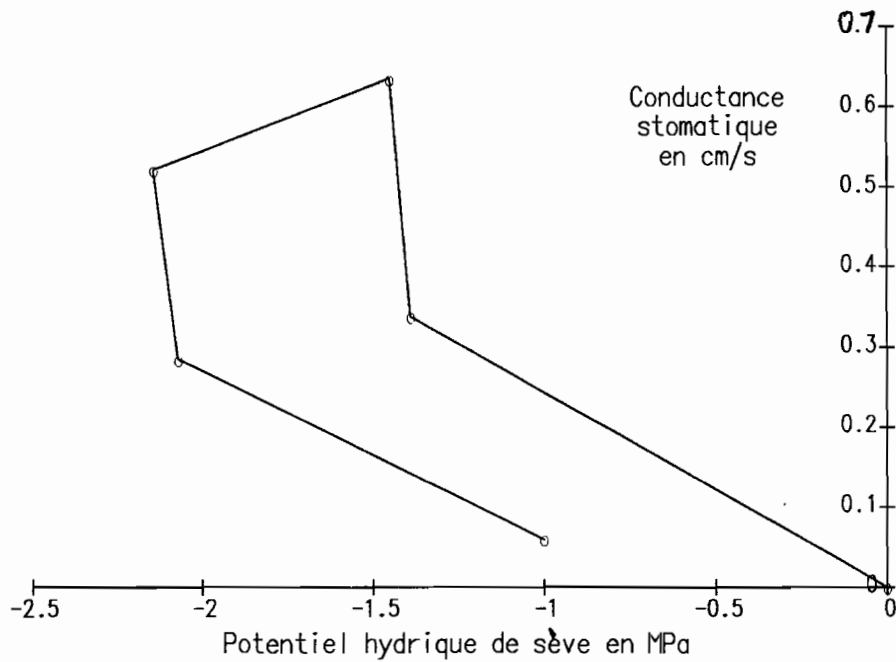


**Figure 24 :** Relation entre la transpiration et la conductance stomatique chez *Acacia tortilis* en alimentation hydrique à la capacité au champ.

De manière générale, on peut remarquer que  $Tr$  et  $G_w$  sont plus importantes à la capacité au champ qu'en alimentation hydrique limitante d'une part, et que d'autre part, ces 2 paramètres sont parfaitement liés (Figure 24).

#### 3.3.1.4.2. Relation entre la conductance stomatique et le potentiel de sève chez *Acacia tortilis* avec alimentation à la capacité au champ.

A partir du graphique représenté à la figure 25, nous pouvons évoquer l'existence d'un phénomène d'hystérésis entre ces paramètres



**Figure 25 :** Relation entre conductance stomatique et potentiel de sève chez *Acacia tortilis*.

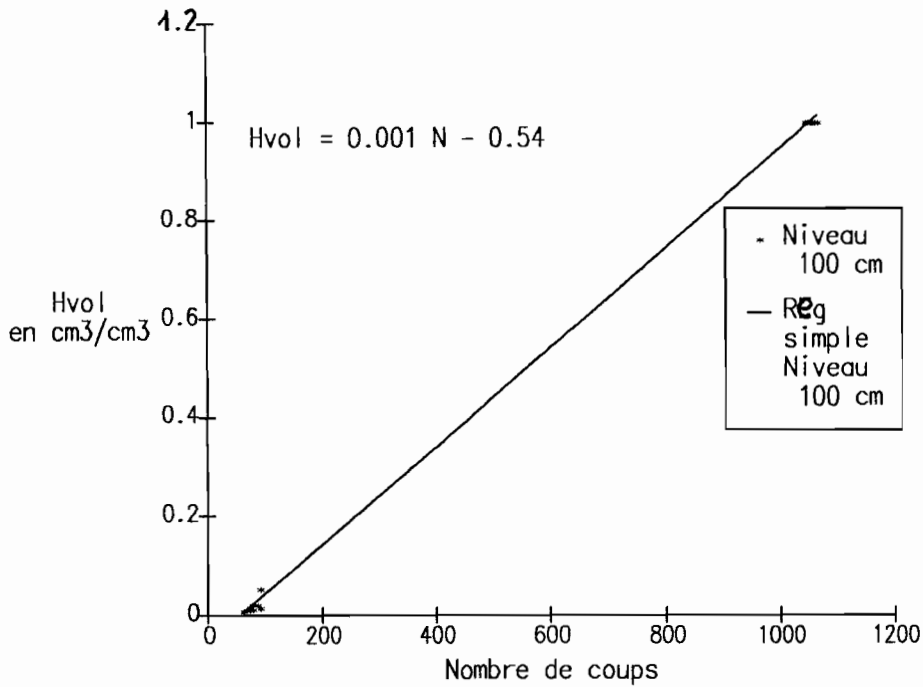
#### 3.3.1.5. Etalonnage de la sonde à Dahra.

Dahra est une localité située dans la région de Louga (Département de Linguère). La parcelle d'étude nouvellement implantée a été choisie dans l'enceinte du Centre de Recherches Zootechniques mis en place par l'ISRA, entre 15°21'71''N et 15°26'50''W. Elle est située sur un substrat qui est un sol brun-rouge subaride et à peuplement d'*Acacia tortilis* [POUPON, 1980].

Le climat est tropical sec de type sahélo-soudanien où la pluviométrie varie entre 300 mm et 600 mm [CORNET, 1981] avec une moyenne de 400 mm. Les températures y sont généralement élevées et la moyenne annuelle est supérieure à 28°C.

L'étalonnage que nous avons réalisé a été effectué le 23 octobre 1992 à partir de 10 tubes d'accès de sonde à neutrons implantés dans des trous forés jusqu'à 450 cm de profondeur.

La courbe présentée (Figure 26) est celle de la cote Z = 100 cm comme pour l'étalonnage qui a été réalisé à Souilène.



**Figure 26 :** Etalonnage de la sonde à neutrons , Niveau 100 cm.

Cette courbe est presque similaire à celle obtenue pour Souilène et montre encore, la bonne corrélation entre l'humidité volumique du sol et le nombre de neutrons thermalisés.

### 3.3.2. Discussion des résultats.

Dans cette partie du mémoire, nous allons essayer d'explicitier la signification qui peut se dégager des différents résultats obtenus.

#### 3.3.2.1. Etalonnage de la sonde à la station de Souilène.

On peut d'ores et déjà confirmer que, la relation linéaire qui lie l'humidité volumique du sol au nombre de neutrons ralentis est très forte ( $r = 0.99$ ,  $p < 0.05$ ). Le nombre de neutrons ralentis constitue donc un bon indicateur de l'humidité volumique instantanée des sols surtout non gonflants.

Ainsi, la sonde apparaît comme un appareil convenable pour une mesure *in situ* et continue du stock hydrique du sol.

#### 3.3.2.2. L'humidité volumique et le potentiel hydrique du sol.

Les résultats présentés aux figures 12, 13a et 13b, montrent ce qui suit.

- D'une part, la réserve du sol est plus importante en profondeur (450 cm) que vers la surface du sol (100 cm). Ceci serait dû à l'évaporation directe à partir du sol et à l'absorption racinaire suivie de la transpiration, facteurs qui sont en général plus intenses dans les couches les plus superficielles du sol que dans les couches profondes. -
- D'autre part, en saison des pluies, ce stock hydrique augmente plus

rapidement (démarrage plus rapide) en profondeur qu'en surface. Ce fait peut s'expliquer par la reconstitution de la réserve hydrique du sol avec l'apport des pluies.

Il s'avère ainsi qu'au niveau stationnel, la réserve hydrique du sol présente une variabilité spatiale et temporelle. D'ailleurs, ce stockage et la circulation de l'eau sont conditionnés [BENALI, 1991] par les caractéristiques hydrodynamiques du sol.

Avec la figure 14, on peut globalement évoquer la chute du potentiel hydrique du sol (-0.6 MPa à -1.7 MPa) en saison sèche (octobre 1991 à juin 1992). Cette chute est suivie d'une augmentation ( $\approx -0.3$  MPa) dès après les premières pluies (août à septembre 1992).

De même, à partir de la relation établie entre la succion du sol et son humidité volumique (Figure 16), on peut déduire que cette succion évolue inversement à l'humidité du sol. En d'autres termes, pour des teneurs en eau élevées ( $0.04 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$  à  $0.14 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ ) (capacité au champ), on a une succion faible ( $\approx 1$  bar). Ceci correspond au palier de cette figure 16.

Lorsque le stock diminue, on assiste à une augmentation graduelle de cette tension du sol ( $\approx 1$  bar à 6 bars). L'eau tend à être conservée grâce aux forces de rétention du sol qui commencent à agir en-dessous de la capacité au champ.

Enfin, on assiste à un accroissement rapide de la succion (6 bars à 16 bars) lorsque la teneur en eau devient minimale. A ce niveau, l'eau est fortement liée au sol ; liaison qui est fonction de propriétés du sol comme la structure et la texture, ce qui est d'ailleurs conforme aux résultats de BENALI, 1991.

Cette relation entre le potentiel hydrique et l'humidité du sol est d'ailleurs mise aussi en évidence à travers les figures 13a, 13b d'une part, et 15a, 15b d'autre part. Il apparaît donc que pour la même tranche de sol (10 cm à 200 cm), on note des potentiels élevés c'est à dire une succion faible, et d'autant plus faible que la teneur en eau est importante. Ce dernier constat reste valable tant en période sèche qu'en période humide. De là, ressort toute l'importance de la nature du système racinaire des plantes dans l'exploitation plus ou moins bonne des horizons humides du sol. Ainsi, l'alimentation en eau sera meilleure pour les espèces dont l'essentiel du système racinaire, se situe entre 10 cm et 200 cm.

### 3.3.2.3. Le potentiel de sève.

L'évolution journalière du potentiel présente la même allure générale pour les 2 espèces suivies (Figure 17). On assiste à une chute progressive du potentiel au cours de la journée à partir du potentiel de base (entre 5h et 6h T.U.C.) jusqu'au potentiel minimum obtenu entre 11h et 13h. A partir de ce minimum qui correspond d'ailleurs à un état de déshydratation extrême

favorisant la fermeture provisoire des stomates, le potentiel croît à nouveau à partir de 13h suite à une fermeture progressive de ces stomates en réponse à la diminution de l'éclairement jusqu'au début de l'obscurité totale (19h).

Pendant la nuit, on assiste à une réhydratation progressive des individus et le potentiel de sève retrouve sa valeur maximale initiale avant le lever du soleil (en fin d'aube et début d'aurore).

Le potentiel de base ou potentiel de fin de nuit est mesuré alors que l'évaporation et la transpiration sont négligeables. Il est voisin du potentiel d'équilibre entre la rhizosphère et la plante [AUSSENAC et al., 1984 in PELTIER et al., 1990].

Son niveau est représentatif de la disponibilité en eau du sol.

Les résultats obtenus pour ce paramètre (Figures 18 et 19) révèlent que l'eau est plus disponible pour la plante en saison humide ( $\Psi_b = -0.4$  MPa pour *Acacia tortilis* et  $\Psi_b = -1.8$  MPa pour *Balanites aegyptiaca*) qu'en période sèche ( $\Psi_b \approx -1.4$  MPa chez *Acacia tortilis* et  $\Psi_b = -2$  MPa pour *Balanites aegyptiaca*). Cela se justifie bien étant entendu que les potentiels de base supérieurs à -1 MPa (-0.4 MPa chez *Acacia tortilis*) équivalent toujours à une alimentation hydrique satisfaisante [EYOG MATIG et DREYER, 1991].

Partant, nous pouvons dire que même en période humide, l'alimentation en eau de *Acacia tortilis* ( $\Psi_b = -0.4$ ) est meilleure que celle de *Balanites aegyptiaca* ( $\Psi_b = -1.8$  MPa).

Le potentiel de sève exprime l'état de contrainte hydrique que subit la plante. C'est ainsi que le potentiel minimum ( $\Psi_{min}$ ) ou potentiel de milieu de journée indique l'état de déshydratation maximale à partir duquel, la plante fait intervenir sa régulation stomatique. Il constitue de ce fait un bon indice de caractérisation de l'état hydrique de la plante et évolue de façon parallèle à la progression du potentiel de base.

Il suppose ici l'intervention d'un autre facteur (en dehors de la disponibilité de l'eau) et qui est la demande évaporative. On peut constater aussi que ce  $\Psi_{min}$  est plus faible en saison sèche qu'en saison des pluies pour chacune des 2 espèces étudiées.

D'autre part, ces figures 18 et 19 montrent un vrai contraste entre la saison sèche et la saison des pluies avec une amplitude diurne des potentiels ( $\Delta\Psi = \Psi_b - \Psi_{min}$ ) plus faible en période sèche qu'en période humide ; ce qui rejoint les résultats de EYOG MATIG et DREYER, 1991. Cette différence étant considérée par AUSSENAC et GRANIER, 1978, comme indicatrice de l'importance de la transpiration, on peut donc dire que cette transpiration est réduite en saison sèche suite à une diminution de  $\Psi$ .

En comparant *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*, on peut souligner les différences suivantes.

- Le potentiel de base est plus élevé chez *Acacia tortilis* que chez *Balanites aegyptiaca* ; ce qui est valable aussi bien en saison sèche qu'en saison pluvieuse. Nous pouvons en déduire que le niveau de la contrainte avec laquelle ces espèces entament la journée est plus élevé chez *Balanites aegyptiaca*.

- Le potentiel minimum atteint en milieu de journée est toujours plus faible chez *Balanites aegyptiaca* que chez *Acacia tortilis*. Cela prouve qu'en milieu de journée, la contrainte hydrique à laquelle *Balanites aegyptiaca* est soumis est nettement plus sévère que celle observée par *Acacia tortilis* ; et que les résistances à la circulation de l'eau sont plus importantes.

- L'amplitude de variation des potentiels ( $\Delta\psi$ ) est toujours plus faible chez *Acacia tortilis* que chez *Balanites aegyptiaca* tant en période sèche qu'en période humide. Ce qui signifie que *Acacia tortilis* limite beaucoup plus vite ses pertes d'eau par transpiration (sous l'effet de la demande évaporative) que *Balanites aegyptiaca*.

Ces remarques nous permettent d'augurer une différence d'adaptation à la contrainte hydrique entre *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

En outre, on assiste globalement à de fortes variations du  $\psi_b$  entre la saison sèche et la saison des pluies (remontée rapide du  $\psi_b$  après les pluies) ; ce qui est en parfaite concordance avec les résultats obtenus par EYOG MATIG et DREYER, 1991. On peut remarquer aussi (Figures 18 et 19) que *Acacia tortilis* réagit beaucoup plus tôt à l'humidité du sol après les pluies et de façon plus significative ( $\psi_b$  varie de -1.4 MPa à -0.4 MPa) que *Balanites aegyptiaca* ( $\psi_b$  varie de -2 MPa à -1.8 MPa). Cette dernière remarque laisse supposer un système racinaire plus superficiel chez *Acacia tortilis* que chez *Balanites aegyptiaca*.

Mieux encore, il apparaît que, suite au stress hydrique, *Acacia tortilis* récupère beaucoup plus vite que *Balanites aegyptiaca* aussi bien à l'échelle de la journée (Figure 17) qu'à l'échelle saisonnière (entre la saison sèche et la saison des pluies) (Figures 18 et 19).

Ce bilan comparatif entre ces 2 espèces révèle une meilleure adaptation à la contrainte hydrique de *Acacia tortilis* par rapport à *Balanites aegyptiaca*.

Par ailleurs, le phénomène observé en mai chez les 2 espèces et qui présente des potentiels à tort plus élevés par rapport à ceux des mois de novembre et janvier, peut être expliqué de 2 manières :

- il est, soit dû à des conditions climatiques plus clémentes en mai par rapport à celles vécues en novembre et janvier ;
- soit dû à une perte importante de feuilles (réduction des surfaces évaporantes) des 2 espèces.

Cependant, la première hypothèse peut être éliminée si l'on s'en tient aux valeurs respectives des paramètres microclimatiques qui sont plus élevées le 24 mai [Température moyenne ( $T^{\circ}\text{C}_{\text{moy}}$ ) = 30.2°C, E.T.P. = 17.50



mm/j, HR%<sub>moy</sub> = 37.2%, Rayonnement global (Rg) = 352.7 cal/cm<sup>2</sup>/j, Durée de l'insolation (Di) = 9h 39mn 36s, Pluviométrie (Pmm) = 0 mm, et Vitesse du vent (Vv) = 4.38 m/s] que le 7 novembre [T°C<sub>moy</sub> = 27.95°C, E.T.P. = 5.34 mm/j, HR%<sub>moy</sub> = 40%, Rg = 258.32 cal/cm<sup>2</sup>/j, Di = 9h 22mn 12s, Pmm = 0 mm, Vv = 0.98 m/s] et le 17 janvier [T°C<sub>moy</sub> = 22.9°C, E.T.P. = 9.10 mm/j, HR%<sub>moy</sub> = 33.5%, Rg = 284.8 cal/cm<sup>2</sup>/j, Di = 7h 30mn 36s, Pmm = 0 mm, Vv = 1.25 m/s].

Ainsi, nous dirons que cette faible élévation des potentiels est due à une réduction importante des principaux organes de la transpiration que sont les feuilles.

De plus, la phénologie effectuée le 24 mai pour ces 2 ligneux montre :

- que 20% seulement des rameaux de *Acacia tortilis* portaient des feuilles épanouies, qu'il y avait absence de fleurs et de fruits. Cette persistance de quelques unes des feuilles permet d'assurer la redistribution de l'eau disponible dans celles-ci, donc d'éviter une chute trop brusque du potentiel hydrique qui compromettrait la survie de ces organes.

- que moins de 50% mais plus de 20% des rameaux de *Balanites aegyptiaca* portaient des feuilles épanouies, que moins de 50% (mais plus de 10%) avaient des fleurs sèches, que la fructification en était au stade de la nouaison seulement.

Ces données confirment ainsi la seconde hypothèse et nous permettent, de dire que la réduction des surfaces foliaires transpirantes, constitue une bonne stratégie de résistance à la contrainte hydrique. Une telle réaction est d'ailleurs manifeste chez les *Acacia* à feuilles pennées des régions arides et semi-arides comme évoqué par ULLMANN, 1989.

On peut remarquer aussi que cette réaction est plus accentuée chez *Acacia tortilis* que chez *Balanites aegyptiaca*. Ceci constitue un argument supplémentaire en faveur d'une meilleure adaptabilité au stress hydrique de *Acacia tortilis* par rapport à *Balanites aegyptiaca*.

La figure 20 nous permet par ailleurs, de dire que le potentiel de base, indice de la plus ou moins grande disponibilité de l'eau du sol, est une fonction linéaire du potentiel hydrique du sol aux mêmes moments. Ainsi, faute de mesures du potentiel hydrique du sol, le potentiel de base mesuré avant l'aube sur la plante, permet d'avoir une idée du niveau de stress hydrique de cette dernière à un instant donné. Ceci parce que, comme nous l'avons souligné plus haut, il est en équilibre avec le potentiel du sol dans la zone colonisée par les racines.

Le potentiel de base est donc un bon indicateur de la réponse des plantes au stress progressif qui s'installe au cours de la journée [AUSSENAC et GRANIER, 1978]. Dans l'ensemble, les potentiels de base et du sol diminuent en saison sèche (novembre à mai) et augmentent en saison des pluies (août-septembre) (Figure 20). Le potentiel de base est aussi, de manière générale, plus bas chez *Balanites aegyptiaca* que chez *Acacia tortilis*.

Néanmoins, pour chacune de ces 2 espèces, ce potentiel accuse une chute sévère en période de déficit hydrique (période sèche), ce qui est signe de contrainte, et croît de façon significative quand le régime hydrique est satisfaisant (période humide).

Le potentiel de base apparaît ainsi comme un bon élément d'analyse comparée entre les espèces végétales, mais aussi d'analyse spécifique à chacune. Par ailleurs, on peut soupçonner une stratification de l'enracinement des 2 espèces ligneuses étudiées, et qui favoriserait l'exploitation d'horizons différents de profondeurs.

#### **3.3.2.4. La transpiration, la conductance stomatique et le potentiel de sève.**

Le fait général qui se dégage de la figure 23, est que la conductance stomatique augmente le matin entre 8h et 11h avec l'ouverture progressive des stomates, suite à l'augmentation de l'éclairement. Cet accroissement atteint son maximum à 11h (0.64 cm/s à 100% Vc.c. et 0.40 cm/s à 33% Vc.c.) et suivi :

- d'une chute d'abord modérée (entre 11h et 13h) puis définitive (entre 15h et 17h) pour l'alimentation à 100% Vc.c. ;
- d'une chute continue et plus accentuée dès 11h jusqu'à 17h pour celle à 33% Vc.c.

Partant, puisque la transpiration est contrôlée essentiellement, entre autres variables, par la conductance stomatique, on constate que la figure 22 traduit bien son évolution au cours de la journée.

Globalement, on peut donc préciser la liaison étroite qui existe entre  $Tr$  et  $Gw$ . Ces 2 paramètres évoluent de la même façon (Figure 24) avec un pic matinal qui sera suivie d'une chute ultérieure en fin d'après-midi. Une telle cinétique a d'ailleurs été établie par ULLMANN, 1985, sur *Acacia tortilis* alors qu'il travaillait sur 40 espèces d'*Acacia* du Sud-Est et Centre d'Australie, d'Afrique Centrale et du Sud-Ouest d'Europe ; mais aussi par LANGE et al., 1987. Cependant, on peut surtout remarquer que la chute est plus accentuée quand la plante est stressée, que lorsqu'elle est alimentée à la capacité au champ ; ce qui constitue un signe de régulation stomatique systématique des pertes d'eau par la transpiration en période de stress.

Par ailleurs, il ressort de la figure 25 que :

- d'une part, la conductance stomatique est une fonction linéaire du potentiel de sève (droite de régression), ce qui peut s'expliquer par l'état de turgescence cellulaire dont dépend l'ouverture des stomates ;
- d'autre part, le phénomène d'hystérésis observé (courbe) indique qu'au cours d'une journée et à potentiels égaux, la conductance est plus élevée le matin (entre 8h et 11h) que l'après-midi. On peut ainsi constater qu'il existe une large gamme de valeurs du potentiel pour laquelle, la conductance n'est pas menacée ; mais en-dessous d'une valeur dite seuil

(-1.45 MPa à 100% Vc.c.), les stomates se ferment et cette conductance diminue jusqu'à s'annuler.

## Conclusion

Après avoir rappelé quelques *éléments théoriques de base* de la *circulation* de l'eau dans le système *sol-plante-atmosphère*, cette étude nous a permis d'utiliser des *méthodes* et des *techniques* propres à appréhender cette circulation en zone sahélienne du Sénégal (Ferlo, 280 mm de pluviométrie moyenne annuelle). A cet effet, nous avons utilisé un équipement constitué essentiellement par :

- une *sonde à neutrons* Solo 25 pour les mesures de l'humidité volumique du sol ;
- une *chambre à pression* type SCHOLANDER modèle 1 001 PMS pour les mesures du potentiel de sève ;
- un *poromètre* à diffusion à régime stationnaire LICOR 1 600 pour évaluer la transpiration foliaire, la conductance stomatique et quelques unes des variables microclimatiques correspondantes ;
- un *psychromètre-microvoltmètre* WESCOR PR-55 pour estimer le potentiel hydrique du sol.

Différents paramètres écophysiologiques ont été ensuite mesurés sur *Acacia tortilis* pour esquisser, une explication de ses stratégies de réponse à l'aridité dans le *Sahel sénégalais* et son comportement en *conditions semi-contrôlées*.

Cependant, s'il est vrai que les *méthodes* d'étude présentées dans le cadre de travail, sont parmi les plus *modernes* et les plus *fiables* actuellement utilisées en écophysiologie, il convient néanmoins de préciser que chacune d'elles comporte des *avantages* et des *inconvénients*. Ainsi, il nous paraît judicieux de proposer un tableau partiel de quelques unes de leurs caractéristiques ( Tableau 3).

**Tableau 3 :** Quelques caractéristiques des méthodes utilisées.

Appareils	Avantages	Inconvénients
<b>Sonde à neutrons</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- très fiable</li> <li>- non destructive</li> <li>- mesures <i>in situ</i> et en continu</li> <li>- mesures instantanées</li> <li>- portable (mesures au champ)</li> <li>- rapidité d'exécution</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- risques d'irradiation</li> <li>- délicatesse de transport</li> <li>- recharges régulières</li> </ul>
<b>Psychromètre</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- mesures <i>in vivo</i></li> <li>- portable</li> <li>- mesures instantanées</li> <li>- très fiable</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- imprécision au-dessus de - 4 bars</li> <li>- limite de mesure à -60 bars</li> <li>- délicat à manipuler</li> <li>- coût élevé</li> <li>- très sensible aux températures élevées</li> <li>- temps d'équilibrage long</li> </ul>
<b>Chambre à pression</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- très fiable</li> <li>- mesures rapides et instantanées</li> <li>- coût relativement faible</li> <li>- portable</li> <li>- choix d'échantillons représentatifs</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- imprécision au-dessus de - 3 bars</li> <li>- limite de mesures à - 90 bars</li> <li>- nombre d'échantillons limité</li> <li>- mesures destructives</li> <li>- difficultés d'approvisionnement en azote sur le terrain</li> <li>- délai de mesure court</li> </ul>
<b>Poromètre</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- mesures <i>in vivo</i></li> <li>- très fiable et précis</li> <li>- portable</li> <li>- mesures rapides et instantanées</li> <li>- enregistrement de variables climatiques</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- coût très élevé</li> <li>- délicatesse d'utilisation</li> </ul>

Par ailleurs, malgré la durée relativement courte de ce stage, les résultats nous permettent d'avancer ce qui suit.

#### En conditions naturelles.

1- Aussi bien en période sèche qu'en période humide, pour ce type de sol, les teneurs en eau les plus élevées se situent dans la tranche de 10 cm à 250 cm de profondeur. Egalement, avec la *reconstitution* de la réserve du sol en saison des pluies, on a un accroissement de ces stocks.

2- La *succion* du sol (potentiel hydrique en valeur absolue) agit à l'inverse de son *humidité volumique*.

3- *Acacia tortilis* présente des *potentiels* hydriques élevés en période humide [ $\Psi_b = -0.4$  MPa et  $\Psi_{min} = -2.3$  MPa] et largement plus bas en période sèche [ $\Psi_b = -1.4$  MPa et  $\Psi_{min} = -3.1$  MPa] dont l'amplitude de variation ( $\Delta\Psi$ ) est faible à la saison sèche. Comparativement à *Balanites aegyptiaca* [entre  $\Psi_b = -2$  MPa et  $\Psi_{min} = -4.4$  MPa en période sèche, puis entre  $\Psi_b = -1.8$  MPa et  $\Psi_{min} = -4.3$  MPa en période humide], les potentiels d'*Acacia tortilis* sont plus élevés et témoignent pour une même période, d'une meilleure alimentation en eau de *Acacia tortilis* par rapport à *Balanites aegyptiaca*.

4- Suite à un *déficit hydrique*, *Acacia tortilis* semble *réagir* assez rapidement, et retrouve des potentiels élevés, sous l'effet d'une *réalimentation hydrique* (à l'échelle saisonnière) ou d'une *réduction* considérable des *pertes d'eau* par la transpiration (à l'échelle journalière).

5- Par rapport à *Balanites aegyptiaca*, il semblerait, d'après l'évolution des potentiels de bases, qu'il existe une stratification de l'enracinement de ces 2 espèces, permettant l'exploitation d'horizons de profondeur différents.

#### En conditions semi-contrôlées.

6- *Acacia tortilis* *transpire abondamment* (courbe sous forme de dôme avec un pic matinal et une chute ultérieure dans l'après-midi) si son *alimentation* en eau est *optimale* (100% Vc.c.), et beaucoup moins, lorsque l'eau est limitante (33% Vc.c.).

7- Son *contrôle stomatique* de la transpiration est plus effectif en période de *contrainte hydrique* ( $G_{wmax} = 0.40$  cm/s) qu'en période humide ( $G_{wmax} = 0.64$  cm/s).

8- En conditions climatiques non limitantes, la *conductance* stomatique *dépend* de l'état hydrique des feuilles, matérialisé par le *potentiel de sève*.

## **Perspectives .**

Pour mieux caractériser les réponses à l'aridité d'*Acacia tortilis*, il est envisagé dans le cadre du projet S.T.D.\* 3 (Sciences et Technologies du Vivant pour les pays en Développement) intitulé "Réhabilitation des terres dégradées au Nord et au Sud du Sahara : utilisation des légumineuses pérennes pour l'établissement de formations pluristrates", d'étudier son comportement le long d'un gradient climatique Nord-Sud Sahara.

Ce programme étant mené dans le cadre d'une problématique globale, nous prendrions alors en charge l'étude du comportement écophysologique de cette espèce en conditions naturelles et en conditions semi-contrôlées.

- En conditions naturelles à Dahra (Sud-Sahel, 400 mm de pluviométrie moyenne annuelle (p.m.a.)\*, au Sénégal), les résultats seraient comparés à ceux de Souilène (Nord-Sahel, 280 mm de (p.m.a.), au Sénégal) et du Bou Hedma (Nord-Sahara, en Tunisie).

- En conditions semi-contrôlées, l'expérimentation se ferait en cases lysimétriques pour déterminer les réponses à l'aridité des populations nord et sud-sahariennes avec :

- \* d'une part, l'étude du comportement des populations Nord-Sud pour 2 régimes hydriques contrastés : une alimentation en eau à la capacité au champ (étude de la croissance, des potentiels, de la conductance etc.) pour des individus de provenances Nord et Sud Sahara, et un autre régime à eau limitante (1/3 de la capacité au champ) ;

- \* d'autre part, l'étude de l'effet de l'inoculation par des souches bactériennes (du genre *Rhizobium*) sur les performances des populations stressées.

Les différentes informations qui seraient obtenues, permettraient, par la diversité des réponses, une meilleure extrapolation des résultats dans l'aire de répartition (milieux arides et semi-arides). On parviendrait ainsi à une meilleure définition des moyens techniques à mettre en oeuvre, pour réhabiliter les écosystèmes sylvopastoraux dégradés du Sahel et du Nord-Sahara.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] AHO N., DAUDET F.A., VARTANIAN N., 1980.- Variations de la réserve facilement utilisable en eau du sol en relation avec les différents facteurs écologiques. *Ann. Agron.*, 31, 2, 109-124.
- [2] AKPO L.E., 1992.- Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien : les déterminants écologiques. Thèse Doc. 3e cycle, Université Cheikh Anta Diop, Fac. Sciences, *Dakar*, 174 p.
- [3] ALBERGEL J., CARBONNEL J.P., GROUZIS M., 1985.- Sécheresse au Sahel : incidences sur les ressources en eau et les productions végétales - Cas du Burkina Faso. *Veille satellitaire*, 7, 18-30.
- [4] ALVIM P.T., KOZLOWSKI T.T., 1977.- *Ecophysiology of tropical crops*. Academic Press. *New York, San Francisco, London*, 502 p.
- [5] ANNEROSE D.J., 1988.- Critères physiologiques pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide. *Oléagineux*, Vol.43, 5, 217-220.
- [6] ANNEROSE D.J., 1990.- Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse : application au cas de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivée au Sénégal. Thèse de Doctorat es Sciences Naturelles, Université *Paris VII*.
- [7] ANONYME, 1988.- Introduction au projet "Ecosystèmes pastoraux sahéliens". GEMS, série *Sahel*, PNUE, F.A.O., *Rome*, 146 p.
- [8] ANONYME, 1991.- Projet STD3. Réhabilitation des terres dégradées au Nord et au Sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des microorganismes associés pour l'établissement de formations pluristrates. ORSTOM de *Hann, Dakar*, Sénégal.
- [9] ANONYME, 1992.- Evaluation hydrologique de l'Afrique sud-saharienne - Pays de l'Afrique de l'Ouest. *Rapport de pays* : Sénégal, *Dakar*.
- [10] ANONYME, 1993.- Réhabilitation des terres dégradées au Nord et au Sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des microorganismes associés pour l'établissement de formations pluristrates. *Rapport d'Avancement*, ORSTOM de *Hann, Dakar*, Sénégal.
- [11] APHALO P.J., JARVIS P.G., 1991.- Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell and Environment*, 14, 127-132.
- [12] ASKENASY E., 1895.- Ueber das Saftsteigen. *Bot. Centralbl.*, 62, 237-238.
- [13] AUBREVILLE A., 1949.- Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. *Paris*, Soc. ED. Géog. Marit. Colon., 351 p.
- [14] AUSSENAC G., 1972.- Etude de l'E.T.R. de quatre peuplements forestiers dans l'Est de la France. *Ann. Sci. For.*, 29, 3, 369-389.
- [15] AUSSENAC G., BOULANGEAT C., 1980.- Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillus (*Fagus silvatica* L.) et de résineux (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.). *Ann. Sci. For.*, 37, 2, 91-107.



- [16] AUSSENAC G., GRANIER A., 1978.- Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sc. forest.*, **35**, 1, 19-32.
- [17] AUSSENAC G., GRANIER A., IBRAHIM M., 1984.- Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, **5**, 19, 3, 241-253.
- [18] BANGE G.G.J., 1953.- On the quantitative explanation of stomatal transpiration. *Act. Bot. Nederland.*, **2**, 255-297.
- [19] BARRAL H., BENEFICE E., BOUDET G., DENIS J.P., 1983.- Systèmes d'élevage au Sénégal dans la région du Ferlo. ACC-GRIZA (LAT). *Min. Rech. et Ind.*, GERDAT-ORSTOM, Paris, 172 p.
- [20] BARRS H.D., 1973.- Controlled environment studies of the effects of variable atmospheric water stress on photosynthesis, transpiration and water status of *Zea mays* L. and other species. In : R.O. Slatyer Ed., *Plant Response to Climatic Factors*. UNESCO, Paris, 249-258.
- [21] BARRY H.L., CARLSON T.N., 1990.- A stomatal resistance model illustrating plant vs. external control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, **52**, 5-43
- [22] BARRY J.P., BOUDET G., BOURGEOT A., CELLES J.C., COULIBALY A.M., LEPRUN J.C., MANIERE R., 1983.- Etude des potentialités pastorales et leur évolution en milieu sahélien au Mali. *Rap. multigr.* ACC-GRIZA-LAT, ORSTOM, Paris, 114 p.
- [23] BAXTER P., WEST D., 1977.- The flow of water into fruit trees. I- Resistances to water flow through roots and stems. *Ann. Appl. Biol.*, **87**, 95-101.
- [24] BEARDSELL M.F., JARVIS P.G., DAVIDSON B., 1972.- A null-balance diffusion porometer suitable for use with leaves of many shapes. *J. Appl. Ecol.*, **23**, 677-685.
- [25] BEGG J.E., TURNER N.C., 1976.- Crops and water. *Adv. Agron.*, **28**, 161-217.
- [26] BENALI M., 1991.- Relation entre le potentiel hydrique et l'humidité volumique d'un sol brun-rouge sénégalais : outil d'interprétation écophysologique. D.E.S.S. Gestion des Systèmes Agro-Sylvo-Pastoraux en zones tropicales, Université Paris XII, Val De Marne, 40 p.
- [27] BENNETT J.M., 1990.- Problems associated with measuring plant water status. *HortScience*, Vol.25, 12, 1551-1554.
- [28] BERGER A., 1969.- Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus annuus* L. *Plant.*, **4**, 123-154.
- [29] BERGER A., 1971.- La circulation de l'eau dans le système sol-plante : étude de quelques résistances en relation avec certains facteurs du milieu. Thèse Doctorat d'Etat, Université de Montpellier, 224 p.

- [30] BERGER A., 1973.- Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion dans les stomates indicateurs de l'état hydrique de la plante, 201-212. *Actes Coll. Uppsala : Ecologie et Conservation*, UNESCO, 1970, 5, 574 p.
- [31] BERGER A., 1975.- Circulation de l'eau à l'interface sol-plante : importance écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12, 1, 291-307.
- [32] BERGER A., 1978.- La circulation de l'eau à travers la plante. *La Houille Blanche*, 314, 227-233.
- [33] BESNARD G., - Résistance à la sécheresse de deux graminées pérennes des zones arides du Nord Mexique (résultats non publiés).
- [34] BILLE J.C., 1977.- Etude de la production primaire nette d'un système écologique sahélien. *Trav. et Doc.*, 65, ORSTOM, Paris, 82 p.
- [35] BORCHERT R., 1975.- Endogenous shoot growth rythms and indeterminate shoot growth in oak. *Physiol. Plant*, 35, 152-157.
- [36] BOUCHET R.J., 1964.- Evapotranspiration réelle, évapotranspiration potentielle, et production agricole, 151-241. *In : L'eau et la production végétale*. INRA, Paris, 456 p.
- [37] BOURLIERE F., 1978.- La savane sahélienne de Fètè Olè, Sénégal, 187-229. *In : Problème d'Ecologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Masson, Paris.
- [38] BOYER J., 1975.- Etude écophysiological de facteurs liés à la productivité d'espèces fourragères cultivées au Sénégal. *Rapport interne dactyl.*, 4 p.
- [39] BOYER J., 1976.- Etude écophysiological de la productivité de quelques plantes fourragères au Sénégal. I- Les facteurs du milieu. II- Réactions des cultures aux facteurs du milieu : croissance et production. ORSTOM, Dakar, 11 p.
- [40] BOYER J., 1986.- Comportement hydrique de deux plantes fourragères cultivées au Sénégal (*Andropogon gayanus* et *Brachiaria brizantha*) en fonction des contraintes exercées par le milieu. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays trop.*, 39 (3-4), 443-451.
- [41] BOYER J., GROUZIS M., 1977.- Etude écophysiological de la productivité de quelques graminées fourragères cultivées au Sénégal. I- Influence de certains facteurs du milieu sur le comportement hydrique et la croissance. *Cahiers ORSTOM, Sci. Biol.*, XII, 4, 249-267.
- [42] BOYER J.S., 1971.- Resistance to water transport in soybean, bean and sunflower. *Crop Sci.*, 11, 403-407.
- [43] BOYER J.S., 1985.- Water transport. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 36, 437-516.
- [44] BRIAN C., ZAERR J., 1984.- Guidelines for measuring plant moisture stress with a pressure chamber. PMS instrument co. Royal Oaks Drive, Corvallis, Oregon, U.S.A., 21 p.

- [45] BRIGGS L.J., MAC LANE J.W., 1907.- In : Soil physics (Ed. par L.D. Baver, 1956), John Wiley, New York.
- [46] BRIGGS L.J., SCHANTZ H.L., 1912.- The wilting coefficient for different plants and its indirect determination. *U.S. Depart. Agr. Bur. Plant. Ind. Bull.*, 230 p.
- [47] BROWN K.W., JORDAN W.R., THOMAS J.C., 1976.- Water stress induced alterations of the stomatal response to decreases in leaf water potential. *Physiol. Plant.*, 37, 1-5.
- [48] CALDWELL M.M., 1970.- Plant gas exchange at high wind speeds. *Plant Physiol.*, 46, 535- 537.
- [49] CALDWELL M.M., 1976.- Root extension and water absorption. In : "Water and Plant Life : problems and modern approaches", edited by O.L. Lange, L. Kappen, E.D. Schulze. *Ecological Studies*, 19, 63-85.
- [50] CALLOT G., CHAMAYOU H., MAERTENS C., SALSAC L., 1982.- Mieux comprendre les interactions sol-racines : incidences sur la nutrition minérale. INRA, Paris, 325 p.
- [51] CHALMERS D.J., OLSSON K.A., JONES T.R., 1983.- Water relations of peach trees and orchards. In : "Water deficit and plant growth", Vol.7 (Ed. by T.T. Kozlowski), Academic Press, New York, 1-47.
- [52] CHALMERS D.J., WILSON I.B., 1978.- Productivity of peach trees : tree growth and water stress in relation to fruit growth and assimilate demand. *Ann. Bot.*, 42, 285-294.
- [53] CHANEY W.R., KOZLOWSKI T.T., 1971.- Water transport in relation to expansion and contraction of leaves and fruits of Calamondin orange. *J. Hort. Sci.*, 46, 71-81.
- [54] CHEVALLIER P., CLAUDE J., POUYAUD B., BERNARD A., 1985.- Pluies et crues au Sahel : hydrologie de la Mare d'Oursi (Burkina Faso). ORSTOM, Trav. et Doc., 190, Paris, 251 p.
- [55] CLARK G.A., 1990.- Measurement of soil water potential. *HortScience*, Vol.25, 12, 1548-1550.
- [56] CLARKSON D.T., ROBARDS A.W., ANDERSON J.S., 1971.- The tertiary endodermis in barley roots : fine structure in relation to radial transport of ions and water. *Planta*, 96, 292-305.
- [57] CLAUDE J., GROUZIS M., MILLEVILLE P., 1991.- Un espace sahélien : la mare d'Oursi, Burkina Faso, ORSTOM, Paris, 241 p.
- [58] COLONNA J.P., DREYFUS B., GROUZIS M., MONTOROI J.P., NEYRA M., NIZINSKI G., TOUMA J., ZANTE P., 1990.- Comportement comparé en conditions semi-contrôlées d'*Acacia raddiana* et d'*Acacia senegal* : influence de l'alimentation en eau et de la nutrition azotée. *Rapport de fin de campagne*, ORSTOM, MAA, Paris, 20 p.
- [59] COMOLET M., 1978.- Contribution à la discussion. In CRUIZIAT, 1978, *La Houille Blanche*, 3/4, 243-253.

- [60] COOPER M.J., DIGBY J., COOPER P.J., 1972.- Effects of plants hormones on stomata of barley : a study of the interaction between ABA and kinetin. *Planta*, **105**, 43-49.
- [61] CORNET A., 1977b.- Détermination de l'évapotranspiration potentielle en vue de l'étude du bilan hydrique de la zone sahélienne sénégalaise. *Doc. provisoire ORSTOM, Dakar*, 15 p. multigr.
- [62] CORNET A., 1981.- Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal. Thèse Doct.-Ing., U.S.T.L., Montpellier, 353 p.
- [63] COWAN I.R., 1965.- Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *J. Appl Ecol.*, Vol.2, 221-239.
- [64] COWAN I.R., 1972.- Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance : observation and a model. *Planta*, **106**, 185-219.
- [65] CRUIZIAT P., 1974.- Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. *Ann. agron.*, **4**, 539-554.
- [66] CRUIZIAT P., 1978.- La circulation de l'eau dans la plante en flux non conservatif : quelques faits et problèmes. *La Houille Blanche*, **3/4**, 243-253.
- [67] DAINY J., 1969.- The water relations of plants. In : M. Wilkins (Editor) "Physiology of plant, growth and development". McGraw-Hill, New York, 421-452.
- [68] DAMAGNEZ J., 1973.- Les bilans hydriques et énergétiques de l'étude des facteurs du milieu. *Soil moisture and irrigation studies*. I.A.E.A., Vienna, 155-168.
- [69] DAUDET F.A., VACHAUD G., 1977.- La mesure neutronique du stock d'eau du sol et ses variations : application à la détermination du bilan hydrique. *Ann. Agron.*, **28**, 5, 503-519.
- [70] DAVIS G.W., FLYNN A.P., MIDGLEY G.F., 1992.- Growth and gas exchange responses of *Leucadendron xanthoconus* (Proteaceae) seedlings to different nutrient and water regimes. *S. Afr. J. Bot.*, **58**, 1, 56-62.
- [71] DIXON H.H., 1914.- Transpiration and the ascent of the sap in plants. Mac Millan, New York.
- [72] DOMMERGUES Y.R., DREYFUS B.L., 1985.- Nodulation of *Acacia species* by fast and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Applied and Environmental Microbiology*, **41**, 97-99.
- [73] DUCHAUFOR P., 1984.- Abrégé de pédologie. Masson, Paris, 220 p.
- [74] DUCHAUFOR P., 1991.- Abrégé de pédologie : sol, végétation, environnement. 3e éd. Masson, Paris, Milan, Barcelone, Bonn.
- [75] DUPRIEZ H., DE LEENER P., 1990.- Les chemins de l'eau : ruissellement, irrigation, drainage (manuel tropical). Terres et Vie, Nivelles, 380 p.

- [76] DY A., 1991.- Comportement hydrique au cours de la saison sèche et place dans la succession de trois arbres guyanais : *Trema micrantha*, *Goupia glabra* et *Eperua grandiflora*. *Ann. Sci. For.*, **48**, 101-112.
- [77] ELFVING D.C., KAUFMANN M.R., HALL A.E., 1972.- Interpreting leaf water potential measurements with a model of soil-plant-atmosphere continuum. *Physiol. Plantarum*, **27**, 161-168.
- [78] ENCYCLOPAEDIA UNIVERSALIS, 1983.- Vol.15 : SMOLLETT - THEOSOPHIE, Paris, 1105 p (130-133).
- [79] ESTRADA C., GOLDSTEIN G., MONASTERIO M., 1991.- Leaf dynamics and water relations of *Espeletia spicata* and *Espeletia timotensis*, two giant rosettes of the desert Paramo in the tropical Andes. *Acta OEcologica*, Vol.12, 5, 603-616.
- [80] 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. *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*. Groupe d'Etude de l'Arbre. Paris, 7 p.
- [81] FISCUS E.L., KRAMER P.J., 1975. Liquid phase resistance to water flow in plants. *What's New In Plant Physiology*, Vol.7, 3, 4 p.
- [82] FOURNIER CH., 1993.- Dynamique des interactions hydriques Herbe/Arbre en zone sahélienne. Nouvelle Thèse, Paris ORSAY (en préparation).
- [83] GARDNER W.R., 1973.- Internal water status and plant response in relation to the external water regime, 221-225. *Proc. Uppsala Symp. : Ecology and Conservation*, UNESCO, 1970, 5, 574 p.
- [84] GARDNER W.R., EHLIG C.F., 1963.- The influence of the soil water on transpiration by plants. *Journal of Geophysical Research*, Vol.68, 20, 5719-5724.
- [85] GARNIER E., 1985.- Dessèchement du sol et indicateurs physiologiques de l'état hydrique chez le pêcher : application au déclenchement de l'irrigation. Thèse Doct.-Ing. Agron. E.N.S.A.M., Montpellier, 165 p.
- [86] GARNIER E., BERGER A., 1987.- Testing water potential in peach trees as an indicator of water stress. *Journal of Horticultural Science*, **60**, 1, 47-56.
- [87] GARY H.L., 1971.- Seasonal and diurnal changes in moisture content and water deficit of Engelmann spruce needles. *Bot. Gaz*, **132**, 327-332.
- [88] GHOLZ H.L., EWEL K.C., TESKEY R.O., 1990.- Water and forest productivity. *For. Ecol. Manage.*, **30**, 1-18.
- [89] GOLLAN T., TURNER N.C., SCHULZE E.D., 1985.- The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III- In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. *OEcologia*, **65**, 356-362.
- [90] GRADMANN H., 1928.- Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. *Jahrb. Wiss. Bot.*, **69**, 1-100.

- [91] GRAND ATLAS DU SENEGAL, 1977.- IFAN, ORSTOM, CNRS, Universités Dakar, Paris, Lille, Strasbourg, Lyon, Ed. Saint Paul, *Dakar*.
- [92] GRAND MEMENTO ENCYCLOPEDIQUE LAROUSSE, 1937.- Tome 2, Librairie Larousse, *Paris*.
- [93] GROUZIS M., 1976.- Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau chez trois graminées fourragères tropicales. ORSTOM, *Dakar*.
- [94] GROUZIS M., 1988.- Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'OURSI, Burkina Faso). ORSTOM, *Paris*, 336 p.
- [95] GROUZIS M., NIZINSKI G., AKPO L.E., 1991.- L'arbre et l'herbe au Sahel : influence de l'arbre sur la structure spécifique et la production de la strate herbacée, et sur la régénération des espèces ligneuses. IVe Congrès International des Terres et Parcours, *Montpellier*, 22-26 avril, 13 p.
- [96] GROUZIS M., SICOT M., 1980.- A method for the phenological study of browse populations in the Sahel : the influence of some ecological factors, 83-100. In : "Browse in Africa, the current state of knowledge", LE HOUEROU, *ILCA, Addis Abeba*, 491 p.
- [97] HALL A.E., SCHULZE E.D., LANGE O.L., 1976.- Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment. In : "Water and Plant Life : problems and modern approaches", edited by O.L. LANGE, L. KAPPEN, E.D. SCHULZE. *Ecological Studies*, 19, 169-188, Springer-Verlag, *Berlin, Heidelberg, New York*.
- [98] HALL A.E., SCHULZE E.D., LANGE O.L., 1976.- Current perspectives of steady-state stomatal responses to environment, 169-188. In : "Water and plant life : problems and modern approaches". Edited by O.L. LANGE, L. KAPPEN, E.D. SCHULZE. *Ecological Studies* 19. Springer-Verlag, *Berlin, Heidelberg, New York*, 538 p.
- [99] HALLAIRE M., 1960.- Le problème du potentiel de l'eau dans le sol et de la disponibilité de l'eau pour la végétation. *Ann. Physiol.vég.*, 119-130.
- [100] HALLAIRE M., 1964.- Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement, 27-62. In : "L'eau et la productivité végétale". INRA, *Paris*, 456 p.
- [101] HALLAIRE M., BALDY Ch., 1963.- Potentiel matriciel de l'eau dans le sol et tension superficielle de l'eau, 15-25. In : "L'eau et la productivité végétale". INRA, *Paris*, 456 p.
- [102] HAMMEL H.T., 1967.- Freezing of xylem sap without cavitation. *Plant Physiol.*, 42, 55-66.
- [103] HELLER R., 1963.- Cours de physiologie végétale. I- Nutrition. II- Croissance et développement, 5, C.D.U., *Paris*.
- [104] HELLKVIST J., 1973.- The water relations of *Pinus sylvestris*. II- Comparative field studies of water potentiel and relative water content. *Physiol. Plant*, 29, 371-379.

- [105] HELLKVIST J., RICHARDS G.P., JARVIS P.G., 1974.- Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *J. Appl. Ecol.*, 11, 637-668.
- [106] HILLEL D., 1974.- L'eau et le sol : principes et processus physiques. Vander Ed., Louvain, 288 p.
- [107] HILLEL D., 1988.- L'eau et le sol : principes et processus physiques. Collection PEDASUP, 2e éd., Université Catholique, Louvain, 288 p.
- [108] HILLEL D., KRENTOS V.D., STYLIANOU., 1972.- Procedure and test of an internal drainage method for measuring soil hydraulic characteristics *in situ*. *Soil Sci.*, 114, 395-400.
- [109] HINCKLEY T.M., LASSOIE J.P., RUNNING S.W., 1978.- Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. *Forest Science Monograph*, 20, 72 p.
- [110] HUANG T.B., DARNELL R.L., KOCH K.E., 1992.- Water and carbon budgets of developing citrus fruit. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 117, 2, 287-293.
- [111] HUBAC C., GUERRIER D., DA SILVA J.V., 1982.- Etude de la transpiration du cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.) en relation avec la photopériode. *Acta OEcologica/OEcologia Plantarum*, Vol.3, 3, 279-289.
- [112] HUTTEL C., 1972.- Estimation du bilan hydrique dans une forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. Isotope and radiation in soil-plant relationships including forestry. I.A.E.A., Vienna, 439-452.
- [113] HUZULAK J., 1975.- Relationship between water saturation deficit and relative saturation deficit in forest tree species during vegetation period. *Biologia*, 30, 57-63.
- [114] IBRAHIM M.M., 1979.- Recherche sur la dynamique et le bilan de l'eau d'un écosystème à Pin pignon (*Pinus pinea* L.) sur sable dunaire. Thèse Doctorat d'Etat, USTL Montpellier, 371 p.
- [115] JARVIS P.G., 1975.- Water transfer in plants, 369-394. In : D.A. DE VRIES, N.H. AFGAN : "Heat and mass transfer in the biosphere". I. Transfer processes in plant environment. J. WILEY, New York, 594 p.
- [116] JARVIS P.G., EDWARDS W.R.N., TALBOT H., 1981.- Models of plant and crop water use, 151-194. In : "From mathematics and plant physiology", Ed. by D.A. ROSE, D.A. CHARLES, Edwards Academic Press, London.
- [117] JENSEN K.H., REFSGAARD J.C., 1991.- Spatial variability of physical parameters and processes in two field soils. *Nordic Hydrology*, 22. Part I : Water flow and solute transport at local scale, 275-302. Part II : Water flow at field scale, 303-326. Part III : Solute transport at field scale, 327-340.
- [118] JOHN P., DOROTHY P., 1992.- An introduction to botany. *Ladybird Science*, 1st. ed., England, 51 p.
- [119] KANEMASU E.T., AN-JEN CHEN , POWERS W.L., TEARE I.D., 1974.- Stomatal resistance as an indicator of water stress. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 76, 2, 159-166.

- [120] KATERJI N., HALLAIRE M., 1984.- Les grandeurs de référence utilisables dans l'étude de l'alimentation en eau des cultures. *Agronomie*, 4, 10, 999-1008.
- [121] KAUFMANN M.R., HALL A.E., 1974.- Plant water balance : its relationship to atmospheric and edaphic conditions. *Agricultural Meteorology*, 14, 85-98.
- [122] KOZLOWSKI T.T., 1972.- Shrinking and swelling of plant tissues. In : "Water deficit and plant growth", Vol.3, (Ed. by T.T. KOZLOWSKI), Academic Press, New York, 1-64.
- [123] KOZLOWSKI T.T., CLAUSEN J., 1965.- Changes in moisture contents and dry weights of buds and leaves of forest trees. *Bot.Gaz*, 126, 20-26.
- [124] KRAMER P.J., 1969.- Plant and soil water relationships : a modern synthesis. McGraw-Hill, St.Louis, San Francisco, London, Sydney, Toronto, Mexico, Panama, 482 p.
- [125] KRAMER P.J., 1983.- Water relations of plants. Academic Press. Orlando, San Diego, New York, London, Toronto, Montreal, Sydney, Tokyo, 489 p.
- [126] KRAMER P.J., KOZLOWSKI T.T., 1960.- Physiology of trees. McGraw-Hill, New York, Toronto, London, 642 p.
- [127] LACOSTE A., SALANON R., 1991.- Eléments de biogéographie et d'écologie. Nathan-Université, Paris, 189 p.
- [128] LANG A.R.G., GARDNER W.R., 1970.- Limitation to water flux from soils to plants. *Agron. J.*, 62, 693-695.
- [129] LANGE O.L., 1975.- Plant water relations. *Fortschs. Bot.*, 37, 78-97.
- [130] LANGE O.L.; ULLMANN I.; TENHUNEN J.D.; BANNISTER P., 1987.- Stomatal conductance of two faces of *Acacia phyllodes*. *Trees*, 1, 110-122.
- [131] LARCHER W., 1975.- Physiological plant ecology. Springer-Verlag, Berlin, 252 p.
- [132] LATIRI-SOUKI K., AUBRY C., DORE T., SEBILLOTTE M., 1992.- Elaboration du rendement du blé dur en conditions semi-arides : relations entre composantes du rendement sous différents régimes de nutrition azotée et hydrique. *Agronomie*, 12, 31-43.
- [133] LE HOUEROU H.N., 1989.- The grazing land ecosystems of the African Sahel. *Ecological Studies* 75. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, 282 p.
- [134] LEMEE G.- Les plantes et l'eau dans les conditions naturelles. *Cours photocopié*, Université Paris-Sud, Orsay, 38 p.
- [135] LI-COR 1 600 Inc, 1989.- Steady state porometer : instruction manual. 4421 Superior Street. P.O. Box 4425, Lincoln, Nebraska 68504-0425 U.S.A.
- [136] LOUGUET P., 1978.- Contribution à la discussion (in MORIZET, 1978, *La Houille Blanche*, 3/4, 235-242).



- [137] LOUGUET P., LAFFRAY D., 1988.- Techniques d'études de l'état hydrique des plantes. *Bull. Amélior. Prod. Agr. Milieu Arid.*, 1, 7-34.
- [138] LUDLOW M.M., 1976.- Ecophysiology of C4 grasses, 364-386. In : O.L. LANGE, L. KAPPEN, E.D. SCHULZE : "Water and plant life, Springer-Verlag, Berlin, 536 p.
- [139] LUDLOW M.M., 1980.- Adaptative significance of stomatal responses to water stress. In : "Adaptation of plants to water and high temperature stress". Wiley Interscience, New York, 1-21.
- [140] MASSON H., 1948.- Condensations atmosphériques non enregistrables au pluviomètre : l'eau de condensation et la végétation, 181 p. Extrait du *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire (IFAN)*, Série A, Tome X.
- [141] MAXIMOV N.A., 1929.- The plant in relation to water. Yapp., Londres, 451 p.
- [142] McDERMITT D.K., 1990.- Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. *HORTSCIENCE*, Vol.25, 12, 1537-1548.
- [143] MEIDNER H., 1975b.- Vapour loss through stomatal pores with the mesophyll tissue excluded. *Ibid.*, 27, 172-174.
- [144] MEIDNER H., 1983.- Our understanding of plant water relations. *J. Exp. Bot.*, Vol.34, 149, 1606-1618.
- [145] MEIDNER H., SHERIFF D.W., 1976.- Water and plants. Blackie. Glasgow, London, 148 p.
- [146] MEINZER F.C., WISDOM C.S., GONZALEZ-COLOMA A., RUNDEL P.W., SHULTZ L.M., 1990.- Effects of leaf resin on stomatal behaviour and gas exchange of *Larrea tridentata* (DC.) *Cov. Functional Ecology*, 4, 579-584.
- [147] MERON M., GRIMES D.W., PHENE C.J., DAVIS K.R., 1987.- Pressure chamber procedures for leaf water potential measurements of cotton. *Irrig. Sci.*, 8, 215-222.
- [148] METRO A., 1975.- Dictionnaire forestier multilingue. *Collection de Terminologie Forestière Multilingue*, 2, C.I.L.F., Paris, 432 p.
- [149] MEYER B.S., 1945.- A critical evaluation of the terminology of diffusion phenomena, *Plant Physiology*, 20, 142-164.
- [150] MONTEITH J.L., 1965.- Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, Vol.19, 205-234.
- [151] MORIZET J., 1978.- Quelques aspects de l'absorption de l'eau par les racines. *La Houille Blanche*, 3/4, 235-242.
- [152] MORIZET J., CRUIZIAT P., BOUSSIGNAC F., 1988.- Etude comparative de la résistance au transfert hydrique dans les systèmes racinaires du tournesol et du maïs : implications éventuelles concernant les consommations d'eau, 225-244. In : "Etudes sur les transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère". INRA, Paris, 362 p.

- [153] MORIZET J., MILLET R., 1971.- Etude de la mobilité de l'eau non saturante dans des colonnes de sols soumises à l'évaporation : influence de la texture et de la matière organique. *Ann. Agron.*, **22**, 197-217.
- [154] NAGAHASHI G., THOMSON W.W., LEONARD R.T., 1974.- The casparian strip as a barrier to the movement of *Lanthanum* in corn roots. *Science*, **183**, 670-671.
- [155] NARDEUX humisol, 1988.- Utilisation et maintenance de la Solo 25. 3e éd., *Loches*.
- [156] NEWMAN E.I., 1969.- Resistance of water flow in soil and plant. II : A review of experimental evidence on rhizosphere resistance. *J. Appl. Ecol.*, Vol. **6**, 2, 261-272.
- [157] NEWMAN E.I., 1974.- Root and soil water relations. In : "The plant root and its environment". Ed. E.W. CARSON, Univ. Press of Virginia, *Charlottesville*, 363-440.
- [158] NIZINSKI G., GROUZIS M., 1991.- Bilan d'eau d'une steppe à *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan et *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. (Nord du Sénégal). IVe Congrès International des Terres et Parcs, *Montpellier*, 22-26 avril, 7 p.
- [159] NIZINSKI G., MORAND D., 1991.- Eléments d'écophysiologie. ORSTOM, 22 p.
- [160] NIZINSKI G., SAUGIER B., 1989.- Dynamique de l'eau dans une chênaie [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.] en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. For.*, **46**, 173-186.
- [161] NOBEL P.S., 1970.- Introduction to biophysical plant physiology. W.H. FREEMAN, *San Francisco*, 488 p.
- [162] NOBEL P.S., 1983.- Biophysical plant physiology and ecology. W.H. FREEMAN, *San Francisco*, 608 p.
- [163] NONGONIERMA A., 1992.- Botanique systématique et Ecologie régionale. Cours D.E.A. inédit, Université Cheikh Anta Diop, *Dakar*.
- [164] OBRE A., CAMPAN F., CHANTON R., 1966.- Biologie cellulaire. Doin, *Paris*.
- [165] PARCEVAUX S.DE., 1964.- Transpiration végétale et production de matière sèche : essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu, 63-146. In : "L'eau et la productivité végétale". INRA, *Paris*, 456 p.
- [166] PARES Y., 1987.- Biologie cellulaire SN1. Cours inédit, Université Cheikh Anta Diop, *Dakar*.
- [167] PASSIOURA J.B., 1983.- Roots and drought resistance . *Agric. Water Manag.*, **7**, 265-280.
- [168] PASSOS.E.E.M., DA SILVA J.V., 1990.- Fonctionnement des stomates de cocotier (*Cocos nucifera*) au champ. *Can. J. Bot.*, **68**, 458-460.

- [169] PATHRE U.V., SINGH K.K., SANE P.V., 1990.- Gas exchange and stomatal conductance in *Acacia auriculiformis* : effect of leaf position. *Photosynthetica*, **24**, 1, 151-154.
- [170] PELTIER J.P., CARLIER G., EL ABOUDI A., DOCHE B., 1990.- Evolution journalière de l'état hydrique des feuilles d'Arganier [*Argania spinosa* (L.) Skeels] sous bioclimat aride à forte influence océanique (plaine du Sous, Maroc). *Acta OEcologica*, Vol.11,5, 643-668.
- [171] PENMAN H.L., 1948.- Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proceedings of the Royal Society, London A*, **193**, 120-145.
- [172] PENNING DE VRIES F.W.T., DJITEYE M.A., 1982.- La productivité des pâturages sahéliens : une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, *Wageningen*, 525 p.
- [173] PEREIRA J.S., KOZLOWSKI T.T., 1977.- Influence of light intensity, temperature, and leaf area on stomatal aperture and water potential of woody plants. *Can. J. For. Res.*, Vol.7, 1, 145-153.
- [174] PERRIER A., ARCHER P, BLACO DE PABLOS A, 1974.- Etude de l'évapotranspiration réelle et maximale de diverses cultures : dispositifs et mesures. *Ann. Agron.*, **25**, 5, 697-731.
- [175] POUPON H., 1980.- Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne au Nord du Sénégal. *Travaux et Documents de l'ORSTOM, Paris*, 317 p.+ annexes.
- [176] RAMBAL S., CORNET A., 1982.- Stimulation de l'utilisation de l'eau et la production végétale d'une phytocénose sahélienne du Sénégal. *Acta Oecologia. Oecol. Plant.*, **3**, 17, 4, 381-397.
- [177] RASCHKE K., 1975.- Stomatal action. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **26**, 309-340.
- [178] RASCHKE K., 1976.- How stomata resolve the dilemma of opposing priorities. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B273*, 551-560.
- [179] REICH P.B., BORCHERT R., 1988.- Changes with leaf age in the stomatal function and water status of several tropical tree species. *Biotropica*, **20**, 60-69.
- [180] REICOSKI D.C., RITCHIE J.T., 1976.- Relative importance of soil resistance and plant resistance in root water absorption. *Soil Sci. Soc. Amer. J.*, Vol.40, 2, 1976.
- [181] RICHTER H., 1973.- Frictional potential losses and total water potential in plants. *J. Exp. Bot.*, **24**, 983-994.
- [182] RICHTER H., 1976.- The water status in the plant : experimental evidence, 42-58. In : O.L. LANGE, L. KAPPEN, E.D. SCHULZE : "Water and plant life", Springer-Verlag, *Berlin*, 536 p.
- [183] RIOU Ch., 1975.- Détermination pratique de l'évaporation : application à l'Afrique Centrale. *Mém. ORSTOM, Paris*, **80**, 236 p.

- [184] RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M., 1975.- The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research*, 9, 165-254.
- [185] ROBERT METHODIQUE, 1985.- Dictionnaire méthodique du français actuel. Dictionnaires Le Robert, Paris.
- [186] RUTTER A.J., 1967.- The analysis of evaporation from a stand of Scots pine. *International Symposium on Forest Hydrology*. Ed. by W.E. SOPPER and H.W. LULL, Pergamon Press, New York, 403-417.
- [187] SACHS J.V., 1884.- Ein Beitrag zur Kenntnis der Ernährungsthatigkeit der Blätter, *Bot. Inst. Wurzburg Arbeit*, 3, 1-33.
- [188] SALL P.N., 1988.- Etude écophysiological de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. en zone sahélo-soudanienne. Thèse d'Université, Nancy, 202 p.
- [189] SALL P.N.; AUSSENAC G.; DREYER E.; GRANIER A., 1991.- Limitation par la sécheresse de la croissance d'*Eucalyptus camaldulensis* Dehn. en climat sahélo-soudanien au Sénégal. *Rev. For. Fr.* XLIII - 4, 309-316.
- [190] SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEMMINGSEN E.A., 1965.- Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148, 339-346.
- [191] SCHOLZ F., 1974.- Zum prinzip des wassertransports in kiferennadeln. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 165, 253-263.
- [192] SCHULZE E.D., 1986.- Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 37, 247-274.
- [193] SCHULZE E.D., HALL A.E., 1982.- Stomatal responses, water loss and CO<sub>2</sub> assimilation rate of plants in contrasting environments. In : O.L. LANGE, P.J. NOBEL, C.B. OSMOND, H. ZIEGLER, (eds), *Physiological plant ecology*. II- Water relations and carbon assimilation. *Encyclopedia of plant physiology*, Vol.12B. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 181-230.
- [194] SCHULZE E.D., HALL A.E., LANGE O.L., WALZ H., 1982.- A portable steady-state porometer for measuring the carbone dioxide and water vapour exchange of leaves under natural conditions. *OEcologia*, 53, 141-145.
- [195] SCHWARTZ D., 1969.- Méthodes statistiques à l'usage des médecins et biologistes. 3è éd. Flammarion (Médecine-Sciences). Paris, 318 p.
- [196] SLATYER R.O., 1967.- Plant-water relationships. Academic Press, London, New York, 366 p.
- [197] SLAVIK B., 1974.- Methods of studying plant water relations. *Ecological Studies* 9. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 451 p.
- [198] SPANNER D.C., 1973.- The components of water potential in plants and soils. *J. Exp. Bot.*, 24, 816-819.
- [199] STOKER R., WEATHERLEY P.E., 1971.- The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. *New Phytol.*, 70, 547-554.

- [200] STONE J.E., STONE E.L., 1975a.- Water conduction in lateral roots of red pine. *Forest Sci.*, **21**, 53-60.
- [201] TANNER C.B., SINCLAIR T.R., 1983.- Efficient water use on crop production : research or re-search ? In : "Limitations to efficient water use in crop production", Ed. by H.M. TAYLOR, W.R. JORDAN, T.R. SINCLAIR, *Am. Soc. Agron., Madison, USA*, 1-27.
- [202] TANNER W., BEEVERS H., 1990.- Does transpiration have an essential in long-distance ion transport in plants? *Plant Cell and Environment*, **13**, 745-750.
- [203] TARDY Y., 1986.- Le cycle de l'eau : climats, paléoclimats et géochimie globale. Masson, *Paris*, 338 p.
- [204] THOM A.S., 1972.- Momentum mass and heat exchange of vegetation. *Q. Jl R. met. Soc.*, **98**, 124.
- [205] THOMAS J.C., BROWN K.W., JORDAN W.R., 1975.- Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. *Texas Agric. Exp. Stn.*, 706-708.
- [206] THORNTON C.W., 1948.- An approach to a rational classification of climate. *Geogr. Rev.*, **38**, 55-94.
- [207] TOUTAIN B., BORTOLI L., DULIEU D., FORIGIRNI G., MENAUT J.C., PIOT J., 1983.- Espèces ligneuses et herbacées dans les écosystèmes pâturés sahéliens de Haute-Volta. ACC-GRIZA (LAT), GERDAT, ORSTOM, *Paris*, 124 p.
- [208] TRANQUILLINI W., 1969.- Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei verschieden starkem wind . *Centralbl. Gesamte Forstwes.*, **85**, 43-49.
- [209] TURNER N.C., 1970.- Response of adaxial and abaxial stomata to light. *New Phytol.*, **69**, 647-653.
- [210] TYREE M.T., 1969.- The thermodynamics of short-distance translocation in plants. *Journ. of Exper. Bot.*, **20**, 341-349.
- [211] ULLMANN I., 1985.- Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of sahelian and saharian *Acacia* in the dry season. *Flora*, **176**, 383-409.
- [212] ULLMANN I., 1989.- Stomatal conductance and transpiration of *Acacia* under field conditions : similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees*, **3**, 45-56.
- [213] ULLMANN I., LANGE O.L., ZIEGLER H., EHLENGER J., SCHULZE E.D., COWAN I.R., 1985.- Diurnal courses of leaf conductance and transpiration of mistletoes and their hosts in Central Australia. *Oecologia*, **67**, 577-587.
- [214] URSPRUNG A., 1915.- Über die Kohäsion des Wassers im Farnanulus, *Ber. deut. bot. Gesell.*, **33**, 153-162.
- [215] VALENZA J., DIALLO K., 1972.- Etude des pâturages du Nord Sénégal. *Et. Agrostol.*, I.E.M.V.T., *Maisons-Alfort*, 311 p + 3 cartes.

- [216] VAN BAVEL C.H.M., 1961.- Lysimetric measurements of evaporation rates in the Eastern United States. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **25**, 138-141.
- [217] VAN BAVEL C.H.M., 1974.- Soil water potential and plant behavior : a case modeling study with sunflowers. *OEcol. Plant.*, **9**, 89-109.
- [218] VAN DEN HONERT T.H., 1949.- Water transport as a catenary process. *Faraday Soc. Discuss.*, **3**, 146-153.
- [219] VAN PRAET L., 1983.- Méthodes d'inventaire et de surveillance continue des écosystèmes pastoraux sahéliens : application au développement. *Actes du Colloque de Dakar*, 16-18 novembre. ISRA-FAO, PNUE.
- [220] VEIHMEYER F.J., HENDRICKSON A.H., 1933.- Some plant and soil moisture relations. *Am. Soil Survey. Assoc. Bull.*, **15**, 76-80.
- [221] VON MAYDELL H.J., 1983.- Arbres et arbustes du Sahel : leurs caractéristiques et leurs utilisations. GTZ , *Eschborn*.
- [222] WALTER H., 1931.- Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologische Ökologische Bedeutung, Gustav Fischer Verlagsbuchhandlung, *Jena, Germany*.
- [223] WEATHERLEY P.E., 1963.- The pathway of the movement across the root-cortex and leaf mesophyll of transpiring plants. In : "The water relations of plants", A.J. RUTTER and F.H. WHITEHEAD, eds. Blackwell, *London*, 85-100.
- [224] WEATHERLEY P.E., 1970.- Some aspects of water relations. *Adv. Bot. Res.*, **3**, 171-206.
- [225] WEATHERLEY P.E., 1982.- Water uptake and flow in roots. In : "Encyclopedia of Plant Physiology", New Series, Vol.12B. *Physiological Plant Ecology*. II- Water relations and carbone assimilation (O.L. LANGE, P.S. NOBEL, C.B. OSMOND, H. ZIEGLER), Springer-Verlag, *Berlin*, 79-109.
- [226] WHITEHEAD D., OKALI D.U.U., FASEHUN F.E., 1981.- Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, **18**, 571-587.
- [227] WINKEL T.; DO F., 1991.- Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R.Br.) à la sécheresse : une revue bibliographique. ORSTOM/Institut des Radio-Isotopes, Université de Niamey, 39 p.
- [228] WORTHINGTON J.W., McFARLAND M.J., RODRIGUE P., 1984.- Water requirements of peach trees as recorded by weighing lysimeters. *HortScience*, **19**, 90-91.

ANNEE : 1993

AUTEUR : Macoumba DIOUF

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP - DAKAR (SENEGAL).

## RESUME

Après avoir rappelé les concepts sur les relations hydriques des plantes, quelques unes des *méthodes* et *techniques* parmi les plus utilisées actuellement, sont présentées avec leurs intérêts et leurs limites. Ces méthodes ont ensuite été appliquées à l'étude d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan, en conditions naturelles et en conditions semi-contrôlées (cases lysimétriques).

*Acacia tortilis* est une espèce ligneuse fréquente dans les milieux arides et semi-arides. Cependant, les réponses adaptatives de cette espèce à l'aridité sont encore peu connues. Quelques observations au Sahel sénégalais (Ferlo, 287.4 mm de p.m.a.) révèlent que :

- cette espèce présente en conditions naturelles, à l'échelle journalière, des *potentiels hydriques* particulièrement élevés en saison pluvieuse [ $\Psi_b = -0.4$  MPa et  $\Psi_{min} = -2.3$  MPa], et nettement plus bas en saison sèche [ $\Psi_b = -1.4$  MPa et  $\Psi_{min} = -3.1$  MPa] ;

- suite à un *stress hydrique*, elle réagit assez rapidement, et retrouve de hauts potentiels sous l'effet d'une réalimentation hydrique ou d'une réduction considérable des pertes d'eau par la *transpiration*. Cette espèce a été comparée à *Balanites aegyptiaca* qui est une espèce ligneuse co-dominante du même biotope ;

- il semblerait, d'après l'évolution des potentiels de base, qu'il existe une *stratification* de l'*enracinement* de ces 2 espèces qui favoriserait l'exploitation d'horizons *différents*. Il a été d'ailleurs montré que la tranche de sol 10-250 cm, présente une plus grande disponibilité en eau ;

- en conditions semi-contrôlées, *Acacia tortilis* transpire abondamment si l'*alimentation* en eau est *optimale* (à la capacité au champ) et beaucoup moins, lorsqu'une contrainte hydrique lui est imposée (1/3 de la capacité au champ). Il apparaît ainsi que le contrôle stomatique de la transpiration est plus rigoureux en régime sec ( $G_{wmax} = 0.40$  cm/s) qu'en régime humide ( $G_{wmax} = 0.64$  cm) ;

- la *conductance stomatique* dépend de l'état d'hydratation des feuilles matérialisé par le potentiel de sève.

Pour mieux caractériser les réponses adaptatives d'*Acacia tortilis* à l'aridité, il est envisagé, une étude écophysiological plus étendue en rapport avec la diversité des zones *arides* et semi-arides.

**MOTS-CLES :** Potentiel hydrique, conductance stomatique, transpiration, système sol-plante-atmosphère, *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* Brenan , Ferlo, Sahel, Sénégal.