

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

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

DEPARTEMENT DE BIOLOGIE VEGETALE



ETUDE DU FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET DES REPONSES A L'ARIDITE DES LIGNEUX SAHELIENS

Cas de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana*
(Savi) Brenan en zone soudano-sahélienne du Sénégal

THESE

de Doctorat de 3^e cycle de Biologie Végétale
Option : **ECOLOGIE VEGETALE**

présentée et soutenue publiquement le 4 juin 1996

par

Macoumba DIOUF

COMMISSION D'EXAMEN :

Président : M. A.T. BA, Professeur, Université C.A. Diop
Rapporteurs : M. A. BERGER, Directeur de Recherche, CNRS-Montpellier
M. P.I. SAMB, Maître de Conférences, Université C.A. Diop
Examineurs : M. P.N. SALL, Directeur de Recherche, ISRA / DRPF
M. A. GUISSSE, Maître-Assistant, Université C.A. Diop
M. M. GROUZIS, Directeur de Recherche, ORSTOM-Dakar

RESUME

Cette étude porte sur les relations hydriques et les réponses à l'aridité de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan en milieu naturel dans la zone soudano-sahélienne du Sénégal (Dahra/CRZ, pluviométrie moyenne : 445 mm).

Après avoir tenté une synthèse des connaissances relatives à l'écophysiologie de cette plante, nous avons présenté les aspects méthodologiques. Par la suite, nous avons dégagé les principales caractéristiques du site d'étude.

Après l'établissement de la carte de distribution de cette espèce au Sénégal, les observations ont été réalisées sur le microclimat, l'état hydrique du sol et de la plante, la phénologie, la nodulation, la micromorphométrie et les débits de sève.

L'analyse des résultats obtenus au cours des cycles 1993 et 1994 a permis de montrer :

- qu'au Sénégal, cette plante est inféodée à la zone soudano-sahélienne (isohyètes 300 à 900 mm de pluies annuelles), et manifeste une préférence pour les sols légers, profonds et filtrants ;

- que cette plante subit dans ce milieu des contraintes climatiques (Pluviométrie : 303 mm en 1993 et 250 mm en 1994 : fréquences quinquennale et décennale pour une moyenne de 445 mm) et édaphique ;

- que *Acacia raddiana* réagit face à ces contraintes :

- par un enracinement profond et extensif qui peut favoriser une optimisation de l'alimentation hydrique,
- par réduction des surfaces transpirantes (défeuillaison, microphyllie),
- par régulation stomatique (fermeture et dépôts de cires sur les stomates),
- par un ajustement osmotique,
- par la nodulation,

- que l'ensemble des réponses phénologiques, physiologiques, morphologiques et anatomiques constituent des stratégies d'adaptation de cette plante au déficit hydrique. D'autre part, la nodulation assure sa contribution à l'amélioration de la fertilité de ce milieu.

Au terme de cette étude, nous avons proposé un modèle interactif des contraintes du milieu et des réponses adaptatives développées par cette plante.

Pour un choix efficient des essences utilisables dans le cadre de la réhabilitation des terres dégradées, et pour une meilleure définition d'une politique de gestion durable de ces écosystèmes, une extension de ces acquis aux autres espèces sahéennes a été suggérée. C'est en cela qu'une approche complémentaire, plus dynamique, portant sur l'utilisation de la technique de mesure des flux de sève, a été proposée.

MOTS-CLES : Phytogéographie, Microclimat, Phénologie, Nodulation, Parasitisme, Relations hydriques, Réponses, Tension de sève, Conductance, Transpiration, Stomate, Variation de diamètre, Flux de sève, *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan, Zone Soudano-Sahélienne, Sénégal.

**ETUDE DU FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET DES
REPONSES A L'ARIDITE DES LIGNEUX SAHELIENS**

**Cas de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana*
(Savi) Brenan en zone soudano-sahélienne du Sénégal**

par

Macoumba DIOUF

Ce travail a bénéficié de l'aide financière de la Commission des Communautés Européennes dans le cadre du programme STDIII, Contrat TS3*CT92-0047, « *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des microorganismes associés pour le rétablissement de formations pluristrates* »

DEDICACES.....

A la mémoire de mon père Soucka dit Ibrahima DIOUF

A ma mère Fatou FAYE, mes frères et mes soeurs

Particulièrement à ma soeur Madame MBAYE née Seynabou DIOUF

A mes oncles Cheikh et Khény FAYE

Aux familles DIOUF, FAYE, DIONE, CISSE, NDIAYE,
MBAYE et KANE

A mon ami d'enfance Féraye SOW dit *Kamassa*

AVANT-PROPOS

Ce travail est un fruit d'une étroite collaboration entre le Département de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences et Techniques de l'UCAD, et l'Institut Français de Recherche pour le Développement en Coopération (ORSTOM). Il a été réalisé dans le cadre de l'exécution du programme «*Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour le rétablissement de formations pluristrates*» conçu par l'ORSTOM et qui a vu la participation du Sénégal (UCAD et ISRA/DRPF), de la Tunisie (IRA), de l'Italie (Université de Viterbo) et de la France (ORSTOM et CEFE/CNRS-Montpellier).

Ce mémoire a été élaboré au laboratoire d'Ecologie Végétale de l'ORSTOM-Dakar avec l'aide et la collaboration des membres d'une équipe pluridisciplinaire. Que tous ceux qui ont contribué à son aboutissement trouvent ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

Toutefois, qu'il nous soit permis d'adresser l'hommage de notre profonde gratitude, particulièrement :

- à notre maître, responsable scientifique et président de jury, Professeur Amadou Tidiane BA, chef du Département de Biologie Végétale de l'UCAD. Votre participation à notre formation a été énorme. Vous avez également permis notre inscription en A.E.A., en D.E.A. et en THESE de Biologie Végétale. Nos problèmes ont toujours trouvé leurs solutions auprès de votre sagesse. Aujourd'hui encore, le très grand honneur que vous nous faites en acceptant de présider ce jury, nous offre l'occasion de nous rappeler combien nous vous sommes redevable.

- à notre maître et rapporteur, Dr André BERGER, Directeur de Recherche au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - Centre National de la Recherche Scientifique de Montpellier (CEFE/CNRS). Malgré votre lourde tâche de responsable de recherche et votre emploi du temps très chargé, vous avez accepté de lire et de corriger les premières sorties de ce rapport. Grâce à votre très grande compétence en Ecophysiologie, vous avez porté des remarques et commentaires qui ont énormément contribué à l'amélioration de ce travail.

Vous avez accepté de faire ce voyage en Afrique pour assumer la lourde responsabilité de rapporteur de cette modeste oeuvre. Soyez assuré du renforcement de l'estime que nous avons eue à votre endroit à travers la bibliographie, donc avant notre rencontre avec votre humble personne ; mais aussi de notre sincère reconnaissance.

- à notre maître et rapporteur, Dr Pape Ibra SAMB, Maître de Conférences, enseignant-chercheur au Département de Biologie Végétale. Vous avez contribué à notre formation et développé en nous une affection pour la Botanique.

Vous nous avez toujours reçu avec beaucoup de courtoisie. Votre modestie et votre passion pour la Science ne nous ont pas laissé indifférent.

Pour avoir accepté de lire et d'être rapporteur de ce mémoire, nous vous prions d'accepter nos sincères remerciements.

- à notre maître et examinateur, Dr Pape Ndiengou SALL, Directeur de Recherche à l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles / Direction des Recherches sur les Productions Forestières. Nous vous rappelons notre première et seule rencontre de Juin 1991 avec vous avant ce rendez-vous. C'était dans le cadre de la recherche de stages pour les maîtrisards de la section SCIENCES NATURELLES de notre Faculté, organisée par le Comité de Réflexion des Etudiants en Sciences Naturelles (CRESN).

Certains de nos camarades ont d'ailleurs travaillé avec vous. Votre humilité et votre amour pour la Science vous ont fait accepter de juger en tant que spécialiste, cette modeste contribution. Veuillez trouver ici l'expression de notre profonde gratitude.

- à notre maître et examinateur, Dr Aliou GUISSÉ, Maître-Assistant, enseignant-chercheur au Département de Biologie Végétale. Notre rencontre avec vous nous a beaucoup servi. Vous avez suivi ce travail avec beaucoup d'intérêt, une grande disponibilité et surtout une modestie exemplaire.

Nos discussions se sont toujours passées dans une atmosphère très détendue, et nos rapports ont été plus ceux de collaborateurs que ceux entre maître et élève. Vous accepterez certainement le témoignage de nos sincères remerciements et de notre profond attachement.

- à notre maître et directeur de thèse, le Docteur Michel GROUZIS, Responsable du laboratoire. Nous ne regrettons guère de vous avoir rencontré ce mois de Juin 1991 à la recherche de stages pour les maîtrisards de la section SCIENCES NATURELLES de notre Faculté ; ceci, dans le cadre des activités du Comité de Réflexion des Etudiants en Sciences Naturelles (CRESN).

Après un stage de 20 jours sur le terrain et au laboratoire, votre ouverture d'esprit, votre compétence et votre passion pour l'Ecologie nous ont valu le choix de cette discipline pour la poursuite de nos études supérieures. Vous avez défini le sujet, trouvé les moyens, organisé les sorties et dirigé scientifiquement ce travail avec une compétence et une disponibilité très peu communes.

Vous n'avez ménagé aucun effort pour nous assurer un bon cadre de travail, une bonne formation mais aussi de l'expérience par la participation à des rendez-vous internationaux (colloques, séminaires, ateliers, conférences...) qui ont favorisé nos contacts avec les grands spécialistes de cette discipline. Sagesse, rigueur scientifique, démarche logique et progressive ont été les meilleures qualités que nous garderons toujours en souvenir de votre adorable personne. Nous vous prions également d'accepter nos sincères remerciements pour la confiance que vous nous avez accordée en nous assignant un tel travail.

- à Monsieur Philippe MATHIEU, Représentant de l'ORSTOM au Sénégal. Nous devons la réalisation de ce travail à votre bienveillance qui a autorisé notre accueil dans votre institut. En cela nous vous sommes vivement redevable.

- à Messieurs Antoine CORNET et Roger PONTANIER respectivement Directeur délégué - Chef du Département «*Milieus et Activités Agricoles (M.A.A.)*» et Responsable de l'Unité de Recherche 34 «*Diversité, fonctionnement, dynamique et réhabilitation des écosystèmes*». Une telle aventure ne serait pas envisageable sans les moyens énormes que vous avez mis à notre disposition à travers l'allocation de recherche et l'équipement scientifique.

- au Dr Racine SOW, Chef du Centre de Recherches Zootechniques de Dahra pour le chaleureux accueil puis les facilités que vous nous avez offertes, et à votre famille.

- à Messieurs M. DIONE, M. NDIAYE, WADE, D. DIOP, BOCOUM, G. DIOUM, THIAM, M. KA, ALGOR, SENE, SANE, I. DIALLO et Mme DIONE née A. BA pour les discussions fructueuses que nous avons eues pendant nos missions de terrain, et à leurs familles pour les services rendus.

- à la famille KA (CRZ) et à toute la population de Dahra

Nos remerciements les plus chaleureux sont aussi destinés :

- à Alain ROCHETEAU. Vous avez participé aux travaux de terrain par la mise place d'une partie du dispositif de mesure (météo, capteurs de déplacements, flux de sève) et vous nous avez souvent aidé devant les subtilités de l'Informatique. Merci pour tout cela.

- aux techniciens du laboratoire d'Ecologie Végétale:

* M. YOUM, B. LY, H. TENDENG et A. SAMB pour les chaudes journées de cinétiques partagées aux pieds de nos amis les *Acacia raddiana* à Dahra.

* M. DIAGNE, Y. TRAORE, Mlle FALL et Mme DIATTA.

- à Messieurs Honoré DACOSTA, Michel CARN et Dibor DIONE pour leur assistance respectivement dans le traitement des données climatologiques, de la cartographie et de l'étude de l'appareil stomatique de *Acacia raddiana*.

- à Monsieur Christian FLORET, Directeur de Recherche CNRS, Responsable du programme régional «Jachère - Biodiversité» pour vos encouragements et vos conseils.

- aux Drs L.E. AKPO, M. DIATTA, F. DO et D. MASSE, et aux stagiaires I. DIEDHIOU, M. SARR, I. KANE, M.P.R. DIATTA, L. VIAL, L. DEROUARD, R. MANLAY, O. DIAO, T. DIALLO, M. KAIRE, A. BODIAN, El H. FAYE, C. VINCKE, D. DIOUCK, M. S. DIOP et S. TAMBA, A. COLY et A. NIANG pour les discussions très fructueuses.

- aux bibliothécaires

* de l'ORSTOM (CRDO) : Mme Valérie ROTIVAL et Maurice NDONG, responsables mais aussi Fulgence SECK, Christian CONXICOEUR, Sokhna NDAO et Adama NIANG, documentalistes.

* de l'ISRA : M. CISSE ; de l'IFAN ; du LNERV : M. BOUGALEB et de la Bibliothèque centrale de l'UCAD.

Nous exprimons notre sincère reconnaissance aussi :

- à notre mère Fatou FAYE et à notre feu père Soucka dit Ibrahima DIOUF pour nous avoir engendré, protégé, mis à l'école et surtout pour le sacrifice énorme que vous avez consenti pour nous permettre d'en arriver là aujourd'hui. Encore Merci pour tout.

- à notre soeur Madame MBAYE née Seynabou DIOUF pour son soutien constant et sa sympathie pour nous ; mais aussi à son mari Abdoul Aziz MBAYE et à toute leur famille.

- à nos frères Sambacoumba dit *Vieux*, Malick, Mamadou, à nos soeurs Awa, Mame Ndiaye dite *Mami*, Astou, Yafatou, et à nos neveux Ousseynou, Maïmouna, Ibra et Mohamet Birane dit *Papa*.

- à notre grand père spirituel Serigne Abdoul Aziz SY Khalif Général des Tidianes. Que Dieu vous accorde plus longue vie et exauce vos prières à l'endroit des humains ; et à Serigne Abdoul Aziz SY Junior, Responsable moral du DEET.

- à notre *Wasila* feu Serigne Moustapha SY Jamil et à sa famille.

- à tous les membres du Dahira des Etudiants Elèves et Travailleurs Tidianes pour la solidarité agissante et la fraternité. Particulièrement à notre soeur Fatou KANE, vous nous avez beaucoup soutenu pendant cette phase de notre cursus universitaire ; et à travers vous, à toute votre famille et à toutes les DEETesses.

- à nos oncles Cheikh et Khény FAYE pour leur assistance pendant nos études scolaires.

- au père Mbagnick DIOUF, à ses épouses et à toute la famille.
- à notre homonyme et père Macoumba MBODJI
- au Capitaine Moussa COULIBALY pour ses nombreux conseils.
- à tous nos cousins.

Il nous plaît aussi d'exprimer notre profond attachement :

- à notre frère et ami Cheikhou Oumar Foutiyou KANE, aussi nous vous souhaitons plein **succès** pour un retour radieux parmi nous.
- à toute la famille du 31 Cité ECO II - Gueule-Tapée : Moustapha ND. DIOUF, Mbaye NDAO, Malick MBODJI *filis*, Fatou KANE, Ami KANE, Ouly Guèye, Ouly WADE, Aïda NGUIRANE. Merci pour la compréhension et le soutien.
- au père Bismy NDOYE et à sa famille.
- au feu père Ousseynou NDIAYE et à sa famille.
- à M. et Mme SEMBENE et à leur famille.
- à tous nos amis de Latmingué et du quartier Passoire à Kaolack et à leurs familles.
- à Madame DIOP née Khady FALL, à son époux et à toute sa famille. Tout **particulièrement** à Mlle Sokhna FALL dite *Mignonne*.
- à notre oncle Ousmane DIOP, à son épouse Ndèye Fatou et à leurs familles

Il n'est pas possible de citer ici tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, nous ont aidé **à réaliser** ce travail, mais que tous trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude.

- Enfin nos excuses auprès des membres de notre famille dont nous sommes l'aîné pour **ces** longues périodes d'absence après la disparition de *PAPA*.

SUMMARY

Author : Macoumba DIOUF

Title : **Water relations and responses of Sahelian woody plants to drought. The case of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan in a Soudano-sahelian zone of Senegal.**

This study focuses on water relationships and responses of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan to drought in the field conditions in a Soudano-sahelian zone (mean annual rainfall : 445 mm) of Senegal.

After a synthesis of current knowledge on the ecophysiology of this plant, we have presented methodological aspects. Thereafter, we have released the main characteristics of the site. The measurements have been realized on microclimate, water status of the soil and the plant, phenology, nodulation, micromorphometric reactions and sap flow after the establishment of the map of its distribution in this area.

An analysis of recorded results during 1993 and 1994 cycles has allowed to mention that :

- in Senegal, this plant grows in a Soudano-sahelian area between 300 and 900 mm isohyets, and reveals preference for light, deep and filtering soils ;

- this plant undergoes climatic (rainfall : 303 mm in 1993 and 250 mm in 1994 for a mean of 445 mm per year) and edaphic constraints in this site ;

- *Acacia raddiana* reacts to face these constraints :

- by extensive and deep rooting to enhance water absorption,
- by reducing transpirational surfaces (leaf shedding, narrow leaves),
- by stomatal control (closure and waxes deposits on stomata),
- by osmotic adjustment,
- by nodulation.

- all these phenological, physiological, morphological and anatomical means allow adaptation of this plant to water deficit. On the other hand, nodulation make its contribution to the improvement of this area's fertility possible.

To end this work, we have suggested an interactive model on constraints and plant adaptatives responses. For justified and efficient choice of usable gasoline in the framework of the degraded land's rehabilitation, and for durable management policy of these ecosystems, extension of this knowledge to other Sahelian species has been proposed. So, a complementary approach, more dynamic, based on utilization of a technique of flow measure of sap, has been recommended.

KEYWORDS : Phytogeography, Microclimate, Phenology, Nodulation, Parasitism, Water relations, Responses, Water potential, Conductance, Transpiration, Stomata, Stem diameter changes, Sap flow, *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, Soudano-Sahelian zone, Senegal.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	1
Chapitre 1 : ETAT DES CONNAISSANCES SUR L'ECOPHYSIOLOGIE DE <i>Acacia tortilis</i> (Fo. <i>Hayne subsp. raddiana</i> (Savi) Brenan	5
1.1. Position taxonomique et caractéristiques de <i>Acacia raddiana</i>	6
1.2. Phytogéographie de la sous-espèce	7
1.3. Utilisations et rôles dans les systèmes de production sénégalais	7
1.4. Approche écophysioologique.....	9
1.4.1. Germination et croissance de la sous-espèce	9
1.4.2. Système racinaire.....	9
1.4.3. Symbiose racinaire.....	10
1.4.4. Phénologie de <i>Acacia raddiana</i>	11
1.4.5. Fonctionnement hydrique de la plante	11
Chapitre 2 : ETUDE DU MILIEU.....	13
2.1. Situation géographique.....	14
2.2. Climat	14
2.2.1. Climat régional	14
2.2.2. Climat stationnel au cours de la période d'étude	20
2.3. Cadre géologique et géomorphologique.....	25
2.4. Pédologie	26
2.4.1. Sols de la zone d'étude.....	26
2.4.2. Sol de la station	27
2.5. Végétation.....	31
2.5.1. Paysage végétal de la zone.....	31
2.5.2. Végétation de la parcelle.....	31
2.6. Milieu humain.....	34
2.6.1. Population.....	34
2.6.2. Activités.....	35
2.7. Cheptel.....	35
Chapitre 3 : MATÉRIEL ET MÉTHODES	37
3.1. Etablissement de la carte de répartition géographique de <i>Acacia raddiana</i> au Sénégal	38
3.2. Relations hydriques sol-plante-atmosphère.....	38
3.2.1. Plan de la station et du dispositif de terrain	38
3.2.2. Paramètres hydriques du sol	38
3.2.3. Mesures des paramètres hydriques de la plante	49
3.2.4. Mesures des paramètres climatiques.....	59
3.3. Phénologie de la plante.....	62
3.3.1. Méthodes de suivi de la phénologie de la population	62
3.3.2. Suivi de la phénologie de la nodulation	64
Chapitre 4 : RESULTATS EXPERIMENTAUX	66
4.1 Distribution géographique de la plante au Sénégal et déterminisme écologique.....	67
4.1.1 Aire de distribution.....	67
4.1.2 Discussion et conclusion.....	69
4.2 Bilan hydrique d'une steppe à <i>Acacia raddiana</i> à base d'herbacées annuelles.....	69
4.2.1 Evolution saisonnière des profils hydriques.....	70
4.2.2 Variations saisonnières du stock hydrique.....	72
4.2.3 Evolution saisonnière de l'ETR et du rapport ETR/ETP.....	73
4.2.4 Discussion.....	76

4.3. Phénologie.....	79
4.3.1. Phénologie de la plante.....	79
4.3.2. Phénologie de la nodulation.....	84
4.4. Extraction racinaire de l'eau du sol.....	91
4.4.1. Extraction verticale.....	91
4.4.2. Extraction horizontale.....	94
4.4.3. Discussion.....	95
4.5. Caractérisation du fonctionnement hydrique et des réponses de la plante à la contrainte hydrique.....	96
4.5.1. Variations saisonnières de la tension de sève de base (Tsb), de la tension de sève maximum (T _{smax}), du Delta et du gain de tension (Gt).....	96
4.5.2. Evolution saisonnière de la tension de sève (Ts), de la conductance stomatique (Gs) et de la transpiration en relation avec les paramètres microclimatiques.....	102
4.5.3. Autres méthodes d'étude du fonctionnement hydrique de la plante.....	121
Chapitre 5 : CONCLUSION GENERALE.....	132
5.1. <i>Acacia raddiana</i> : une plante ligneuse sahélienne à soudano-sahélienne.....	134
5.2. Les contraintes du milieu.....	134
5.2.1. Le microclimat agit sur la plante.....	134
5.3. Les réponses de la plante.....	136
5.3.1. Les réponses à la contrainte hydrique.....	136
5.3.2. Les réponses à la contrainte minérale.....	138
5.4. Comment <i>Acacia raddiana</i> s'adapte à l'aridité?.....	139
PERSPECTIVES.....	141
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	143
ANNEXES.....	166

LISTE DES FIGURES

<u>Figure 1</u> : Répartition interannuelle de la pluviométrie à la station de Dahra	16
<u>Figure 2</u> : Ajustement statistique des pluies annuelles de la station de Dahra	17
<u>Figure 3</u> : Histogramme des précipitations moyennes mensuelles de la station de Dahra (série 1933-1994)	19
<u>Figure 4</u> : Bilan hydrique climatique à la station de Dahra (1993-1994)	24
<u>Figure 5</u> : Plan d'ensemble du dispositif expérimental dans la station de Dahra	40
<u>Figure 6</u> : Relation entre hauteurs de pluies recueillies hors (HC) et sous le couvert (PSC) de <i>Acacia raddiana</i>	42
<u>Figure 7</u> : Etalonnage de la sonde à neutrons Solo 25 sur un sol sableux dunaire à Dahra	46
<u>Figure 8</u> : Relation entre l'humidité volumique H_v ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) et le potentiel hydrique du sol	48
<u>Figure 9</u> : Evolution du diamètre du tronc de <i>Acacia raddiana</i> au cours du temps	56
<u>Figure 10</u> : Schéma de la chaîne d'acquisition et de traitement de données de variations de diamètre des troncs, de débit de sève et de paramètres microclimatiques	58
<u>Figure 11</u> : Structure de la population de <i>Acacia raddiana</i> à Dahra	62
<u>Figure 12</u> : Profils hydriques d'humectation au cours des saisons humides 1993 et 1994	71
<u>Figure 13</u> : Profils hydriques de dessèchement du sol en saison sèche	72
<u>Figure 14</u> : Evolution saisonnière du stock hydrique pour différentes couches du sol en relation avec la pluviométrie	73
<u>Figure 15</u> : Variations saisonnières de l'ETR et de la transpiration relative (ETR/ETP) en relation avec la pluviométrie	75
<u>Figure 16</u> : Spectre phénologique de <i>Acacia raddiana</i> , variations saisonnières de facteurs climatiques et de la réserve hydrique totale du sol	80
<u>Figure 17</u> : Evolution du taux du parasitisme, de la teneur en eau des fruits et de la teneur en eau des graines pendant la phase de fructification	81
<u>Figure 18</u> : Evolution temporelle de la biomasse nodulaire et de la biomasse racinaire en relation avec le stock hydrique du sol (0-100 cm), la phénologie de l'arbre et les précipitations	86
<u>Figure 19</u> : Evolution temporelle de la biomasse nodulaire, de la biomasse racinaire et de l'humidité volumique du sol pour différentes profondeurs	87
<u>Figure 20</u> : Relation entre la biomasse nodulaire et la biomasse racinaire de <i>Acacia raddiana</i>	
<u>Figure 21</u> : Profils du potentiel matriciel hors et sous ombrage de <i>Acacia raddiana</i> pour trois niveaux d'alimentation en eau du sol	93
<u>Figure 22</u> : Variation de stock en fonction de la distance du tronc de <i>Acacia raddiana</i>	94
<u>Figure 23</u> : Evolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol	98
<u>Figure 24</u> : Variations saisonnières du Delta et du gain de tension chez <i>Acacia raddiana</i>	99
<u>Figure 25</u> : Cinétique journalière de la tension de sève montrant la période de récupération complète de l'eau perdue en cours de journée	100
<u>Figure 26</u> : Cinétiques journalières moyennes de la tension de sève et de la conductance stomatique en relation avec le déficit de pression de vapeur de l'air pour trois saisons de l'année : saison humide, saison sèche froide et saison sèche chaude	104
<u>Figure 27</u> : Relation entre la transpiration et la tension de sève en saison humide, en saison sèche froide et en saison sèche chaude	106
<u>Figure 28</u> : Régressions linéaires entre la transpiration et la tension de sève pour différentes saisons	107

<u>Figure 29</u> : Comparaison des courbes enveloppes supérieures des variations de la conductance stomatique de <i>Acacia raddiana</i> en relation avec les variables du climat et de la plante pour deux stations sahéliennes du Sénégal : Dahra et Souilène.	117
<u>Figure 30</u> : Relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à partir du modèle.	118
<u>Figure 31</u> : Variations de diamètre du tronc de <i>Acacia raddiana</i> pour une journée à ensoleillement régulier en saison humide.	122
<u>Figure 32</u> : Variations de diamètre du tronc de <i>Acacia raddiana</i> pour une journée à ensoleillement perturbé par des passages nuageux.	123
<u>Figure 33</u> : Variations de diamètre du tronc de <i>Acacia raddiana</i> pour une journée à ensoleillement régulier en saison sèche	123
<u>Figure 34</u> : Variations de diamètre du tronc et rythme de croissance de <i>Acacia raddiana</i> .	125
<u>Figure 35</u> : Cinétiques de variation de diamètre du tronc de <i>Acacia raddiana</i> en saison humide	125
<u>Figure 36</u> : Variations horaires du débit de sève brute de <i>Acacia raddiana</i> en relation avec le rayonnement global pour une journée à ensoleillement régulier en saison humide	126
<u>Figure 37</u> : Variations horaires du débit de sève brute de <i>Acacia raddiana</i> en relation avec le rayonnement global pour une journée à ensoleillement irrégulier en saison humide	127
<u>Figure 38</u> : Variations horaires du débit de sève brute de <i>Acacia raddiana</i> en relation avec le rayonnement global pour une journée de saison sèche	127
<u>Figure 39</u> : Relation entre la demande évaporative et le débit de sève de <i>Acacia raddiana</i>	128
<u>Figure 40</u> : Cycles nycthéméraux de variation de diamètre du tronc et du débit de sève de <i>Acacia raddiana</i>	129
<u>Figure 41</u> : Modèle du fonctionnement hydrique et des réponses de <i>Acacia raddiana</i> à la contrainte hydrique en milieu naturel	135

LISTE DES TABLEAUX

<u>Tableau I</u> : Quelques hauteurs de pluies annuelles à Dahra pour quelques fréquences remarquables de la chronique pluviométrique	17
<u>Tableau II</u> : Pluviométrie mensuelle et annuelle de quelques années caractéristiques pour la station de Dahra	18
<u>Tableau III</u> : Quartiles des dates de début et de fin de la saison pluvieuse	19
<u>Tableau IV</u> : Valeurs moyennes mensuelles des paramètres microclimatiques à la station de Dahra au cours de la période d'étude (1994-1995)	21
<u>Tableau V</u> : Caractéristiques pédologiques du sol de la station d'étude de Dahra	30
<u>Tableau VI</u> : Evolution interannuelle de la végétation herbacée de la station de Dahra	33
<u>Tableau VII</u> : Quelques effectifs du cheptel dans la région de Louga	35
<u>Tableau VIII</u> : Distribution, fréquence et indice stomatiques des foliolules de <i>Acacia raddiana</i>	53
<u>Tableau IX</u> : Quelques caractéristiques du bilan hydrique de la période d'étude	76
<u>Tableau X</u> : Valeurs moyennes de biomasses nodulaire et racinaire par niveau de profondeur	85
<u>Tableau XI</u> : Valeurs saisonnières de la tension de sève de base moyenne à l'échelle de la parcelle et des tensions de sève des individus suivis	96
<u>Tableau XII</u> : Quelques grandeurs écophysiologicals caractéristiques du fonctionnement hydrique saisonnier de <i>Acacia raddiana</i> à Dahra	108
<u>Tableau XIII</u> : Gammes des valeurs expérimentales utilisées dans le modèle	115
<u>Tableau XIV</u> : Valeurs estimées des coefficients de corrélation des différentes variables avec la conductance stomatique et valeurs seuils de quelques paramètres	116
<u>Tableau XV</u> : Valeurs moyennes de l'amplitude de contraction diurne et de la croissance journalière de <i>Acacia raddiana</i> en saison humide et en saison sèche	124

LISTE DES ANNEXES

- Annexe I : Schéma d'implantation de la station micro-météorologique de Dahra *in* (Rocheteau, 1994) 167
- Annexe II : Désignation et caractéristiques des capteurs utilisés *in* (Rocheteau, 1994). 168
- Annexe III : Sorties de données climatiques (tableaux mensuels de moyennes journalières) pour différentes saisons de l'année. 169
- Annexe IV : Fréquence et nombre de gammes de mesures réalisables par les différents capteurs. 172

INTRODUCTION

La dégradation de l'environnement au Sahel est un constat bien établi (Richard, 1990 ; Pontie & Gaud, 1992 ; Vincke, 1995). Cette dégradation est associée aux effets conjugués :

- d'une part, de facteurs climatiques essentiellement : sécheresse intense, permanente, généralisée (Albergel *et al.*, 1985 ; Claude *et al.*, 1991 ; Nicholson, 1993 ; Le Houérou, 1994) ;

- d'autre part, de facteurs anthropiques : croissance démographique forte, extension du domaine agricole, surpâturage, raccourcissement des périodes de jachères, déforestation (Glantz *et al.*, 1987 ; Grouzis & Albergel, 1989 ; Mainguet, 1991 ; Le Houérou, 1994).

Cette situation est préjudiciable aux conditions de vie des populations et à l'économie des pays sahéliens puisque la végétation spontanée constitue la base de l'alimentation des troupeaux et que la production vivrière repose sur la culture pluviale pratiquée généralement dans des systèmes agroforestiers (Baumer, 1987).

La réhabilitation des écosystèmes dégradés constitue une des priorités des pays sahéliens, afin de préserver les capacités de production de l'environnement. Pour être durable, cette réhabilitation doit être réalisée avec des espèces autochtones, adaptées aux faibles disponibilités en eau et en azote des sols sahéliens, en d'autres termes, avec les espèces clés de voûtes (Aronson *et al.*, 1993).

Au Sénégal, les légumineuses, largement représentées puisqu'elles constituent 15 à 29% des taxons (Diédhiou, 1994), font partie de ces espèces. Néanmoins, il faut noter que leur utilisation va dépendre de la zone écologique d'introduction. En effet, Grouzis *et al.* (1996) ont montré que les taxons herbacés pérennes sont dominants dans les zones méridionales où les conditions hydriques sont favorables, alors que dans les zones plus sèches du nord ce sont les phanérophytes, microphylles, qui sont les plus fréquents, notamment ceux appartenant au genre *Acacia*.

La réhabilitation demande une bonne connaissance du fonctionnement et de la dynamique de ces écosystèmes. Si l'inventaire de leurs composantes biologiques et leur caractérisation (structure et dynamique) ont fait l'objet d'importants travaux (Cornet, 1981 ; Penning de Vries et Djitéye, 1982 ; Menaut, 1983 ; Whittaker *et al.*, 1984 ; Frost *et al.*, 1986 ; Grouzis, 1988 ; Fournier, 1990 ; Akpo, 1992), les investigations sur le fonctionnement hydrique et les réponses des taxons aux fortes contraintes hydriques restent toutefois fragmentaires (Ullmann, 1985 et 1989 ; Grouzis *et al.*, 1991 ; Eyog-Matig, 1993 ; Fournier, 1995).

Pour leur utilisation dans les opérations de réhabilitation, les espèces doivent être connues quant à leur écologie - répartition géographique, structure et évolution des populations - mais aussi et surtout leur comportement intrinsèque vis-à-vis des facteurs du milieu (climat et sol notamment).

Cette connaissance est indispensable à la définition des caractéristiques physiologiques à prendre en compte pour la sélection des essences utilisables pour l'aménagement des communautés végétales. Ces aspects fonctionnels concernent essentiellement l'efficacité de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère et les réponses des végétaux (pris individuellement ou en communauté) à la contrainte hydrique.

C'est dans ce cadre qu'il faut trouver la justification du programme de recherche que l'ORSTOM, par le biais de son Département «*Milieus et Activités Agricoles*» (M.A.A.) et plus précisément sous l'égide de l'Unité de Recherche 34 «*Diversité, fonctionnement, dynamique et réhabilitation des écosystèmes*», a mis en place. Ce programme intitulé : «*Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour le rétablissement de formations pluristrates*» regroupe des partenaires de l'ISRA/D.R.P.F. (Sénégal), de l'IRA (Tunisie), de l'Université de Viterbo (Italie) et du CEFÉ/CNRS (France) et de l'ORSTOM (Dakar et Tunis).

Ce programme s'est fixé les objectifs généraux suivants :

- de comparer les caractéristiques des micro-organismes et d'acquérir une bonne connaissance du fonctionnement de la symbiose légumineuse-micro-organisme dans son milieu naturel ;
- de clarifier les interactions biochimiques de la rhizosphère ;
- de déterminer les mécanismes d'adaptation à l'aridité des plantes hôtes et des associations symbiotiques.

Il comporte deux principaux aspects :

- étude de la diversité qui porte à la fois sur :
 - * l'importance (en terme quantitatif) et la place (usages) des légumineuses herbacées et ligneuses dans les systèmes écologiques et de production ;
 - * l'analyse de la diversité des micro-organismes en fonction des espèces et des biotopes ;
- aspect fonctionnel qui concerne :
 - * les caractères d'adaptation à l'aridité dans différentes conditions expérimentales *in vitro*, en conditions contrôlées et *in situ* ;
 - * les caractéristiques biochimiques, physiologiques et écophysiologiques des micro-organismes symbiotiques et des plantes hôtes, pour mettre en évidence leurs réponses adaptatives à l'aridité et à la salinité.

Dans le cadre de ce programme, l'espèce *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan¹ a été choisie pour les mesures écophysiologiques. En effet, elle présente l'avantage d'être commune aux zones nord et sud du Sahara avec une large répartition d'une part, et d'autre part, d'être autochtone. Par ailleurs, *Acacia raddiana* fournit des ressources appréciables à l'économie rurale (fourrage d'appoint, combustible, pharmacopée) et joue un rôle écologique déterminant (fixation des sols, arbre de couverture, amélioration de la fertilité par fixation biologique de l'azote atmosphérique).

D'un autre point de vue, l'eau étant considérée comme le principal facteur limitant du fonctionnement saisonnier de la végétation dans les zones sahéliennes (Adam, 1957 ; Poupon, 1979), il apparaît important d'étudier le fonctionnement hydrique au champ de cette essence en condition de déficit pour une meilleure compréhension de ses performances et de ses possibilités d'utilisation dans les opérations de réhabilitation.

Notre mémoire s'insère dans le cadre de ce programme et porte sur l'aspect fonctionnel. Il a comme objectifs majeurs de caractériser les réponses adaptatives de *Acacia raddiana* aux modifications des conditions écologiques, et d'en déterminer les mécanismes physiologiques.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons cherché à répondre à cinq principales interrogations :

- 1- Comment *Acacia raddiana* s'adapte à l'aridité?
- 2- Quels sont l'aire et le déterminisme écologique de la répartition de *Acacia raddiana* au Sénégal?
- 3- Quels sont les caractéristiques et le déterminisme du cycle phénologique de cette plante?
- 4- Quelles sont les caractéristiques du système racinaire de la plante en milieu naturel?

¹ Dans la suite du texte, le vocable *Acacia raddiana* désignera la sous-espèce

5- Quels sont les caractéristiques et le déterminisme des relations hydriques et des réponses de la plante à la contrainte hydrique?

Cette étude a été menée dans une steppe arbustive située dans la zone soudano-sahélienne du Sénégal sur le site de Dahra.

Dans le premier chapitre de ce travail, après un rappel de la position taxonomique de *Acacia raddiana* et un aperçu sur sa phytogéographie en Afrique, nous traiterons de l'état actuel des connaissances sur les principaux aspects de l'écophysiologie de cette plante.

L'exposé sur le matériel et les différentes techniques utilisés pour apprécier les conditions d'alimentation hydrique et l'état hydrique de cette plante constitue le deuxième chapitre.

Le troisième chapitre sera consacré à l'étude du milieu physique et ici, en essayant de mettre en évidence les caractéristiques essentielles de ce milieu susceptibles d'agir sur le comportement hydrique de la plante.

Le quatrième chapitre présente les résultats expérimentaux suivis d'une discussion et d'une conclusion partielles.

Les principales interprétations et les discussions menées dans ces chapitres respectifs font l'objet d'une synthèse sous forme d'une discussion générale à partir de laquelle, une conclusion générale de l'étude et des perspectives ont été dégagées.

**Chapitre 1 : ETAT DES
CONNAISSANCES SUR
L'ECOPHYSIOLOGIE DE *Acacia
tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana*
(Savi) Brenan**

Les travaux sur l'écophysiologie de cette sous-espèce sont encore peu nombreux pour évaluer l'exhaustivité de sa réponse à l'aridité. Ce chapitre constitue une synthèse bibliographique qui permettra de dégager les principales caractéristiques - antérieurement mentionnées - régissant la survie de la plante en conditions de déficit hydrique et sa capacité à améliorer la fertilité des sols.

1.1. Position taxonomique et caractéristiques de *Acacia raddiana*

Acacia est l'un des genres les plus représentés de la flore des savanes sèches d'Afrique. L'espèce *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne, est une plante ligneuse pérenne de la super famille des Légumineuses (330 espèces identifiées au Sénégal, 16% des taxons du pays (Grouzis *et al.*, 1996)) qui renferme trois familles :

- la famille des Césalpiniacées ;
- la famille des Fabacées ;
- la famille des Mimosacées.

Cette espèce appartient à la famille des Mimosacées et, est très répandue en Afrique (du Sénégal à l'ouest jusqu'en Somalie à l'est) et en Arabie (Nongonierma, 1977). Elle compte quatre sous-espèces dont deux présentent des variétés (Ross, 1979 ; Fagg et Greaves, 1990). D'après Ross (1979), on distingue :

- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. heteracantha* (Burch.) Brenan,
- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. tortilis* Brenan,
- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. spirocarpa* (Hochst. ex A. Rich.) Brenan
 - var. crinita* Chiov.,
 - var. spirocarpa* Brenan,
- *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan
 - var. pubescens* A. Chev.,
 - var. raddiana* Brenan.

Parmi celles-ci, seule *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan est rencontrée au Sénégal avec la variété *raddiana* Brenan. Notons que Nongonierma (1977) propose la création de la nouvelle variété *flava* A. Nongo.

C'est un arbre de huit à dix mètres de hauteur à l'état adulte avec une couronne hémisphérique ou étalée et des rameaux pendants (von Maydell, 1983) (Planche I, Photo 1).

Il porte des épines droites axillaires blanches par paires, longues de 2 à 10 cm (Planche I, Photo 2). Celles-ci sont accompagnées de courtes paires épines arquées, non axillaires et situées à la base du pétiole.

Les feuilles dont le pétiole est long de 10 à 15 mm sont bipennées, alternes et portent 2 à 5 paires de pinnules supportant chacune 6 à 15 paires de foliolules (Berhaut, 1975).

Les fleurs sont constituées de boules blanchâtres à jaune clair, larges de 7 à 10 mm. Le pédoncule est long de 15 à 30 mm avec une courte bractée vers le milieu ou dans le tiers inférieur. Ces fleurs peuvent se grouper par deux ou trois à l'aisselle des feuilles.

Les gousses sont spirales, glabres et peuvent contenir jusqu'à 10 graines brunes et ovales (Planche I, Photo 2).

1.2. Phytogéographie de la sous-espèce

Acacia raddiana se rencontre du sud de l'Atlas saharien (du sud marocain (Tindouf) au sud tunisien (Bled Thala)) jusqu'au Sahel de l'Afrique occidentale et central (Aubréville, 1937 ; 1950 ; Nongonierma, 1977) ; Baumer, 1983).

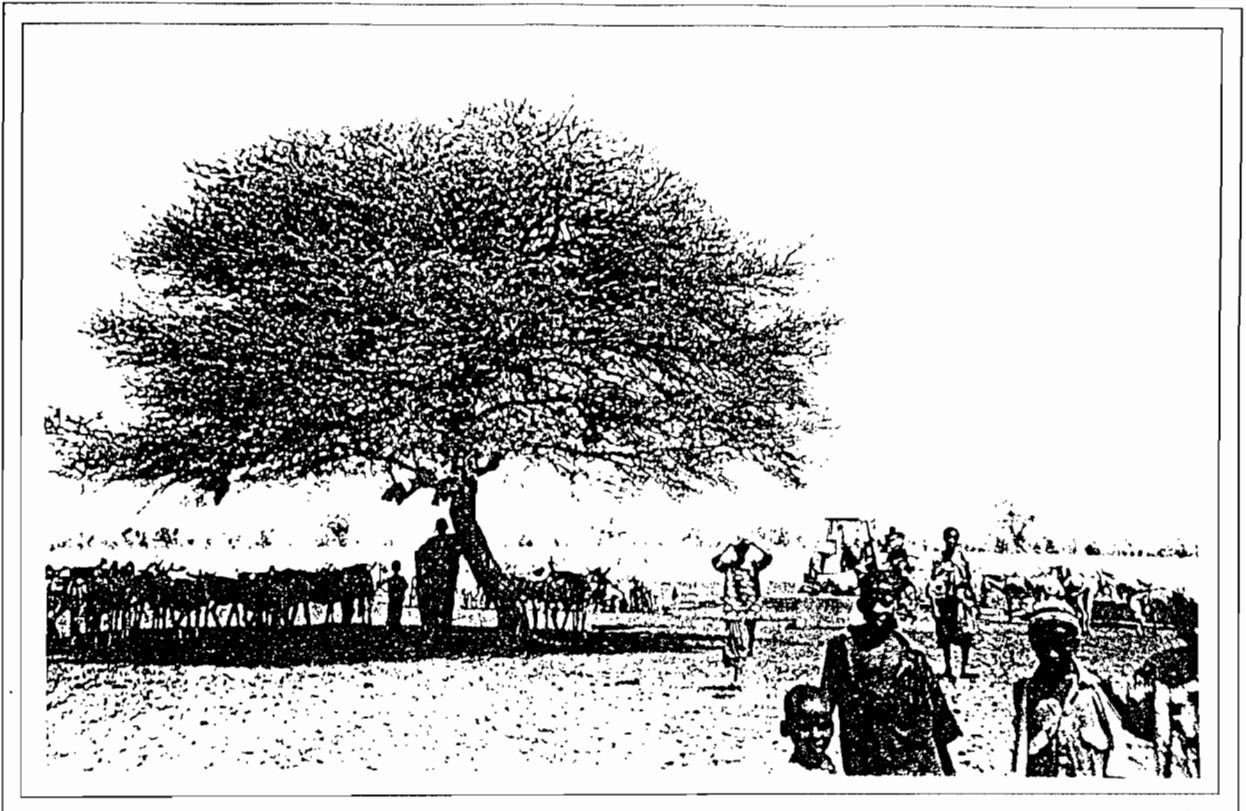
Cependant, bien qu'elle couvre d'importantes superficies des zones arides et semi-arides (Daget, 1995), le détail de sa répartition géographique au niveau des pays reste peu connu. Pour le Sénégal, les cartes de Trochain (1940) et de Cardoso (1995) sont incomplètes, puisque très localisées (région nord exclusivement).

1.3. Utilisations et rôles dans les systèmes de production sénégalais

Acacia raddiana est une plante très commune dans les systèmes écologiques arides et semi-arides. Au Sénégal, c'est une plante privilégiée dans le cadre de la protection des légumineuses par les populations rurales.

Elle est fort utilisée et sert comme :

- fourrage riche en protéines (Le Houérou, 1980) ;
 - soit en saison sèche notamment avec ses feuilles, gousses sur pieds et jeunes pousses pour les bovins et petits ruminants de la zone sylvo-pastorale sénégalaise ; ou avec les cosses tombées destinées aux asins et équins (Poupon, 1980 ; Anonyme, 1987).
 - soit pendant toute l'année pour les girafes en Tanzanie (Cardoso, 1995), les dromadaires du Sahara et du Sahel nord qui se nourrissent de l'écorce et les éléphants (Cardoso, 1995)
- bois de construction des habitats villageois ;
- bois de chauffe et charbon de bois ;
- haies de protection de périmètres de cultures et des enclos avec les grosses branches épineuses (von Maydell, 1983) ;
- selon Giffard (1966) elle fournit de la gomme quoique de qualité inférieure comparée à celle très recherchée de *Acacia senegal* (L.) Willd ;
- produit de pharmacopée contre les vers et les dermatoses ;
- source de tannins contenus dans son écorce pour le traitement des peaux ;
- arbre de couverture permettant de réduire l'action érosive des pluies, puis d'améliorer la fertilité des sols par minéralisation de la litière et la fixation de l'azote ;
- élément stabilisateur des sols en Inde (Cardoso, 1995).



M. Grouzis

Photo 1 : *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan : individu adulte à port hémisphérique et rameaux pendants.

Photo 2 : Disposition des organes (feuilles, fleurs, fruits, épines) sur un rameau.

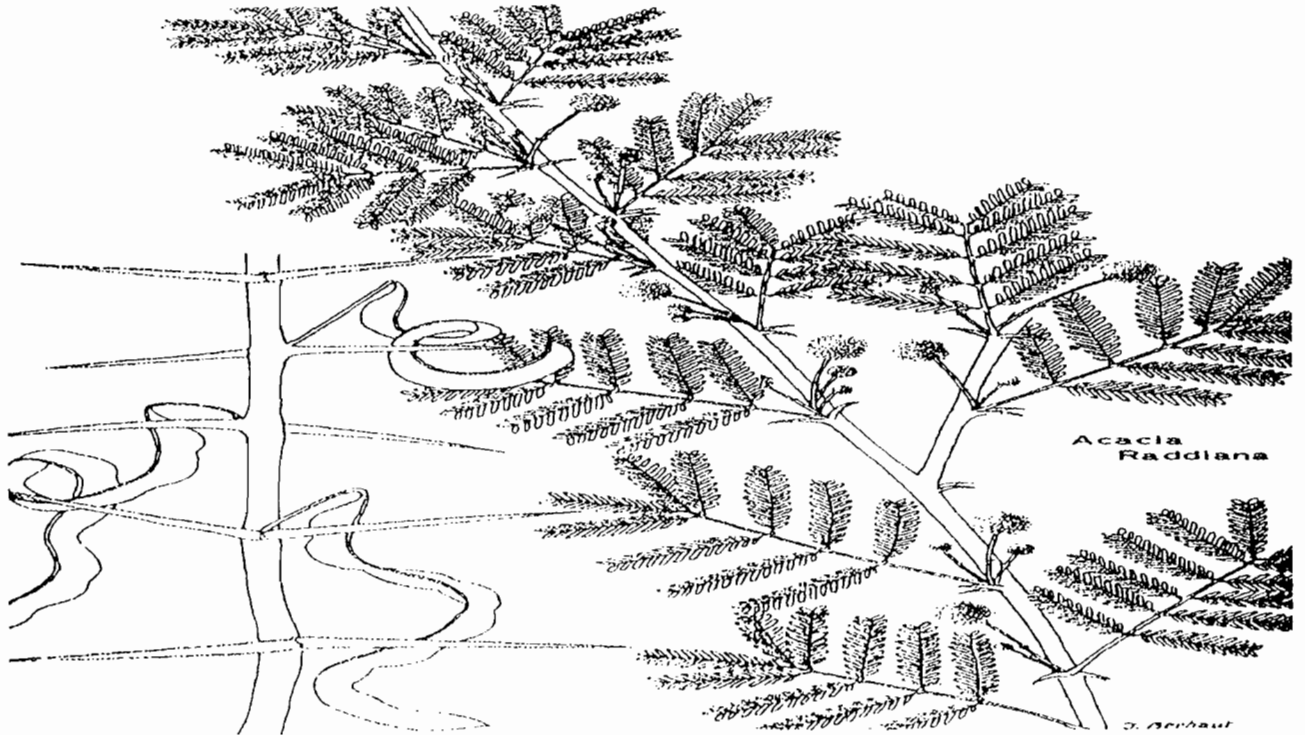


Planche 1 : Photo d'un individu adulte de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan et schéma des organes (d'après Berhaut, 1975).

1.4. Approche écophysiological

1.4.1. Germination et croissance de la sous-espèce

Les semences de cette plante présentent une inhibition tégumentaire due à la dureté de leurs téguments (Danthu, 1993). Bensaïd (1991) et Danthu (1993) montrent que les conditions optimales de germination sont obtenues par scarification manuelle (destruction partielle des téguments) ou chimique par trempage dans l'acide sulfurique 95% pendant 60 mn à une température de 30°C suivi d'un rinçage à l'eau.

Bensaïd (1991) souligne qu'en milieu naturel, c'est l'irrégularité des pluies dans les zones arides et semi-arides qui constitue surtout le facteur limitant pour la germination des semences de cette plante. Selon cet auteur, l'inhibition tégumentaire des graines de *Acacia raddiana* est levée après leur passage dans le tube digestif des ruminants. Il s'agit là d'une scarification chimique par les sucs digestifs (Cohen, 1958 cité par Bensaïd, 1991). Mieux, Halevy (1974) montre qu'à l'issue de ce transit, les graines restent toujours viables.

Pendant, il faut souligner que cette épaisseur des téguments des graines peut constituer un atout majeur. Elle assure une protection à l'embryon, et permet une bonne conservation des semences pendant la saison défavorable. Cette forme d'adaptation des diaspores contribue à pérenniser cette sous-espèce dans la zone.

Par ailleurs, Cazet (1989) révèle une aptitude moyenne de cette plante à rejeter en milieu naturel.

Quant à la croissance de la plante, Colonna *et al.* (1993) ont pu montrer qu'en conditions de culture optimales, elle est rapide et est associée à une forte production de biomasse.

1.4.2. Système racinaire

Le système racinaire de cette plante est constitué essentiellement par un pivot sur lequel viennent s'insérer des racines secondaires latérales (Ganaba, 1994). En milieu naturel, cet auteur retrouve le pivot de *Acacia raddiana* jusqu'à 400 cm de profondeur (selon le type de sol, le diamètre et la hauteur de la plante). De même, Fournier (1995) indique que le profil racinaire de cette plante au champ arrive à 350 cm de profondeur.

En culture, Cazet (1989) et Bensaïd (1991) montrent respectivement que l'enracinement vertical atteint 300 cm pour un individu âgé de 32 mois et 150 cm pour un individu âgé de 4 semaines.

Cette plante présente également une forte extension latérale de son système racinaire. C'est ainsi que Muthana et Arora (1980) ont mesuré en Inde, des racines latérales de vingt mètres sur des pieds de 5 à 10 ans d'âge. Fournier (1995) note aussi dans le premier mètre du sol une extension horizontale des racines jusqu'à 30 m du bosquet.

On peut ainsi voir que, l'implantation et la pérennisation de *Acacia raddiana* dans les zones arides et semi-arides, s'explique en partie par l'aptitude de ses racines à atteindre les couches profondes humides du sol. D'autre part, Picard (1984) montre que le stress hydrique entraîne l'apparition chez les Dicotylédones en général, de structures racinaires particulières en massue, à partir desquelles se fait la reprise après l'humectation.

1.4.3. Symbiose racinaire

Jones (1973), Penning De Vries et Djitéye (1982), et Grouzis (1988) ont montré que les sols sahéliens sont particulièrement déficients en azote et en phosphore, ce qui limite leur productivité. Cette déficience minérale a incité les chercheurs à conduire des travaux sur une éventuelle existence d'autres sources pouvant permettre de couvrir les besoins des végétaux.

C'est ainsi que des associations symbiotiques avec les micro-organismes du sol ; bactéries et champignons notamment, ont été mises en évidence dans des travaux antérieurs.

1.4.3.1. Association bactérienne

Comme la plupart des légumineuses de la famille des Mimosacées - 87% des espèces étudiées - (Guèye, 1991) *Acacia raddiana* nodule. Dans la rhizosphère, ses racines s'associent aux bactéries à croissance rapide du genre *Rhizobium* (Dupuy *et al.*, 1991).

Au Sénégal, les travaux de de Lajudie *et al.* (1991), de Dupuy *et al.* (1991) et ceux en cours (Anonyme, 1994), ont permis de caractériser les rhizobia comme groupe cible dans l'association *Acacia raddiana*/bactéries. Anonyme (1994) donne dans une analyse biochimique et biologique de sol, les caractéristiques génétiques des souches rhizobiennes liées à cette plante. Ce travail permet d'ailleurs d'envisager une sélection variétale en vue de produire des souches plus performantes faces aux conditions extrêmes des milieux tropicaux arides et semi-arides. Ceci permettrait d'améliorer le pouvoir fixateur considéré comme faible (Dreyfus et Dommergues, 1981 ; Ndoye et Guèye, 1993).

D'autre part, Vial (1994) en mesurant l'activité réductrice de l'acétylène (ARA) en fonction du niveau de disponibilité de l'eau ; puis Obaton (1992) révèlent une grande sensibilité (réduction de l'activité de la nitrogénase) de la fixation de l'azote au stress hydrique.

Ainsi, même si les travaux sur la nodulation des plantes en pépinière sont relativement avancés, il demeure que peu d'investigations ont été menées en conditions naturelles (de Lajudie *et al.*, 1991).

1.4.3.2. Association fongique

Tout comme les bactéries, certains champignons du sol arrivent à s'associer aux plantes dont il améliorent l'alimentation minérale. Ils constituent ainsi des mycorhizes qui sont issues d'une association symbiotique d'un champignon avec le système racinaire d'un végétal supérieur

Cette association joue un rôle important dans la nutrition phosphatée et l'économie en eau de la plante (Ducouso et Thoen, 1991).

Selon la position du champignon par rapport à la plante hôte, on distingue les endomycorhizes et les ectomycorhizes. Ducouso (1990) puis Ducouso et Thoen (1991) ont montré que *Acacia raddiana* était exclusivement associée aux champignons de type endomycorhizien à arbuscules et vésicules. Les travaux de Ganaba (1994) semblent confirmer ce résultat. Cet auteur souligne l'absence *in situ* de poils absorbants sur les racines de cette plante, et évoque la présence probable d'endomycorhizes. Des études sont actuellement en cours sur le taux d'infestation de cette plante en fonction des sites ; mais aussi sur la sélection des variétés plus résistantes aux contraintes édapho-climatiques (Anonyme, 1994).

1.4.4. Phénologie de *Acacia raddiana*

Acacia raddiana est une espèce à feuillage caduque qui perd partiellement ou complètement son feuillage, et le retrouve au cours de l'année. Cependant, peu de travaux ont été consacrés à l'étude détaillée de son cycle phénologique annuel. Jusque là, ce sont surtout des guides et des monographies qui ont été réalisés sur le genre *Acacia* (Milton, 1987 ; Ross, 1979). Ces derniers ne fournissent d'ailleurs que des informations fragmentaires.

Aubréville (1950) puis Halevy et Orshan (1973) ont donné des indications sommaires en situant l'apparition des premières feuilles juste avant les premières pluies. En Israël (désert du Sināï et de Negev), Halevy et Orshan (1973) montrent que, contrairement au Sahel africain d'où elle serait originaire, le cycle phénologique de cette plante n'est pas en harmonie avec les conditions climatiques des sites. Ils soulignent notamment une défoliation partielle systématique de 40 à 50% au mois de juillet de chaque année, indépendamment des conditions d'alimentation hydrique. Ils situent la feuillaison dans la période de fin-juillet à novembre, et le début de la fructification en fin octobre-début novembre.

Ces auteurs soupçonnent l'existence d'un rythme de développement endogène qui serait relique des conditions climatiques de son aire africaine d'origine. Ils pensent que ce rythme est d'ailleurs tempéré par la pluviométrie annuelle et les autres facteurs du site. D'après des études de Nongonierma (1979) dans le Nord-Sénégal, la feuillaison de ce taxon commence en mars et une défeuillaison intervient au mois de février de chaque année ; alors que la floraison débute en avril et la fructification en novembre.

Des travaux actuellement en cours en Tunisie (nord Sahara) et au Sénégal (sud Sahara) (Anonyme, 1994) préciseront et compléteront, en rapport avec les conditions édapho-climatiques des sites respectifs, les indications fournies antérieurement. D'ailleurs, ils font déjà apparaître d'importants phénomènes de variations intersites et interannuelles pour un même site ; variabilité que Milton (1987) avait déjà montré dans les cycles phénologiques de la plante en relation avec les facteurs du site.

En outre, notons que les facteurs biotiques peuvent avoir un effet remarquable sur la phénologie de cette plante. C'est ainsi que Grouzis et Sicot (1980) au Burkina Faso précisent la réaction rapide (feuillage recouvert au maximum) de la plante après l'attaque du feuillage par les insectes. Akpo (1992) montre que le pourcentage de feuillaison est significativement réduit (jamais au-delà de 60% même pendant les phases de développement optimal) par cette attaque.

Halevy (1974) puis Nongonierma (1977) ont montré que les fruits de cette plante font l'objet d'un parasitisme sérieux par des insectes de l'ordre des Coléoptères et de la famille des Bruchidées en majorité - 99% des attaques en Afrique - (Southgate, 1979 cité par Ernst *et al.* (1989)) et de celle des Curculionidées ou groupe des charançons. Cette infestation affecte de façon notoire la viabilité et le pouvoir germinatif des semences de cette plante.

1.4.5. Fonctionnement hydrique de la plante

Très peu de travaux ont été consacrés au régime hydrique de cette plante en milieu naturel. Les études conduites par Zohary et Orshan (1956) en Israël cités par Halevy et Orshan (1973) ont indiqué simplement qu'elle transpirait abondamment en été. Par la suite, des cinétiques journalières de la conductance stomatique réalisées par Ullmann (1985 ; 1989) en conditions naturelles ; par Colonna *et al.* (1990) et Grouzis *et al.* (1991) en milieu semi-contrôlé, ont révélé un phénomène de régulation stomatique qui est beaucoup plus liée à la demande évaporative de l'air qu'à l'état hydrique interne de la plante. Ullmann (1985) note, en étudiant le fonctionnement hydrique de l'appareil foliaire en saison sèche, qu'il varie selon l'âge des feuilles.

Colonna *et al.* (1990) et Grouzis *et al.* (1991) mettent en évidence la grande efficacité en eau de cette sous-espèce. En fait, c'est avec les études de Fournier (1995), de Berger *et al.* (1996) que le fonctionnement hydrique de cette plante a commencé à être réellement abordé.

Ces auteurs ont notamment dégagé une meilleure adaptation de cette essence parmi les plantes à feuillage caduque de la même région qu'il a étudiées ; notamment *Ziziphus mauritiana* Lam. et *Acacia senegal* (L.) Willd. Cette adaptation se manifeste par la diversité des sites qu'elle peut coloniser - sommet, pente et creux de dunes -, sa réponse nette aux alternances pluviométriques, et la remontée de la tension de sève - due à une augmentation de la composante osmotique du potentiel hydrique foliaire - qui fait suite à la défoliation en période sèche. Ils ont également constaté une baisse de la conductivité hydraulique en saison sèche - malgré un enracinement profond - corrélée avec une baisse de la tension de sève de base.

Conclusion

Acacia raddiana est une plante qui colonise les zones arides et semi-arides aux faibles disponibilités en eau et en éléments minéraux (azote et phosphore). De plus, elle est très utilisée par les populations et constitue une bonne plante de couverture dans les systèmes agroforestiers. Elle présente des propriétés de fixation symbiotique de l'azote atmosphérique qui contribueront à améliorer la fertilité de ces sols.

Son système racinaire profond et latéralement étendu, son feuillage caduc, la résistance de ses diaspores (téguments épais), ses associations symbiotiques, la plasticité apparente de son fonctionnement hydrique sont des caractéristiques pouvant constituer une adaptation de la plante dans ces zones. Même si les mécanismes d'adaptation de cette plante à l'aridité ont été étudiés sous certains aspects ci-dessus évoqués, nous pensons que les résultats sont encore insuffisants pour affirmer une bonne adaptation de *Acacia raddiana* à l'aridité et justifier son choix comme matériel végétal utilisable pour la réhabilitation des écosystèmes sahéliens largement atteints par une persistance des conditions climatiques défavorables doublée d'une forte pression humaine.

Chapitre 2 : ETUDE DU MILIEU

L'objectif de ce chapitre est de faire ressortir les caractéristiques écologiques essentielles de la station d'étude qui peuvent avoir une influence notable sur le comportement hydrique de l'espèce étudiée.

2.1. Situation géographique

La station d'étude appartient à la zone soudano-sahélienne (pluviométrie moyenne annuelle : 400 à 600 mm) du Sénégal (PNUD, 1994). Elle se trouve dans la zone sylvo-pastorale (Carte 1a), en-dessous de la vallée sèche du Tchangol Ferlo (dans la partie occidentale du Ferlo) ou Ferlo-Djolloff de Raynal (1963) dans la région de Louga (Carte 1b). Le Centre de Recherches Zootechniques (C.R.Z.) qui abrite la station (15° 21' 71" N et 15° 26' 50" O) est situé à cinq kilomètres à l'est de Dahra.

2.2. Climat

2.2.1. Climat régional

2.2.1.1. Pluviométrie annuelle

Au sens de Le Houérou (1989), la zone d'étude est caractérisée par un climat tropical sec avec deux saisons bien distinctes :

- une saison humide avec des pluies en *hivernage*^{*}, de trois à cinq mois ;
- une saison sèche de neuf à huit mois.

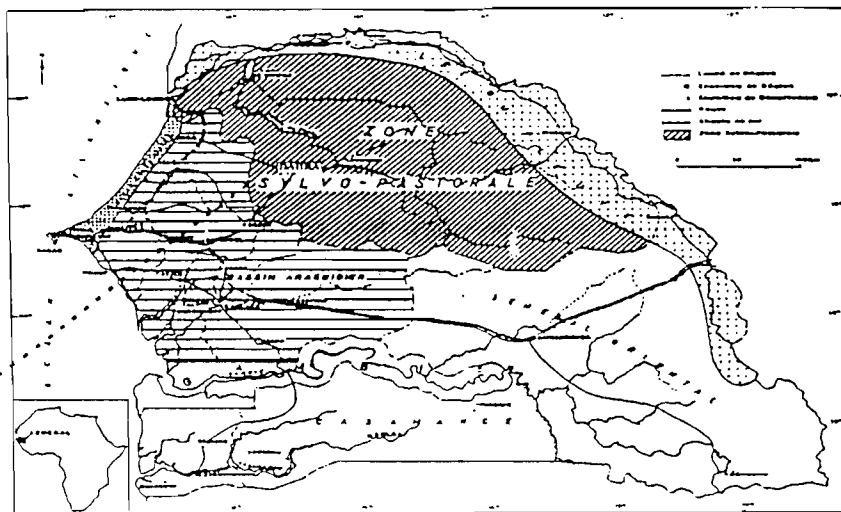
Les précipitations, le rayonnement, et les vents, principaux facteurs qui caractérisent ce climat varient beaucoup avec les mouvements de masses d'air tropical maritime humide du sud-ouest ou *mousson*, et de masses d'air tropical continental sec du nord-est ou *harmattan*.

C'est d'ailleurs avec le déplacement du Front Intertropical (F.I.T.) qui sépare ces deux masses d'air, que s'installe la saison des pluies. Parmi ces facteurs précités, c'est surtout la pluviométrie qui retiendra ici notre attention, puisque c'est elle qui, plus que les autres facteurs, influencera directement le fonctionnement hydrique des taxons et la productivité des parcours.

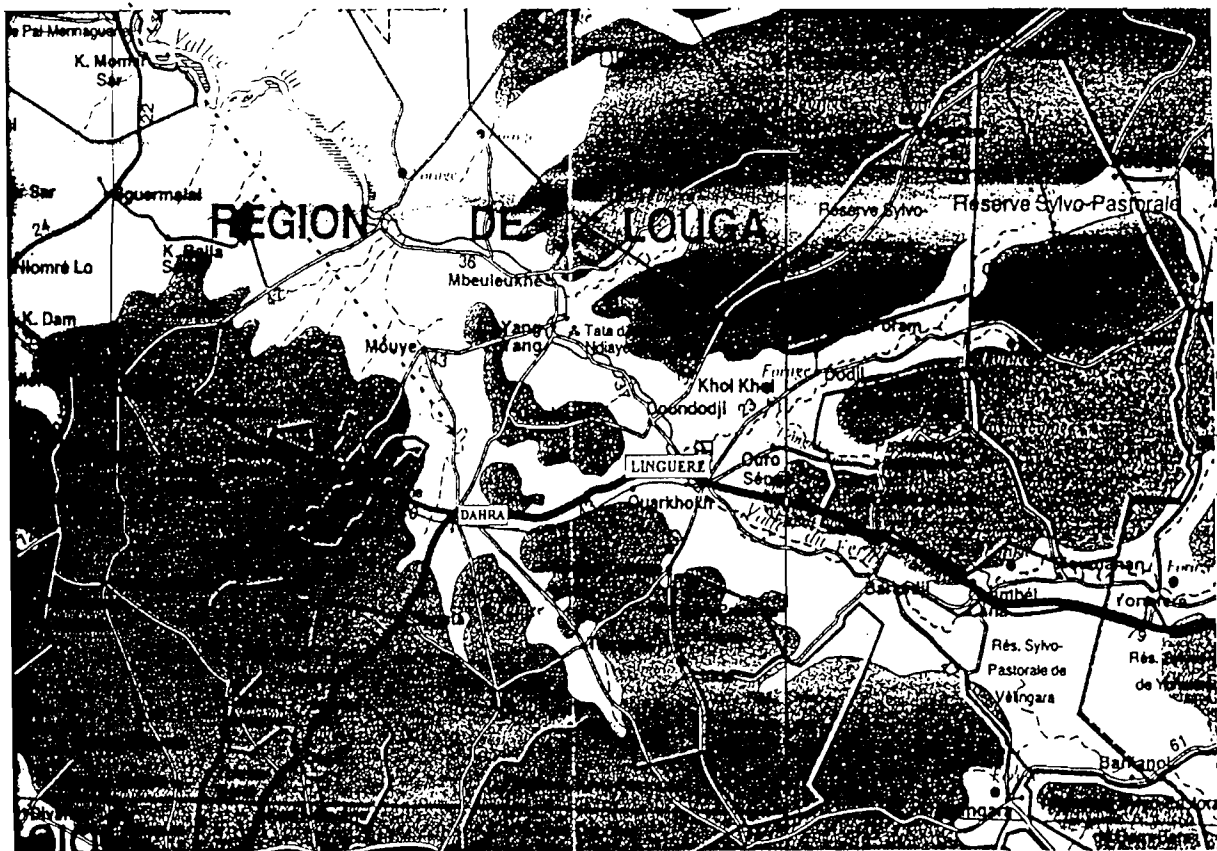
Pour caractériser les tendances des précipitations de la zone d'étude, la série pluviométrique (1933-1994)^{*} a fait l'objet d'une analyse par la méthode de la moyenne mobile pondérée (Olivry, 1983 ; Albergel *et al.*, 1985 ; Dacosta, 1989 ; Grouzis *et al.*, 1989).

^{*} Saison pluvieuse de juin à octobre

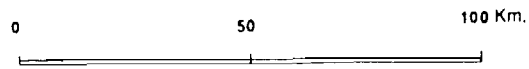
^{*} Les données ont été recueillies à l'ASECNA et au Laboratoire d'Hydrologie de l'ORSTOM



(a)



(b)



Carte 1 (a) et (b) : Localisation de la station d'étude *in* Anonyme (1991) (a) et Carte du Sénégal au 1/912 000 (b).

En reliant chaque donnée à celles des années précédentes, cette méthode permet de réduire significativement, sinon d'éliminer les fausses périodicités ou "effet Slutsky" (Grouzis, 1988 ; Dacosta, 1989). On arrivera ainsi à une appréciation correcte de l'évolution de la pluviométrie annuelle.

Le but de cette analyse est de décrire la variabilité interannuelle des hauteurs de pluies, et d'en préciser la tendance générale dans le temps. La figure 1 donne une représentation de la série chronologique. Ce résultat permettra de décrire le contexte climatique dans lequel notre site se trouve d'une part, et de situer la période d'étude par rapport à ce contexte d'autre part.

Cette figure 1 fait apparaître des fluctuations souvent amples d'une année à l'autre et dénote ainsi le caractère aléatoire de la pluviométrie.

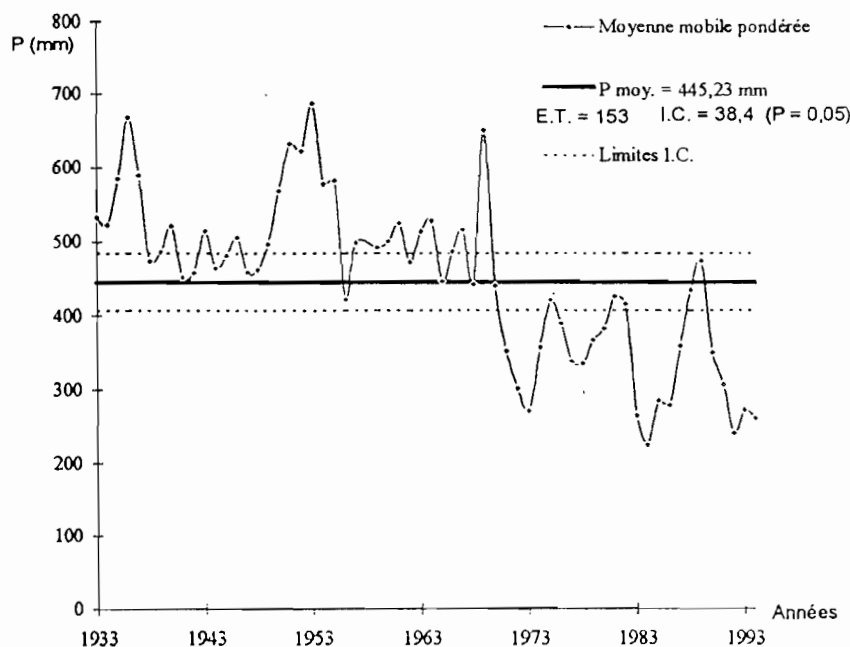


Figure 1 : Répartition interannuelle de la pluviométrie (P (mm)) à la station de Dahra.

On peut distinguer deux principales phases :

- une première phase de 1933 à 1970 au cours de laquelle la pluviométrie était excédentaire avec des périodes très excédentaires (1933-1937, 1950-1955 et l'année 1969) ;
- une deuxième phase de 1971 à 1994 qui révèle un déficit pluviométrique important.

Cette dernière phase permet de constater le contexte général de sécheresse persistante dans lequel notre station d'étude se situe. Cette tendance est manifeste bien que l'année 1989 ait été marquée exceptionnellement par un semblant de retour à une pluviosité moyenne.

Par ailleurs, on peut noter que ce phénomène déjà alarmant a été accentué par les années 1972-1973 et 1983-1984 particulièrement déficitaires.

Pour être plus exhaustif mais aussi en guise de prévision, cette analyse a été associée à une étude statistique de la série observée. C'est ainsi que les pluies annuelles correspondant à la série (1933-1994) ont été ajustées, grâce au logiciel DIXLOIS développé par le Laboratoire d'Hydrologie de l'ORSTOM, à dix lois statistiques.

L'échantillon comptant soixante et une observations, largement supérieur au nombre limite de 20 donné par Dacosta (1989), est parfaitement représentatif.

A l'aide du test d'adéquation du KHI^2 (Roche, 1963 cité par Dacosta, 1989), nous avons retenu la loi de Goodrich (Figure 2). Cette loi est celle qui s'ajuste le mieux aux valeurs extrêmes de notre série.

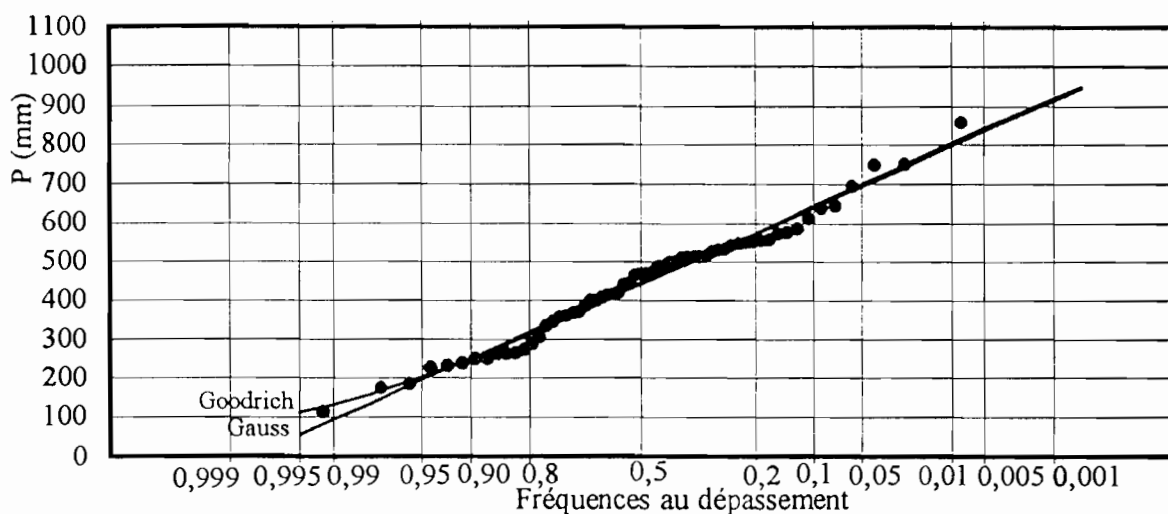


Figure 2 : Ajustement statistique des pluies annuelles P (mm) de la station de Dahra.

Le tableau I nous donne, selon que la période est humide ou sèche, la fréquence et la récurrence de quelques hauteurs de pluies caractéristiques.

Tableau I : Quelques hauteurs de pluies annuelles à Dahra pour quelques fréquences remarquables de la chronique pluviométrique.

	Récurrences sèches					Normale	Récurrences humides				
Fréquence	0,01	0,02	0,05	0,1	0,8	0,5	0,8	0,9	0,95	0,98	0,99
Récurrence (ans)	100	50	20	10	5	2	5	10	20	50	100
Pluie (mm)	131,4	157	202,5	249	311	440	574,5	644,3	701,3	764,5	806
	1993				303,3						
	1994			250							

On note qu'il tombe en moyenne 445,23 mm à Dahra ; hauteur voisine de la pluviométrie normale de 440 mm. Il apparaît aussi que la période au cours de laquelle notre étude a été réalisée coïncide bien avec une période déficitaire : 303,3 mm et 250 mm de pluie respectivement en 1993 et 1994 soient des déficits de 149,93 mm en 1993 et 195,23 mm en 1994 par rapport à la moyenne. Ces hauteurs correspondent en phase sèche à celles enregistrées tous les cinq ans pour 1993 et toutes les décennies pour 1994.

Le coefficient de variation est égal à 34,4%, et caractérise la distribution des hauteurs annuelles autour de la moyenne. Il révèle une grande variabilité de la pluviométrie dans la zone d'étude. C'est d'ailleurs la conclusion à laquelle Cornet (1981) est arrivé pour les stations septentrionales du Sahel sénégalais. Ce coefficient de variation de la pluviométrie intègre bien la gamme de 25 à 45% donnée

par Le Houérou (1989) pour le nord de l'Afrique. Il est aussi voisin de la valeur de 37,3% donnée par Akpo (1992) pour la station plus septentrionale de Dagana.

Le nombre moyen de jours de pluie par an, peu variable par rapport aux hauteurs de pluies annuelles, est de trente.

2.2.1.2. Pluviométrie mensuelle

La distribution mensuelle des pluies a été également étudiée sur la série 1933-1994. Elle montre aussi une très grande variabilité interannuelle (Tableau II) qui peut avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement hydrique des plantes.

La figure 3 donne l'histogramme des précipitations mensuelles de la série 1933-1994 à Dahra.

On constate deux principales saisons dans l'année :

- une saison des pluies qui s'étale globalement sur cinq mois de juin à octobre ;
- une saison sèche de novembre à mai au cours de laquelle, on enregistre occasionnellement de faibles quantités de pluies sans incidence majeure sur le bilan hydrique et la physiologie des plantes.

Les pluies se concentrent entre juillet et septembre qui reçoivent 85% des précipitations annuelles. Le mois d'août est le plus pluvieux. Il totalise à lui seul 36,5% de ces précipitations.

Tableau II : Pluviométrie mensuelle et annuelle de quelques années caractéristiques pour la station de Dahra.

Année	Mois												Totaux
	Janv.	Fev.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc	
1933	0	0	0	0	0	0	0	300	192	13	48	0	553
1934	0	0	0	0	0	46	83	148	155	65,5	16,5	0	514
1936	0	0	0	0	33	100	172	225	202	11	7,5	0	750
1938	0	0	28	0	0	1	40	135	111	23	20	0	358
1939	0	0	0	0	0	25,2	121	214	131	8	0	0	500
1954	0	36,4	0	0	0	34,1	96	188	114	0	0	0	469
1955	0	9	0	0	25,5	132	158	111	116	36	0	0	587
1956	0	0	0	0	9,5	20	79,5	17	123	14,2	0	0	263
1969	0	0	0	0	0	0	262	272	218	107	0	0	858
1970	0	0	0	0	0	5,2	68	65	94	0	0	0	232
1979	20,5	0	0	0	32	21	74,3	119	127	3,5	0	0	397
	0	0	0	0	0	1,5	17	51,5	42	0	0	0	112
	0	0	0	0	0	104	100	241	49	17,2	2	0	514
	0	0	0	0	0	5	62	149	28	6	0	0	250

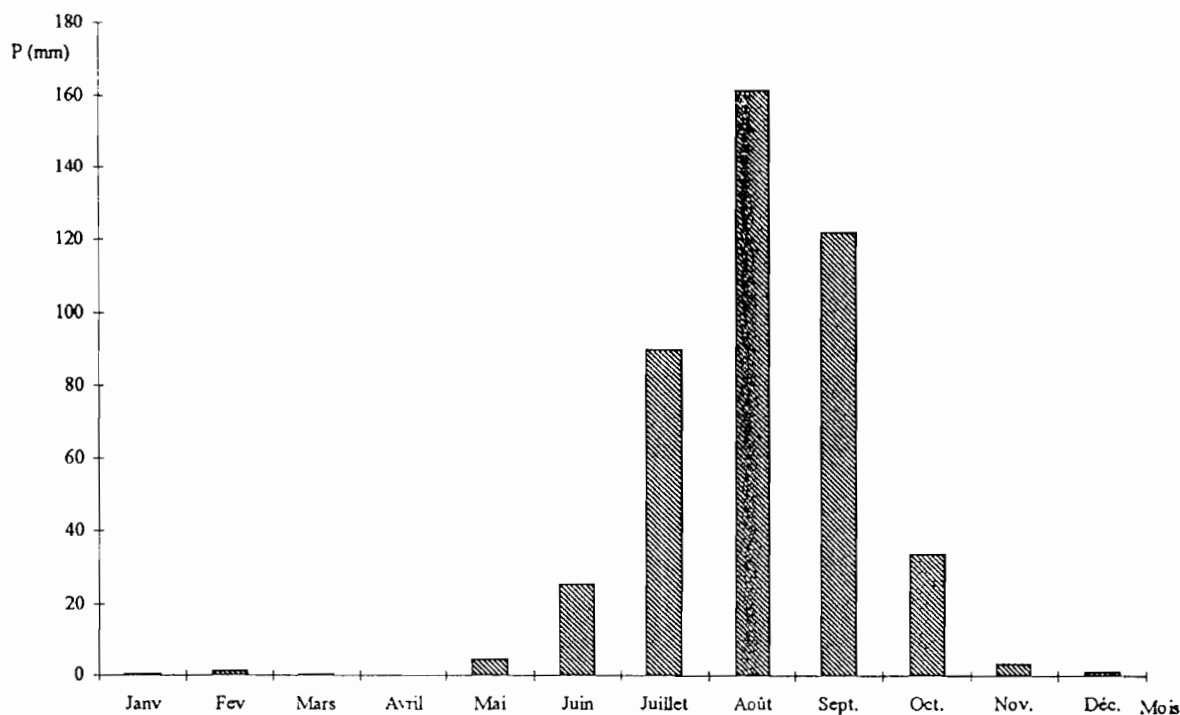


Figure 3 : Histogramme des précipitations moyennes mensuelles de la station de Dahra (série 1933-1994)...

2.2.1.3. Durée de la saison des pluies

En milieu sahélien, la durée de la saison des pluies est variable d'une année à l'autre. Ceci nous a conduit à déterminer en termes de fréquence les dates d'installation et de fin de la saison des pluies (Tableau III).

Tableau III : Quartiles des dates de début et de fin de la saison pluvieuse.

	Début de saison	Fin de saison
Min.	30 Mai	14 Septembre
25%	20 Juin	27 Septembre
50%	02 Juillet	06 Octobre
75%	10 Juillet	15 Octobre
Max.	12 Août	02 Novembre

Min. = date minimale (au plus tôt) ; Max. = date maximale (au plus tard) ; 25% = date obtenue dans 25 pour cent des cas ; 50% = date moyenne (dans 50 pour cent des cas) ; 75% = date obtenue dans 75 pour cent des cas.

Pour déterminer les dates de début et de fin de la saison des pluies, la méthode de Brunet-Moret (1970), vérifiée et validée par Albergel (1987) et Dacosta (1989), a été utilisée. Elle consiste à éliminer les jours de pluies isolés, séparés du corps de la saison des pluies par huit jours secs au moins lorsque le jour isolé a reçu vingt cinq millimètres au plus et par douze jours secs au moins lorsque le jour isolé a reçu trente millimètres au plus.

L'analyse révèle une très grande variabilité des dates d'installation et de fin de la saison des pluies. On constate que bon an mal an, la saison des pluies s'installe au plus tard le 12 août et de même se termine au plus tôt le 14 septembre de chaque année. Cette période de végétation minimale est donc de 34 jours. On peut aussi avoir des pluies précoces si celles-ci arrivent avant le 30 mai, et à une fin tardive si elles se poursuivent jusqu'après le 02 novembre.

Dans ce dernier cas, la saison des pluies durera 157 jours. En moyenne, cette saison des pluies dure 97 jours.

Globalement, il ressort que notre zone d'étude est caractérisée actuellement par :

- une pluviométrie très variable dans sa quantité et sa répartition temporelle d'une année à l'autre ;
- un contexte général de sécheresse persistante depuis 1970 qui, d'un risque se transforme en contrainte par une aridification du milieu (Grouzis et Albergel, 1989 ; Toupet, 1989) ;
- une courte saison humide de cinq mois centrée sur les mois de juillet, août et septembre ;
- une longue saison sèche de novembre à mai ;
- une très grande variabilité des dates de début et de fin de la saison pluvieuse.

2.2.2. Climat stationnel au cours de la période d'étude

Au niveau stationnel, les paramètres suivants ont été étudiés : la température (T en $^{\circ}\text{C}$), le rayonnement global (R_g en W.m^{-2}), l'humidité relative (HR en %), le déficit de vapeur saturante ($D.P.V.S.$ en mb), la vitesse du vent (V en m.s^{-1}).

A cet effet, une station micro-météorologique automatisée a été installée, permettant une acquisition en continu de ces différents paramètres. Le tableau IV synthétise les résultats obtenus.

2.2.2.1. La température

2.2.2.1.1. La température de l'air

Le tableau IV révèle que sur la base des températures moyennes, on peut distinguer dans l'année trois grandes saisons :

- une période sèche fraîche : de novembre à février ;
- une période sèche chaude : de mars à juin ;
- une période humide et chaude : de juillet à septembre .

Tableau IV : Valeurs moyennes mensuelles des paramètres microclimatiques à la station de Dahra au cours de la période d'étude in Rocheteau (1994 et 1995).

	Tmin (°C)	Tmax (°C)	Tmoy (°C)	Tsol (0,5m) (°C)	Tsol (1m) (°C)	HRmin (%)	HRmax (%)	HRmoy (%)	Rg (W/m ²)	V moy. (m/s)	D.P.V.S. max. (mb)	P (mm)
jul-93	24,8	35,3	29,5	34,7	35,1	38,9	83,1	61,7	6368	2,60	35,4	33
aoû-93	24,8	34,6	29,0	33,8	34,5	45,9	88,5	69,9	6104	2,02	30,1	126
sep-93	23,7	34,4	28,1	31,8	32,9	47,3	94,5	75,6	5882	1,19	29,4	127
oct-93	22,1	37,7	29,0	33,1	33,5	26,7	89,4	59,0	5648	1,28	48,2	17
nov-93	19,2	34,9	26,8	32,0	32,8	16,6	58,4	33,9	4992	1,76	47,2	0
déc-93	16,0	33,1	24,3	29,4	30,8	8,9	34,1	20,7	4684	1,72	46,4	0
jan-94	13,6	30,4	21,9	27,6	29,1	9,2	34,1	18,5	5289	2,25	39,7	0
fév-94	16,4	35,3	26,0	29,6	29,7	4,9	27,1	12,9	6091	2,19	55,2	0
mar-94	19,5	37,0	28,4	32,5	32,1	8,7	44,3	21,7	6491	2,43	58,2	0
avr-94	21,0	38,5	29,4	34,8	34,0	10,3	56,1	30,6	6655	3,07	61,8	0
mai-94	21,8	39,7	30,1	35,7	35,0	13,8	65,4	38,2	6775	2,69	63,2	0
jun-94	23,4	37,7	29,5	35,9	35,7	27,9	81,5	55,7	6354	2,90	47,5	5
jul-94	24,4	35,3	29,0	35,1	35,6	40,4	84,6	63,9	6138	2,67	34,5	62
aoû-94	23,6	32,6	27,5	31,5	32,9	58,0	95,6	80,7	5349	1,53	21	149
sep-94	23,5	34,5	28,2	32,7	33,1	49,4	97,2	76,5	5601	1,28	28,2	28,
oct-94	22,4	37,5	29,5	34,6	34,4	27,4	85,7	55,4	5874	1,47	47,3	5,5
Periode	21,3	35,5	27,9	32,8	33,2	27,1	70,0	48,4	5893,5	2,06	43,3	

avec : Tmin = Température minimale ; Tmax = Température maximale ; Tmoy. = Température moyenne ; HRmin = Humidité relative minimale ; HRmax = Humidité relative maximale ; HRmoy. = Humidité relative moyenne ; Tsol (0,5m) = Température du sol à 0,5 m de profondeur ; Tsol (1 m) = Température du sol à 1 m de profondeur ; D.P.V.S. max = Déficit de pression de vapeur saturante maximal ; Rg = Rayonnement global ; V = Vitesse du vent ; P = pluviométrie.

On peut noter que les températures mensuelles de la saison humide sont voisines de celles de la saison sèche chaude, mais avec des amplitudes plus faibles.

Le mois d'octobre qui correspond à la fin de la saison des pluies reflète bien un regain de chaleur avec la remontée des températures. Cependant, même si les températures mensuelles maximales, minimales et moyennes prises individuellement présentent de faibles variations saisonnières, on obtient souvent des valeurs absolues extrêmes au cours de l'année : 8,6°C le 21 janvier 1994 et 44,3°C le 20 mai 1994.

Sur la base des températures et de la pluviométrie, les peuls distinguent six saisons dans l'année dont certaines correspondent d'ailleurs aux subdivisions déjà données plus haut. On peut distinguer avec Tluczykont *et al.* (1991) :

- le *Ndungu* (de juillet à septembre) : cette saison correspond à l'*hivernage* ou saison des pluies.
- le *Dabbundé* (de novembre à février) : qui équivaut à la saison sèche froide.
- le *Kawlé* (octobre) : qui marque la fin de la saison des pluies.
- le *Ceedu* (mars et avril) : ou première moitié de la saison sèche chaude.
- le *Sed Seele* (mai) : considéré par les peuls comme la fin de la saison sèche chaude.

- le *Déminare* (juin à juillet) : qui marque l'arrivée des premières pluies ; à cheval sur la fin de la saison sèche chaude et le début de l'hivernage.

2.2.2.1. 2. La température du sol

Elle a été mesurée à 0,5 m et 1 m de profondeur du sol, et pour chacun de ces deux niveaux, elle est étroitement liée à la température de l'air (Tableau IV). Elle reste globalement élevée dans le temps. Sa moyenne sur la période d'étude dépasse celle de l'air à cause de l'isolement calorifique (Audry, 1962) pour les profondeurs importantes (50 cm et 100 cm) auxquelles nos capteurs ont été placés. De même, un faible gradient de l'ordre de 0,5°C en moyenne a été obtenu entre 0,5 et 1 m de profondeur ; la température à 1 m étant le plus souvent supérieure à celle mesurée à 0,5 m.

2.2.2.2. *Le rayonnement global*

Ce facteur se maintient à des niveaux élevés au cours de l'année. En moyenne, il atteint son minimum en décembre, et son maximum en mai (Tableau IV).

Pendant une bonne partie de l'année (sept à huit mois), le rayonnement global et les vents secs maintiennent une demande évaporative élevée.

2.2.2.3. *L'humidité relative de l'air*

Hormis le rayonnement, l'humidité relative constitue la principale variable dont dépend la transpiration foliaire des plantes. Elle interviendra beaucoup dans la croissance végétale.

Le tableau IV indique ses variations au cours de l'année avec un minimum mensuel de 8,7% en mars 1994 (saison sèche chaude) (pour une moyenne des minima de 27,1%) et un maximum mensuel de 97,2% en septembre 1994 (saison humide chaude) (pour une moyenne des maxima de 70%). On constate que la remontée de l'hygrométrie se fait à partir du mois de mai alors qu'il n'y a pas encore de pluie. Celle-ci marque ainsi l'arrivée de la mousson qui devient prépondérante et culmine en septembre.

Cependant, ces moyennes cachent souvent une certaine hétérogénéité. En effet, des valeurs extrêmes inférieures à 5% (23 février 1994) d'une part et proches de la saturation (26 août 1994) d'autre part, ont été obtenues. On note ainsi de grands écarts entre la saison sèche chaude et la saison humide chaude.

2.2.2.4. *Le déficit de pression de vapeur saturante*

C'est un paramètre qui permet de caractériser la demande évaporative de l'atmosphère. Il a été calculé à partir de la température journalière maximale et de l'humidité relative minimale à l'aide de la formule proposée par Henderson-Sellers (1984). On obtient ainsi le déficit maximal journalier de la pression de vapeur de l'air. Le tableau IV donne les moyennes mensuelles obtenues pour la période d'étude au niveau de notre station.

Il ressort que son évolution temporelle est inversement proportionnelle à celle de l'humidité relative. On constate qu'en rapport avec la température et l'humidité relative de l'air, le D.P.V.S. varie beaucoup entre la période humide et la période sèche de l'année. Il est faible pendant l'hivernage (21 à 35 mb) ; et connaît une augmentation significative en saison sèche. C'est pendant cette saison qu'il atteint son maximum avec des valeurs comprises entre 39 et 63 mb. Cependant, il reste plus élevé en saison sèche chaude (maximum 63 mb) qu'en saison sèche froide (maximum 55 mb).

2.2.2.5. *Le vent*

Il est soumis au cycle saisonnier de l'harmattan et de la mousson. Au cours de l'année, on peut constater que les vents modérés se font de plus en plus forts, et atteignent leur maximum en juin-juillet (Tableau IV). Ces mois voient l'arrivée des tornades qui accompagnent les premières pluies.

2.2.2.6. *La pluviométrie*

Outre le déficit pluviométrique observé pendant la période d'étude, on peut évoquer les faits suivants (Tableau IV) :

- que l'année 1993 a été plus pluvieuse que l'année 1994 avec 303 mm contre 250 mm seulement ;
- que la répartition mensuelle de pluie a été plus homogène en 1993 ;
- que la saison des pluies a été plus longue en 1993 (100 jours) qu'en 1994 (88 jours), même si le nombre de jours de pluie a été plus élevé en 1994 (33) qu'en 1993 (26).

Cette situation augure un meilleur bilan hydrique en 1993 par rapport à 1994.

2.2.2.7. *L'évapotranspiration potentielle*

L'évapotranspiration peut se définir comme la quantité d'eau perdue par une surface naturelle, par évaporation physique à partir du sol et de la surface humide de la végétation, et par transpiration végétale. Quant à l'évapotranspiration potentielle (ETP) d'un couvert, elle représente selon Perrier (1975c), l'évapotranspiration maximale de ce couvert, si l'ensemble de ses surfaces d'échange est à saturation. Elle constitue une expression de la demande climatique de la zone étudiée.

Compte tenu de sa complexité, la détermination de ce paramètre a fait l'objet de nombreuses études (Thornthwaite et Holzman, 1940 ; Penman, 1948 ; Bouchet, 1964 ; Riou, 1975 ; Cornet, 1981 ; Mbaye, 1991). Plusieurs techniques qu'on peut regrouper en quatre principales méthodes, ont ainsi été mises au point. On distingue :

- les méthodes directes ;
- les méthodes indirectes ;
- les méthodes de mesure par flux d'énergie ;
- les méthodes de calcul.

Les méthodes de calcul utilisent des formules plus ou moins empiriques pour déterminer l'ETP par ajustement statistique avec les principaux éléments du climat. Parmi ces formules, on peut citer celles de Thornthwaite et Holzman (1940), de Penman (1948), et de Turc (1961).

De toutes celles-ci, c'est la formule de Penman qui tient compte du plus grand nombre de facteurs climatiques (facteurs radiatifs et aérodynamiques). Elle s'adapte mieux en milieu tropical en général, et est plus proche de la réalité sahélienne (Cornet, 1981). C'est cette formule que nous avons utilisée pour dresser le bilan hydrique climatique de notre station pendant la période d'étude. Elle combine le rayonnement solaire net (R_n) et le pouvoir évaporant de l'air (E_a) sous la forme rationnelle suivante :

$$ETP_{(Pe)} = (\Delta / \Delta + \gamma) * R_n + (\gamma / \Delta + \gamma) * E_a \quad (1)$$

avec : $ETP_{(Pe)}$: Evapotranspiration Penman ; γ : $0,65 \text{ mb.}^\circ\text{C}^{-1}$: constante psychrométrique ; Δ : pente de la courbe de la tension de vapeur saturante en fonction de la température de l'air. Le calcul a été fait à l'aide du logiciel AGROMET (FAO, 1976).

Sur la figure 4, nous avons représenté les variations mensuelles des précipitations (P), de l'évapotranspiration potentielle (ETP) et du tiers de l'ETP pour pouvoir situer la période hivernale la plus favorable à la croissance végétale. Ceci, en rapport avec les travaux de Le Houérou et Popov (1981) qui a noté un arrêt ou un ralentissement de la croissance de la strate herbacée, lorsque l'évapotranspiration réelle (ETR) devient inférieure au tiers de l'ETP ($ETP/3$)

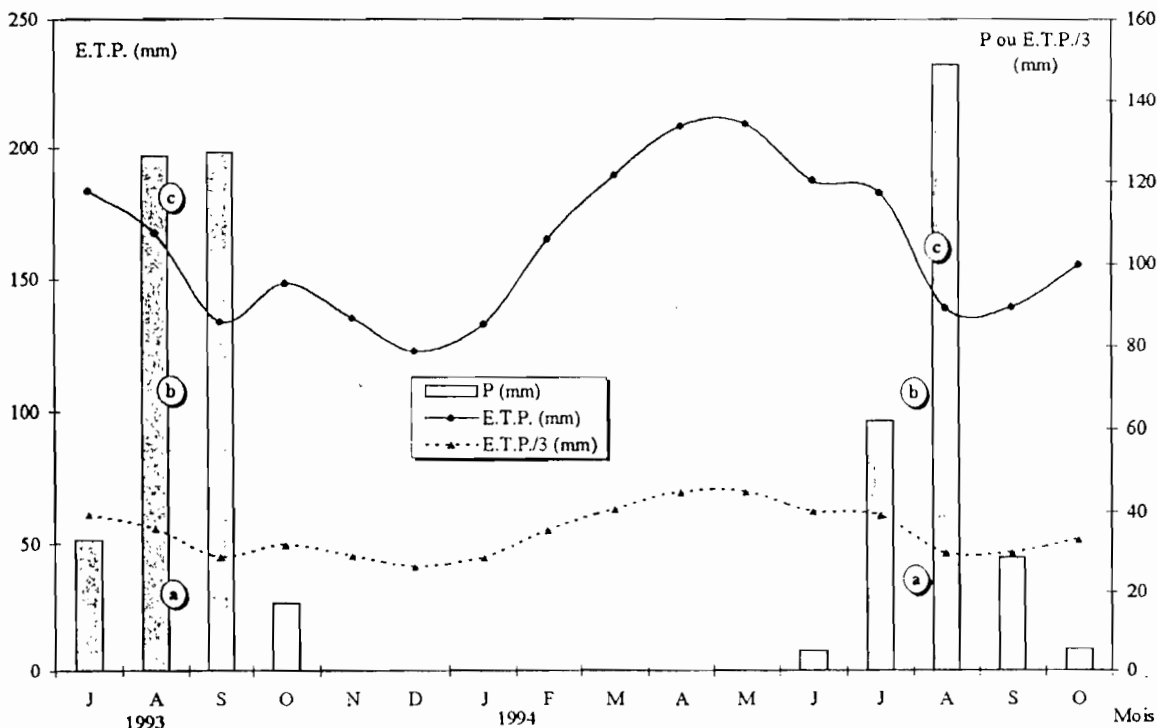


Figure 4 : Bilan hydrique climatique à la station de Dahra (1993-1994). P (mm) = Pluviométrie exprimée en mm ; $ETP/3$ = le tiers de l'évapotranspiration potentielle (évaporation d'un sol nu) exprimée en mm ; ETP = Evapotranspiration potentielle exprimée en mm.

Cette figure 4 montre qu'en termes de satisfaction des besoins en eau des plantes, la saison des pluies peut être divisée en trois principales phases :

- $P < ETP/3$ (a) : situation défavorable aux végétaux et plus particulièrement en début d'hivernage de mi-mai à fin-juin, et qui marque aussi la fin de la saison humide avec une phase de dessèchement du sol ;
- $ETP/3 < P < ETP$ (b) : contexte semi-humide ; plus généralement appelée période culturale et qui est favorable à la croissance végétale ;
- $P > ETP$ (c) : période humide idéale (fin juillet à mi-septembre) pendant laquelle, les plantes échappent à contrainte hydrique. Cette phase détermine l'optimum du fonctionnement hydrique des végétaux.

Le cumul annuel de l'ETP reste élevé (1 987 mm) pour des précipitations de 303 mm (de juillet 1993 à juin 1994) par rapport à Cornet (1981) (2 228 mm pour P : 492,1 mm (juin 1975 à juin

1976)). On se fait ainsi une bonne idée de la demande évaporative forte de l'atmosphère, pour une disponibilité en eau encore faible. Cette situation traduit l'aridification de la zone.

De cette étude climatique de la zone et de la parcelle expérimentale, nous pouvons distinguer quelques caractéristiques essentielles. A partir des précipitations, il se dégage deux grandes saisons :

- une saison humide (de juin à octobre) ;
- une saison sèche (novembre à mai).

- En saison des pluies, les précipitations annuelles très aléatoires (C.V. = 34,4%) se concentrent entre juillet, août et septembre (85% des pluies annuelles) ; avec le mois d'août qui est le plus pluvieux (35% des pluies annuelles), et un nombre moyen de 30 jours de pluies.

L'analyse de la série pluviométrique 1933-1994 montre que la zone d'étude connaît un déficit pluviométrique depuis 1970. Ce déficit persiste encore et on peut constater que les années d'observation se situent dans ce contexte avec 303 mm en 1993 (récurrence quinquennale) et 250 mm en 1994 (récurrence décennale).

- En saison sèche, l'amplitude des valeurs des autres paramètres climatiques permettent de distinguer deux composantes :

- une saison sèche fraîche (novembre à février) caractérisée par des températures modérées (moyenne des maxima de janvier : 30,4°C), un rayonnement peu élevé (Rg de décembre : 4684 W.m⁻²), une humidité relative faible (moyenne des maxima de février : 27,1%), des vents faibles (vitesse moyenne du vent en décembre : 1,72 m.s⁻¹ et un déficit de saturation modéré (moyenne du mois de janvier : 39,7 mb).

- une saison sèche chaude (mars à juin) marquée par des températures élevées (moyenne des maxima de mai : 39,7°C), un rayonnement plus important (Rg de mai : 6775 W.m⁻²), une humidité relative plus élevée (moyenne des maxima de juin : 81,5%), des vents forts (vitesse moyenne du vent en avril : 3,07 m.s⁻¹ et un déficit de saturation élevé (moyenne du mois de mai : 63,2 mb).

C'est sous l'angle de ces trois saisons que nous aborderons la caractérisation du comportement hydrique de *Acacia raddiana* ainsi que le déterminisme de ses réponses à l'aridification du milieu.

2.3. Cadre géologique et géomorphologique

L'évolution géologique et géomorphologique de la zone d'étude a été parachevée pendant le Tertiaire et le Quaternaire. Le dernier épisode marin du bassin sénégalo-mauritanien auquel appartient notre zone date du Lutétien (Eocène moyen). Il a été à l'origine de dépôts de marnes et calcaires éocènes qui constituent le support de tous les autres dépôts.

Par ailleurs, le Continental Terminal très représenté au Sénégal couvre la quasi-totalité de la région d'étude. Il présente un faciès sableux avec des intercalations grés-argileuses (Audry, 1962). L'alternance de périodes humides et sèches au Quaternaire a entraîné la formation de modelés sableux dunaires de basse altitude (40 m en moyenne) (Raynal, 1964).

Ces sables dunaires se sont constitués en trois (3) ergs principaux (Michel, 1969).

L'erg ancien (de plus de 40 000 ans d'âge) avec ses massifs sableux de plusieurs kilomètres de long et large de 800 à 500 m.

L'erg récent âgé de 20 000 à 18 000 ans et correspondant aux dunes rouges ogoliennes. Il est formé de grands alignements sableux longitudinaux de plusieurs kilomètres de long, de 3 à 2 km de large et de 6 à 3 m de dénivellation. C'est sur cet erg qui a conservé un relief dunaire marqué, qu'on

rencontre la famille des sols brun rouges modaux sur sables siliceux à laquelle se rattache le sol de notre station.

L'erg très récent âgé de 7 000 à 5000 ans essentiellement localisé en bordure de la vallée du Fleuve Sénégal et du lac de Guiers.

D'autre part, la période lacustre qui a marqué le début du Quaternaire explique la présence dans la zone de rares gisements calcaires en forme de lentilles discontinues.

2.4. Pédologie

2.4.1. Sols de la zone d'étude

L'étude pédologique du C.R.Z. (Audry, 1962 ; Maignien, 1965) a montré l'existence de plusieurs types de sols même si les sols ferrugineux tropicaux peu lessivés en fer couvrent l'essentiel de ce périmètre. On distingue :

- les sols calcimorphes : peu répandus et disposés en coupes isolées ;
- les sols hydromorphes : à hydromorphie partielle de profondeur, qu'on retrouve dans les bas-fonds et les mares temporaires ;
- les sols ferrugineux tropicaux : qui regroupent la majorité des sols du C.R.Z. et renferment toute une gamme de sols sableux à sablo-argileux, plus ou moins lessivés et pauvres en matières organiques (Le Houérou, 1989). Dans leurs particularités, ils ont été classés en trois principales familles qui sont :

- * la famille des sols sans lessivage sur sables plus ou moins argileux remaniés du Continental Terminal ;

- * la famille des sols faiblement lessivés en fer sur sables remaniés du Continental Terminal légèrement plus riches en éléments fins en profondeur ;

- * la famille des sols faiblement lessivés en fer sur sables remaniés du Continental Terminal plus riches en éléments fins en profondeur.

Par rapport aux sols brun-rouges subarides, ils présentent un drainage externe faible à cause du relief globalement émoussé. Cependant, le drainage interne, en relation avec la nature très sableuse du sol reste important.

- les sols steppiques brun-rouges subarides : c'est le type de sol qui abrite notre parcelle d'étude. Il s'agit de sols très sableux (80 à 85% de sables contre 3,5% d'argiles : Le Houérou (1989)), profonds, filtrants, à très bon drainage sur sommet de dunes rouges.

Ils occupent la partie nord à nord-ouest de la concession du C.R.Z. Ils présentent surtout au niveau des interdunes, une transition vers les sols ferrugineux tropicaux faiblement lessivés qui les encadrent.

2.4.2. Sol de la station

2.4.2.1. Description du profil*

Le sol est de type brun-rouge subaride à relief dunaire peu accusé, sur matériau origine sableux de couleur jaunâtre. La distinction des horizons constituant le profil (Planche II, Photo 1) repose essentiellement sur leurs teintes. Trois horizons ont pu être distingués sur 300 cm de profil.

- Horizon A (0-25 cm) : c'est un horizon brun soutenu, humifère, dégradé, sans structure et à cohésion très faible. Il a une macroporosité très importante avec des tubules et des galeries de 1 à 0,5 mm, très nombreuses et probablement dues à la macrofaune du sol (termites, vers de terre etc.) L'enracinement est essentiellement graminéen, vertical, fin et très développé.

Cet horizon est appauvri en argiles. On note une accumulation importante de vestiges d'occupation ancienne ; ce qui devrait favoriser des teneurs élevées en phosphore. Une transition graduelle d'environ 5 cm le lie à l'horizon A-B.

- Horizon A-B (25-60 cm) : c'est un horizon brun vif, moins humifère, pauvre en argiles, et qui présente une transition régulière sur 15 cm avec l'horizon B1. Sa cohésion est assez forte par rapport à A, mais reste faible. Il renferme des sables fins en majorité avec un peu de sables grossiers blancs et rouges. On y trouve des racines très fines (~ 0,5 mm) qui descendent verticalement jusqu'à 60 cm de profondeur. Ces racines sont très nombreuses dans A-B et plus rares dans la transition.

On y note aussi la présence de racines moyennes ligneuses (~ 0,5 cm) qui descendent dans B1 où elles sont rares. Cet horizon est massif et présente des fentes verticales très fines jusqu'au B4. Ces fentes sont séparées d'environ 1,5 m.

- Horizon B (60-300 cm) qui comprend :

- la sous-unité B1 (60-110 cm) : c'est une sous-unité rubéfiée (plus dure que AB), de structure massive, cohérente (plus cohérente que B2) avec du fer qui en constitue le ciment. Elle est beige claire avec des sables fins en majorité et quelques sables grossiers. Elle marque un enrichissement modéré en argiles. On y rencontre quelques racines ligneuses de taille moyenne et des poches biologiques.

- la sous-unité B2 (110-170 cm) : elle est colorée en beige clair comme B1 et présente une structure massive comme B3 et B4. C'est une sous-unité très perturbée qui montre d'anciennes surfaces remaniées recouvertes de déchets probablement dus à la présence humaine. On note également la présence d'alvéoles ou galeries de termites.

- la sous-unité B3 (170-260 cm) : elle est teintée en jaune-rougeâtre (7,5 YR) ; ce qui témoigne de la disparition de la matière organique dont les teneurs deviennent de plus en plus faibles en profondeur. Elle présente une structure massive dont la cohésion demeure faible. Les racines y sont grosses mais très rares. Elle est constituée de sables dunaires très friables, fins en majorité et associés à quelques sables grossiers colorés en marron. C'est une sous-unité pauvre en argiles. Elle présente une transition irrégulière avec des morceaux de charbon de bois (~ 1 mm de diamètre) éparpillés dans la matrice. Le niveau 230 cm semble constitué une transition avec une baisse remarquable du taux d'argiles déjà faible.

* La description du profil a été réalisée avec l'aide de M. Eric BRAUDEAU (pédologue, ORSTOM)

- Sous-unité B4 (260-290 cm) : c'est une sous-unité de teinte jaune (10 YR) à structure massive. Elle est constituée de sables très friables, fins en majorité et de quelques sables grossiers. Le taux d'argiles y est toujours faible.

Elle renferme des taches ferrugineuses ocres d'environ 1 mm de diamètre devenant de plus en plus nombreuses et grosses (~ 1 cm de diamètre) à 300 cm. Ces taches sont éparpillées dans la sous-unité et sont bien solides. On y retrouve des particules ferromanganiques (traces d'hydromorphie) très noires. Entre 260 et 280 cm, on a une transition irrégulière avec du sable jaune-beige. Cette sous-unité se distingue à peine du matériau originel (à 300 cm), lui même constitué par un sable jaune.

Ce profil représente assez bien le type d'un sol isohumique modal sur sables siliceux. Avec un horizon de surface humifère de couleur brune devenant progressivement rousse en profondeur suite à la perte de matière organique, il correspond bien à un sol brun-rouge subaride.

2.4.2.2. Résultats d'analyses du sol du site d'étude

La description du profil pédologique (sur 300 cm) a été complétée par des analyses en laboratoire d'échantillons prélevés qui ont donné les résultats consignés dans le tableau V ci-après.

L'analyse granulométrique permet de montrer que le sol de la station est bien de texture sableuse (~ 90% de sables dont ~ 50% fins, ~ 10% argiles + limons) à prédominance de sables fins, devenant légèrement plus argileux en profondeur. Cette composition granulométrique varie très peu le long du profil.

L'analyse chimique révèle :

- des taux d'azote élevés en surface (de 0,38 à 0,18‰) et plus faibles en profondeur (de 0,11 à 0,07‰) corrélativement aux teneurs faibles en matière organique (de 0,68 à 0,38% en surface et de 0,16 à 0,07% en profondeur) ;

- des rapports C/N assez plus élevés en surface (10 à 12), et dispersés en dessous pouvant atteindre 5 en moyenne ;

- une saturation du complexe adsorbant en raison d'une part, de la tendance à l'alcalinité et d'autre part, de la présence éventuelle d'argiles peu dégradées de type 2/1 comme les smectites ou la montmorillonite (Braudeau, *com. pers.*) ;

- une large prédominance du calcium (Ca) parmi les bases échangeables : ceci pourrait constituer un avantage certain puisque cet élément pourrait contribuer à améliorer la structure du sol en favorisant la formation de complexes argilo-humiques ;

- une capacité d'échange (C.E.C.) de 2,33 méq% en surface, et qui varie dans le reste du profil en relation avec la teneur en argiles ;

- des teneurs en phosphore total (P₂O₅ total) faibles ($\leq 0,2\%$) ;

- un horizon B de faible accumulation du fer avec des teneurs globalement plus élevées qu'en surface, ce qui dénote l'existence d'un léger lessivage qui n'affecte pas le complexe ;

- un pH eau neutre à légèrement alcalin ;

- une humidité faible à la capacité au champ.

Ces résultats analytiques font apparaître les faits suivants :

- aucune variation texturale considérable le long du profil n'est révélée par l'analyse granulométrique,

- une bonne minéralisation de la matière organique indiquée par son taux faible et les rapports C/N (jusqu'à 120 cm de profondeur) (DOCFRAN, 1991),

- une minéralisation poussée après -120 cm associée à une réserve en matière organique (DOCFRAN, 1991),

- un mauvais drainage en rapport avec C/N plus élevé en surface et un faible accroissement de la teneur en fer,
- une saturation du complexe absorbant,
- une faible rétention qui est caractéristique des sols sableux pauvres en argile faible (DOCFRAN, 1991).

Toutes ces caractéristiques sont bien celles d'un sol brun-rouge et sont très voisines de celles décrites par Cornet (1981). Ceci nous permet d'une part de confirmer que notre station se situe dans la même partie du C.R.Z. (Dahra Nord), et d'autre part de montrer que depuis 1978, le sol n'a évolué que très peu.

Les différentes informations issues de l'étude descriptive et analytique du sol nous ont permis de caractériser quatre principaux horizons du sol de notre station : 0-100, 100-200, 200-260 et 260-290 cm :

- l'horizon (0-100 cm) constitue un matériau assez homogène (deuxième sol), pauvre en argiles (3 à 4%), riche en cations, avec une grande capacité d'échange (C.E.C.).

- l'horizon (100-200 cm) représente un premier matériau qui a été secondairement recouvert par le deuxième (tranche (0-100 cm)). Cet horizon est plus riche en argiles (6 à 7%), riche en cations et présente une C.E.C. toujours importante.

- l'horizon (200-260 cm) constitue une transition vers un ancien horizon hydromorphe. C'est un horizon appauvri en argiles et désaturé.

- la tranche (260-290 cm) : c'est un ancien horizon hydromorphe avec des traces comme les particules ferromanganiques qui semblent indiquer le passage d'une nappe d'eau. Sa C.E.C. est faible en dépit du taux d'argiles assez élevé, ce qui laisse penser que ces argiles sont de type 1/1 comme la kaolinite et la gypsite qui constituent les dernières étapes de la dégradation des argiles.

Il ressort ainsi que, les taux d'argiles, de matière organique, d'azote et de phosphore sont globalement faibles.

Le taux de phosphore plus important en surface(jusqu'à 190 cm) dénote une forte activité humaine.

Par ailleurs, on pourrait s'attendre à des phénomènes de battance en surface en raison de la teneur relativement élevée en éléments fins (sables fins + argiles + limons).

Tableau V : Caractéristiques pédologiques du sol de la station d'étude de Dahra.

Profondeur (cm)	0-10	20-30	40-60	70-90	100-120	130-150	160-190	200-230	240-260	270-290
Granulométrie										
Argile %	3,9	3,6	4,8	4,1	7,6	7,1	6,4	4,7	6,3	7
Limon fin %	1,3	1	3	3,8	0,3	1,1	1	1,7	1,1	0,7
Limon grossier %	4	3	2,7	2,9	2,6	2,5	2,8	3,3	3	2,9
Sable fin %	54,8	45,8	40,2	46,5	47,3	43	48,8	48,4	51,4	51,3
Sable grossier %	34,5	46,2	51,2	43,3	42,2	46	41,5	41,6	38,9	38,8
Matière organique										
M.O. totale %	0,68	0,38	0,16	0,15	0,15	0,11	0,12	0,12	0,07	0,10
Carbone total (C) ‰	3,91	2,22	0,91	0,89	0,88	0,66	0,67	0,68	0,38	0,59
Azote total (N) ‰	0,38	0,18	0,10	0,10	0,11	0,11	0,09	0,07	0,08	0,08
C/N	10,3	12,3	9,1	8,9	8	6	7,4	9,7	4,8	7,4
Bases échangeables (en méq pour 100 g de sol)										
Calcium	2,06	1,75	1,30	1,34	1,29	1,23	0,89	0,70	0,64	0,68
Magnésium	0,45	0,33	0,45	0,55	0,65	0,82	0,50	0,44	0,43	0,45
Potassium	0,10	0,13	0,07	0,08	0,08	0,15	0,31	0,28	0,34	0,39
Sodium	0	0,01	0,04	0,06	0,07	0,04	0,10	0,08	0,08	0,07
S en méq%	2,61	2,22	1,86	2,03	2,09	2,24	1,8	1,5	1,49	1,59
T (C.E.C.) en méq%	2,33	2,33	1,80	1,85	2,28	2	1,40	1,53	1,12	1,36
V% : S/T	112	95	103	109	92	112	129	97	133	117
Phosphore										
P2O5 total (‰)	0,160	0,237	0,196	0,186	0,227	0,220	0,181	0,119	0,037	0,042
Fer										
Fe2O3 total %	0,77	0,69	0,82	0,95	1,03	1,11	1,01	0,96	1,04	1,01
Fe2O3 libre %	0,04	0,05	0,04	0,04	0,04	0,13	0,04	0,03	0,03	0,03
Acidité - Alcalinité										
pH eau	7,53	7,50	7,35	7,24	7,34	7,48	7,38	7,42	7,58	7,55
pH KCl	6,37	6,34	6,03	5,84	5,92	6,15	6,07	6,12	6,14	6,10
Humidité pondérale										
pF4,2 %	1,6	1,3	1,4	2,0	2,3	2,6	2,1	1,8	2,2	2,2
pF3 %	2,0	1,5	1,4	2,1	2,9	3,3	2,7	2,4	2,1	2,1
pF2,2 %	4,6	3,6	3,8	4,8	5,2	5,7	5,0	4,5	4,6	5,0
Densité réelle	2,66	2,68	2,67	2,69	2,66	2,67	2,68	2,68	2,67	2,66

avec : S en méq% = Somme des bases échangeables ; T (C.E.C.) en méq% = Capacité d'échange cationique ; V% = S/T = Taux de saturation du complexe adsorbant.

2.5. Végétation

2.5.1. Paysage végétal de la zone

La physionomie générale de la végétation de la zone d'étude se présente à la fin de la saison des pluies comme un tapis herbacé annuel plus ou moins continu, à dominance graminéenne, pouvant atteindre 1 à 0,5 m. Des arbres rares et des arbustes dispersés et rabougris s'associent aux herbes. C'est la physionomie caractéristique d'une steppe arbustive (Le Houérou, 1989). Valenza et Diallo (1972) rattachent notre région d'étude au secteur sahélo-saharien dont la limite méridionale, souvent irrégulière, est constituée d'une part par l'isohyète 400 mm et d'autre part par l'apparition du *Combretum glutinosum* Perr. ex DC. Ce secteur est très marqué par la présence de *Acacia raddiana*.

Dans le passé, la végétation du C.R.Z. a été successivement étudiée par Mainguy (1954) avant l'installation de la clôture, par Adam (1956) peu après la clôture et Raynal (1964). Ce dernier auteur a montré par rapport aux précédents :

- une disparition progressive des annuelles post-culturales ;
- un accroissement important des grandes Poacées : *Andropogon pseudapricus* Stapf. et *Diheteropogon hagerupii* Hitchc. ;
- une extension importante des arbres notamment, *Acacia seyal* Del.

La station appartient au groupement à *Tephrosia platycarpa* Guill. & Perr. et *Tephrosia purpurea* (L.) Pers. sur sols dunaires très drainés (brun-rouge) défini par Raynal (1964). *Acacia raddiana* est bien représenté dans ce groupement dont il domine surtout la strate ligneuse.

C'est le même groupement qui, par ailleurs, a été décrit par Cornet (1981) comme groupement à *Tephrosia purpurea*.

Il est à noter que, par rapport au reste du couvert végétal de la zone, la végétation du C.R.Z. se singularise par une plus grande stabilité, et une densité plus forte des arbres et des arbustes qui se régénèrent assez bien. Cette situation a été favorisée par la protection partielle assurée depuis 1954 contre le surpâturage et l'exploitation.

De visu, le peuplement ligneux y est exclusivement constitué de deux espèces : *Acacia raddiana* qui est de loin l'espèce dominante et *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. alors que la strate herbacée présente une plus grande richesse spécifique.

A l'échelle de notre station, Cornet (1981) souligne par rapport à Raynal (1964) :

- une faible évolution du groupement dans l'ensemble, mais ;
- une régression importante de la contribution des Poacées ;
- un accroissement important de la contribution des espèces diverses ;
- une dégradation poussée de la strate arbustive, des Combrétacées en particulier.

2.5.2. Végétation de la parcelle

Dans le but de suivre l'évolution de la végétation naturelle de notre parcelle au cours des deux années d'étude, un inventaire floristique a été réalisé chaque fois au maximum de développement de la végétation (septembre).

2.5.2.1. Composition floristique et évolution interannuelle

Le peuplement ligneux est composé de *Acacia raddiana* (74,2%) et de *Balanites aegyptiaca* (25,8%).

Le tableau VI donne une évolution comparée de la diversité et de l'abondance-dominance des espèces herbacées au cours des deux années d'étude. Il montre un accroissement du nombre d'espèces de 32 en 1993 à 42 en 1994.

Cette augmentation de la richesse spécifique a été constatée malgré une pluviométrie plus faible en 1994 (303 mm en 1993 et 250 mm en 1994). Elle pourrait aussi se justifier par la mise en défens assurée par la clôture de la parcelle. Cette clôture a dû réduire la pression, même faible, exercée par le pâturage local sur cette partie du C.R.Z.

Cependant, le recouvrement a diminué en 1994 avec l'apparition d'auréoles nues. Ces auréoles sont dues à l'encroûtement sous l'effet de la battance de la saison des pluies 1993 comme l'a déjà constaté Cornet (1981) d'une part, et à un tassement par endroits d'herbes sèches de l'année 1993 incomplètement décomposées d'autre part. Ces deux facteurs combinés ont certainement contribué à réduire le pouvoir germinatif des annuelles. Ce faible recouvrement des taxons résulte de la baisse de la pluviométrie.

D'autre part, nous avons pu noter une prédominance des thérophytes (97,7%) par rapport aux autres types biologiques exclusivement représentés par les hémicryptophytes (2,3%). Ceci traduit une meilleure adaptation de ces thérophytes aux conditions d'aridité (Grouzis, 1988). Elles sont regroupées en majorité dans la famille des Poacées (34,9%). Cette proportion des thérophytes est bien caractéristique de la zone sahélienne.

Le tableau VI permet de constater aussi :

- une absence totale des herbacées pérennes ;
- une pullulation de *Dactyloctenium aegyptium* (L.) P. Beauv. et de *Tribulus terrestris* L.

Nous avons également pu constater comme Cornet (1981), que la végétation de cette partie du C.R.Z. est devenue très semblable à celle des parcours avoisinants.

Par rapport à cet auteur, on peut globalement signaler :

- une régression plus forte des Poacées et des légumineuses ;
- la disparition de *Tephrosia purpurea* qui dominait autrefois ce groupement ;
- une forte augmentation du nombre des autres espèces moins intéressantes sur le plan fourrager et de l'amélioration du niveau de fertilité des sols ;
- une disparition des Combrétacées.

Tableau VI : Evolution interannuelle de la végétation herbacée de la station de Dahra.

Espèce	Famille	T.B.	S	P./A.		A.-D.
				1993	1994	1993
<i>Alysicarpus ovalifolius</i> (Schumach.) Léonard	Fabacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Tragus berteronianus</i> Schult.	Poacées	Th.	HC	+	+	2
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) P. Beauv.	Poacées	Th.	I	+	+	5
<i>Portulaca foliosa</i> Ker-Gawl.	Portulacacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Brachiaria xantholeuca</i> (Hack. ex Schinz) Stapf.	Poacées	Th.	HC	+	+	2
<i>Digitaria horizontalis</i> Willd.	Poacées	Th.	I	+	+	2
<i>Cassia obtusifolia</i> L.	Césalpiniacées	Th.	I	+	+	2
<i>Cenchrus biflorus</i> Roxb.	Poacées	Th.	HC	+	+	2
<i>Boerhaavia erecta</i> L.	Nyctaginacées	Th.	HC	+	+	+
<i>Choris prierii</i> Kunth	Poacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Brachiaria ramosa</i> (L.) Stapf.	Poacées	Th.	SC	+	+	2
<i>Cenchrus prierii</i> (Kunth) Maire	Poacées	Th.	HC	+	+	+
<i>Diplachne fusca</i> P. Beauv.	Poacées	Th.	HC	+	+	+
<i>Zornia glochidiata</i> Reichb. ex DC.	Fabacées	Th.	HC	+	+	2
<i>Ipomoea pes-tigridis</i> L.	Convolvulacées	Th.	I	+	+	1
<i>Momordica balsamina</i> L.	Cucurbitacées	He	SC	+	+	+
<i>Eragrostis pilosa</i> (L.) P. Beauv.	Poacées	Th.	SC	+	+	2
<i>Commelina forskalaei</i> Vahl	Commelinacées	Th.	SC	+	+	+
<i>Cleome gynandra</i> L.	Capparidacées	Th.	SC	+	+	2
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Amaranthacées	Th.	I	+	+	2
<i>Cucumis melo</i> L.	Cucurbitacées	Th.	SC	+	+	+
<i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R. Br.	Poacées	Th.	SC	+	+	+
<i>Schoenefeldia gracilis</i> Kunth	Poacées	Th.	HC	+	+	2
<i>Eragrostis tremula</i> Hochst. ex Stend.	Poacées	Th.	HC	+	+	2
<i>Tribulus terrestris</i> L.	Tribulacées	Th.	HC	+	+	3
<i>Corchorus tridens</i> L.	Tiliacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Choris pilosa</i> Schumach. et Thonn.	Poacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Merremia pinnata</i> (Hochst. ex Choisy) Hallier F.	Convolvulacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Kohautia confusa</i> (H. et Dalz.) Bren.	Rubiacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Striga hermontheca</i> (Del.) Benth.	Scrofulariacées	Th.	SC	-	+	-
<i>Rogeria adenophylla</i> J. Gay	Pédaliacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Phyllanthus pentandrus</i> Schum. et Thonn.	Euphorbiacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Ceratotheca sesamoides</i> Endl.	Pédaliacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Kyllinga debilis</i> C. B. Cl.	Cypéracées	Th.	HC	-	+	-
<i>Ipomoea coptica</i> (L.) Roth.	Convolvulacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Cassia mimosoides</i> L.	Césalpiniacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Aristida mutabilis</i> Trin. et Rupr.	Poacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Mitracarpus scaber</i> Zucc. in Schults. Mant.	Rubiacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Achyranthes argentea</i> Lam.	Amaranthacées	Th.	SC	+	+	2
<i>Ipomoea vagans</i> Bak.	Convolvulacées	Th.	HC	+	+	1
<i>Heliotropium bacciferum</i> Forsk.	Borraginacées	Th.	HC	-	+	-
<i>Cleome viscosa</i> L.	Capparidacées	Th.	HC	+	-	+

L'échelle présentée ci-dessus est celle proposée par Raunkiaer. T.B. = Type biologique ; S = Situation ; Th. = Thérophyte ; He = Hémicryptophyte ; HC = Hors couvert ; SC = Sous couvert ; et I = Indifférente.

P./A. = Présence/absence ; avec + = présence, - = absence

A.-D. = Abondance-dominance.

Echelle d'abondance dominance :

- = absence

+ = Espèce présente à l'état d'individus isolés (abondance et recouvrement faible)

1 = Espèce présente à l'état d'individus abondants, recouvrement faible

2 = Espèce présente à l'état d'individus abondants, recouvrement voisin de 5%

3 = Espèce dont le recouvrement peut atteindre le tiers (1/3) du relevé (R = 5 à 35%)

4 = Espèce dont le recouvrement occupe entre le tiers (1/3) et les deux tiers (2/3) du relevé (R : 35 à 65%)

5 = Espèce dont le recouvrement occupe plus des deux tiers (2/3) du relevé (R : 65 à 100%).

N.B. : Dans ce tableau VI, à l'exception des Poacées, des convolvulacées, des Commélinacées, des Rubiacées, des Scrofulariacées, des Pédaliacées, des Cypéracées et des Borriginacées, toutes les espèces ont été nommées selon Lebrun et Stork (1992a et 1992b).

2.5.2.2. Biomasse

Pour éviter de perturber la parcelle, l'échantillonnage a été effectué à son voisinage immédiat, en tenant compte de l'hétérogénéité du biotope (ombrage et microtopographie). C'est ainsi que nous avons récolté dix placeaux de 1 m² : 2 placeaux sous *Acacia raddiana*, 3 placeaux au niveau du bas de pente et 5 placeaux en haut de pente. Le poids de matière fraîche est déterminée sur le terrain (juste après la récolte), et le poids de matière sèche au laboratoire après un séchage à l'étuve à 85°C jusqu'à poids constant.

La phytomasse herbacée s'élève à 1,2 t.ha⁻¹.an⁻¹ en 1993 et 0,985 t.ha⁻¹.an⁻¹ en 1994 pour un recouvrement moyen de la parcelle de 80% en 1993 et de 60% en 1994.

2.6. Milieu humain

2.6.1. Population

La sous-préfecture de Dahra actuellement érigée en Commune a une superficie de 7 226 km² (Valenza et Diallo, 1972) et est peuplée de 49 147 habitants (Anonyme, 1993) soit 0,61% de la population du Sénégal. La densité de la population, une des plus basses du territoire (densité moyenne du pays : 35 habitants/km²), y est en moyenne de 7 habitants au km².

La population est essentiellement composée de deux ethnies : les peuls en majorité et les oulofs. Depuis 1950, date de réalisation des premiers forages, on assiste à une sédentarisation de plus en plus poussée de cette population. Il s'ensuit une forte exploitation de la végétation en général, et des ligneux en particulier.

2.6.2. Activités

Dans cette partie du Sénégal, l'activité pastorale domine largement l'économie. Les *peuls* sont généralement de grands éleveurs, mais pratiquent aussi l'agriculture pluviale comme activité secondaire. Cette agriculture tend à se sédentariser de plus en plus avec l'installation et la multiplication d'ouvrages hydrauliques (des forages, grands puits etc.) ; réduisant de beaucoup la mobilité des troupeaux.

Hormis l'élevage et l'agriculture, les *peuls* s'adonnent à la cueillette (fruits, feuilles, racines, gomme, bois de chauffe).

Les *ouolofs* par contre sont plutôt des agriculteurs. Ils cultivent surtout l'arachide comme culture de rente, mais s'intéressent également aux cultures vivrières, notamment le mil (*Pennisetum glaucum*), le maïs (*Zea mays*), le niébé (*Vigna unguiculata*) pour l'alimentation des populations et le *béref* (*Colocynthis citrullus*) pour le bétail.

D'autre part, Dahra constitue le plus important centre de commercialisation du bétail de la zone pastorale du Sénégal en dehors duquel, on ne trouve que de petits marchés locaux. Il représente le principal centre d'échanges pour les populations de l'ouest du Ferlo, mais aussi celles des autres régions du pays.

2.7. Cheptel

Dans cette partie du Ferlo à vocation pastorale, le cheptel occupe une place de choix. Le tableau VII nous permet de comparer les effectifs de 1970 (Valenza et Diallo, 1972) et de 1993 (Anonyme, 1993) à l'échelle de la région de Louga dont relève le site d'étude.

Tableau VII : Quelques effectifs du cheptel dans la région de Louga.

Année	Bovins	Ovins et caprins	Equins	Asins	Camelins	Porcins
1970	430 000	475 000	37 100	47 500	3 500	0
1993	359 000	1 574 000	67 000	32 000	4 000	0

Ce tableau révèle un accroissement sensible du cheptel au cours des deux dernières décennies. Cet accroissement est notable même si les bovins très touchés par la sécheresse des années 1970 et les asins, ont connu une diminution de leurs effectifs. Il s'inscrit dans la tendance définie par Barral (1982) qui a montré que le nombre d'ovins et bovins a triplé dans le Ferlo entre 1950 et 1975.

Cette tendance à la hausse, avec le surpâturage qu'il entraîne, exige dans le contexte de déficit pluviométrique actuel, un accroissement des ressources fourragères si l'on veut promouvoir une activité pastorale durable dans la zone. Une telle action nous paraît judicieuse dans le cadre d'une éventuelle politique de relance du C.R.Z. dont les effectifs ont beaucoup régressé (1 041 bovins, 342 ovins et caprins, 34 équins en 1970 à 315 bovins, 50 ovins et caprins, 4 équins en 1993).

Conclusion

Le cadre écologique de la zone d'étude a été décrit dans cette partie. L'analyse de la série pluviométrique 1933-1994 a permis de montrer le contexte actuel d'aridification dans lequel on se trouve. Cette situation fait suite à la persistance du déficit pluviométrique intense depuis les années 1970. A cela, il faut ajouter la rigueur du climat (chaud et sec, demande évaporative élevée) et la grande variabilité des éléments du climat notamment la pluviométrie.

Le sol est de texture sableuse avec un profil épais d'au moins 200 cm. Cette texture, ajoutée à sa structure peu développée et sa forte perméabilité homogènes sur tout le profil, favorisent le

développement d'un système racinaire dense et profond d'une part, et d'importantes potentialités de filtration d'autre part. Ces caractéristiques permettent la constitution de réserves hydriques de profondeur utilisables pendant les périodes sèches ou déficitaires. Ceci réduit les pertes d'eau par évaporation directe et profite surtout à la strate ligneuse.

La végétation est marquée par un couvert ligneux relativement monotone (dominé par *Acacia raddiana* et de *Balanites aegyptiaca*), et par une disparition progressive des espèces herbacées pérennes. Cette disparition se fait au profit d'espèces annuelles dont l'apport dans l'alimentation du bétail reste faible. Il est à noter aussi la prédominance manifeste des Poacées annuelles dans la strate herbacée.

Par ailleurs, du fait de l'accroissement de la population d'une part, et du cheptel d'autre part, des menaces réelles de surexploitation du couvert ligneux (charbon de bois, bois de chauffe) et de surpâturage pèsent sur le milieu.

La station d'étude offre donc des caractères marqués d'aridité. Le rayonnement et les températures déterminent des niveaux d'ETP ($\sim 2\,000\text{mm}\cdot\text{an}^{-1}$) défavorables au bilan hydrique climatique, compte tenu des précipitations annuelles (en moyenne 445 mm).

Les précipitations sont aléatoires et semblent s'insérer depuis les années 1970 dans une période de déficit permanent.

Le sol est à pH neutre à alcalin, de texture à dominance fine, et est pauvre en matière organique, en azote et en phosphore.

Chapitre 3 : MATÉRIEL ET MÉTHODES

Outre les mesures retenues pour préciser la distribution géographique de *Acacia raddiana* au Sénégal, ce chapitre traite d'une part, du matériel et de l'ensemble des techniques utilisées pour mesurer les grandeurs écophysologiques utilisées pour caractériser le fonctionnement hydrique du végétal, et d'autre part de quelques résultats méthodologiques. Souvent, le principe des mesures de même que le fonctionnement de l'appareillage et les dispositions à prendre ont été synthétisés.

De plus, les méthodes utilisées pour le suivi de la phénologie de la plante et de sa nodulation ont été décrites.

3.1. Etablissement de la carte de répartition géographique de *Acacia raddiana* au Sénégal

L'établissement de la carte de répartition de *Acacia raddiana* a été effectué en deux étapes.

La première étape a consisté à dresser une esquisse cartographique à partir d'une part, de prospections de terrain totalisant environ 5 000 km (Grouzis, 1994) et d'autre part, à partir de divers documents. Il s'agit notamment :

- des cartes de végétation (Fotius & Valenza, 1965 ; Lamarque, 1966 ; Mosnier, 1967 ; Diallo, 1968 ; Boudet, 1970 ; Diallo & Valenza, 1972 ; Feller, 1977 ; Stancioff *et al.*, 1985 ; Dubois *et al.*, 1989) ;
- des Flores de Berhaut (1967 ; 1975) ;
- des banques de données ;
 - du CIRAD-EMVT (Montpellier : FLOTROP : 285 localités dont 150 confirment nos propres observations) ;
 - du Centre de Suivi Ecologique (Dakar : 8 localités sur les 30 suivies par ce centre) ;
- des herbiers de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire (IFAN), du Laboratoire National d'Elevage et de Recherches Vétérinaires (LNERV) et de l'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM, Dakar).

A partir des cartes de végétation, des flores et des herbiers, nous avons noté les lieux (légendes ou fiches) où la plante a été rencontrée.

Les coordonnées géographiques des localités de présence de *Acacia raddiana* enregistrées à l'aide d'un Magellan GPS N 1000 PRO™ lors des prospections ou déterminées à partir des différentes sources d'informations sont traitées par le logiciel cartographique SURFER.

La deuxième étape a consisté à confirmer et à compléter cette carte par des prospections (2 000 km) en particulier dans les zones où l'espèce n'a pas été signalée (nord-est du Ferlo, Ferlo oriental)

Par ailleurs, nous avons utilisé la carte des isohyètes (Carte 3 Chapitre 4) établie par krigeage avec les données homogénéisées de soixante sept stations sur la période 1951-1980 (Diédhiou et Grouzis, 1996) pour déterminer les limites climatiques de la répartition de cette plante.

3.2. Relations hydriques sol-plante-atmosphère

L'état hydrique de la plante qui va influencer la production dépend à la fois de la disponibilité de l'eau dans l'ensemble du sol exploité par les racines, mais également de la demande évaporative de l'atmosphère. C'est ainsi que pour caractériser le fonctionnement hydrique et les réponses à l'aridité de *Acacia raddiana*, nous avons utilisé au cours de cette étude, un certain nombre d'indicateurs physiologiques qui intègrent ces facteurs.

D'autre part, nous avons établi le bilan hydrique du sol, et déterminé les paramètres climatiques de la station.

3.2.1. Plan de la station et du dispositif de terrain

Une parcelle d'environ 2 000 m² a été choisie dans l'enceinte du C.R.Z. de Dahra (Figure 1) et comprend le matériel suivant :

- dix tubes d'accès de sonde à neutrons en duralumin ($\phi = 45$ mm);
- seize sondes psychrométriques Wescor modèle PCT-50-30-SF ;
- une station micro-météorologique Campbell Micrologger 21X ;
- trois pluviomètres au sol modèle Bendix Corp., Baltimore, MD.

La mise en place de ce matériel de mesure a été réalisée en tenant compte de facteurs tels que la microtopographie de la parcelle et à égale distance des arbres (répartition de la végétation).

3.2.2. Paramètres hydriques du sol

L'évaluation de l'humidité et du potentiel hydrique permet la connaissance de l'état de l'eau du sol.

3.2.2.1. Humidimétrie neutronique

La méthode neutronique a été retenue pour déterminer l'humidité du sol en raison de sa rapidité de mise en oeuvre, de sa fiabilité et de la possibilité de réalisation du suivi de l'humidité *in situ* dans le temps.

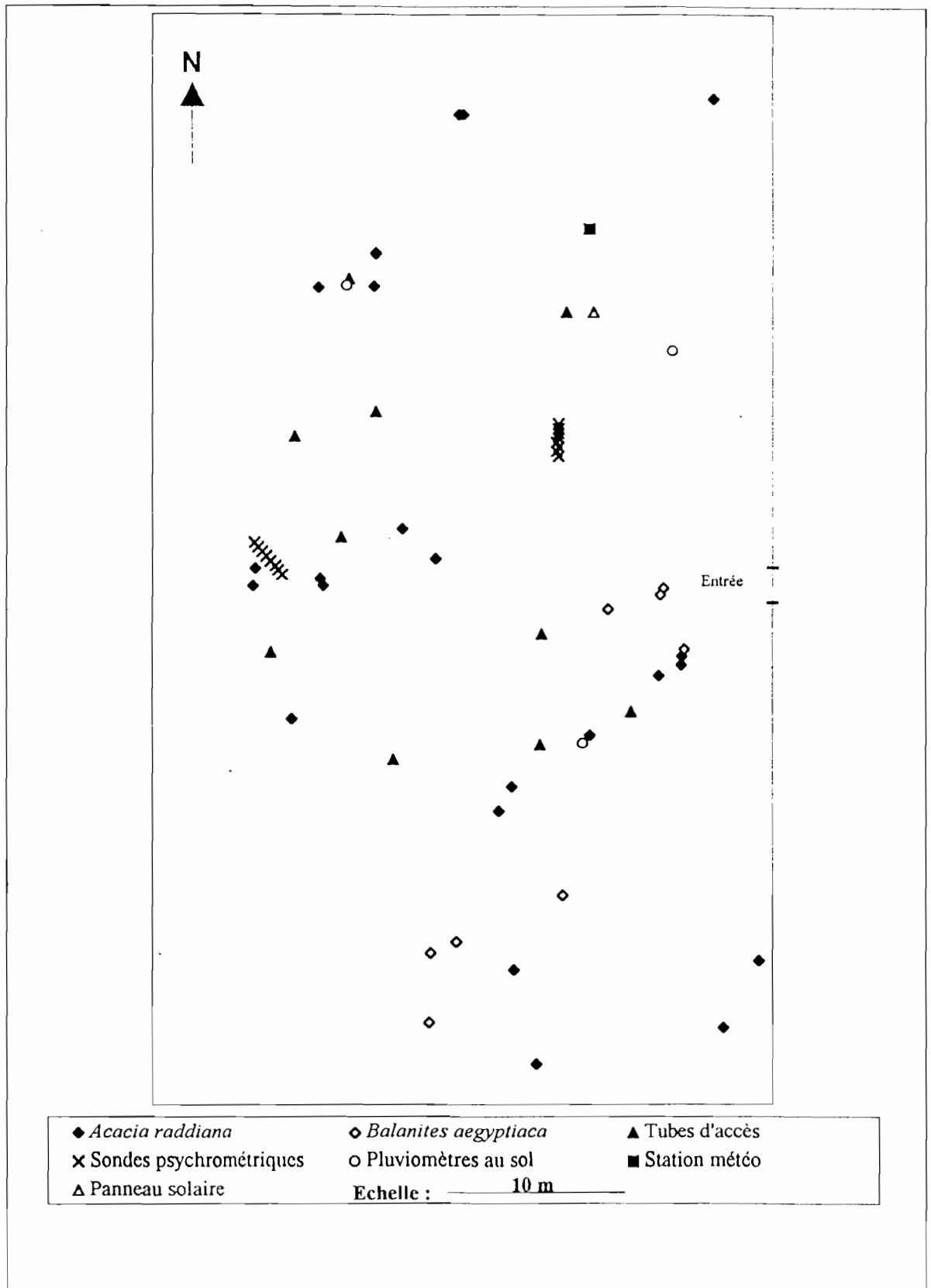


Figure 5 : Plan d'ensemble du dispositif expérimental dans la station de Dahra.

3.2.2.1.1. Equation du bilan hydrique du sol

Le bilan hydrique du sol apparaît comme un facteur déterminant pour appréhender le comportement hydrique des plantes en milieu naturel. Pour une période donnée, ce bilan est celui des flux d'entrée et de sortie d'eau qu'on écrit sous la forme suivante :

$$(\Delta S)_0^z = P \pm R - D - ETR + \Omega \text{ (en mm)} \quad (2)$$

avec,

ΔS : variation du stock hydrique dans la couche de sol (0, z) ;

P : pluviosité de la période considérée ;

R : ruissellement ;

D : drainage ;

ETR : évapotranspiration réelle ;

Ω : remontée capillaire.

Dans cette relation, seuls R , D et Ω nous sont difficilement accessibles. D'ailleurs, on les négligera le plus souvent. Pour le cas présent, nous avons pu constater *de visu* l'absence de ruissellement dans la parcelle.

D'autre part, nous avons essayé de nous affranchir de D en prospectant une tranche de sol de (0 - 450 cm) (profondeur utile) au-delà de laquelle, l'humidité ne varie plus ou varie très peu. Une telle disposition nous fait supposer un drainage nul. En même temps, ce profil intègre la zone d'absorption de notre plante dont la limite inférieure se situe environ à 350 cm (Fournier, 1995). Avec l'absence de nappe proche de la profondeur d'investigation, nous considérons la remontée capillaire comme négligeable.

En définitive, l'équation simplifiée du bilan hydrique se réduit à :

$$(\Delta S)_0^z = P - ETR \text{ (en mm)} \quad (3)$$

avec ,

$$ETR = Tr + In \quad (4)$$

Tr = Transpiration et In = Interception nette.

Nous avons également considéré l'interception par le feuillage estimée à 10,8% comme négligeable. D'ailleurs, on peut remarquer la corrélation hautement significative ($r^2 = 0,97$; $p = 99\%$) qui existe entre la pluviométrie enregistrée hors couvert (zone bien dégagée) et sous le couvert d'un individu adulte de *Acacia raddiana* (Figure 6).

Pour ce calcul de l'ETR, nous nous situons alors dans ce que Daudet et Vachaud (1977) considèrent comme les «cas favorables» ; cas où le sous-sol est presque constamment sec (saison pluvieuse souvent insuffisante pour reconstituer les réserves de profondeur).

D'où, l'on peut considérer globalement l'ETR comme la consommation en eau du couvert. Elle peut être déterminée donc par la relation suivante :

$$ETR = P - (\Delta S)_0^z \quad (5)$$

Il s'agira donc de suivre la pluviométrie et les variations du stock hydrique pendant la période d'étude au niveau du même site.

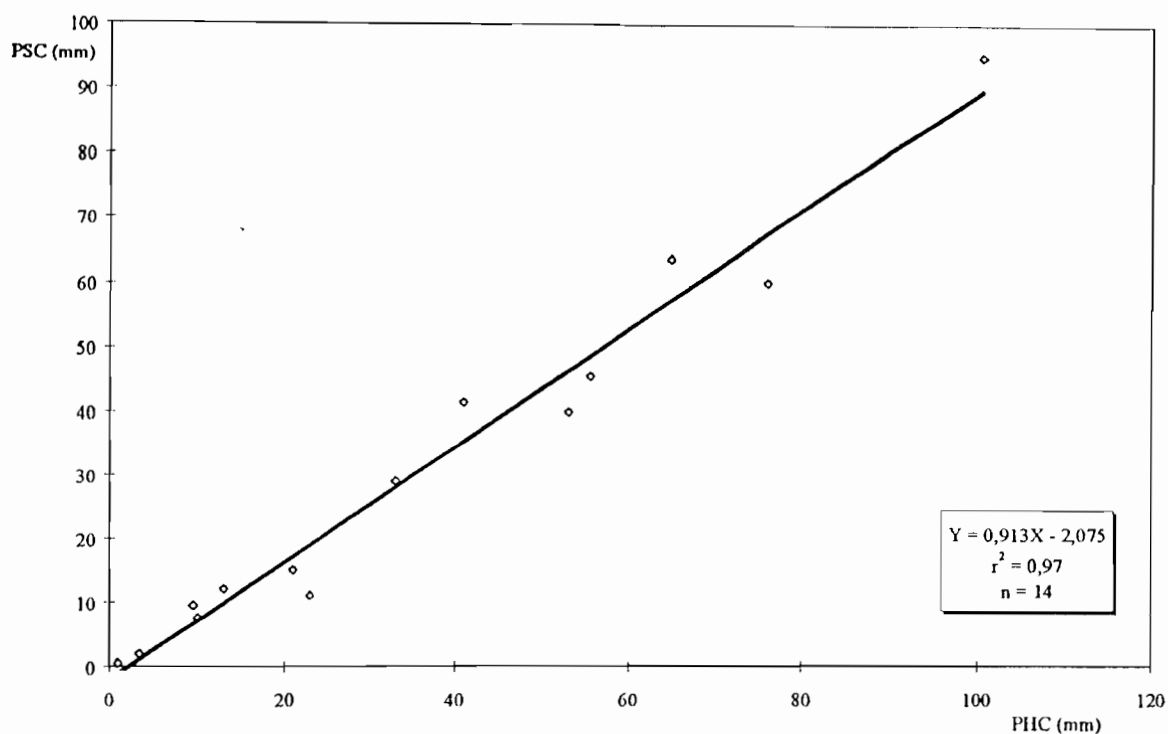


Figure 6 : Relation entre hauteurs de pluies recueillies hors (PHC) et sous le couvert (PSC) de *Acacia raddiana*.

3.2.2.1.2. Mesure l'humidité du sol

Parmi les techniques préconisées pour mesurer la teneur en eau du sol, la méthode neutronique est actuellement la plus utilisée. Elle convient bien pour les mesures dans les couches profondes.

La sonde à neutrons Solo 25 ou humidimètre neutronique (Planche II, Photo 2) est un appareil qui, moyennant un étalonnage préalable, permet une mesure directe l'humidité d'un sol avec une grande fiabilité. Elle assure des mesures *in situ*, continues dans le temps et aux mêmes endroits, sans perturbation répétée du site.

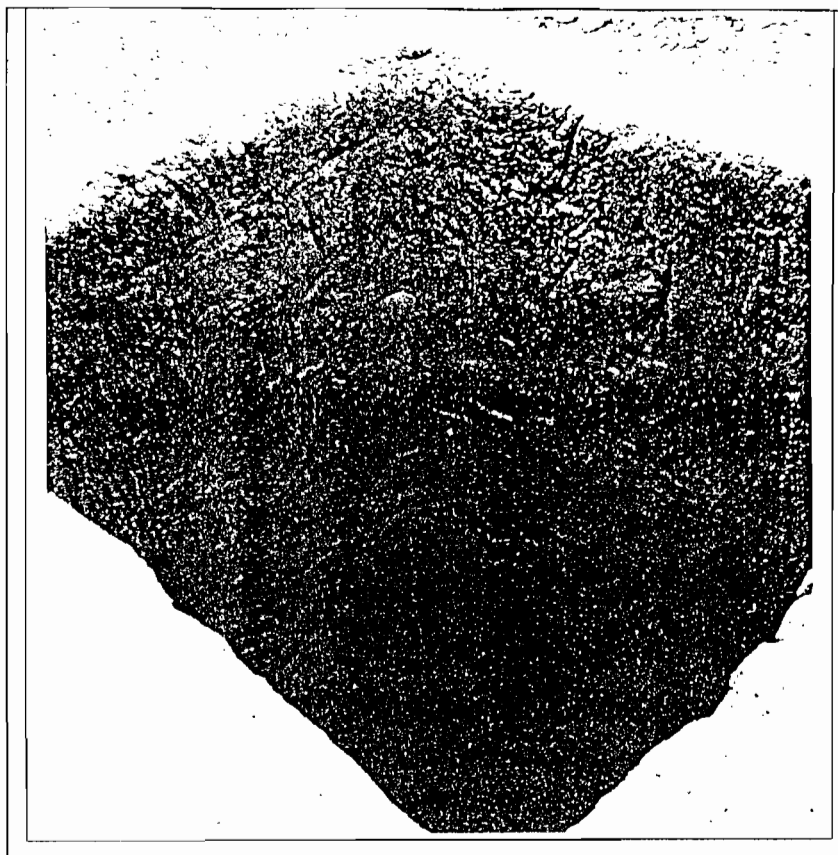
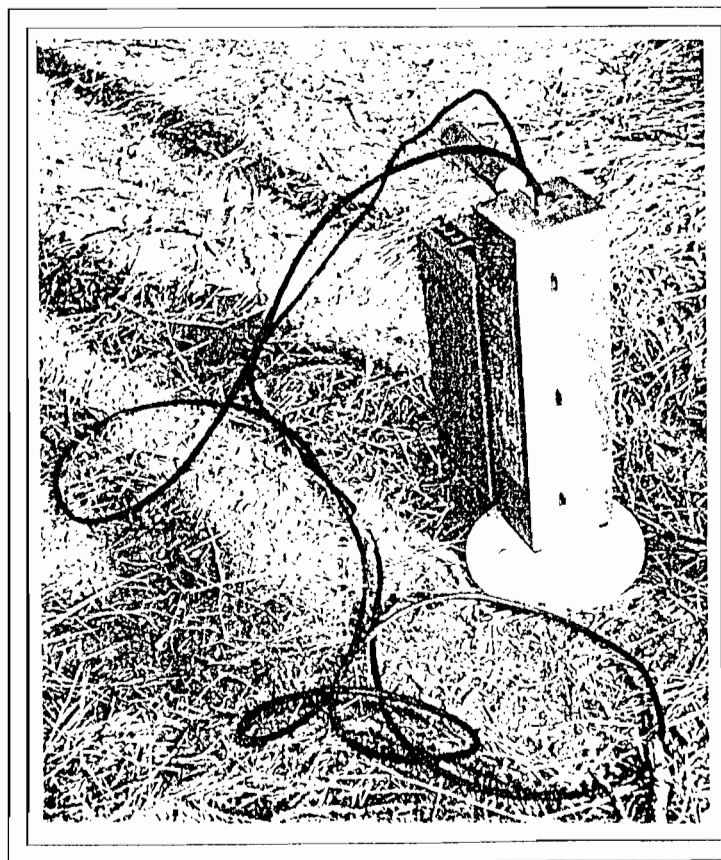
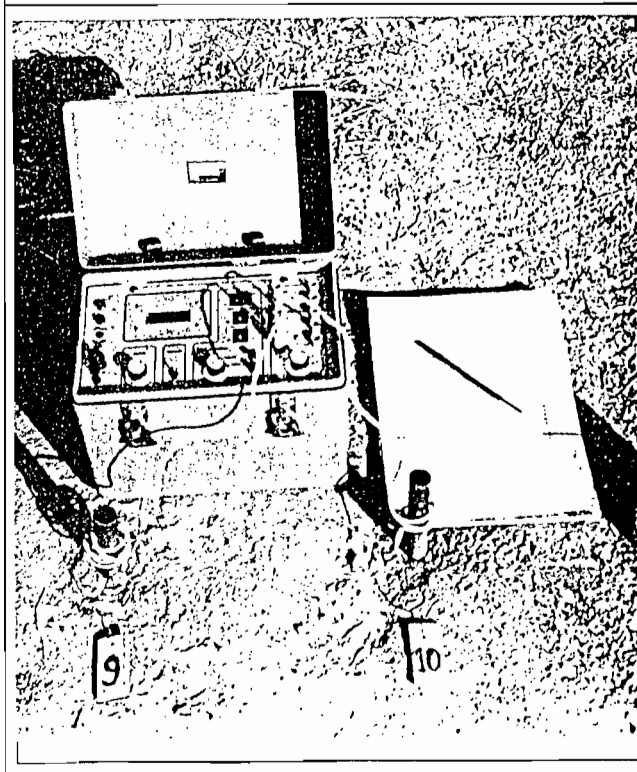


Photo 1:
Fosse
pédologique.

M DIOUF



M DIOUF



M DIOUF

Photo 3: Psychromètre-microvoltmètre HR 33T.

Photo 2: Humidimètre neutronique SOLO 25

Planche II: Photo de la fosse pédologique de description du sol et d'appareils de mesure de l'état hydrique du sol.

3.2.2.1.2.1. Etalonnage

L'utilisation de la sonde à neutrons doit être précédée d'un étalonnage. D'ailleurs, cet étalonnage s'impose puisqu'il existe dans le sol des atomes d'hydrogène autres (matière organique, argiles) que ceux des molécules d'eau. D'autre part, le sol peut souvent renfermer des corps capables d'absorber les neutrons émis (chlore, bore).

Ce calibrage doit être effectué en utilisant le même sol que celui où seront installés les tubes d'accès.

Nous avons utilisé la méthode gravimétrique qui est une méthode de terrain convenable. Cette méthode est très usitée de nos jours et se présente comme l'une des meilleures façons d'étalonner, si le nombre d'échantillons est grand. Compte tenu de l'écueil que peut constituer la représentativité de l'échantillonnage (comptages), et la connaissance des caractéristiques hydrodynamiques du sol (Daudet et Vachaud, 1977), nous avons utilisé dix tubes d'accès de sonde et procédé à l'analyse physico-chimique du sol de notre site d'étude. Compte tenu de l'hétérogénéité de la répartition de l'eau dans le sol, ce nombre de tubes permettra une bonne estimation de son humidité.

Nous avons effectué concomitamment, lors de l'installation des tubes d'accès de sonde en duralumin ($\phi = 45$ mm), des prélèvements gravimétriques d'échantillons de sol à la tarière, et des comptages neutroniques *in situ*. Notons que, dans le but d'intégrer la variabilité spatiale de la parcelle, ces tubes ont été installés en fonction du microrelief du site et de la distance par rapport aux arbres.

Ces mesures gravimétriques et neutroniques ont été réalisées sur tous les tubes lors de leur mise en place, tous les 10 cm de la surface jusqu'à -100 cm, tous les 20 cm de -100 à -200 cm, et tous les 50 cm de -200 à -450 cm.

Les fois suivantes, nous avons répété cette manipulation autour d'un seul tube qui a été consacré exclusivement à l'étalonnage. Ces couples prélèvements gravimétriques/impulsions de sonde ont été obtenus pour dix autres dates correspondant à des degrés d'humectation très variés (points secs et points humides) du sol.

Comme suggéré par Anonyme (1988a) et Sicot (1979), nous avons pu couvrir une gamme très large de variation de l'humidité, et donc très représentative.

Après chaque série de prélèvements, on passe à la détermination de l'humidité pondérale (H_p) des échantillons de sol contenus dans des pots hermétiquement fermés. Pour cela, leur poids frais est obtenu par pesée à l'aide d'une balance électronique METTLER précise au $1/100^{\text{ème}}$ de gramme. Puis, ils ont été mis à sécher à l'étuve à 105°C jusqu'à l'obtention d'un poids constant.

On calcule l'humidité pondérale par la formule suivante :

$$H_p\% = \frac{P_f - P.t.s. \text{ à } 105^\circ\text{C}}{P.t.s. \text{ à } 105^\circ\text{C}} = \frac{P_e}{P.t.s. \text{ à } 105^\circ\text{C}} \quad (6)$$

avec ;

P_f : Poids frais de l'échantillon en g ,

$P.t.s. \text{ à } 105^\circ\text{C}$: Poids de terre séchée à 105°C en g ,

P_e : Poids de l'eau contenue dans l'échantillon en g.

Le volume des pots étant connu (cm^3), on détermine la densité apparente sèche du sol (D_{as}) par le rapport du poids des particules sèches sur le volume apparent (V_a). D'où,

$$D_{as} = \frac{P.t.s. \text{ à } 105^\circ\text{C}}{V_a} \quad (7)$$

Ensuite, nous calculons l'humidité volumique à partir de l'humidité pondérale et de la densité apparente sèche à l'aide de la formule suivante :

$$H_v\% = H_p\% * D_{as} \quad (8)$$

Elle sera ensuite exprimée en cm^3 d'eau par cm^3 de sol sec ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$).

Parallèlement, les comptages neutroniques moyens (3 mesures) sont enregistrés. Cependant, du fait de la dérive électronique pouvant entraîner des fluctuations dans les signaux, ces valeurs moyennes sont corrigées. Pour cela, on établit le ratio du comptage *in situ* (N) sur le comptage dit de référence (Ne) réalisé dans un fût d'eau (point eau), et qu'on ramène au comptage d'un appareil qui donne 1 000 impulsions par seconde dans l'eau pure libre. Nous obtenons ainsi le comptage dit réduit (Nr) qui peut s'exprimer sous la forme :

$$\text{Nr} = (\text{N} / \text{Ne}) * 1\ 000 \quad (9)$$

Par la suite, la liaison entre ces séries de couples Hv ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)-Nr a été établie à l'aide d'une régression linéaire simple. On détermine l'équation d'équivalence de la forme :

$$\text{Hv} = a * \text{Nr} + b \quad (10)$$

où **a** pente et **b** sont caractéristiques du type de sol.

Pour un sol donné, l'application d'une équation globale à l'ensemble du profil (0 - 450 cm), tout en restant valable, peut conduire à des absurdités (Sicot, 1979) telles que l'obtention de valeurs d'humidité négatives en surface. Ce fait est imputable aux teneurs en eau faibles dans les couches superficielles du sol.

Pour cette raison, Sicot (1979) préconise pour les sols dunaires, un étalonnage particulier pour les horizons proches de la surface (tous les 15 cm jusqu'à -60 cm). Toutefois, dans notre cas, nous avons décidé d'effectuer l'étalonnage pour deux tranches de sol (0 - 20 cm) et (30 - 450 cm). Ce choix est motivé par la confrontation des résultats d'analyse de sol en laboratoire (texture homogène, taux d'argile faible en surface et assez élevé en profondeur) avec les informations fournies par la description du profil pédologique sur fosse (Planche II, Photo 1 et Chapitre 2).

Les droites de régression correspondant aux points expérimentaux sont tracées sur la figure 7. Les équations sont les suivantes :

$$\text{- Tranche 0 à -20 cm : } Y = (97\ 327 * X - 3\ 002\ 137) 10^{-8} \quad r^2 = 0,95 \quad n = 22$$

$$\text{- Tranche -30 à -450 cm : } Y = (49\ 880 * X - 1\ 657\ 596) 10^{-8} \quad r^2 = 0,81 \quad n = 196$$

Ces coefficients de détermination hautement significatifs à 99% témoignent de la quasi rigidité des liaisons entre Hv et Nr. On peut noter une différence de comportement, même légère, entre les horizons de surface et les couches profondes d'une part, et entre les niveaux à taux d'argile faible et ceux à taux d'argile relativement plus élevé d'autre part.

Il est à noter également que dans l'ensemble, les comptages effectués au cours de cette étude et corrigés avec les points-eau, intègrent tous les gammes respectives de 37 à 150 cps pour la tranche de sol 0-20 cm et de 39 à 170 cps pour la tranche de sol 30-450 cm.

3.2.2.1.2.2. Protocole des mesures

Pendant la durée de notre étude, le suivi hydrique a fait l'objet de mesures tous les quinze jours en moyenne en saison humide, et tous les mois en saison sèche. Pour chaque cote, trois comptages ont été réalisés.

Les mesures ont été effectuées avec un réflecteur, et en option "temps court" (compte tenu du nombre important de tubes à suivre) avec un temps de comptage de douze secondes.

Les séries obtenues nous ont permis de dresser les profils hydriques relatifs aux différentes phases d'humectation et de dessèchement du sol. De même, les fluctuations du stock hydrique ont pu être suivies comme une approche globale de la réserve en eau du sol.

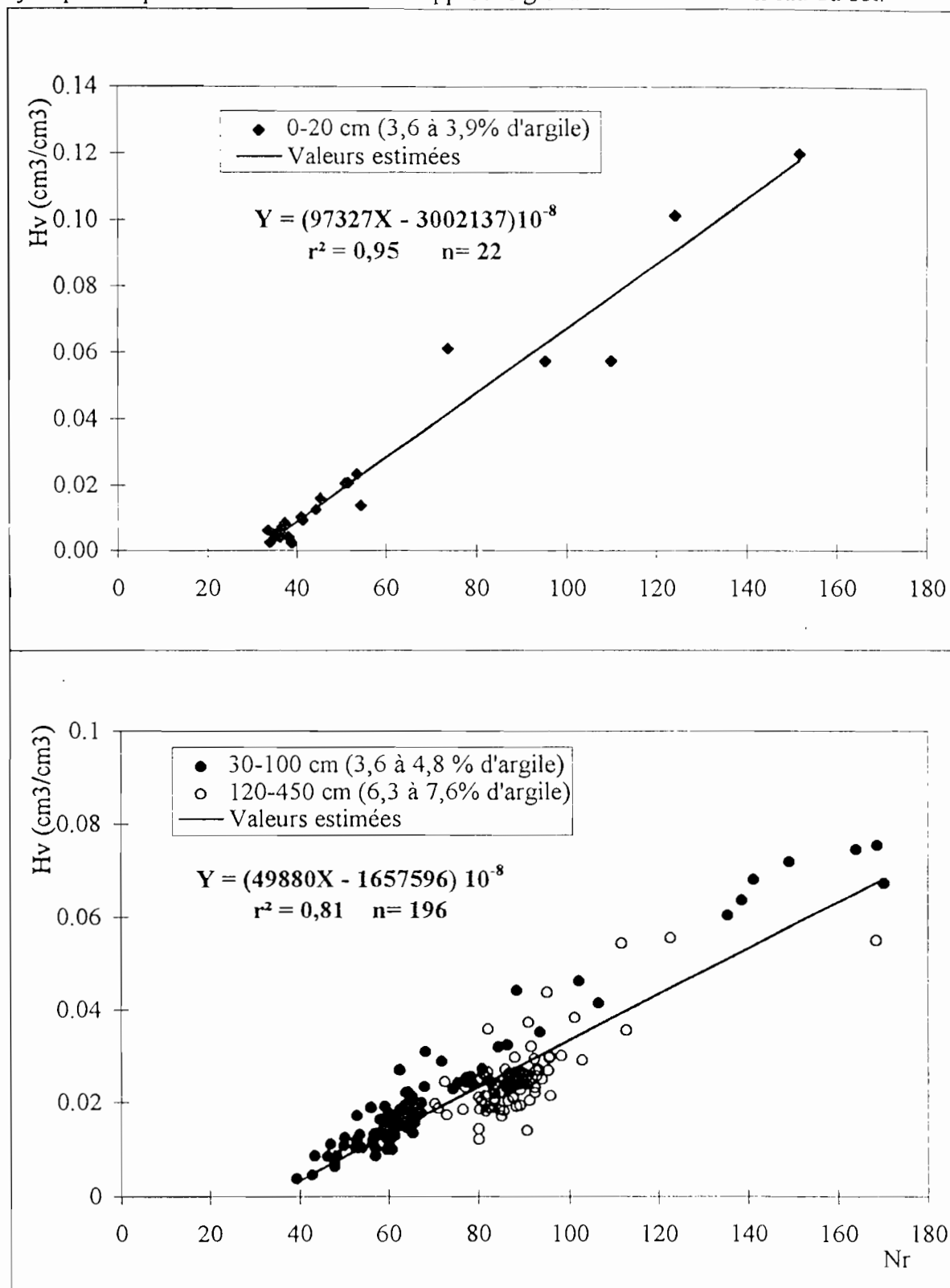


Figure 7 : Etalonnage de la sonde à neutrons Solo 25 sur un sol sableux dunaire à Dahra.

3.2.2.2. Potentiel hydrique du sol

Le potentiel hydrique du sol est aussi appelé succion matricielle ou tension du sol. Ces grandeurs sont exprimées en valeurs positives (valeurs absolues du potentiel du sol).

Le potentiel total de l'eau du sol (ψ_s) est égal à la somme des potentiels gravitaire (ψ_g), osmotique (ψ_o) et matriciel (ψ_m) de ce sol. D'où l'équation :

$$\psi_s = \psi_g + \psi_o + \psi_m \quad (11)$$

Dans les sols non saturés, ψ_g n'entre pas en jeu (Morel, 1989). D'autre part, ψ_o est négligeable pour les sols non salés. Ce qui revient à considérer qu'en réalité, ψ_s correspond au ψ_m .

Le potentiel hydrique est l'une des propriétés physiques du sol les plus importantes, mais difficile à mesurer de façon fiable. Pour mesurer ψ_s , nous avons utilisé les psychromètres à thermocouples à «effet Peltier» de modèle PCT-50-30-SF.

Les sondes peuvent être installés à des profondeurs importantes. Elles permettent également de mesurer le potentiel hydrique du sol pour une gamme de valeurs comprises entre 0 et -8 MPa (Brown et Oosterhuis, 1992).

Protocole de mesure

Dans la parcelle d'étude, seize sondes psychrométriques à capsule en céramique espacées de 25 cm (dans les 2 situations) ont été installées sous le couvert d'un individu de *Acacia raddiana* (*Acacia* n°11) (8 sondes) à 25 cm du tronc, et hors couvert (8 sondes) dans une zone bien dégagée. Elles sont disposées à sept profondeurs (-50, -100, -150, -200, -250, -300, et -400 cm), en position horizontale pour éviter ou réduire les effets de la non-isothermie (Brown et Chambers, 1987 ; Vachaud *et al.*, 1991; Brown et Oosterhuis, 1992) même si Bruckler (1984) souligne qu'ils sont négligeables.

Cette disposition a été adoptée dans le but d'étudier l'effet de la distance de l'arbre sur l'absorption racinaire de l'eau. Pour assurer leur isolement contre le rayonnement incident, les gaines de protection sont enterrées au maximum de leur longueur. Les segments restants de ces câbles (qui vont servir à la connexion sonde/microvoltmètre) sont passés à travers des bouts de tubes en PVC autour desquels, ils sont enroulés.

Leurs réceptacles sont emballés dans des sachets en plastique et recouverts par des pots en plastique.

Lors des différentes séries d'observations (même fréquence que les mesures neutroniques), nous avons utilisé un microvoltmètre Wescor modèle HR 33T (Planche II, Photo 3) qui sert à la fois de générateur et de détecteur. Les mesures ont été effectuées en mode psychrométrique (seule option possible avec ce type d'appareil) aux premières heures de la journées (entre 7h 30mn et 9h) au moment où le rayonnement est encore faible. La température du sol est déterminée au préalable. Le temps de refroidissement a été choisi en fonction de la gamme des potentiels attendus. Il sera d'autant plus long que le potentiel est faible (très négatif). C'est ainsi que nous avons programmé 10s pour les potentiels compris entre 0 et -0,5 MPa, et 15s entre -0,5 et -3 MPa.

Au cours des mesures, le thermocouple est d'abord mis à zéro - opération qui permet de détecter l'existence ou non de gradients de température (Brown et Oosterhuis, 1992) - puis la jonction de référence est refroidie par "effet Peltier". Pour obtenir des résultats précis et fiables avec ces appareils de haute sensibilité, un certain nombre de précautions devraient être

observées (Valancogne et Daudet, 1974 ; Vauclin *et al.*, 1983 ; Cissé et Vachaud, 1988 ; Diouf, 1993).

3.2.2.3. Relation Humidité volumique/Potentiel hydrique

Bien que ces deux grandeurs caractéristiques du sol soient indépendamment mesurables, elles demeurent étroitement liées. D'ailleurs, le potentiel hydrique est fonction de la teneur en eau du sol. D'autre part, compte tenu du coup élevé de ces sondes psychrométriques à thermocouple mais aussi de leur délicatesse - fragilité et haute sensibilité à la température - une telle relation permet de se départir des mesures systématiques du potentiel hydrique du sol. Pour établir cette corrélation, les séries de mesures de potentiel hydrique et de l'humidité du sol ont été réalisées simultanément pour les différentes dates d'observation. Ainsi, nous présentons ci-après (Figure 8) la relation empirique classique qui lie ces deux paramètres d'après Gardner *et al.* (1970). Son équation est de la forme :

$$\psi_s = a \cdot H_v^{-b} \quad (12)$$

avec ; **a** et **b** : constantes et **H_v** : humidité volumique en $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$; **ψ_s** : potentiel hydrique du sol exprimé en MPa.

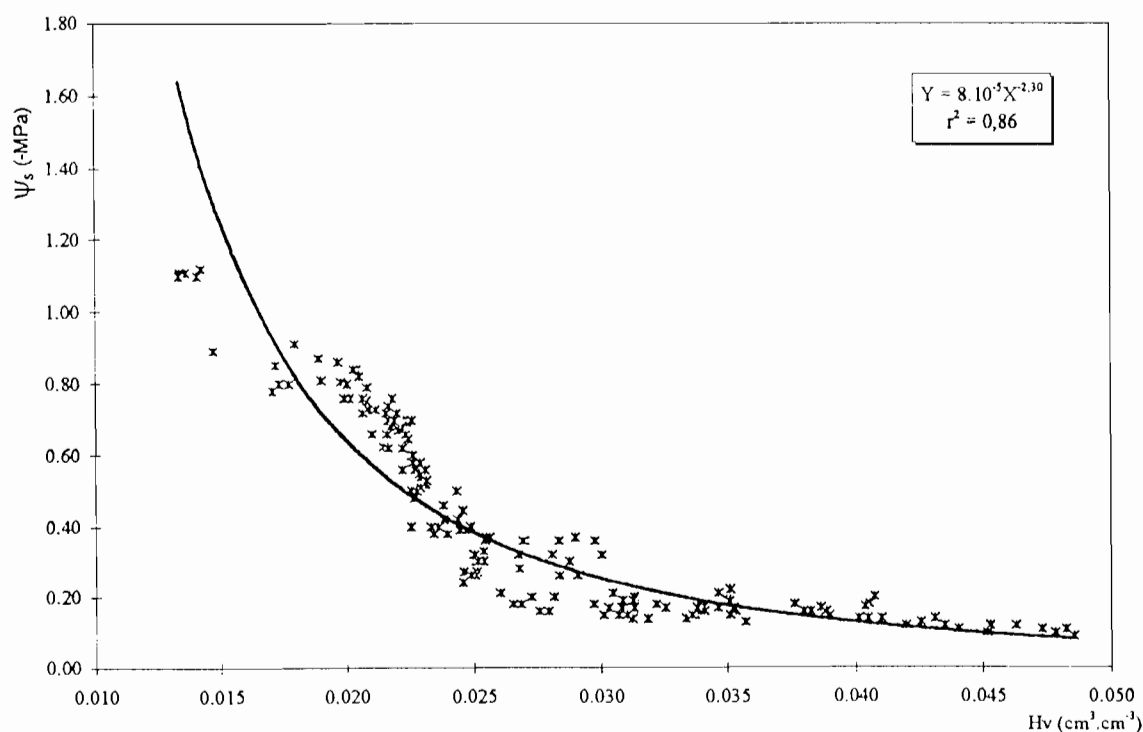


Figure 8 : Relation entre l'humidité volumique H_v ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) et le potentiel hydrique du sol ψ_s (- MPa).

Cette relation est bien applicable à l'estimation du potentiel hydrique du sol pour différentes périodes de mesure. La texture du sol se répercute sur son fonctionnement hydrodynamique, influence le potentiel hydrique (Bernier et Lamhamedi, 1992) et par

conséquent la relation potentiel hydrique/humidité volumique. Cependant, nous avons montré précédemment (Chapitre 2) que cette texture est relativement homogène sur tout le profil. Ceci nous a conduit à établir valablement cette relation sur l'épaisseur de sol (100-450 cm).

A l'aide de la régression puissance d'équation $Y = 8.10^{-5} * X^{-2.30}$, la figure 6 permet de remarquer que l'humidité volumique est inversement proportionnelle à la succion que les particules exercent sur l'eau du sol - teneur en eau d'autant plus faible que cette succion est forte -. Précisons néanmoins que cette relation exclue les données obtenues à -50 cm. Pour ce niveau, nous avons constaté que les résultats étaient très aléatoires donc très peu fiables.

Ce manque de précision et de fiabilité proviendrait des gradients de température dans cette couche superficielle du sol donc la plus sensible aux moindres variations.

3.2.3. Mesures des paramètres hydriques de la plante

Plusieurs critères permettent d'exprimer l'état hydrique des plantes. Les méthodes utilisées pour les mesures peuvent être regroupées en méthodes directes dites quantitatives, et en méthodes indirectes dites qualitatives (Katerji et Hallaire, 1984).

Dans le cadre de ce travail, les méthodes de mesure ont été classées en méthodes de mesure instantanées et méthodes de mesure en continu.

3.2.3.1. Mesures instantanées

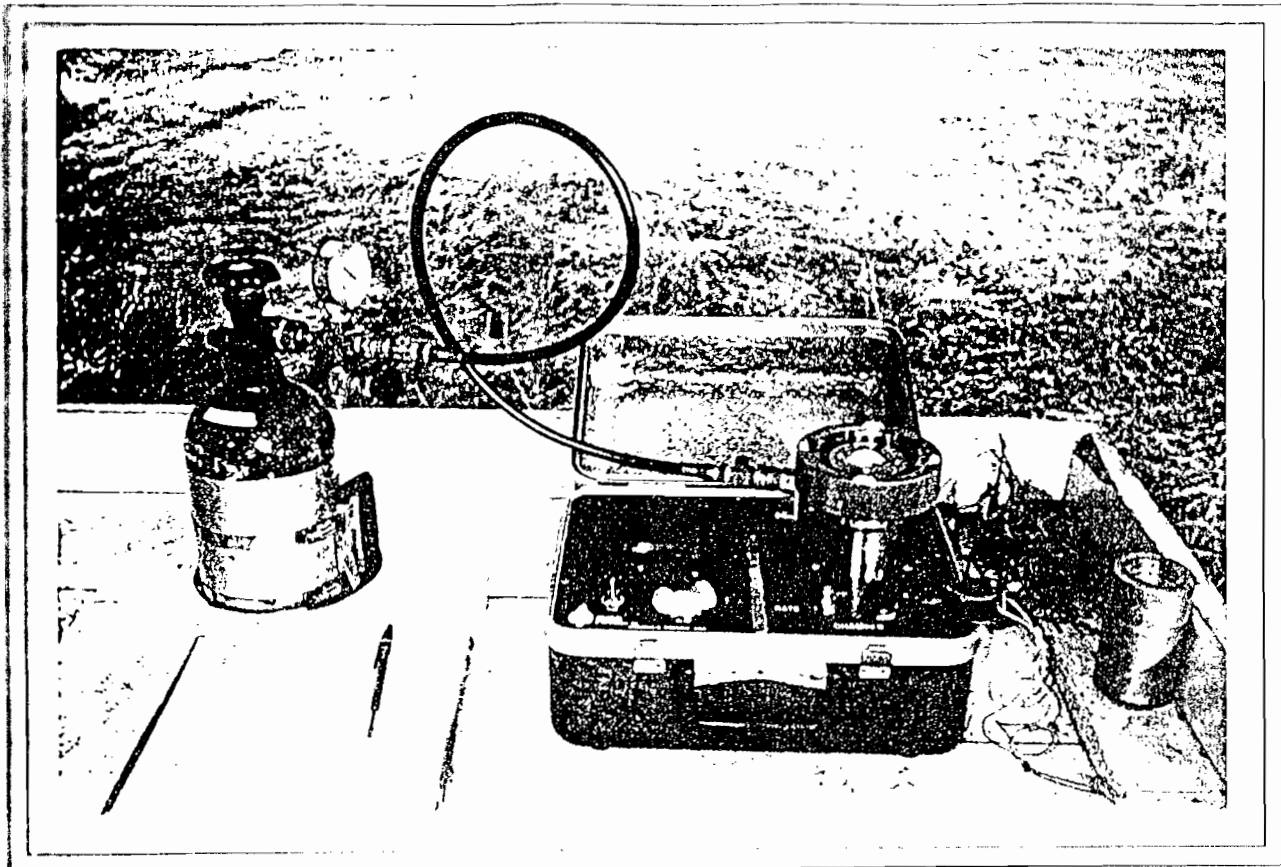
Elles permettent des mesures ponctuelles (à l'échelle horaire) de l'état d'hydratation de la plante en conditions naturelles. Il s'agit notamment :

- du potentiel hydrique foliaire ;
- de la conductance stomatique et de la transpiration ;
- de la conductance hydraulique spécifique ;
- de l'efficacité hydraulique.

3.2.3.1.1. Potentiel hydrique foliaire

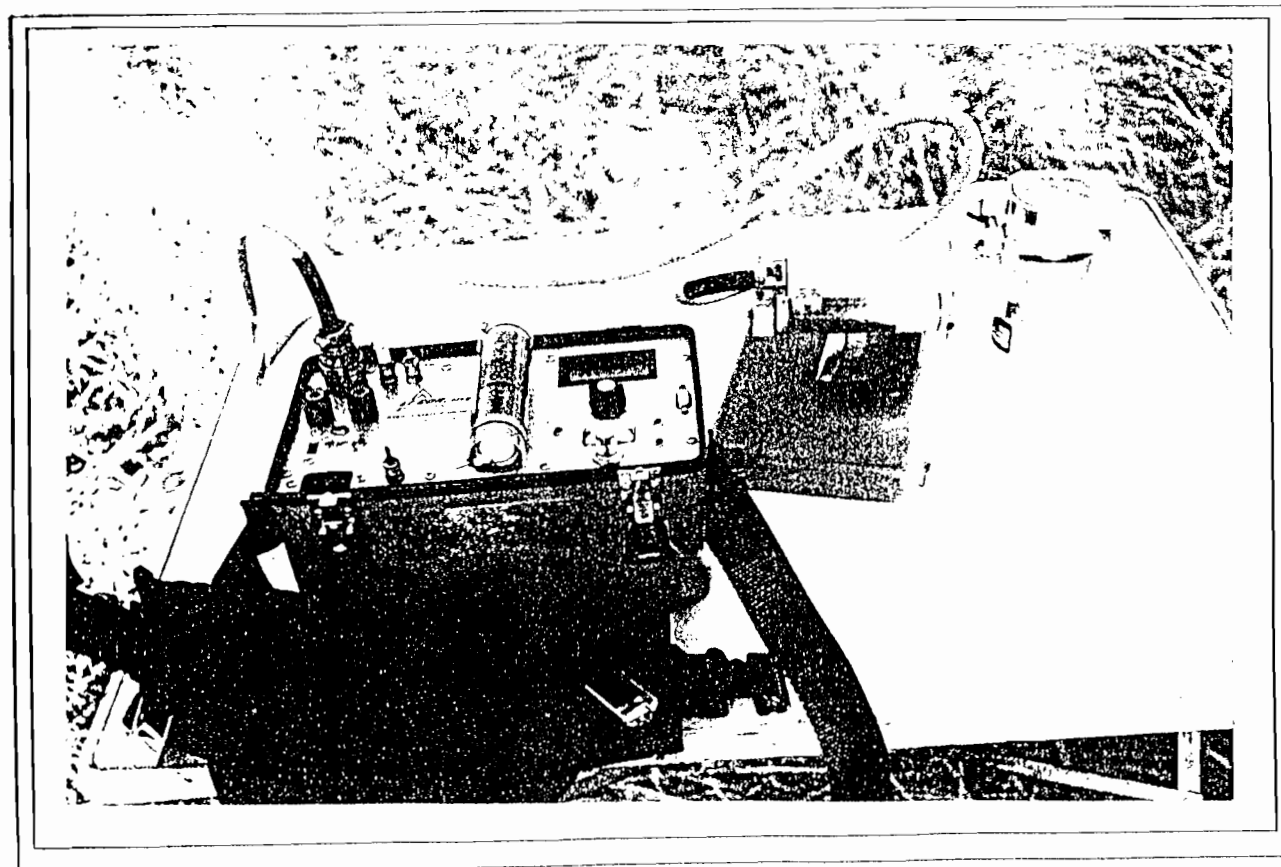
Facilement mesurable, le potentiel hydrique foliaire a toujours servi d'indicateur fondamental de l'état hydrique de la plante (Berger, 1969, 1971, 1975 ; Katerji et Hallaire, 1984). C'est une grandeur physique qui permet de déterminer l'état énergétique de l'eau dans la plante. Ainsi, il s'avère plus intéressant par rapport aux méthodes qui n'en donnent qu'une indication relative (teneur en eau, teneur en eau relative).

Bien qu'il soit mesurable par plusieurs techniques, la chambre à pression ou bombe à pression Scholander type PMS Instruments, Corvallis, USA modèle 1001 (Planche III, Photo 1) a été choisie dans ce travail comme outil d'investigation.



M. DIOUF

Photo 1 : La bombe à pression Scholander type PMS 1001



M. DIOUF

Photo 2 : Le poromètre à diffusion LiCor-1600.

Planche III : Équipement de mesure des paramètres hydriques de la plante.

Echantillonnage et fréquence de mesure

Le suivi de la tension de sève a été assuré avec une fréquence moyenne de 15 jours en saison humide et mensuelle en saison sèche. Les mesures ont porté sur deux individus (*Acacia* n°3 et n°13) phénotypiquement équivalents (phénologie, âge, taille, port), et représentatifs de l'individu moyen de la population sur la base du diamètre du tronc.

A chacune des mesures horaires, les échantillons (rameaux feuillés) sont choisis parmi ceux qui sont situés à la même hauteur dans le tiers supérieur de la couronne, et ayant la même exposition au soleil. Ces échantillons sont sains, de même âge phénologique, et présentent le minimum de variabilité entre leurs valeurs respectives de potentiel (Garnier, 1985).

Les valeurs présentées représentent au minimum les moyennes de 5 valeurs horaires. Des mesures supplémentaires sont effectuées lorsque les valeurs sont trop écartées.

Le rameau feuillé sectionné est introduit dans la chambre hermétique de la bombe à pression PMS en laissant dépasser son extrémité sectionnée pour l'observation. Ensuite, à l'aide d'une réserve d'azote comprimé, on applique une pression dans la chambre.

En regardant à travers une loupe, on détermine à l'aide du manomètre, la tension pour laquelle le ménisque de sève réapparaîtra sur la coupure. Cette tension correspond à la tension de sève *in situ*.

Il est à préciser que la précaution consistant à envelopper l'échantillon dans un sachet en plastique ou en cellophane entouré de papier aluminium (pour éviter une déshydratation par évapotranspiration et réfléchir le rayonnement solaire) avant la section (Leach *et al.*, 1982) n'a pas été observée.

Cela est dû à la nature de notre matériel végétal - rameaux épineux qui percent les sachets - qui ne s'y adapte pas. Toutefois, les mesures ont été exécutées avec une grande célérité (entre 30s et 1 mn) afin d'éviter sinon de réduire autant que possible les erreurs.

Les mesures commencent avec la tension de sève de base (Tsb) mesurée en temps universel à la fin de la nuit à 5h du matin. Ce paramètre est considéré comme un indicateur du niveau de la contrainte hydrique à laquelle la plante est soumise en début de journée (Ritchie et Hinckley, 1975). Cette tension de base correspond au potentiel d'équilibre entre la rhizosphère et la plante (Ritchie et Hinckley, 1975 ; Aussenac *et al.*, 1984) quand le flux d'eau du sol aux racines est nul (en fin de nuit).

La tension de sève de base est suivie de répétitions horaires jusqu'à la tombée de la nuit suivante entre 18h et 19h. En cours de journée, on atteint une valeur optimale appelée tension de sève maximum, et qui représente la contrainte hydrique interne maximale journalière résultant du bilan entre la transpiration et d'absorption.

Par la suite, la tension de sève de récupération (Tsréc) est mesurée deux heures après le coucher du soleil (après l'arrêt ou la réduction significative de l'évapotranspiration) (Fournier, 1995). Elle représente le potentiel de la plante lorsqu'il n'y a plus de pertes (ou qu'elles sont négligeables) et lorsque celle-ci retrouve - en partie ou entièrement - l'eau perdue au cours de la journée. C'est d'ailleurs, un indice à la fois de la capacité et de la vitesse d'une plante, à rétablir son équilibre hydrique avec le sol.

Selon Berger *et al.* (1996), cette tension de récupération est le paramètre le plus discriminant pour tester l'évolution de la contrainte hydrique édaphique. Dans le même ordre d'idées, Louguet et Laffray (1988) soutiennent que la récupération peut constituer une caractéristique intéressante d'autant plus que sa vitesse serait liée à la tolérance protoplasmique. En plus, ils montrent que la tolérance protoplasmique permet de minimiser les effets post-sécheresse.

Un indice de la vitesse de récupération est défini à partir de la tension de récupération (Berger *et al.*, 1996) par la formule :

$$G_t = (T_{sréc} - T_{smax}) / (T_{sb} - T_{smax}) \quad (13)$$

Le Delta, un autre indice intégrant la transpiration (Aussenac et Granier, 1978) et la conductivité hydraulique du système sol-plante (Fournier, 1995 ; Berger *et al.*, 1996) a été déterminé par la formule :

$$\Delta = T_{sb} - T_{smax} \quad (14)$$

Il permet donc de déterminer de façon indirecte, l'intensité du flux transpiratoire de la plante.

3.2.3.1.2. Conductance stomatique et transpiration foliaire

Le fonctionnement de l'appareil stomatique est considéré jusque là comme le principal mécanisme contrôlant les flux d'eau à travers la plante.

3.2.3.1.2.1. Protocole de mesure et échantillonnage

Le poromètre LI-1600 (Licor, Inc., Lincoln, Nebraska, USA) (Planche III, Photo 2) utilisé dans ce travail est muni de plusieurs types de chambres de mesure que l'utilisateur devra adapter aux types de feuille sur lesquelles il aura à travailler. Pour les feuilles bipennées de *Acacia raddiana* à foliolules très fines, nous avons utilisé la chambre cylindrique modèle 1600-07 (Planche III, Photo 2).

Les mesures ont été réalisées avec la même fréquence et pour les mêmes journées que celles de la tension de sève. Les critères de choix des feuilles sur les *Acacia* n°3 et n°13 sont les mêmes que ceux fixés pour les mesures de tension de sève. Cependant, ces mesures ont porté dans ce cas sur les feuilles et non sur les rameaux feuillés. D'autre part, le nombre d'échantillons est le même (5 à chaque heure) que pour la tension de sève. Les mêmes feuilles sont suivies pendant toute la journée, et sont remplacées en cas de coupure ou de traumatisme pouvant affecter l'appareil stomatique.

Du fait du dépôt de la rosée sur les feuilles, plus particulièrement en saison des pluies et en saison sèche froide, nous avons systématiquement choisi de ne suivre la conductance stomatique et la transpiration qu'environ 1 à 2 heures - selon la période de l'année - après le lever du soleil, généralement à partir de 8h.

Une feuille composée dont la surface est inconnue *à priori* est utilisée pour la mesure. La conductance stomatique mesurée est corrigée à partir de la surface foliaire fixée arbitrairement à 1 cm². En particulier, on la rapporte à la surface foliaire réelle déterminée *à posteriori*. Pour ce faire, les feuilles suivies sont récoltées en fin de journée, emballées dans de petits sachets en plastique étanches, et conservées dans une glacière. Ces feuilles sont ramenées au laboratoire où leur surface réelle est mesurée à l'aide d'un planimètre Delta-T Device.

Un capteur du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) de marque Li-Cor 190 SB installé sur la cuvette du poromètre, a permis de mesurer *in situ* le flux de photons entre 400 et 700 nm de longueur d'onde qui arrive perpendiculairement au limbe. Cette mesure s'effectue en même temps que celle de la transpiration (T_r) et de la conductance stomatique (G_s).

La température et l'humidité relative sont mesurées à l'aide de capteurs incorporés dans la cuvette. Quant au déficit de pression vapeur saturante, nous l'avons calculé avec la formule de Henderson-Sellers (1984) qui s'écrit :

$$\text{D.P.V.S. (kPa)} = 2,1718.10^7 * \text{EXP}(-4157/(T - 33,91)) * (1 - (\text{HR}/100)) \quad (15)$$

avec : **T** = température de la feuille ; **HR** = humidité relative de l'air.

Ces mesures de Gs et de Tr ont été couplées à une caractérisation de l'ultrastructure des feuilles (densité stomatique, indice stomatique, présence ou absence de cires). Pour cela, des feuilles ont été récoltées à chacune des dates de cinétique à des fins d'observations en microscopie électronique à balayage.

3.2.3.1.2.2. Traitement et observations des foliolules

En microscopie optique

Les stomates représentent des structures d'échanges privilégiées entre les feuilles et l'atmosphère. Ils contrôlent à la fois les pertes d'eau par la transpiration et l'entrée du CO₂ indispensable à la photosynthèse. Pour mieux comprendre les échanges entre la plante et l'atmosphère, nous avons cherché à caractériser les structures stomatiques de *Acacia raddiana*.

Pour ce faire, nous avons déterminé le type, la densité et l'indice stomatiques de la feuille de cette plante. Les travaux ont été réalisés au Laboratoire de Botanique du Département de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences et Techniques (UCAD - Dakar). Les observations ont porté sur les deux faces des foliolules.

Compte tenu de la délicatesse du matériel - foliolules minuscules et souvent coriaces - nous avons trouvé des difficultés à isoler des lambeaux d'épiderme. Nous avons ainsi procédé à la macération de ces foliolules dans une solution d'acide nitrique ; ce qui nous a permis de les décoller plus facilement et de les observer.

Les observations faites selon la démarche décrite ci-dessus ont permis de montrer que les stomates sont d'un type unique dit type anomocytique selon la terminologie de Metcalfe et Chalk (1950) relative à la topographie des épidermes. Pour ce type, les cellules qui entourent le stomate ne possèdent aucun caractère particulier et sont toutes semblables. Ce type stomatique est appelé aussi type cellulaire irrégulier (Quésun, 1961).

Sur chacune des faces, cinq fragments ont été prélevés et montés entre lame et lamelle. Sur chaque fragment, nous avons effectué cinq comptages du nombre de stomates et des autres cellules épidermiques au microscope optique dans des carrés d'un millimètre de côté. Par la suite, le nombre moyen de stomates par mm² et l'indice stomatique ont été calculés pour chaque face.

Les résultats consignés dans le Tableau VIII montrent que les feuilles de *Acacia raddiana* sont amphistomatées avec une répartition équivalente de leurs stomates sur les 2 faces, et donnent la valeur de l'indice stomatique. On constate que sur les deux faces, cet indice n'est pas significativement différent.

Tableau VIII : Distribution, fréquence et indice stomatiques des foliolules de *Acacia raddiana*.

	Densité stomatique (n.mm ⁻²)	Indice stomatique
Face adaxiale	7 ± 1,5	11,1 ± 2,4
Face abaxiale	8 ± 1,3	12,4 ± 2,1

En microscopie électronique à balayage

Les feuilles d'*Acacia raddiana* sont prélevées sur les individus suivis (n°3 et n°13) (7 à 9^{ème} paire de feuilles du rameau à partir de l'extrémité) entre 12h et 14h. Immédiatement après la récolte, les feuilles sont plongées dans une solution de glutaraldéhyde - solution 2,5% tamponnée avec du cacodylate - contenue dans des flacons et conservées au frais dans une glacière pour la durée de la mission. Ces échantillons sont ramenés à Dakar pour un traitement puis une observation et une réalisation des électrographies.

Ce travail est réalisé au laboratoire de Microscopie Electronique de la Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar. Les foliolules sont détachées (3^{ème} paire de foliolule à partir de l'extrémité des folioles de la 3^{ème} paire d'une même feuille) et mises à rincer dans une solution de cacodylate avec deux bains successifs d'une durée de 20 mn chaque.

C'est après seulement qu'on passe à la déshydratation à l'aide d'une gamme de solutions d'acétone (30, 70, 90 et 100%). Le séjour dure 15 mn dans les solutions à 30, 70, 90% et 2x30 mn dans la solution à 100% d'acétone (alcool à 30%).

Après la déshydratation, on passe au séchage des échantillons au point critique avec du CO₂. Par la suite, les foliolules sèches sont montées très délicatement sur des plots, puis, par la métallisation avec le FINE COAT Ion Sputter modèle JFC-1100, elles sont fixées à l'aide d'une couche d'alliage en or et palladium. Après ce traitement, on passe à l'observation, puis à la photographie des échantillons retenus.

3.2.3.1.3. Conductance hydraulique spécifique maximale

La conductance hydraulique (Kh) qui lie la transpiration à la tension de sève constitue une propriété essentielle de la plante. Elle donne le niveau de résistance de la plante à la circulation de l'eau.

Au cours de l'étude, pour les différentes périodes caractéristiques, cette grandeur a été calculée à partir des pentes des régressions établies entre Tr et Ts. Les équations obtenues à partir de ces régressions sont du type : $Y = aX + b$, avec **a** qui représente la pente et la résistance au flux sol-plante (Rh).

La conductance hydraulique s'exprime par le rapport :

$$Kh = 1/Rh \quad (16)$$

avec ; **Kh** : exprimée en $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ et **Rh** : la résistance hydraulique au flux d'eau du sol aux feuilles exprimée en $\text{m}^2.\text{s}.\text{MPa}.\text{mmol}^{-1}$. **Rh** représente la valeur absolue de la pente de la régression linéaire $Ts = f(Tr)$.

3.2.3.1.4. Efficience hydraulique maximale

L'efficience hydraulique a été étudiée sur la base des mesures des échanges gazeux foliaires et de la tension de sève. C'est un critère particulièrement discriminant. Elle constitue un index de la conductance hydraulique entre le sol et les feuilles (Eyog-Matig, 1993). On l'obtient en rapportant la conductance stomatique maximale (Gsmax) à Delta.

$$E_{\text{max}} = G_{\text{smax}}/\Delta \quad (17)$$

3.2.3.2. Mesures en continu

Ces dernières années, d'autres indicateurs de l'état hydrique des végétaux dont l'intérêt est de pouvoir être suivis en continu, ont été utilisés. Ces mesures utilisent des méthodes originales en milieu tropical où le régime hydrique des plantes demeure très peu connu.

Elles présentent l'avantage d'être non destructives, et de constituer une approche dynamique de l'étude de l'état hydrique des plantes. Dans ce travail, nous avons essentiellement utilisé :

- les capteurs de déplacements linéaires (C.D.L.) (Garnier et Berger, 1986 ; Sellés et Berger, 1990) et ;
- le fluxmètre à bilan thermique.

3.2.3.2.1. Variations de diamètre du tronc ou micromorphométrie

Entre les organes végétaux et les voies de circulation de l'eau, il existe, sous l'effet des gradients de potentiels, des phénomènes de transferts hydriques. Ces transferts sont matérialisés par des déformations des organes. La micromorphométrie autorise la mesure des variations de diamètres du tronc à l'échelle micrométrique

Les capteurs de déplacements linéaires (C.D.L.) utilisés pour suivre ces variations présentent le triple avantage de permettre de situer l'apparition d'une contrainte hydrique, de suivre le rythme de croissance des espèces ligneuses, et de dégager les réponses de ces espèces aux facteurs du milieu - événement pluviométrique, sécheresse, prédateurs etc. - (Katerji *et al.*, 1990).

Ils constituent un indicateur à la fois qualitatif (sens) et quantitatif (intensité) de l'état hydrique de la plante (Huguet, 1985). Les travaux de Garnier (1985), de Garnier et Berger (1986), de Sellés (1988), puis de Sellés et Berger (1990) ont montré que le tronc est l'organe qui se prête le mieux à ce type de mesure parce que plus précocement sensible à la contrainte hydrique.

3.2.3.2.1.1. Principe

Les observations réalisées sur les microvariations du diamètre du tronc de la plante relèvent essentiellement des variations de l'épaisseur des tissus corticaux ; le xylème ne variant pratiquement pas de diamètre (Huguet, 1985). Ces variations de diamètre sont dues aux variations de la teneur en eau des tissus élastiques du phloème.

Le principe des C.D.L. utilisés pour le tronc (dendromètres) consiste à mesurer l'apport du phloème à la transpiration (Jarvis, 1975).

C'est la différence entre la dilatation optimale et la contraction maximale qui représente la participation du phloème au flux transpiratoire et qui constitue un indicateur des conditions d'alimentation en eau de la plante.

Les 2 paramètres classiques de l'analyse des courbes de variation de diamètre sont : l'amplitude de contraction diurne (ACD) et la croissance journalière (CJ) matérialisés sur la Figure 9. Ce graphique montre également un rythme nyctéméral de contraction-dilatation qui s'effectue le long d'une pente croissante (paliers) traduisant la croissance du tronc de l'arbre.

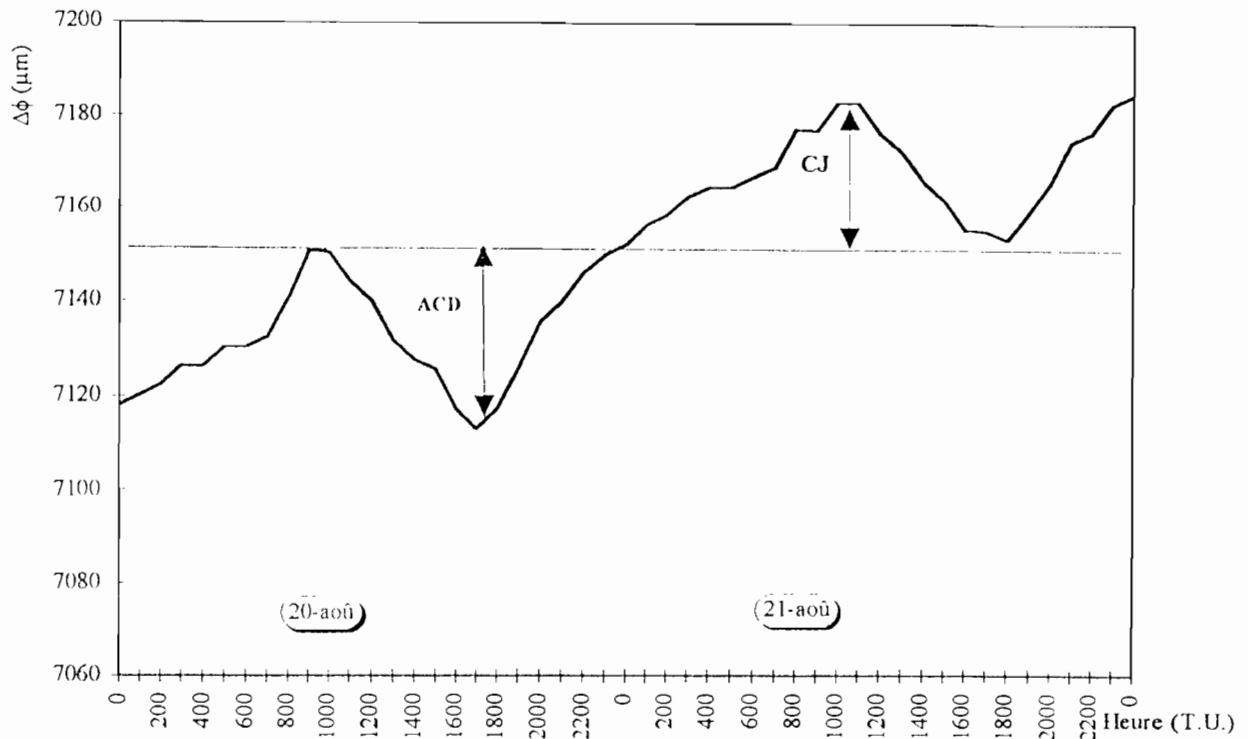


Figure 9 : Evolution du diamètre du tronc de *Acacia raddiana* entre le 20 et le 21 août 1994.

Les critères caractéristiques du cycle journalier des variations de diamètre sont représentés : ACD = Amplitude de contraction diurne et CJ = Croissance journalière.

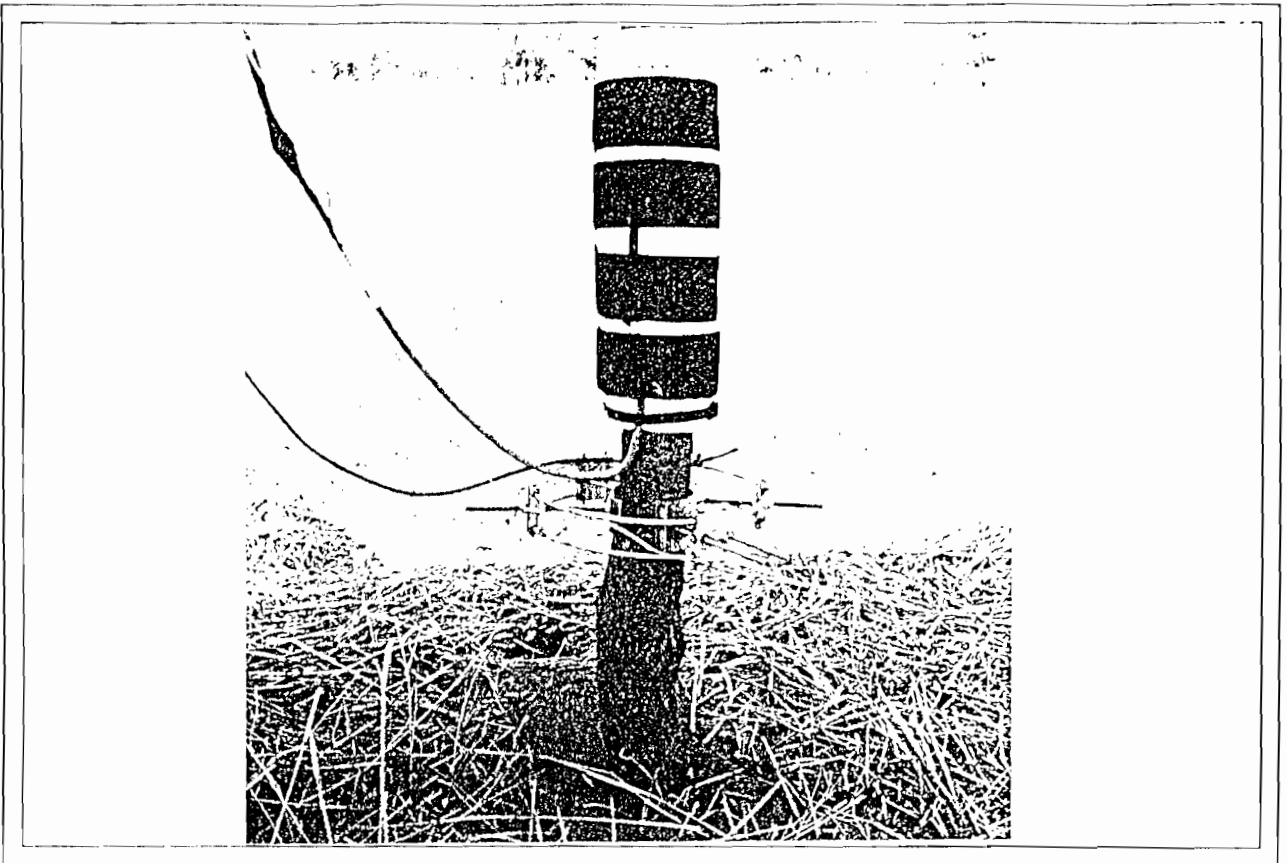
L'évolution nette du diamètre maximal journalier (Figure 9) correspond à la croissance journalière du tronc. Cette croissance journalière ou accroissement du diamètre sur 24h exprimée en microns peut être positive ou négative : arbre bien alimenté ou stressé.

3.2.3.2.1.2. Protocole de mesure

Les C.D.L. Ifelec modèle L5R, Paris, (Planche IV, Photo 1) ont permis de mesurer les microvariations du diamètre du tronc de *Acacia raddiana*. Ils ont été placés dans un support et fixés entre 30 et 40 cm de la base du tronc (de même que le fluxmètre de sève). Ces capteurs sont associés à un thermocouple permettant de mesurer la température de l'ensemble capteur-support.

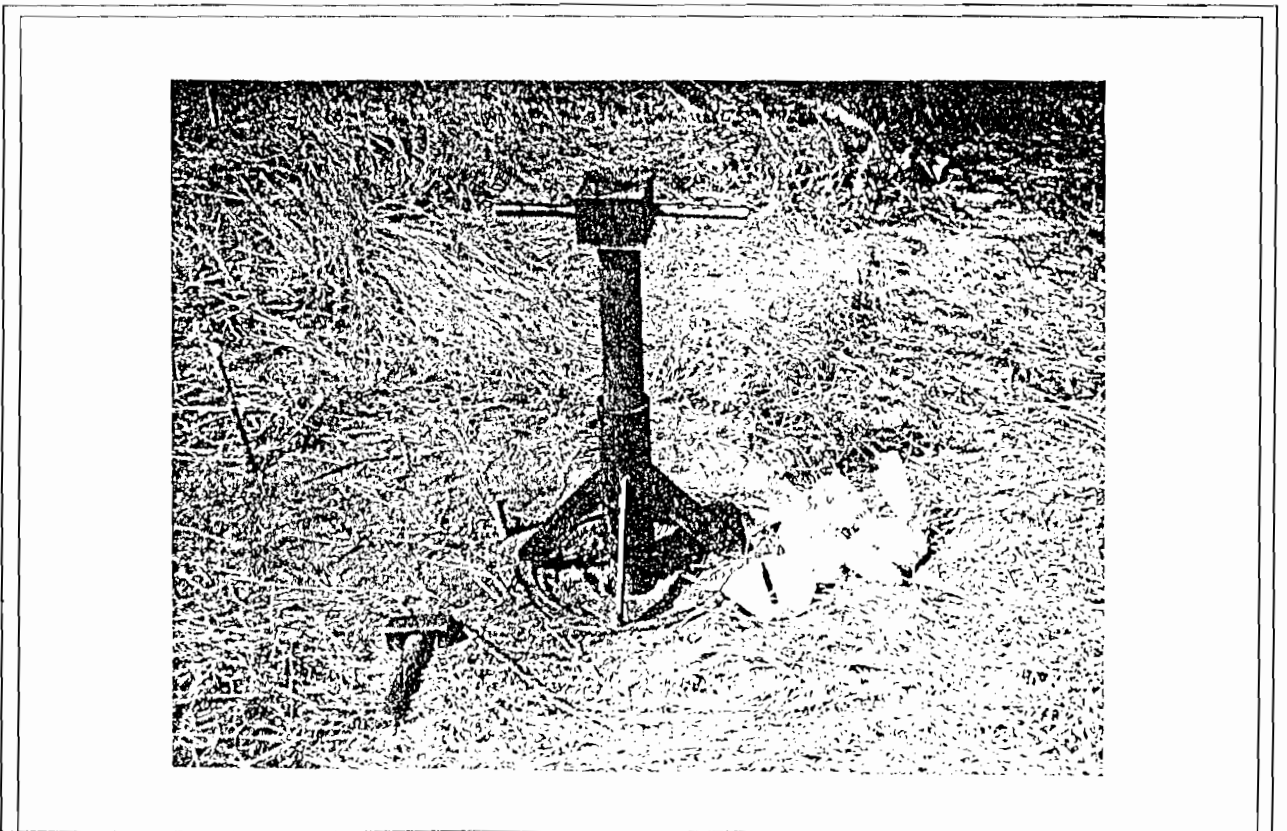
Une centrale d'acquisition de données Micrologger type Campbell modèle 21X, USA, a servi à l'enregistrement des signaux de sortie des capteurs de variations de diamètre, de température, et des flux de sève. Le temps de scrutation a été fixé à 30 mn et les données sont vidées (Planche V, Photo 2) en fin de manipulation dans un micro-ordinateur portable Toshiba. La figure 10 présente la procédure d'acquisition des données.

Le suivi a duré huit jours en saison humide (du 19 au 26 août 1994) et six jours en saison sèche froide (du 13 au 18 décembre 1994). A l'issue de chacune de ces périodes d'observation, les données sont transférées du portable à un ordinateur (de plus grande capacité) au laboratoire où les traitements (gestion des fichiers et calculs) et les tracés ont été effectués.



M. DIOUH

Photo 1 : Les capteurs de déplacements linéaires et le fluxmètre Dynamax sur un même pied.



M. DIOUH

Photo 2 : Le carottier utilisé pour le prélèvement des échantillons de sol.

Planche IV : Dispositifs de suivi des variations de diamètre du tronc, des débits de sève et de la nodulation.

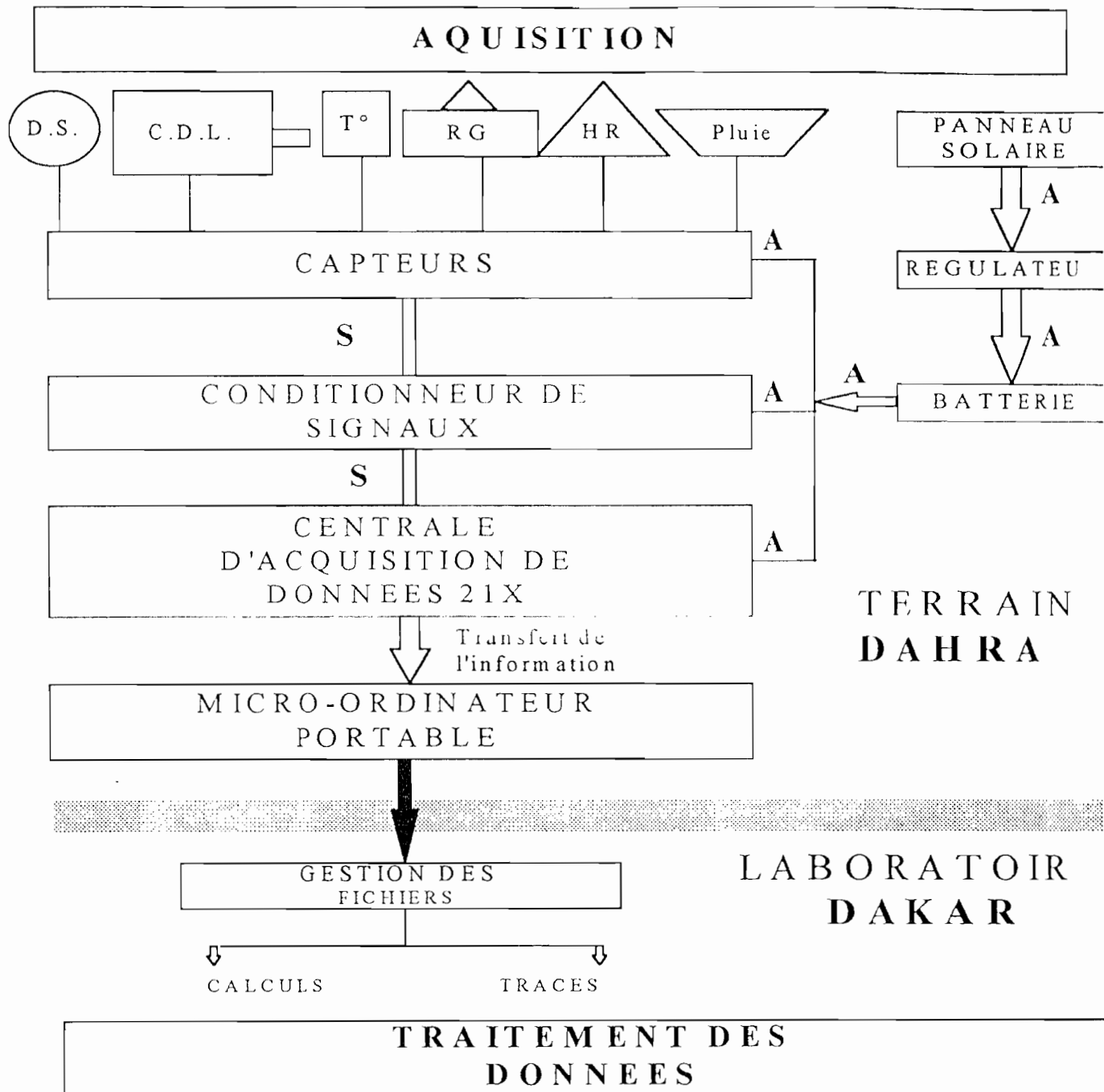


Figure 10 : Schéma de la chaîne d'acquisition et de traitement de données de variations de diamètre des troncs (C.D.L.), de débit de sève (D.S.) et de paramètres microclimatiques (T° : Température ; RG : Rayonnement global ; HR : Humidité relative ; P : Pluie). A : Alimentation ; S : Signal.

Les C.D.L. et le fluxmètre sont protégés contre le rayonnement direct et la pluie par un abri en plastique étanche. Pour leur protection, la centrale d'acquisition, la batterie, le conditionneur de signaux et le régulateur de tension sont enfermés dans un abri métallique (Planche V, Photo 2). Cet abri dont les parois sont tapissées de polystyrène assure l'isolement thermique de ces différents éléments.

L'ensemble du dispositif est alimenté par une batterie 12V. Cette batterie est elle-même régulièrement chargée par un panneau solaire.

3.2.3.2.2. Débit de sève

La méthode de mesure des flux de sève à travers la plante basée sur le bilan thermique de la tige (SHB) est très récente. Elle fait suite à la théorie sur la mesure des flux de sève par la vitesse de conduction de la chaleur (HPV) due à Huber (1932). Cette méthode (SHB) utilisée par Dynamax Inc., USA, a été établie en 1970 (Anonyme, 1990) et confirmée ensuite par des travaux postérieurs de Sakuratani et de Baker & Van Bavel entre 1981 et 1987.

Sakuratani (1981) puis de Baker et Van Bavel (1987) ont montré que l'intensité du flux de sève des plantes herbacées pouvait être estimée par cette méthode SHB avec une précision satisfaisante ($\pm 10\%$). Elle présente deux avantages majeurs par rapport à la méthode HPV :

- ne nécessite pas d'étalonnage ;
- ne demande pas d'introduction de sondes dans la tige ou le tronc.

Ce n'est que récemment que Valancogne et Nasr (1989b) et Améglio (1991), ont testé cette technique sur les plantes ligneuses.

L'expérimentation de cette méthode tentée ici sur *Acacia raddiana* constitue un début appréciable pour le suivi de la dynamique hydrique des plantes ligneuses sahéliennes.

Protocole de mesure

Comme pour les C.D.L., le fluxmètre Dynamax est fixé sur tronc de l'arbre (30 à 40 cm de la base) (Planche IV, Photo 1) pour un suivi en continu de huit jours en saison humide (du 19 au 26 août 1994) et de six jours en saison sèche froide (du 13 au 18 décembre 1994). Le temps de scrutation a été fixé à 1 mn, avec calcul d'une moyenne toutes les 30 mn, et les données enregistrées par une centrale d'acquisition de Micrologger type Campbell modèle 21X, USA, et les vidanges régulièrement effectuées à l'aide d'un micro-ordinateur portable.

3.2.4. Mesures des paramètres climatiques

L'analyse des données obtenues sur le fonctionnement hydrique de la plante nécessite une connaissance des paramètres climatiques de la station. Pour cela, une station micro-météorologique a été installée (Annexe 1). L'annexe 2 donne la désignation et les caractéristiques des capteurs utilisés.

Cette station permet un enregistrement en continu des paramètres climatiques, parallèlement à celui des paramètres écophysiologicals.

Ainsi, de juillet 1993 à septembre 1994, la station nous a fourni les données des paramètres suivants :

- humidité relative minimale de l'air HRmin (%) ;
- humidité relative moyenne de l'air HRmoy (%) ;
- humidité relative maximale de l'air HRmax (%) ;
- température minimale de l'air Tamin (°C) ;
- température moyenne de l'air Tamoy (°C) ;
- température maximale de l'air Tamax (°C) ;

- température du sol à -0,5 m Ts1 (°C) ;
- température du sol à -1 m Ts2 (°C) ;
- rayonnement global Rg (W.m⁻²) ;
- vitesse du vent V (m.s⁻¹) ;
- précipitations incidentes Pi (mm).

Le dispositif de mesure dont le schéma est présenté (Planche V, Photo 1 et Annexe 1) avec des sorties en Annexe 3, est un système d'acquisition automatique des données (Rocheteau, 1994). Il est composé d'une centrale d'acquisition sur laquelle sont raccordés les différents autres capteurs.

Grâce à un panneau solaire qui recharge régulièrement la batterie d'alimentation, la centrale dispose d'une autonomie de fonctionnement illimitée. Par contre, sa mémoire vive ne présente qu'une autonomie de 52 jours correspondant à une banque de 19 296 données (Rocheteau, 1994).

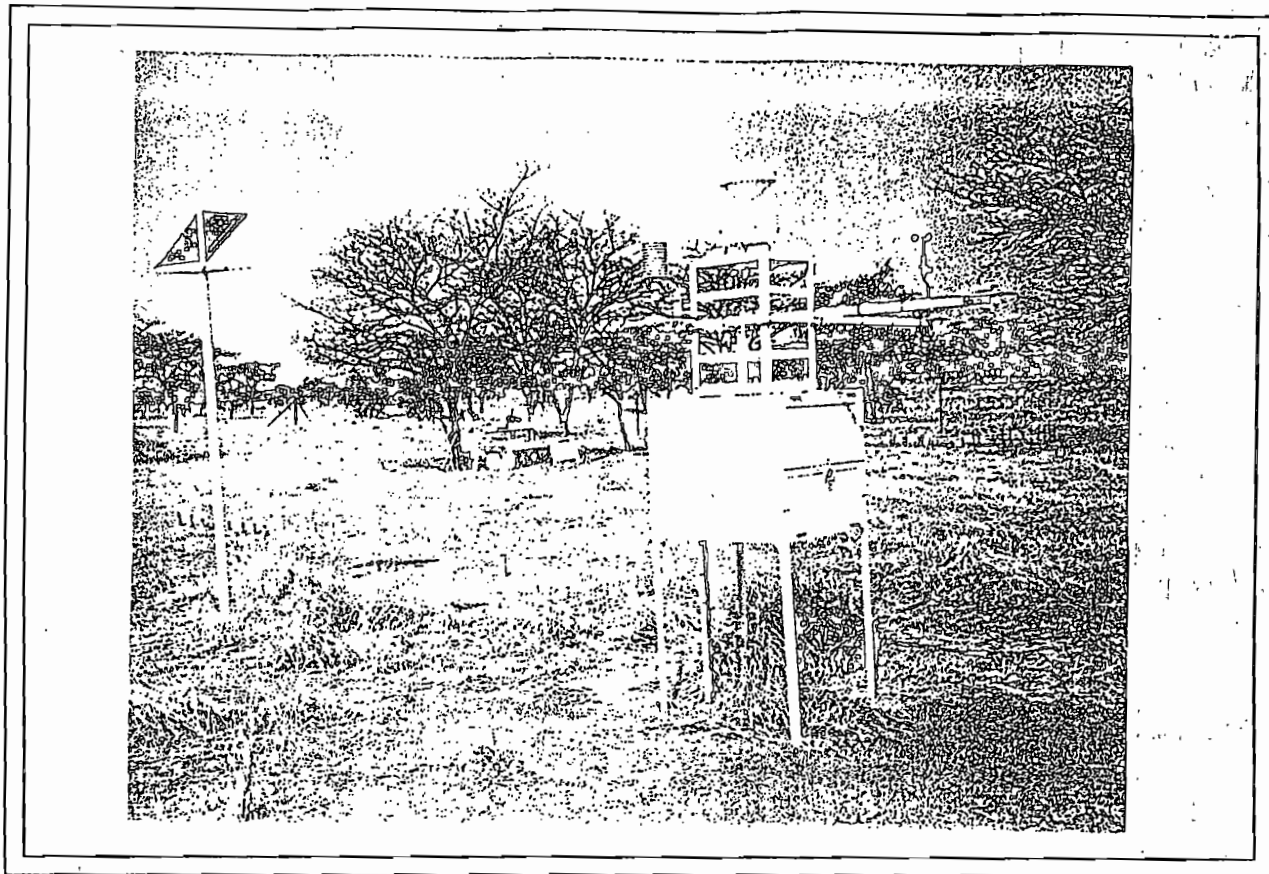
L'enregistrement des données en temps réel s'effectue de manière automatique avec une fréquence de scrutation programmable, et qui dépend de la nature du capteur (Annexe 4). Le transfert des données de la centrale vers un micro-ordinateur portable Toshiba (Planche V, Photo 2) a été périodiquement réalisé (dans un délai de 52 jours). Ces données sont ensuite traitées au laboratoire à l'aide du programme SPLIT, et les graphiques tracés avec le logiciel EXCEL version 5.0.

L'annexe 3 présente, à titre d'exemple, des sorties sous forme de tableaux mensuels des données journalières des paramètres.

La pluviométrie a par ailleurs été enregistrée par des pluviomètres totalisateurs au sol modèle Bendix Corp., Baltimore, MD. Ces pluviomètres étaient situés respectivement sous le couvert de *Acacia raddiana* (individu n°16), à la limite des frondaisons des individus n°5 et n°6, et hors couvert (zone dégagée).

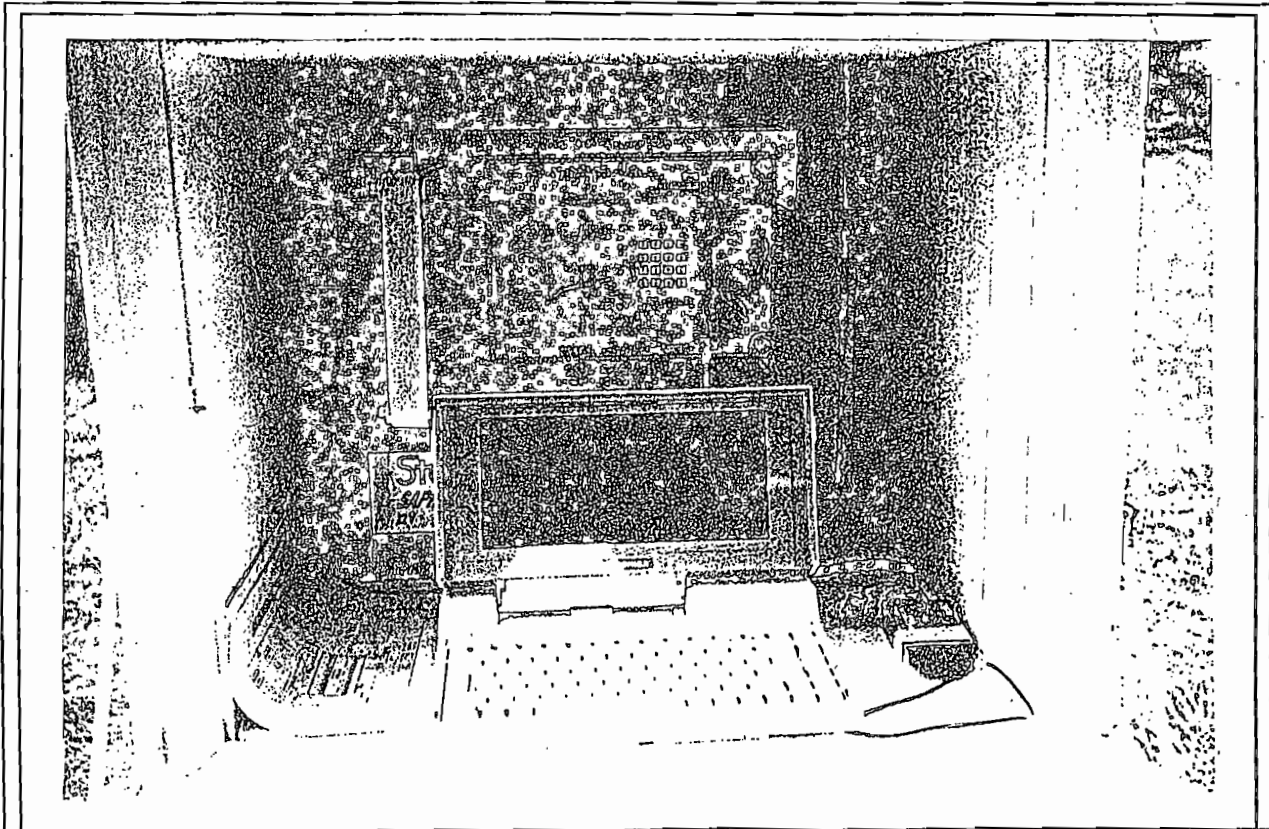
Les mesures du pluviomètre totalisateur n°9 situé hors couvert (sans obstacle à la pluie incidente) nous ont servi de référence pour une comparaison (représentativité) avec celles obtenues de façon automatique avec le pluviomètre à augets. Elles nous ont permis de constater que, par rapport au pluviomètre automatique, le pluviomètre totalisateur au sol sous-estime les hauteurs de pluie tombées.

En 1993, il a enregistré la pluviométrie avec une erreur de 9,5% contre une erreur de 3% en 1994.



M. DIOUF

Photo 1 : La station micrométéorologique) CAMPBELL 21X et le panneau solaire d'alimentation.



M. DIOUF

Photo 2 : La procédure de vidange des données de la centrale d'acquisition.
Planche V : Matériel de suivi et d'enregistrement des paramètres climatiques, des données de variations de diamètre du tronc, et des flux de sève.

3.3. Phénologie de la plante

3.3.1. Méthodes de suivi de la phénologie de la population

Au même titre que les paramètres physiologiques étudiés à court terme, les réponses morphologiques à long terme permettent de situer une contrainte hydrique. Les premiers travaux sur la phénologie des ligneux ont été menés par Poupon (1979 ; 1980) et Akpo (1992) pour le Sénégal, et par Traoré (1978), Grouzis et Sicot (1980), Grouzis *et al.* (1991) pour le Burkina Faso.

3.3.1.1. Echantillonnage

L'inventaire des espèces ligneuses et la structure de la population en fonction des classes de diamètre ont été effectués. Cette structure a permis notamment de définir l'échantillonnage pour l'étude de la phénologie. Cet échantillonnage a été effectué selon la méthode de Grouzis (1991). Nous avons ainsi choisi un échantillon de 32 individus (les 23 présents dans la mise en défens et 9 autres du voisinage immédiat) sur la base de la structure de la population établie au départ (Figure 11) sur un effectif de 100 pieds.

La figure 11 donne l'histogramme de la répartition des individus de la population par classes de diamètre. Il apparaît que la distribution des fréquences dans cette population est globalement de type bimodal. Cette structure a permis de constater que la population présente une évolution progressive et se régénère assez bien (moyenne représentation de la classe 10-20 cm) du fait de la mise en défens, alors que la classe 50-60 cm domine largement.

La représentation très faible de la classe 10-20 cm peut avoir deux explications :

- une éventuelle mise en culture pendant les années qui ont précédé notre étude. Ceci est à mettre en rapport avec le voisinage constaté d'un domaine où la culture en rotation de l'arachide, du mil et du niébé est autorisée.

- la succession d'années sèches pendant lesquelles, une forte mortalité touche les pieds les moins vigoureux.

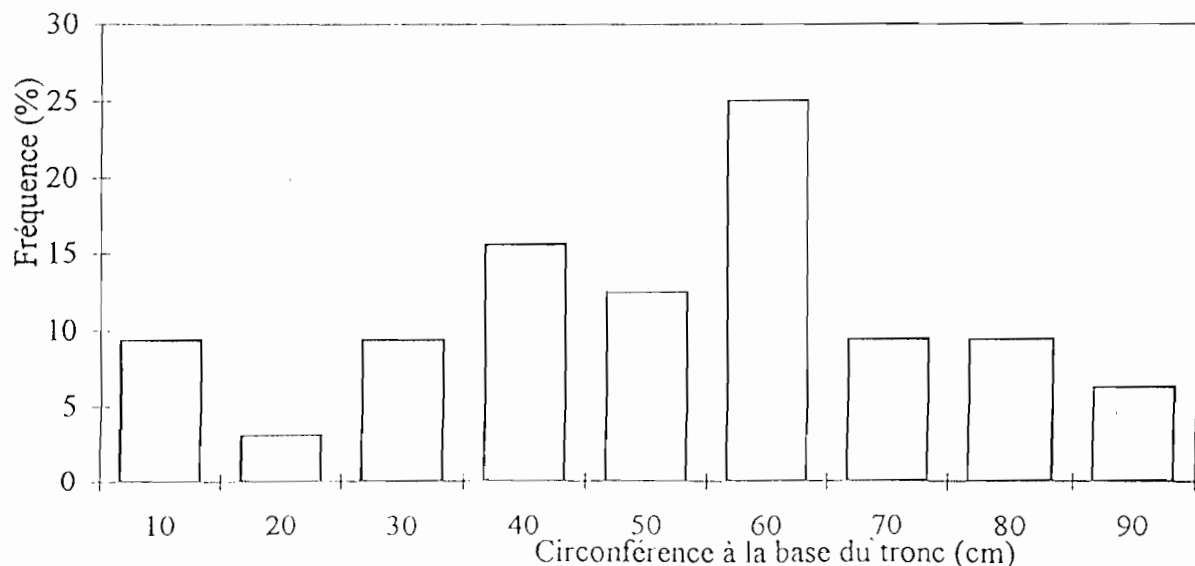


Figure 11 : Structure de la population de *Acacia raddiana* à Dahra (C.R.Z.).

3.3.1.2. Fréquence des observations et caractérisation phénologique

La fréquence des observations phénologiques a été la même que celle des mesures de bilan hydrique du sol et des grandeurs écophysiologicals de la plante. Pour la caractérisation phénologique, les stades repères retenus sont ceux proposés par Grouzis (1991) et qui conviennent bien dans le cas des ligneux.

Pour la feuillaison :

- V1 : gonflement des bourgeons, pas de feuilles développées ;
- V2 : bourgeons foliaires + feuilles épanouies (plus de 10% et moins de 50% des rameaux de l'individu) ;
- V3 : feuilles en majorité épanouies ;
- V4 : feuilles vertes + feuilles sèches ou ayant changé de couleur (plus de 10% et moins de 50%) ;
- V5 : plus de 50% des rameaux de l'individu ont des feuilles sèches ; chute des feuilles. Ce stade est difficile à situer parce que selon l'espèce, elle peut couvrir plusieurs mois.

Pour la floraison :

- f1 : bourgeons floraux uniquement ;
- f2 : bourgeons floraux et fleurs épanouies (plus de 10% et moins de 50%) ,
- f3 : plus de 50% des rameaux portent des fleurs épanouies ;
- f4 : fleurs épanouies + fleurs sèches (plus de 10% et moins de 50%) ;
- f5 : fleurs sèches en majorité ; chute des pièces florales.

Pour la fructification :

- F1 : nouaison ;
- F2 : phase d'évolution du fruit jusqu'à sa taille normale ;
- F3 : maturité du fruit ;
- F4 : fruit mûr + début de dissémination (ouverture des gousses, ou chute des fruits) ;
- F5 : fruit entièrement sec et chute.

Les observations ont fait l'objet d'une grande attention puisque nous pouvons constater avec Halevy et Orshan (1973), que la phénologie de cette plante présente une très grande variabilité aussi bien entre individus du même site, qu'entre branches d'un même individu.

Le spectre phénologique est construit par calcul pour chaque date d'observation, des fréquences au sein de la population, des individus en phase de feuillaison (V%), de floraison (P%) et de fructification (F%) (Grouzis et Sicot, 1980 ; Grouzis, 1991). Pour ce faire, nous utilisons la formule suivante :

$$P\% = (n/N) * 100 \quad (18)$$

avec, P% : désigne selon la phase, V%, P% ou F% ; n : nombre d'individus en phase ; N : effectif de la population.

Nous considérerons comme Grouzis (1991) qu'un individu est en phase, lorsqu'il présente l'un des 3 stades suivants : 2, 3 et 4 ; les stades 1 et 5 marquant respectivement l'installation et la fin des phases.

C'est sur cette base que nous avons établi le spectre phénologique de *Acacia raddiana* pour 2 années d'observations.

3.3.1.3. Infestation des semences

Il est actuellement admis que les insectes de l'ordre des Coléoptères, de la famille des Bruchidae, sont les principaux ravageurs des semences du genre *Acacia*. Gaye (1988) précise que ces insectes sont granivores et s'attaquent aussi bien aux fruits sur les pieds qu'aux semences entreposées.

Pour étudier le phénomène en conditions naturelles, nous avons récolté à chaque date, pendant la période de fructification de l'année 1994, 15 lots de fruits sur des individus phénologiquement équivalents. Dans chacun de ces lots, un échantillon de 3 à 5 fruits (selon le nombre de fruits du lot qui dépend lui même de la disponibilité à la date de récolte) est pesé avant et après passage à l'étuve 85°C jusqu'à poids constant. On détermine ainsi la teneur en eau.

Après cela, les fruits du reste des lots sont tous décortiqués. Dans ce stock, on compte le nombre de graines parasitées. Précisons que l'apparition d'un trou rond dans le tégument de la graine marquant la sortie de la larve constitue le seul indice sur la base duquel, nous avons appréhendé l'attaque.

Le pourcentage de parasitisme pour chaque lot ($f_i\%$) est calculé par la formule .

$$f_i\% = (n_i / N_i) * 100 \quad (19)$$

avec ; n_i : nombre de graines parasités dans le lot ; N_i : nombre total de graines du lot.

On détermine ensuite le pourcentage de parasitisme ($F\%$) pour chaque date par la formule suivante :

$$F\% = (\sum f_i\%) / 15 \quad (20)$$

3.3.2. Suivi de la phénologie de la nodulation

L'association de *Acacia raddiana* avec les bactéries du sol à croissance rapide du genre *Rhizobium* joue un rôle important dans l'amélioration de sa nutrition minérale. Cependant, les caractéristiques de cette association ont été très peu étudiées en conditions naturelles. On peut citer les travaux de Balasundaram (1987) en Inde et de Ganaba (1994) au Burkina Faso. Ces auteurs ont noté l'absence des nodules *in situ*. Néanmoins, Ganaba (1994) a pu constater une nodulation sur des individus en vases de végétation.

Ce travail conduit au champ, a été réalisé en collaboration avec le laboratoire de Microbiologie de l'ORSTOM-Dakar.

3.3.2.1. Protocole et fréquence d'échantillonnage

L'échantillonnage a été constamment effectué sur quatre arbres de taille voisine (hauteur moyenne : 5 m, diamètre moyen : 22 cm) localisés autour de la parcelle d'étude.

Les prélèvements ont été faits dans la période du 22 juin 1993 au 26 janvier 1994 en dix dates, à l'aide d'un carottier métallique de 6,45 cm de diamètre intérieur moyen surmonté d'une masse permettant de l'enfoncer (Planche IV, Photo 2). Au niveau de chaque pied, quatre orientations correspondant aux points cardinaux (Est, Ouest, Nord et Sud) ont été choisies pour chaque date. Ceci nous a amené à faire la rotation autour des individus respectifs en décalant le point de prélèvement de 20 cm à chaque fois.

A partir de travaux antérieurs (Neyra, *com. pers.*) ayant montré que dans le Ferlo, 80 à 90% de la biomasse racinaire de surface de cette plante se situaient dans le premier mètre, nous avons décidé de prospecter exclusivement dans cette zone du sol. D'autre part l'échantillonnage a été circonscrit au houppier des individus suivis puisque Neyra (*com. pers.*) souligne que cette limite constitue la zone préférentielle de présence des nodules. D'ailleurs cette dernière hypothèse est confirmée par des résultats préliminaires contenus dans Anonyme (1994).

Ainsi, 64 carottes sont prélevés à chaque date puis contenus dans des sachets en plastique étiquetés. Pour chaque point cardinal nous avons échantillonné aux niveaux respectifs suivants : 0 à -25, -25 à -50, -50 à -75, et -75 à -100 cm.

3.3.2.2. *Traitement et séchage*

Les échantillons de sol rapportés du terrain sont triés à l'aide d'un tamis de 1 mm de diamètre des pores permettant de séparer les racines et les nodules des gros débris (bouts de bois, cailloux etc.) et des grains de sables. Auparavant, leur volume est mesuré à l'aide d'une éprouvette graduée de 2 litres dans laquelle les échantillons sont mis à décanter. En fait, le volume attendu par carotte est de 814 cm³, mais en raison d'obstacles tels que le tassement (sol humidifié par l'arrosage de la veille (saison sèche) ou par la pluie), les pertes (lors de la récupération des carottes), la déviation du carottier (à la rencontre de grosses racines), il est tantôt sous-estimé tantôt surestimé. Ce volume réel rapporté à 1 000 cm³ sera considéré pour les calculs.

Les échantillons séparés des impuretés sont mis dans de petits bacs contenant de l'eau et ensuite passés à la loupe. Cette étape permet de compléter le tri - sables fins et racines fines des herbacées - et de séparer les nodules des racines. Les racines de la plante ont été autant que possible extraites. Elles se distinguent de celles des herbacées par leur couleur rousse et leur odeur piquante. Après ce tri, les nodules sont dénombrés et ensemble avec les racines, ils sont emballés dans du papier filtre, mis à sécher à l'étuve 85°C (dans des enveloppes) jusqu'à poids constant.

Ces échantillons sont ensuite pesés avec une balance METTLER précise au 1/1 000^{ème}, et les biomasses racinaire et nodulaire déterminées en milligrammes (mg). Celles-ci seront par la suite exprimées en milligrammes de racines ou de nodules par décimètre carré de sol (mg.dm⁻²). Les résultats obtenus sont présentés au Chapitre 4 de ce mémoire, et ont permis de suivre l'évolution des racines et des nodules dans le temps en relation avec certains facteurs édapho-climatiques. D'autre part, des rapports entre la biomasse racinaire et la nodulation ont pu être dégagés.

Chapitre 4 : RESULTATS EXPERIMENTAUX

Après avoir circonscrit l'aire naturelle de répartition au Sénégal de *Acacia raddiana*, nous essayerons de caractériser sa phénologie et de dégager les principales caractéristiques de son fonctionnement hydrique en rapport avec l'état hydrique du sol et le microclimat.

4.1. Distribution géographique de la plante au Sénégal et déterminisme écologique

4.1.1. Aire de distribution

Au Sénégal, *Acacia raddiana* qui est une plante indigène, a été rencontrée dans 464 sites. Cette espèce s'étend environ sur les 2/3 du territoire (Carte 2) dans la bande située d'une part, entre les parallèles nord 13°30' et 16°30', et d'autre part entre les méridiens ouest 12°06' et 16°53'. Sur la côte occidentale, elle atteint la mer.

Acacia raddiana constitue des populations denses sur les sables du quaternaire à l'ouest et au nord du territoire. Dans les autres parties de son aire elle est relativement rare et se présente souvent à l'état isolé.

C'est notamment le cas dans la moitié nord de la presqu'île du Cap-Vert (zone 1, Carte 2), où quelques individus se trouvent dispersés dans les zones non artificialisées.

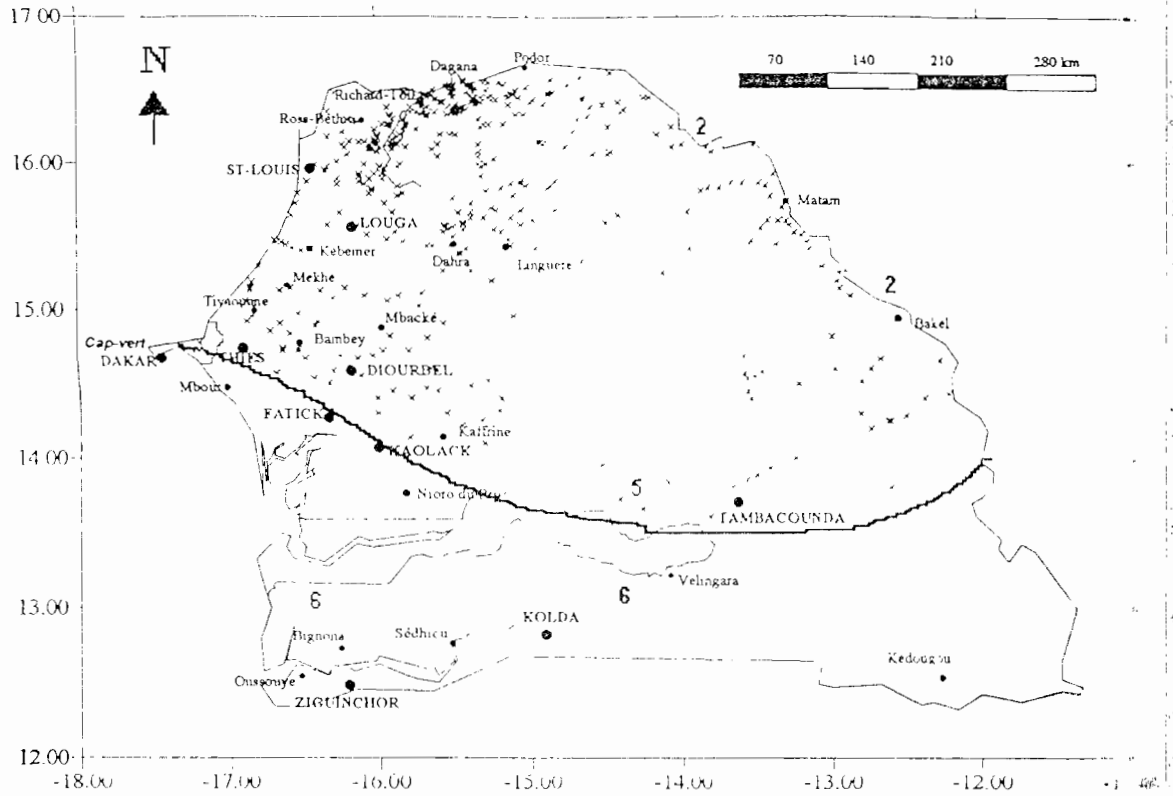
Dans le nord-est du Ferlo (zone 3, Carte 2), *Acacia raddiana* se rencontre dans les formations très ouvertes à *Combretum glutinosum* Perr. ex DC. et *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. et dans les champs autour des villages. Ces biotopes correspondent à des placages sableux s'élevant sur le plateau gravillonnaire.

Dans le Ferlo sud (zone 5, Carte 2), *Acacia raddiana* se concentre en amont du lit majeur de la Gambie et le long des affluents de ce fleuve, dans les espaces très cultivés où s'observent des formations secondaires de jachères.

Par contre *Acacia raddiana* ne se rencontre pas dans la moitié sud de la presqu'île du Cap-Vert (zone 1, Carte 2) ainsi que dans les formations situées le long de la vallée et du delta du fleuve Sénégal entre la route St Louis -Bakel (Nationale 2) et le fleuve (zone 2, Carte 2). En effet le long du fleuve, cette espèce n'occupe que les terrains sableux, légers non inondables aux pieds desquels s'arrêtent les plus fortes crues. *Acacia raddiana* est aussi absente des formations à *Pterocarpus lucens* Lepr. et *Commiphora africana* (A. Rich.) Engl. du nord-est (zone 3, Carte 2) et du Ferlo oriental (zone 4, Carte 2), ainsi que des formations forestières des zones soudano-guinéennes du sud du pays.

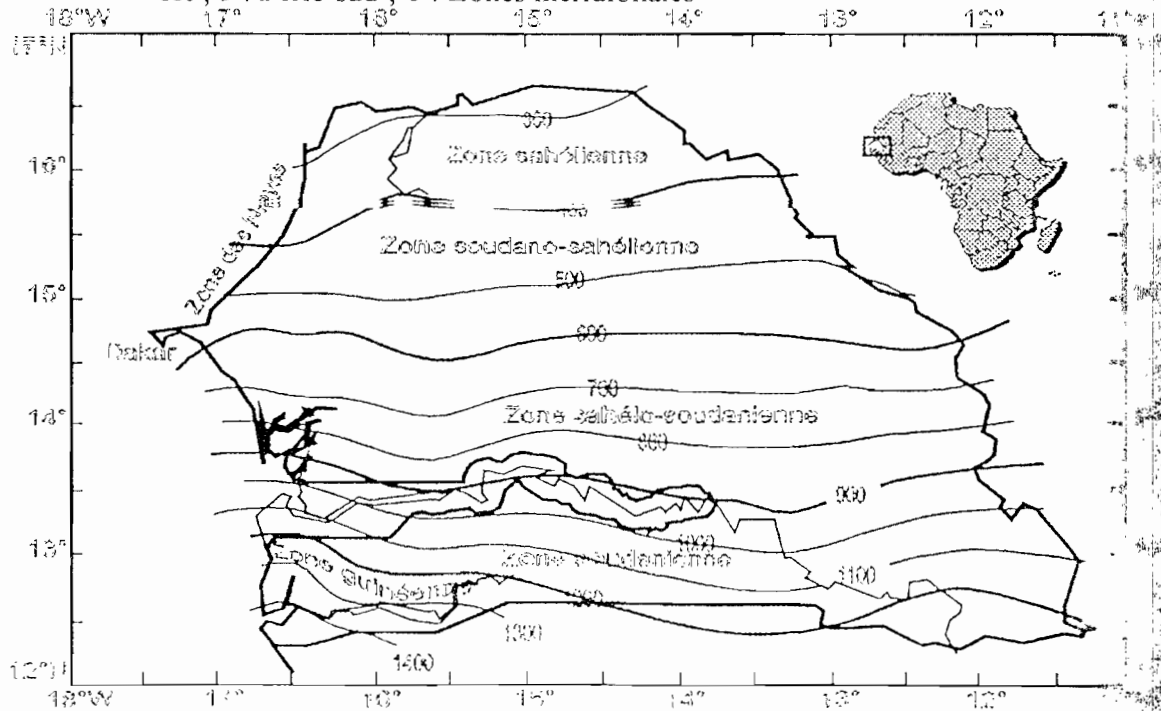
La limite sud de l'aire de répartition tracée sur la Carte 2 coïncide avec l'isohyète 700 mm à l'ouest et l'isohyète 900 mm à l'est.

Sur le plan édaphique, cette espèce est inféodée, d'après la classification de Maignien (1965), aux sols bruns subarides à l'est, aux sols ferrugineux tropicaux peu lessivés sur sables siliceux à l'ouest, aux sols bruns subarides sur colluvions et aux sols bruns rouges sur sables siliceux au nord, c'est-à-dire aux sols légers, généralement sableux, plus ou moins profonds et filtrants.



Carte 2 : Distribution géographique de *Acacia raddiana* au Sénégal
in Diouf et Grouzis (1996).

Les croix symbolisent les localités où la plante a été rencontrée et les cercles pleins désignent des villes repères.
1 : Presqu'île du Cap-vert ; 2 : Vallée et delta du fleuve Sénégal ; 3 : Ferlo nord-est ; 4 : Ferlo est ; 5 : Ferlo sud ; 6 : Zones méridionales



Carte 3 : Position des isohyètes du Sénégal (1951-1980) in PNUD (1994).

Carte établie par krigeage des données homogénéisées de 67 stations sur la période 1951-1980. Les limites correspondent aux définitions de Le Houérou (1989).

4.1.2. Discussion et conclusion

Ce travail qui a porté sur l'ensemble du territoire sénégalais nous a permis de dresser une carte actualisée de la distribution de *Acacia raddiana*. Il apparaît que cette espèce est inféodée aux bioclimats sahéliens à sahélo-soudaniens si l'on se base sur la classification de Le Houérou (1989), ce qui correspond aux secteurs soudanien et sahélien des territoires phytogéographiques de Trochain (1940). La limite sud de l'aire que nous avons trouvée (700-900 mm) dépasse largement les limites d'Aubréville (1937 : 500 mm), de Peyre de Fabrègues et Lebrun (1976 : 600 mm) pour le Niger et de Cardoso (1995 : 500 mm). Il est vrai que dans la partie méridionale de son aire de répartition, *Acacia raddiana* ne se présente plus qu'à l'état d'individus isolés.

De plus l'absence de cette espèce dans certaines zones de la partie sahélienne de son aire n'est pas exclusivement due au facteur anthropique comme Cardoso (1995) le fait remarquer, mais relève aussi de critères édaphiques. En effet, *Acacia raddiana* colonise préférentiellement les sols légers généralement sableux et se trouve absente des sols à tendance lourde et des sols sablo-argileux gravillonnaires et cuirassés. Ces résultats corroborent ceux de Trochain (1940) pour qui l'aire de répartition de *Acacia raddiana* serait liée aux formations géologiques superficielles du quaternaire constituées essentiellement de sols sableux. D'après cet auteur, elle serait absente, des sols argilo-sableux, gres argileux et laterites *sensu lato*. Ces résultats sont aussi proches de certaines indications de Baumer (1983) sur l'écologie de cette espèce au Soudan, mais là il y a quelques divergences puisqu'il associe cette espèce aux argiles noires fossiles et aux falaises rocheuses.

Au Sénégal, la large amplitude écologique de *Acacia raddiana* et le caractère relativement disjoint de son aire entre les parties occidentale et orientale incitent à suggérer une poursuite et un approfondissement des études sur la diversité génétique de ce taxon, quand bien même que Cardoso (1995) n'ait pas noté de différences entre les populations qu'elle a analysées. Il est vrai que l'étude de cet auteur qui nous semble moins exhaustive n'a porté que sur les populations du Ferlo nord.

4.2. Bilan hydrique d'une steppe à *Acacia raddiana* à base d'herbacées annuelles

L'objectif de cette partie du travail est de déterminer l'évolution saisonnière de l'eau du sol et d'évaluer la consommation en eau d'une savane à *Acacia raddiana* dont la strate herbacée est dominée par des herbacées annuelles.

Trois critères ont été pris en considération :

- les profils hydriques au cours des phases humectation/dessèchement ;
- la réserve hydrique totale du sol ;
- l'ETR.

4.2.1. Evolution saisonnière des profils hydriques

4.2.1.1. Phase d'humectation

Pour caractériser la dynamique de recharge du sol, ses principales étapes (4 dates caractéristiques) sont présentées sur les figures 12a et 12b, puis sur la figure 13.

4.2.1.1.1. Au début de la saison des pluies

Les profils présentés à la figure 12 montrent qu'en début de saison des pluies (03/08/93 puis 27/07/94), seuls les horizons de surface sont humectés. Cette constance autour du profil le plus sec s'explique par la faiblesse et l'irrégularité des hauteurs de pluies tombées d'une part, et par la demande évaporative restée forte et le niveau de dessèchement maximal du sol d'autre part.

En effet, en dehors de l'humectation de la surface du sol, cette eau a essentiellement servi à satisfaire les besoins des plantes très élevés à la fin de la saison sèche, et la forte demande climatique (ETP élevée). Ainsi, ces pluies s'avèrent insuffisantes pour la reconstitution des réserves hydriques du sol.

4.2.1.1.2. En pleine saison des pluies

La recharge est marquée par un profil proche de la capacité au champ avec un "ventre d'humectation" net en 1993 (Figure 12a) et moins évident au cours de l'hivernage 1994 (Figure 12b). Cette recharge est tardive, et n'intervient qu'à partir du 09/09/93 - accroissement subite après la plus grande pluie de 67 mm tombée le 03/09/93 - pour la saison humide 1993 et à partir du 24/08/94 pour la saison des pluies 1994. En ce moment, 75,2% (soit 228 mm) et 76% (soit 190 mm) des hauteurs annuelles respectives sont déjà tombés.

Cette période coïncide avec la pleine saison humide pendant laquelle, les pluies sont plus fréquentes et les hauteurs plus élevées. La profondeur maximale atteinte par le front d'humectation est de 250 cm en 1993 et de 100 cm en 1994.

Il faut cependant noter que pendant la saison pluvieuse de l'année 1994, l'accroissement de la réserve a été faible. Cette absence du "ventre d'humectation" s'explique par le déficit pluviométrique (Tableau I).

On peut également remarquer que les profils restent invariables et se confondent en-dessous de 300 cm.

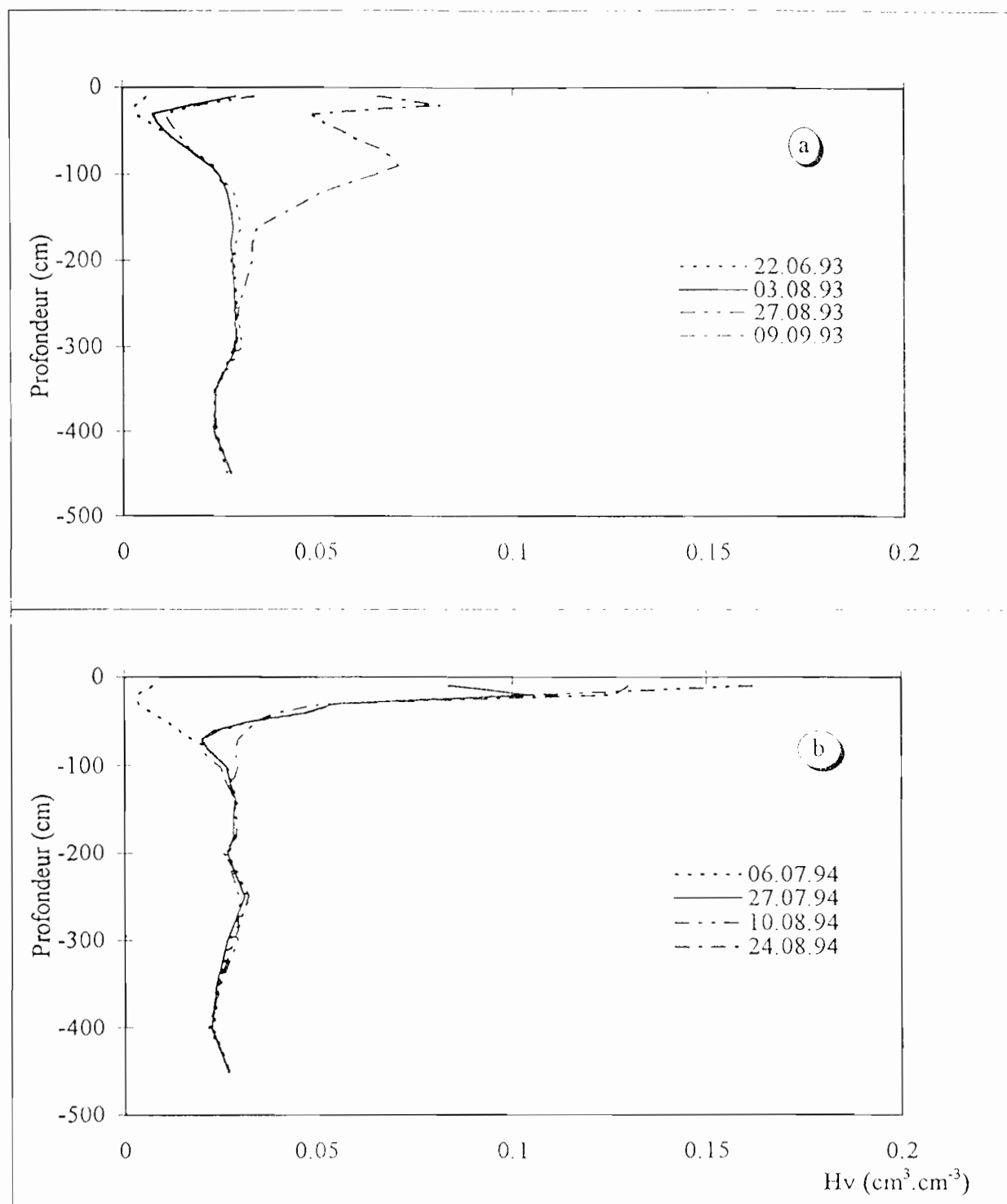


Figure 12 : Profils hydriques d'humectation au cours des saisons humides 1993 (a) et 1994 (b).

4.2.1.2. Phase de dessèchement

Avec la raréfaction ou l'arrêt des pluies, on assiste à une baisse rapide de la réserve en eau du sol à partir du 08/10/93 (Figure 13). Les profils retrouvent le niveau initial le plus sec à partir du 16/12/93 autour duquel ils s'harmonisent.

On peut aussi remarquer que le niveau le plus sec présente une humidité en deçà de celle à pF4,2, donc non utilisable par les plantes. D'autre part, les profils permettent de situer des zones préférentielles d'absorption de l'eau correspondant aux cotes 200 et 300 cm.

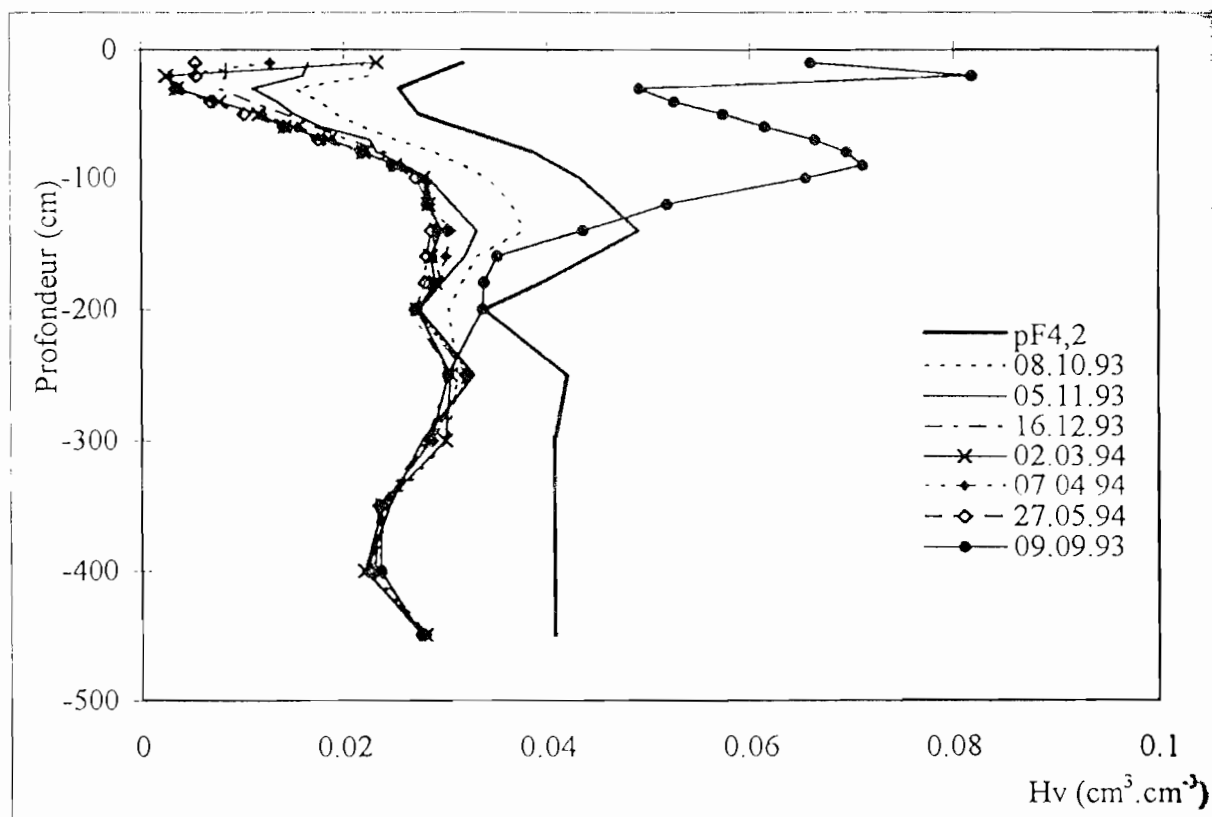


Figure 13 : Profils hydriques de dessèchement du sol en saison sèche.

4.2.2. Variations saisonnières du stock hydrique

La réserve hydrique a été calculée sur les tranches de sol 0-100 cm et 100-450 cm. Ces couches correspondent aux zones préférentielles d'enracinement respectives des herbacées et des ligneux (*Acacia raddiana* notamment). Cependant, la relative homogénéité texturale constatée (Chapitre 2) le long du profil, nous a également permis de déterminer valablement le stock hydrique sur l'épaisseur de sol 0-450 cm prospectée dans le cadre de cette étude sur la base des résultats antérieurs.

On peut voir que l'évolution saisonnière de la réserve hydrique du sol pour les différentes couches (Figure 14) est proportionnelle à celle des précipitations reçues. Cette évolution saisonnière du stock a permis de constater que les fluctuations sur la tranche 0-100 cm sont plus fortes que sur la tranche 100-450 cm.

Sur l'épaisseur de sol 0-450 cm, la réserve maximale s'est révélée plus élevée en 1993 (170,5 mm), qu'en 1994 (148,5 mm) ; la réserve de 1993 n'a donc été recouverte qu'à 87%. Cette différence peut s'expliquer par le déficit pluviométrique accusé en 1994, mais aussi par

une infiltration moins bonne en 1993 du fait suite à une modification des propriétés hydrodynamiques du sol, notamment, le développement excessif d'une pellicule de battance.

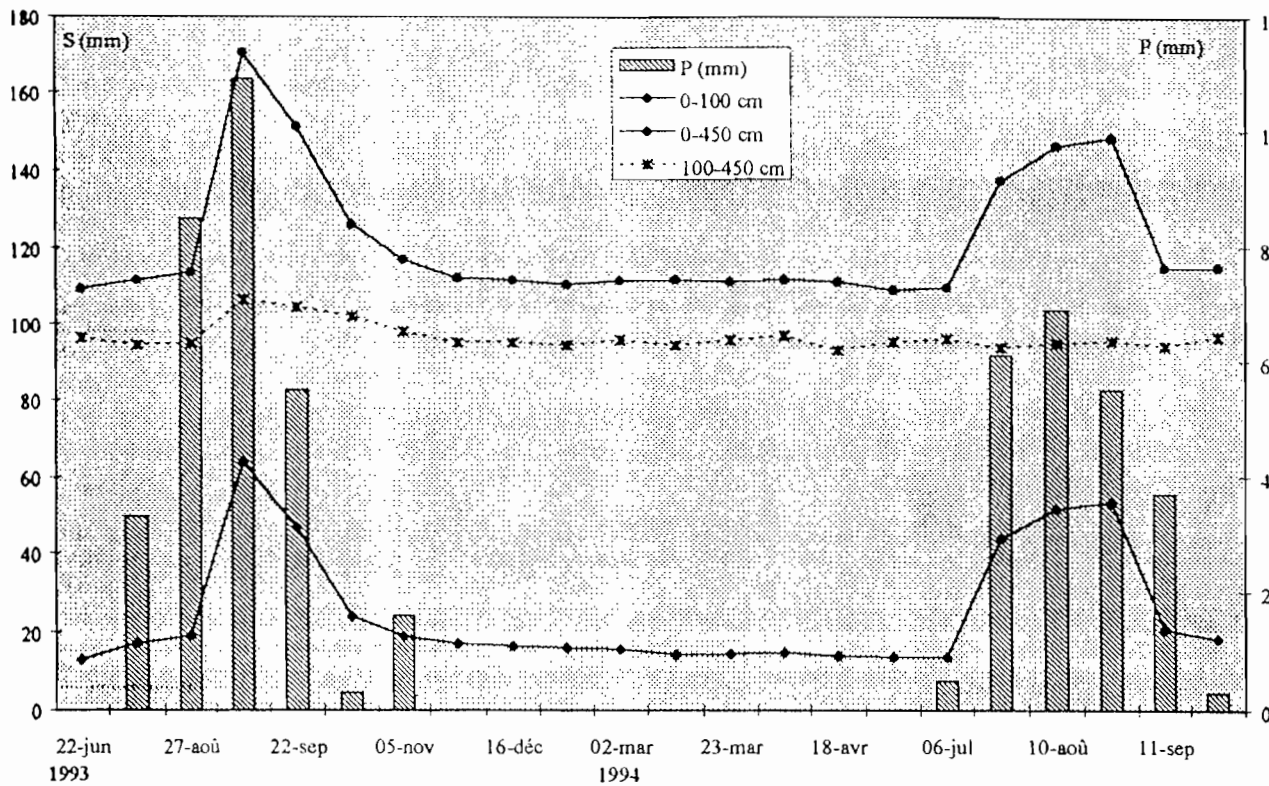


Figure 14 : Evolution saisonnière du stock hydrique (S en mm) pour différentes couches du sol en relation avec la pluviométrie (P en mm).

Nous avons pu constater aussi que le niveau et la vitesse de reconstitution de cette réserve sont liés à la pluviométrie (intensité et fréquence). En définitive, on peut souligner que, quelle que soit l'épaisseur de sol considérée, pour un cycle annuel, le stock part d'un état initial (avant les pluies) auquel il revient à la fin de la saison sèche qui suivra l'hivernage.

Il apparaît aussi que, selon la hauteur de pluie tombée au cours de la saison, la réserve retrouve plus ou moins rapidement ce niveau minimal de saison sèche. C'est ainsi qu'on constate que ce retour est plus brutal en 1994 (dès le 20/09) et beaucoup plus lent en 1993 (à partir du 05/11).

4.2.3. Evolution saisonnière de l'ETR et du rapport ETR/ETP

L'étude de l'eau du sol doit être associée à la dynamique d'absorption de cette eau par les plantes. Ceci nous conduit dans cette partie, à évaluer la consommation en eau du peuplement de *Acacia raddiana* dans la couche de sol 0-450 cm.

Cette consommation en eau ou ETR est définie comme l'eau réellement perdue sous forme de vapeur par une région (Bouchet, 1964). Parmi les nombreuses méthodes utilisées pour son évaluation au champ, celle du bilan hydrique est la seule qui nous était accessible compte tenu du problème d'échantillonnage et de la complexité liés aux autres.

Le calcul de l'ETR pendant la période d'étude fait intervenir essentiellement la consommation en eau du couvert végétal (herbes et arbres) mais aussi les pertes d'eau par évaporation à la surface du sol. Cette ETR dont la mesure directe reste délicate a été estimée, entre nos différentes observations, à travers l'équation simplifiée du bilan hydrique qui peut s'écrire : $P - \Delta S^{450}_0 = ETR$.

Les variations saisonnières de l'ETR et de l'ETP sont représentées sur la figure 15 au regard des précipitations pendant les mêmes périodes.

On note un accroissement de l'ETR (Figure 15) dès le début de la saison des pluies (27/08/93 et 27/07/94) avec l'établissement progressif du couvert végétal. Elle atteint son maximum à la fin du mois de septembre 1993 puis dans les premières décades d'août et de septembre 1994.

Notons que les maxima atteints sont différents entre les 2 années. L'ETR maximale est de l'ordre de 6 mm.j^{-1} en 1993 et de 4 mm.j^{-1} en 1994, alors que l'ETR minimale est voisine de zéro et, est similaire sur les 2 années.

D'autre part, on peut noter l'existence d'une part, d'un décalage entre l'optimum de pluie et l'ETR maximale en 1993, et d'autre part, la présence de deux pics en 1994. Ce décalage pourrait s'expliquer par le fait que la végétation arrive à son développement maximal en fin septembre pendant que l'essentiel de la pluie est déjà reçu. Quant aux pics, ils peuvent se justifier par le déficit pluviométrique (pluies espacées et de hauteurs faibles) survenu entre le 10/08 et 24/08/94.

Par la suite, cette ETR décroît rapidement avec la baisse de fréquence ou l'arrêt complet des pluies (à partir du 05/11/93 et du 20/09/94) pour atteindre son minimum à partir de la mi-décembre 1993 et fin septembre 1994.

Cette évolution est corrélée à celle de l'ETP Penman calculée pour les mêmes périodes. La figure 15 permet de voir que ce sont les fluctuations de cette ETP qui déterminent surtout les variations du rapport ETR/ETP.

Les pluies associées à une réduction de l'ETP ont permis une recharge régulière et progressive de la réserve hydrique du sol dans les horizons superficiels d'abord et ensuite dans les horizons plus profonds.

Ce rapport ETR/ETP définit la notion de transpiration relative d'un couvert végétal. Au cours de l'étude, le rapport ETR/ETP qui traduit l'aridité des différentes périodes (Cornet, 1981) a varié entre 0,01 et 1,28 (Figure 15). Ce rapport diminue pendant toute la saison sèche et accuse une nette remontée en saison des pluies (valeurs proches ou supérieures à 1) à partir du mois d'août 1993 et juillet 1994. Cette évolution est concomitante à celle de l'ETR.

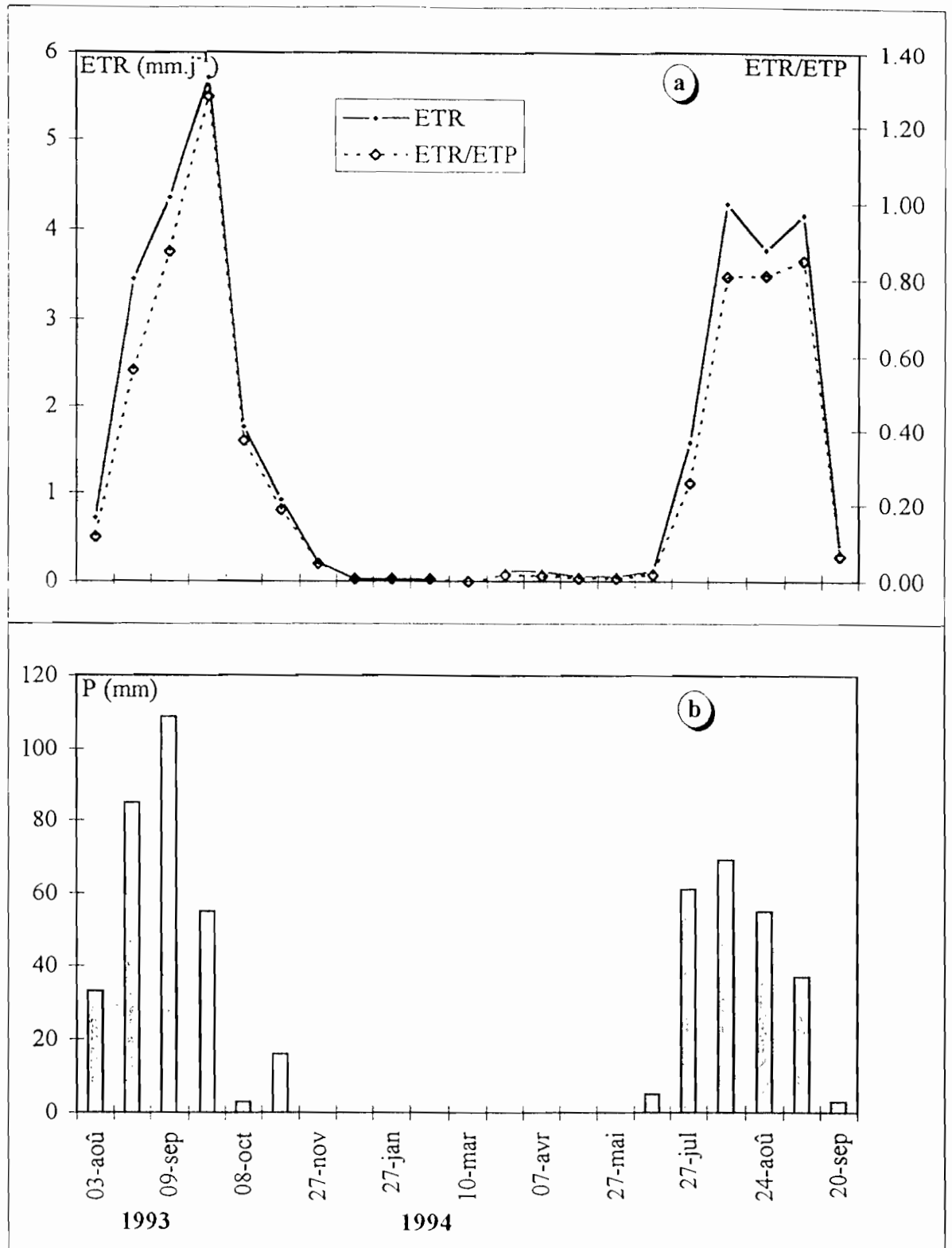


Figure 15 : Variations saisonnières de l'ETR et de la transpiration relative (ETR/ETP) en relation avec la pluviométrie.

Ici, les barres de la figure 15 b représentent les hauteurs de pluie tombées entre les observations alors que celles présentées pour le bilan climatique à la figure 4 page 24 symbolisent la pluviométrie mensuelle.

On peut constater que du 05/11/93 au 27/07/94 puis à partir du 20/09/94, ce quotient est très faible (largement inférieur à 1 : 0,26 à 0,01); ce qui sous-entend la réduction de la

transpiration. Les valeurs proches de 1 indiquent globalement des conditions d'alimentation hydriques favorables (27/08/93 au 22/09/93 et 10/08/94 au 11/09/94) qui correspondent aux périodes les plus favorables à la croissance végétale.

Le tableau IX ci-dessous dégage les traits essentiels du bilan hydrique de la steppe.

Tableau IX : Quelques caractéristiques du bilan hydrique de la période d'étude.

Période	P (mm)	ETR (mm)	ETP (mm)	S ₀₋₄₅₀ (mm)
22.06.93 au 05.11.93	303	293,2	723,7	170,5
27.05.94 au 20.09.94	247	224	651,3	148,5

avec ; S₀₋₄₅₀ = Stock hydrique total ou réserve totale sur l'épaisseur de sol 0-450 cm

A partir de ce tableau IX, on peut souligner les faits suivants :

- la faiblesse du stock par rapport aux besoins des plantes (ETR) ;
- l'importance de la demande climatique (ETP) par rapport aux autres éléments du bilan hydrique.

4.2.4. Discussion

Les résultats montrent que les pluies de faible importance observées au début de la saison humide sont peu efficaces (sans effet sur la réserve hydrique). Dans ce sens, Cornet (1981) montre que 50% de celles-ci sont perdus par évaporation. En plus de l'évaporation, la rétention de cette eau dans les horizons de surface empêche son écoulement vers les horizons inférieurs, donc la reconstitution de la réserve du sol.

Ces résultats montrent qu'à partir d'une hauteur de pluie nécessaire pour porter les couches superficielles du sol près de la saturation, le ressuyage qui fait progressivement des horizons supérieurs : 0-60 cm (à partir du 27/08/93 et du 10/08/94) et ensuite vers les horizons plus profonds : 60-140 cm (à partir du 09/09/93 et du 24/08/94). Ce délai relativement court (12 jours en 1993 et 14 jours en 1994) entre la réhumectation des horizons de surface et ceux de profondeur traduit un bon ressuyage de ce sol.

Zante et Dièye (1985) ont montré pour un sol du même type que cette infiltration rapide sans horizon moins perméable à la base, empêcherait la saturation réelle.

D'autre part, le « ventre d'humectation superficiel » que présentent les profils en phase de réhumectation est caractéristique des sols filtrants contrairement aux sols vertiques à fentes de retrait pour lesquels, l'humectation commence en profondeur après le gonflement des argiles (Seiny-Boukar, 1990 ; Masse, 1993 ; Eyog-Matig, 1993).

De ce point de vue, Cornet (1981) montre sur un sol de dune de la même zone pour les années 1975 et 1976 respectivement avec une pluviométrie de 487,4 mm et 395,6, que le front d'humectation arrive à 250 cm en septembre avec une humidité volumique maximale de l'ordre de 10%. Nos résultats confirment ceux de cet auteur concernant le front d'humectation, et s'en écartent un peu pour le maximum de l'enveloppe humide correspondant ici à 6%.

Nous attribuons cette différence, d'une part au déficit hydrique par rapport à sa période d'étude (1975-1978), et d'autre part, à une éventuelle évolution, des propriétés du sol.

Par ailleurs, Chevallier et Claude (1991) situent le front d'humectation à 75 cm pour un maximum de l'enveloppe humide à 15% sur un sol dunaire et à placages sableux. Cependant, ce sol a la particularité d'être plus riche en argile, donc moins filtrant.

On peut également constater que la couche de sol 300-450 cm a gardé une humidité faible et stable autour de $0,030 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$, et que les profils de dessèchement restent dans une gamme d'humidité inférieures à celle du pF4,2. Ce dernier résultat rejoint celui de Zante et Dièye (1985) sur un sol sableux brun rouge du Ferlo sénégalais.

La dynamique globale des variations de l'humidité montre, à partir d'un niveau initial sec de fin de saison sèche, une recharge «hivernale» qui porte le sol à saturation apparente. Des niveaux élevés d'humidité seront maintenus jusqu'en fin de saison des pluies.

A partir de ce moment, on assiste à l'arrêt des précipitations alors que les plantes continuent à prélever l'eau du sol. Cette situation conduit à une nette réduction de la réserve hydrique qui, à terme, retrouve son niveau sec initial. Différents comportements hydriques correspondant à des états de dessèchement et d'humectation très contrastés entre les extrêmes saisonniers que constituent la pleine saison sèche et la pleine saison des pluies ont été mis en évidence.

Une dynamique hydrique similaire a été décrite par Cornet (1981), par Joffre (1987) et par Chevallier et Claude (1991).

En pleine saison humide, en dehors de la hauteur des pluies, c'est surtout leur fréquence qui détermine les processus tels que l'augmentation de l'infiltration et la diminution de l'évaporation, et par conséquent l'accroissement du stock d'eau du sol matérialisé par le «ventre d'humectation». Ce résultat recoupe les observations de Cornet (1981), de Bréda (1990) en zone tempérée, Seiny-Boukar (1990) et Eyog-Matig (1993) en zone tropicale.

Nous avons également montré une parfaite adéquation entre l'évolution temporelle du stock hydrique du sol et la pluviosité pour chacune des deux années du suivi. Ce résultat confirme ceux de Gupta et Muthana (1985) sur *Acacia raddiana* en conditions naturelles et de Ouattara *et al.* (1994) sous culture de sorgho.

Pour le stock optimal sur 1 m (souvent déterminé par les auteurs) nous avons obtenu : 64,1 mm en 1993 pour p.m.a.* = 303 mm et 53,1 mm en 1994 pour p.m.a. = 250 mm. Ces valeurs sont voisines de celles données sur sol sableux par Cornet (1981) pour Dahra-nord : 90 à 95 mm avec p.m.a. = 483,4 mm ; et Fété-Olé : 55 mm avec p.m.a. = 311,2 mm, mais aussi par Zante et Dièye (1985) : 60 à 75 mm avec p.m.a. = 150 à 550 mm pour des stations sahéniennes du Ferlo. Par contre, elles se distinguent bien de celles fournies par Gupta et Muthana (1985) : 100 à 140 mm pour p.m.a. = 100 à 450 mm.

La forte variabilité de l'humidité du sol dans les couches de surface (0-100 cm) s'explique essentiellement par l'absorption racinaire, et surtout par les herbacées (Moulis, 1994). On pourrait donc s'attendre à une compétition pour l'eau, entre les racines des herbacées et les racines superficielles des ligneux. Cependant, la coexistence des racines des herbacées et des ligneux au niveau de cette tranche de sol coïncide avec les périodes d'alimentation en eau non limitantes, ce qui permet d'éviter cette compétition pour l'eau.

On a noté de grandes fluctuations de l'ETR qui peuvent provenir de la grande sensibilité de cette plante aux variations du climat. C'est ainsi que la forte chute de l'ETR observée en période sèche exprime d'une part, une réduction des pertes d'eau par transpiration, et d'autre part, une faible disponibilité en eau du sol. Des résultats similaires ont été obtenus par Eyog-Matig (1993).

* p.m.a. = pluviométrie moyenne annuelle

La baisse du rapport ETR/ETP ($<0,5$) est présentée par Katerji et Hallaire (1984) comme le reflet quoiqu'imparfait, de la résistance stomatique. Cette régulation stomatique comme réponse au déficit hydrique a été évoquée par Eyog-Matig (1993), ce que nous avons interprétée plus haut comme une réduction probable de la transpiration des plantes.

Cette diminution du rapport ETR/ETP peut provenir :

- de la chute des feuilles ;
- de la régulation stomatique en phase de feuillaison ;
- des fluctuations de l'ETP.

Les rapports ETR/ETP voisins ou supérieurs à 1 caractérisent des périodes d'alimentation hydrique non limitante (du 27/08 au 22/09/93 et du 10/08 au 11/09/94) comme l'évoquent Cornet (1981), Sall *et al.* (1991) et Eyog-Matig (1993). La grande amplitude de variation de ce rapport ETR/ETP (0,01 à 1,28) est interprétée par Eyog-Matig (1993) comme le témoin de l'adaptation de cette plante aux conditions climatiques locales.

Les valeurs des éléments du bilan hydrique obtenues sont bien du même ordre de grandeur que celles données par Cornet (1981) en situation de dune pour la station de Dahra-Nord.

Conclusion

La dynamique de l'eau dans le sol a permis de montrer que l'eau des pluies constituait la principale source d'apport de ce sol. Nous avons ainsi pu faire ressortir la parfaite adéquation entre l'évolution temporelle du stock hydrique du sol et la pluviométrie.

Rappelons que les 2 années du suivi s'inscrivaient dans un contexte pluviométrique déficitaire où les précipitations étaient de 303 mm en 1993 et de 250 mm en 1994. Celles-ci s'écartaient bien de la moyenne qui est de 445 mm et correspondent respectivement aux récurrences quinquennale et décennale sèches.

On peut remarquer qu'en définitive, le sol passe d'un état initial sec avant les premières pluies au même état sec en fin de saison sèche. De ce fait, la variabilité des écarts d'humidité entre dates qui a été essentielle pour la détermination de l'ETR, s'avère nulle à l'échelle de l'année.

Ainsi, toute l'eau infiltrée au cours de la saison humide est reprise par évapotranspiration. En somme, sur l'année, la variation de stock est nulle.

La dynamique interne de l'eau dans la steppe a été essentiellement (pas de nappe affleurante) sous le contrôle du régime des pluies d'été (hivernage).

L'analyse des principaux éléments du bilan hydrique a permis de montrer que ce dernier est équilibré, et témoignent de la contrainte hydrique à laquelle la plante a été soumise. C'est dans ce contexte que les réponses développées par la plante, ses performances face à la contrainte, vont seront abordées.

4.3. Phénologie

4.3.1. Phénologie de la plante

4.3.1.1. Analyse des résultats

La figure 16 donne une représentation du spectre phénologique et des données décadaires de facteurs climatiques caractéristiques de la période du suivi ; notamment la pluviométrie (P mm), l'humidité relative moyenne de l'air (Hrm) et la température moyenne de l'air (Tm). Elle donne également l'évolution du stock hydrique pour l'épaisseur de sol 0-450 cm (S_{0-450}) pour la même période.

L'observation du spectre phénologique de la plante sur la figure 16b permet de situer l'installation de la phase de feuillaison entre la 3^{ème} décennie de juin et la 1^{ère} décennie de juillet. Cette feuillaison atteint son maximum respectivement pendant la 1^{ère} décennie de septembre 1993 et la 3^{ème} décennie de juillet 1994.

On note une période de chute partielle des feuilles à partir de la 1^{ère} décennie de janvier. Cette défeuillaison durera jusqu'à la 2^{ème} décennie d'avril, date à laquelle, moins de 5% des individus de la population conservent encore leurs feuilles. En 1994, la mise en place des nouvelles feuilles s'est faite en saison sèche. Dès la mi-mai, on compte un taux de feuillaison de 40%.

Soulignons toutefois que l'apparition de ces nouvelles a été plus hâtive en 1994 qu'en 1993 où il a fallu attendre la 1^{ère} décennie de juillet pour voir les premières feuilles. Aussi pour cette 2^{ème} année, le maximum de feuillaison a été noté dès la 3^{ème} décennie de juillet.

La floraison démarre avec un retard par rapport à la feuillaison à partir de la 2^{ème} décennie de septembre 1993 et n'avait toujours pas débuté au moment où nous arrêtons nos observations (2^{ème} décennie de septembre 1994). Le maximum obtenu (75%) à partir de la 1^{ère} décennie de novembre se maintient jusqu'à la 2^{ème} décennie de décembre 1993 ; date à partir de laquelle, elle retombe immédiatement à zéro. On peut signaler la coulure survenue suite à la phase sèche enregistrée pendant la 2^{ème} décennie de septembre, et qui se manifeste par une chute du pourcentage de floraison.

Les premiers fruits (moins de 5%) coïncident avec le maximum de floraison. Cette fructification est déphasée par rapport à la floraison et présente un pic majeur (~30%) pendant la 3^{ème} décennie de mars 1994. Elle ne durera pas longtemps puisque dès la 2^{ème} décennie de mai 1994, plus aucun arbre ne porte des fruits.

Le suivi du parasitisme des semences a été également effectué. Cette étude qui a consisté à évaluer la fréquence d'attaque des gousses et graines de *Acacia raddiana* en fonction de leur teneur en eau a été menée pendant la phase de fructification et à partir du maximum de présence des fruits (stades F2-F3 de la phénologie de l'arbre) correspondant à la date du 10 mars 1994.

La figure 17 nous donne la relation entre le taux de parasitisme et la teneur en eau des gousses et des graines. Elle permet de noter que le parasitisme gagne de l'importance quand les fruits qui contiennent en moyenne 8 graines et les graines commencent à se dessécher. Ce phénomène atteint son optimum alors que les teneurs en eau respectives des fruits et des graines ne représentent plus que 7% de leurs valeurs du 10 mars. Ce moment coïncide avec la phase de maturation des fruits et le début de la chute de ces derniers.

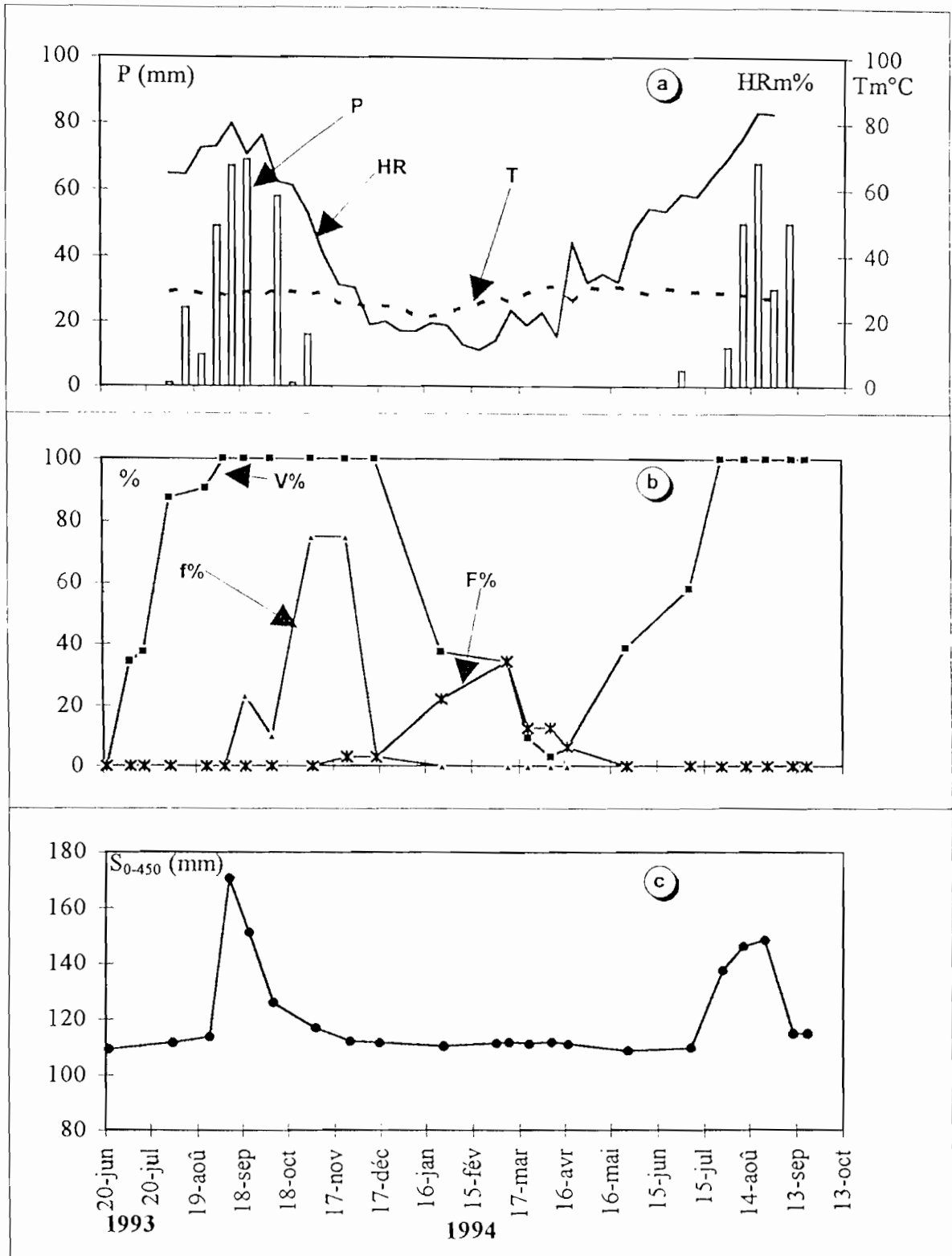


Figure 16 : Spectre phénologique de *Acacia raddiana*, variations saisonnières de facteurs climatiques et de la réserve hydrique totale du sol.

avec : V% = Pourcentage de feuillaison ; f% : Pourcentage de floraison ; F% : Pourcentage de fructification.

Les histogrammes pluviométriques présentés ici sont différents de ceux donnés aux figures 14 et 15 parce qu'ils correspondent non plus aux périodes séparant les mesures, mais à des décades.

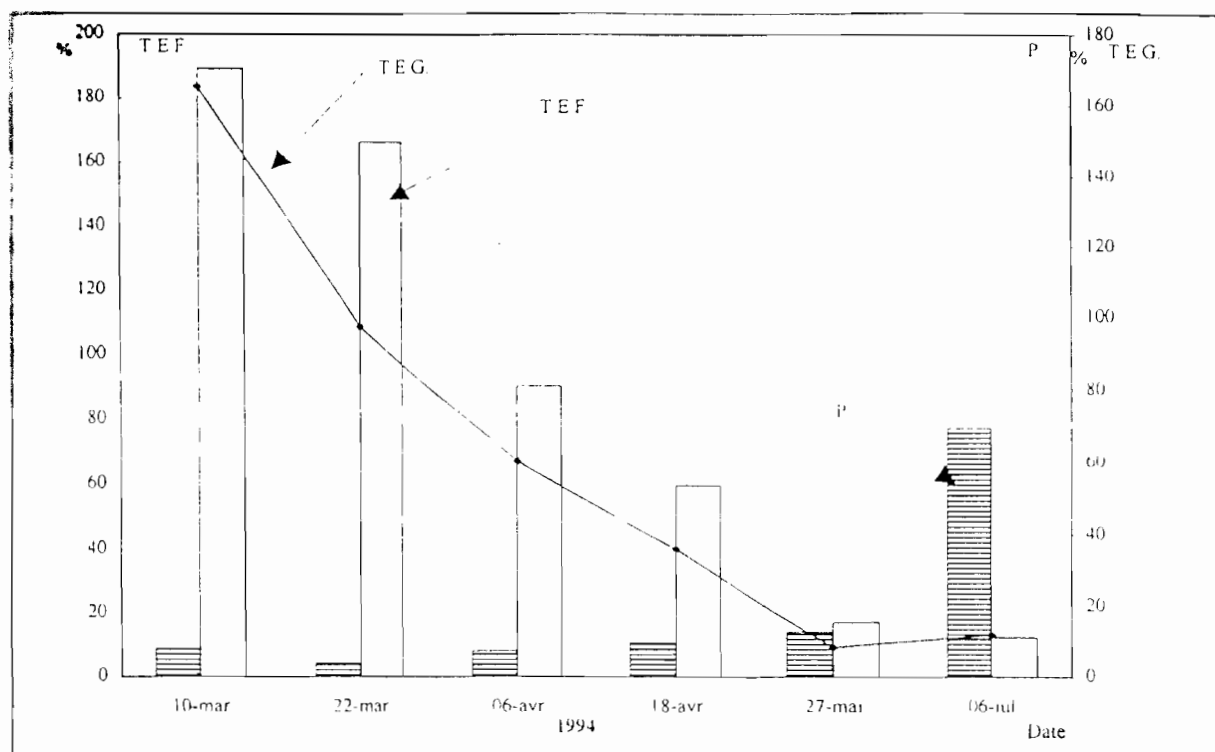


Figure 17 : Evolution du taux de parasitisme (P), de la teneur en eau des fruits (T.E.F.) et de la teneur en eau des graines (T.E.G.) pendant la phase de fructification.

4.3.1.2. Discussion et conclusion

En effet, nous avons noté une certaine homogénéité de l'état phénologique entre les individus de l'échantillon suivi au cours de l'étude.

Par contre, une variabilité intersite relativement importante a été mise en évidence entre Souilène (Anonyme, 1994) et Dahra (présent travail). Pour ce qui est de la phase végétative, la mise en place des feuilles et la défeuillaison sont plus précoces à Dahra qu'à Souilène où d'ailleurs, plus de 50% des individus de la population ne perdent pas leur feuilles.

La date du début de la floraison est similaire à Dahra et à Souilène. Il en est de même de l'ampleur de la floraison quoiqu'elle dure plus longtemps à Souilène. A Dahra, le début de la fructification serait plus précoce et la durée plus longue. Par contre son taux est largement à l'avantage de la station de Souilène (85% contre seulement 34% des individus en fruits).

Cette variabilité de comportement entre les sites est à mettre globalement en relation, tout au moins pour l'année 1993, avec les niveaux de réserve hydrique très différents malgré des précipitations du même ordre de grandeur (297 mm à Souilène et 303,3 mm à Dahra) et des sols de même nature. L'influence de la microtopographie à Souilène et les différences dans les méthodes d'étalonnage de la sonde dans les 2 sites seraient à l'origine de ces écarts.

Cependant, les résultats ne semblent pas montrer l'influence de la réserve hydrique sur la mise en place du feuillage. Pour toutes les 2 stations, cette feuillaison se manifeste bien avant la recharge de la réserve hydrique du sol et même avant l'arrivée des premières pluies. On peut voir que le débourrement qui s'effectue bien avant le début de la saison des pluies est très lié à l'humidité relative d'une part, ce qui rejoint les résultats de Grouzis et Sicot (1980) puis Borchert (1994) ; et à la température de l'air d'autre part. En effet, on remarque

que l'apparition des premières feuilles coïncide chaque fois avec une atmosphère humide (HR>60% en 1993 et ~ 50% en 1994) et chaude. Toutefois, on peut également soupçonner une influence de la photopériode et de la thermopériode.

De même, la chute des feuilles intervient pour une HR faible comme le montrent Grouzis et Sicot (1980), une réserve hydrique du sol revenue à son niveau sec, et une température élevée. La température semble agir également sur la fructification, d'autant plus que son pic correspond ici à la remontée de ce facteur.

A propos de l'effet de la température, nos résultats confirment ceux de Halevy et Orshan (1973) qui ont montré que *Acacia raddiana* manifestait systématiquement une défoliation de 40 à 50% au mois de juillet de tous les ans. Ce moment correspondant à la période des chaleurs (été) dans le Negev et le Sinai. Ils ont essayé de relier ce comportement à un rythme de développement endogène qui serait plus en adéquation avec les conditions climatiques de son origine (défoliation en période chaude) : l'Afrique sahélienne. Ullmann (1985) aussi soutient que les fortes températures favorisent la chute des feuilles de cette plante.

Par contre, ces résultats s'opposent à ceux de Grouzis et Sicot (1980) qui soulignent qu'il ne semble pas y avoir de rapport entre les variations de ce paramètre et celles des cycles phénologiques. De même, Friedel *et al.* (1994) montre que la température influençait secondairement la floraison des *Acacias* du centre australien.

Toutefois, nous devons préciser qu'une influence de la réserve hydrique du sol sur l'installation de la feuillaison ne semble pas nette. On peut remarquer que le débourrement se passe bien avant la saison des pluies, donc avant la reconstitution de la réserve hydrique. Ce résultat nous laisse concevoir comme Grossnickle (1989) - en conditions contrôlées - puis Fournier (1995) - en conditions naturelles -, une liaison entre la mise en place du feuillage et un phénomène d'ajustement osmotique (libération de solutés osmotiquement actifs dans les vaisseaux xylémiens) dans notre cas en fin de saison sèche. Nous donnons une illustration de cette hypothèse dans la suite de ce travail, dans la partie traitant des variations saisonnières de la tension de sève.

Le débourrement tardif en 1993 par rapport à 1994 pourrait s'expliquer par la pluviométrie très faible de 175 mm en 1992 contre 303 mm en 1993 puisqu'on peut constater que la hauteur d'eau tombée influe sur la durée des phases. D'ailleurs, Walker *et al.* (1995) montrent que la variabilité climatique affecte beaucoup la phénologie de la plante.

La phase de chute des fleurs s'accorde bien avec l'arrêt ou le déficit des pluies (entre la 3^{ème} décennie de septembre et la 1^{ère} décennie d'octobre).

S'agissant de la réserve en eau du sol, Grouzis et Sicot (1980) puis Borchert (1994) trouvent pour un même site, selon la disponibilité en eau du sol, des différences phénologiques entre les espèces qu'ils ont étudiées, mais aussi pour les mêmes espèces entre des sites différents. Ils montrent que les changements phénologiques, notamment le jaunissement suivi de la chute des feuilles, interviennent après l'arrêt des pluies. Nos résultats s'accordent avec ceux de Grouzis et Sicot (1980) qui révèlent une action prépondérante de la réserve hydrique du sol sur le déterminisme des phases phénologiques des ligneux sahéliens.

Plus tard, Borchert (1994) note une bonne corrélation entre les phénophases (défoliation, floraison, développement des bourgeons) et la tension de sève des plantes. En fait, comme souligné par Reich et Borchert (1984), c'est moins la pluviométrie en valeur absolue qui contrôle la phénologie que son influence sur la teneur en eau du sol, donc sur l'état hydrique de la plante.

D'autre part, il précise que la réduction des pertes d'eau par transpiration pendant la phase de chute des feuilles favorise l'utilisation de l'eau résiduelle de la plante, donc permet d'assurer une réhydratation des tissus et par conséquent, le débourrement observé en période sèche.

Il conclue qu'entre autres facteurs, l'état hydrique de la plante apparaît comme le principal qui détermine la phénologie. On peut d'ailleurs constater une bonne adéquation entre l'évolution de la tension de sève (composante du potentiel hydrique foliaire) (Figure 23) et celle de la feuillaison (Figure 16b).

La diminution de la tension de sève ou remontée du potentiel hydrique foliaire observée en fin de saison sèche (Figure 23) est un phénomène qui se justifie bien quand on sait que le débourrement et le développement des feuilles supposent une expansion cellulaire qui, selon Borchert (1994), est inhibée par un déficit hydrique même modéré. Cette modification de la composante osmotique du potentiel hydrique foliaire va donc induire un niveau de turgescence des tissus suffisant pour déclencher ce phénomène.

En Israël, des travaux de Halevy (1974) ont montré que 99% des attaques des graines de *Acacia raddiana* étaient imputables à *Brichidius albosparsus*.

Pour le Sénégal, nous avons pu distinguer la présence, à la fois, de charançons considérés par Ernst *et al.* (1989) comme des prédateurs exceptionnels des *Acacias* africains, et de bruches. Des travaux actuellement en cours au laboratoire d'Entomologie I.T.A./ORSTOM ont permis déjà de déterminer les espèces de bruches qui s'attaquent particulièrement aux graines de cette légumineuse. C'est ainsi que Delobel *et al.* (1995) distinguent : *Sulcobruchus sinaitus* Daniel, *Bruchidius aurivillii* Blanc, *Bruchidius sahelicus* Decelle, *Caryedon longispinosus* Decelle et *Caryedon sahelicus* Decelle.

Selon Southgate (1983) cité par Gaye (1988), la durée moyenne du cycle des bruches est de 30 jours. Cet auteur décrivant le cycle, précise que l'insecte dépose ses oeufs sur les jeunes gousses vertes. Après l'éclosion, la larve munie de pattes, de poils et de piquants, arrive à pénétrer dans la graine. Là, elle poursuit son développement au terme duquel, l'adulte sort par un trou en perçant le tégument de la graine.

Cette sortie coïncide avec la maturité des graines, ce que nous avons pu montré d'ailleurs ci-dessus (Figure 17).

L'attaque a toujours lieu bien avant la maturation des semences. C'est donc sa manifestation que nous observons avec l'apparition du trou. De ce fait, pour déterminer le parasitisme des graines, il conviendrait de les disséquer à partir de la phase F2. Ceci permettrait de déterminer très tôt déjà, la présence ou non du parasite.

Le fort taux de parasitisme obtenu en fin de cycle (77%) confirme les résultats de Coe et Coe (1987) qui, en travaillant sur des légumineuses, ont montré que les taux d'attaque des fruits par les bruches étaient beaucoup plus importants sur les fruits indéhiscentés que sur les fruits déhiscentés. De ce point de vue, les fruits de *Acacia raddiana*, même s'ils sont déhiscentés, présentent une ouverture tardive (après chute), ce qui pourrait expliquer ce résultat.

A propos de la période d'émergence, nos résultats qui donnent des taux d'attaque plus élevés entre les mois de mai et juillet (fin de phase) se rapprochent de ceux de Ernst *et al.* (1989). Ces auteurs montrent pour des graines de *Acacia tortilis* infestées par *Brichidius aurivillii*, que la plupart des adultes émergent entre mai et août ; période correspondant à la maturation et à la chute des fruits. Ils confirment par la même occasion, que l'essentiel du dommage observé au niveau des cotylédons et de l'embryon, survient après la maturation des graines. On peut donc envisager qu'une récolte précoce telle que le préconise Gaye (1988) permettrait d'obtenir un maximum de graines viables.

Cette période de sortie présente une certaine hétérogénéité que nous attribuons, comme suggéré par Ernst *et al.* (1989), aux écarts entre les moments de dépôt des oeufs sur les gousses. D'autre part, puisque la fructification s'étale dans le temps avec la présence simultanée de fruits en nouaison, de fruits bien mûrs et de fruits secs, on comprend que ce phénomène puisse se poursuivre dans le temps avec des taux faibles d'abord - fruits rares - et élevés en fin de phase - majorité des fruits en maturation -.

D'un autre point de vue, Ernst *et al.* (1989) d'une part, puis Ahmed (1986) d'autre part, font remarquer que l'ingestion des semences par les herbivores immédiatement après la chute des fruits permet, grâce aux sucs digestifs, de tuer les larves. Mieux, Ahmed (1986) précise que passage dans le tube digestif améliore le pouvoir germinatif des graines.

Globalement, les résultats obtenus mettent en évidence une variabilité dans le comportement phénologique de cette plante pendant la période des observations. Même s'il est difficile de distinguer le rôle exclusif d'un des facteurs étudiés sur la phénologie de la plante, il ressort que l'eau (pluie, réserve du sol et état hydrique interne de la plante) joue un rôle prépondérant dans le déterminisme du cycle végétatif de la plante.

Pour l'essentiel, cette variabilité des cycles phénologiques est calquée sur celle des fluctuations des facteurs climatiques même si l'on ne sait pas encore distinguer les limites de l'action de ces facteurs exogènes de celle du génotype. Ce comportement constitue ainsi une façon de s'adapter au caractère aléatoire du climat de cette zone.

Il faut également préciser que le parasitisme des graines par les bruches et les charançons au cours de la fructification, constitue une limite sérieuse à la régénération naturelle de cette plante.

4.3.2. Phénologie de la nodulation

4.3.2.1. Résultats

La figure 18 donne l'évolution au cours du temps de la biomasse nodulaire et de la biomasse racinaire sur un mètre de sol en relation avec le stock hydrique, la feuillaison de la plante, et les précipitations. Les valeurs maximales des biomasses des nodules et des racines sont obtenues le 9 septembre 1993 (Figure 18a). Cette date correspond au maximum de stock hydrique du sol sur 1 m (soit 64,1 mm) et à la pleine feuillaison (100%) des individus suivis (Figure 18b). D'autre part, elle coïncide avec une période pendant laquelle, 75% de la hauteur annuelle de pluie sont déjà tombés (Figure 18b).

Globalement, à cette date, ces différents paramètres ont atteint leurs valeurs maximale.

Une analyse de variance effectuée sur les biomasses nodulaire ($F_{159/9} = 36,77^{***}$) et racinaire ($F_{159/9} = 6,63^{***}$) prélevées sur un mètre de sol, nous a permis de mettre en évidence des différences significatives ($p = 0,01$). Le test de Newman-Keuls, appliqué aux moyennes permet de distinguer des groupes homogènes (lettres associées aux courbes de la Figure 18a).

Pour caractériser les variations de biomasses nodulaire et racinaire en fonction de la profondeur, nous avons retenu à partir de cette analyse quatre dates dont les moyennes étaient représentatives de la série : 03/08 ; 09/09 ; 08/10 et 27/11/1993. Les résultats de l'analyse de variance à deux facteurs (date et profondeur) sur la biomasse nodulaire ($F_{255/3} = 20,13^{***}$) et sur la biomasse racinaire ($F_{255/3} = 118,65^{***}$) sont hautement significatifs ($p = 0,01$).

Les résultats du test de Newman-Keuls (Tableau X) montrent à partir des groupes homogènes, d'une part que les biomasses nodulaires des niveaux 25-50 cm et 50-75 cm sont significativement plus élevées que celles des horizons 0-25 cm et 75-100 cm. Le maximum de nodules se situent dans le niveau 50-75 cm.

D'autre part, la biomasse racinaire présente des valeurs significativement distinctes et décroissantes de l'horizon 0-25 cm à l'horizon 75-100 cm (Tableau X).

Tableau X : Valeurs moyennes (groupes homogènes de Newman-Keuls) de biomasse nodulaire et racinaire par niveau de profondeur.

Niveau (cm)	Biomasse nodulaire (mg.dm ⁻²)	Biomasse racinaire (mg.dm ⁻²)
0-25 cm	5,0 ^b	990,6 ^a
25-50 cm	8,2 ^a	492,4 ^b
50-75 cm	9,9 ^a	215,9 ^c
75-100 cm	1,4 ^c	97,5 ^d

Dans chacune des colonnes, les nombres qui portent les mêmes lettres ne sont pas significativement différents.

En effet, dans l'horizon 0-25 cm par exemple, on observe très peu de nodules pour une quantité maximale de racines. De même, la biomasse nodulaire n'est pas liée d'une manière exclusive à l'humidité du sol. Ainsi, on observe dans l'horizon inférieur 75-100 cm, très peu de nodules, alors que l'humidité du sol est optimale (Figure 19).

En définitive, on peut dire que l'humidité du sol et la quantité de racines interagissent, et que des valeurs moyennes de ces deux facteurs suffiraient à favoriser une production de nodules. D'ailleurs, il existe une bonne corrélation entre la biomasse de nodules et la biomasse de racines (Figure 20) définie par l'équation : $B_{nod} = 2 \cdot 10^{-5} (B_{rac})^2 - 0,0285 B_{rac}$ (avec $r^2 = 0,93$ pour $n = 10$). Cette relation a été établie sur les biomasses relatives au premier mètre de sol.

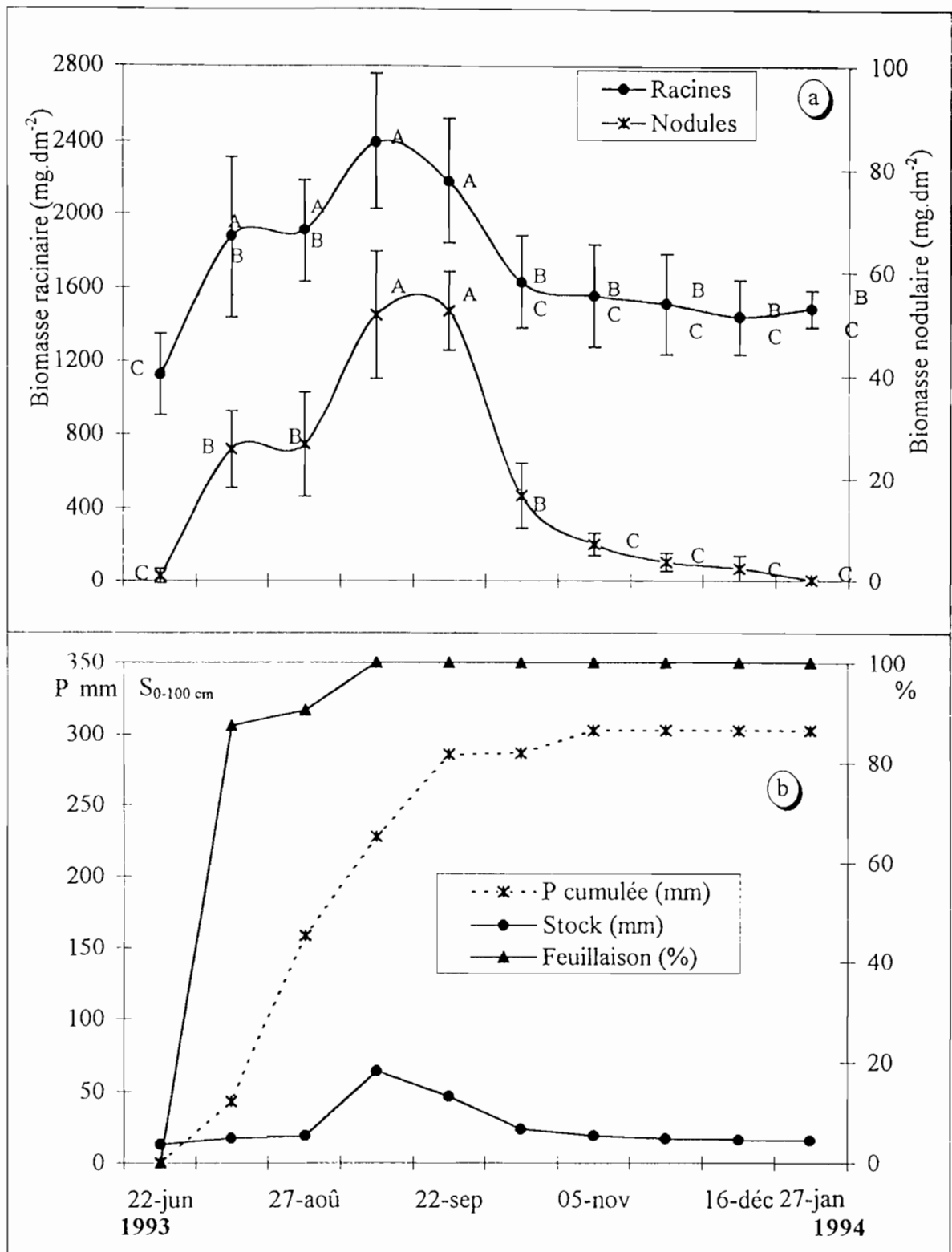


Figure 18 : Evolution temporelle de la biomasse nodulaire et de la biomasse racinaire en relation avec le stock hydrique du sol (0-100 cm), la phénologie de l'arbre et les précipitations.

Sur la figure 18a, les moyennes repérées par les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes (Test de Newman-Keuls, $p = 0,01$).

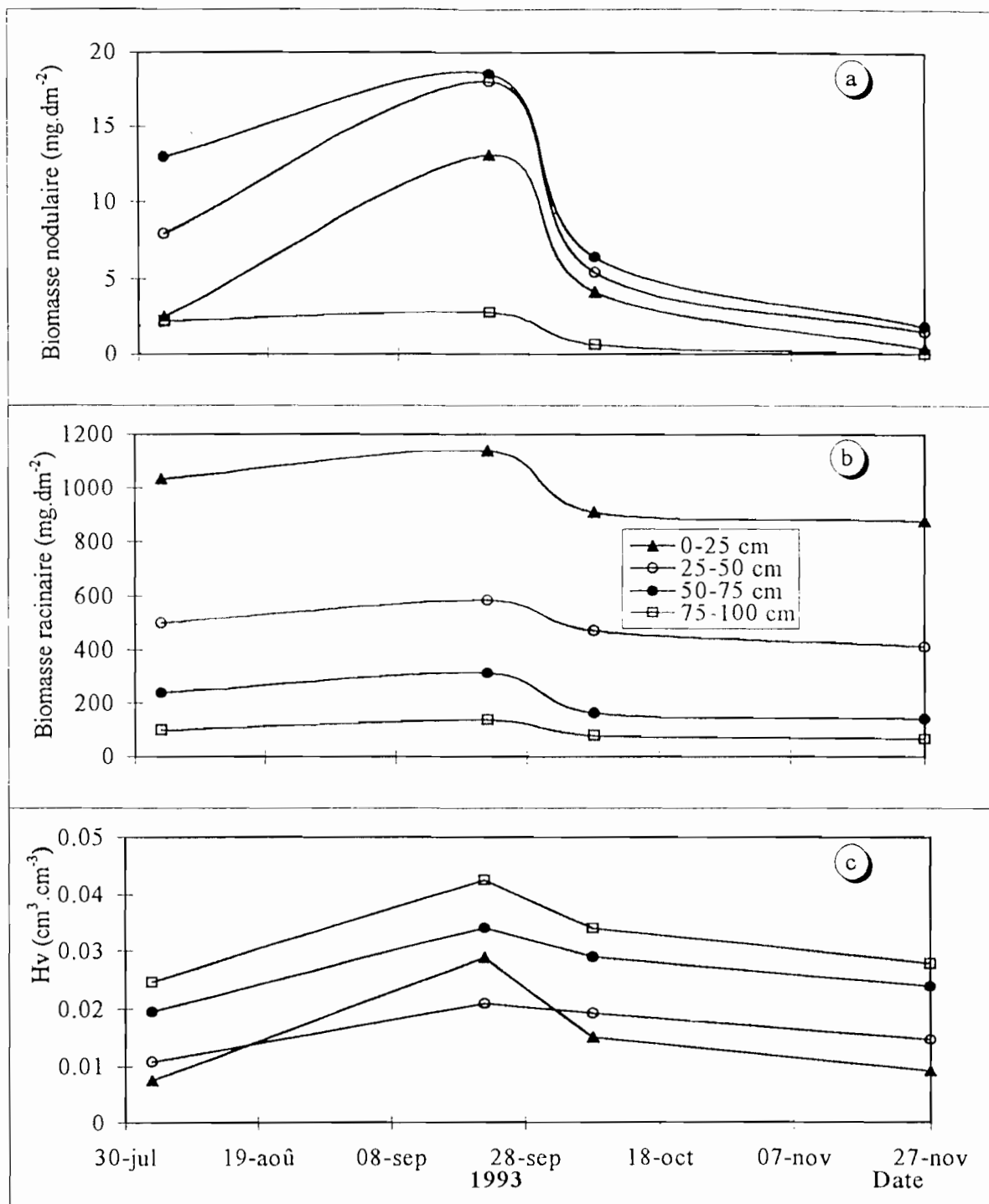


Figure 19 : Evolution temporelle de la biomasse nodulaire, de la biomasse racinaire et de l'humidité volumique du sol pour différentes profondeurs.

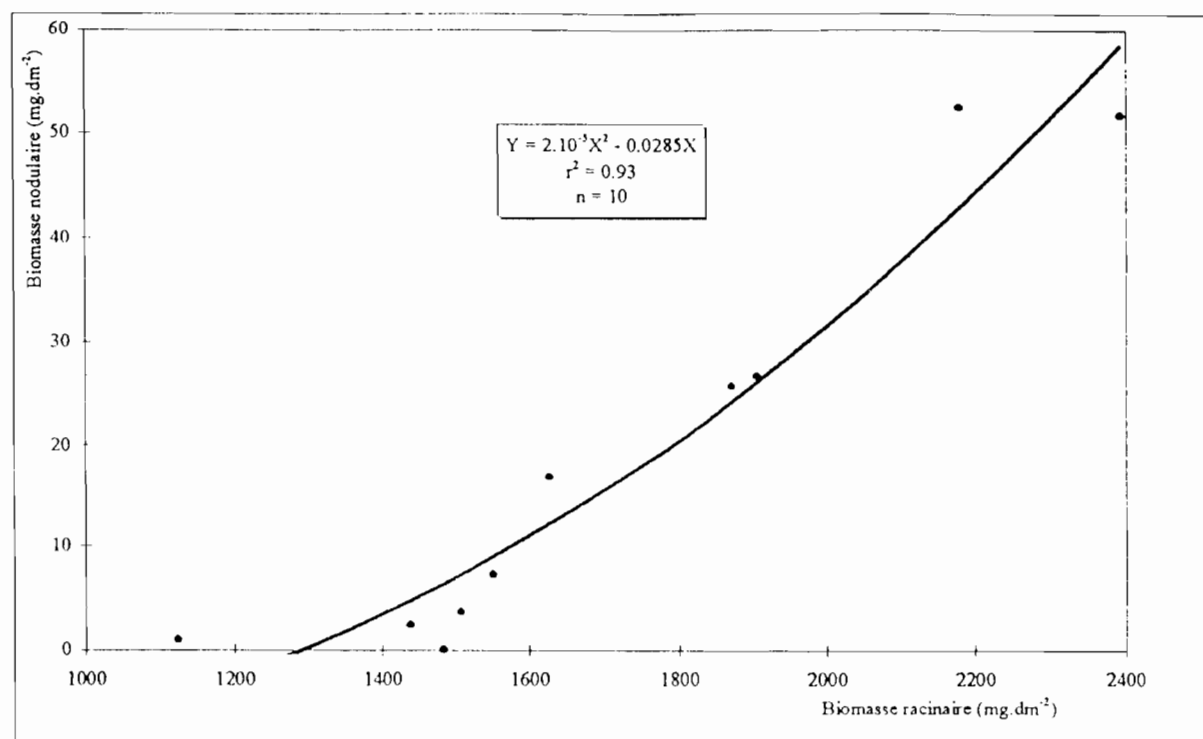


Figure 20 : Relation entre la biomasse nodulaire et la biomasse racinaire de *Acacia raddiana*.

4.3.2.2. Discussion et conclusion

Il existe deux voies principales pour l'alimentation des légumineuses en azote (Franco *et al.*, 1979 ; Obaton, 1992). Il s'agit notamment de l'assimilation des nitrates du sol absorbés par les racines et la fixation biologique de l'azote ; cette dernière fournissant 75% de l'azote consommée par ces plantes (Krul *et al.*, 1982). Selon Obaton (1992), ces deux voies peuvent être complémentaires ou concurrentes suivant les conditions du milieu et les stades physiologiques de la plante.

D'après Dreyfus et Dommergues (1981) ; Ganry et Dommergues (1993) et Ndoye et Guèye (1993), *Acacia raddiana* est classée parmi les espèces à faible pouvoir fixateur d'azote (P.F.N.). L'optimum de nodulation obtenue pendant la période la plus humide peut s'expliquer par la reprise des activités microbiennes qui ont besoin d'eau pour s'effectuer (Stroosnijder et Koné, 1982). Ainsi, la chute accusée par la nodulation en fin de saison humide est imputable à la réduction de l'activité microbienne suite au dessèchement du sol.

Les rares nodules secs rencontrés avant les premières pluies (22 juin 1993), permettent d'envisager une nodulation pérenne chez cette plante. Cette caractéristique constitue d'après Ganry et Dommergues (1993) un avantage certain d'autant plus que la fixation d'azote pourrait repartir dès que les conditions du milieu redeviennent favorables.

On dira que cette plante ne présente une nodulation active, que pendant la saison des pluies.

D'autre part, la nodulation est relativement superficielle. La zone préférentielle de formation des nodules se situe à 50-75 cm pour une distance de 2 m du tronc de l'individu. Ce résultat confirme ceux de Lajudie *et al.* (1991) et de Dreyfus *et al.* (1994) obtenus sur cette même plante dans le Ferlo. Pour les premiers auteurs, la densité maximale de nodules se retrouve à 50 cm de profondeur dans la zone située entre 2 et 3 m du tronc. Pour Dreyfus *et al.* (1994), celle-ci se situerait entre 25 et 75 cm de profondeur pour la même zone. Par contre, ces résultats s'écartent de ceux de Dupuy *et al.* (1991) qui soutiennent avoir rencontré des

nodules sous le couvert de la plante à 2 m de profondeur, même si on semble sortir de la zone préférentielle. Sous *Acacia senegal*, de Lajudie *et al.* (1991) trouvent les premiers nodules, toujours en milieu naturel, à 3 m de profondeur.

Par ailleurs, Dupuy et Dreyfus (1992) ont révélé la présence de populations de bactéries fixatrices du genre *Bradyrhizobium* à 34 m de profondeur d'un sol du Sud-Sénégal (Casamance) sous *Acacia albida*.

L'absence ou la rareté des nodules dans l'horizon le plus superficiel (0-25 cm) peut s'expliquer par la grande variabilité de l'humidité du sol à ce niveau (évaporation et absorption racinaire intenses) d'une part, et l'excès de nitrates provenant de la décomposition de la litière d'autre part (Obaton, 1992). On peut également comprendre la faible fréquence des nodules au niveau de l'horizon 75-100 cm quant on sait que les nodosités se forment sur les extrémités des racines fines.

En effet, des études ont démontré la grande sensibilité de la nodulation et de la fixation biologique de l'azote aux facteurs environnementaux (Habish, 1970 ; Duhoux, 1981 ; Dommergues *et al.*, 1984 ; Sprent, 1984 ; Obaton, 1992 ; Ganry et Dommergues, 1993) qui souvent, peuvent être limitants. Ces facteurs capables de limiter ou d'inhiber la nodulation et la fixation biologique de l'azote, sont généralement les mêmes que ceux qui affectent la croissance végétale, même si les seuils peuvent différer sensiblement (Habish, 1970 ; Obaton, 1992 ; Ganry et Dommergues, 1993).

Ils peuvent être nombreux, mais parmi les plus importants, on peut distinguer le déficit hydrique du sol et les minéraux notamment l'azote et le phosphore du sol (Dommergues *et al.*, 1984 ; Sprent, 1984 ; Obaton, 1992). Néanmoins, on peut citer aussi la température du sol et le pH.

Dans ce travail, nous avons pu constater pendant les périodes de présence effective de nodules (août/septembre), que l'humidité volumique de la couche de sol (0-100 cm) prospectée variait entre 4 et 11% avec un maximum de nodules à 11%. Cette gamme s'insère en partie dans celle de 7,5 à 15% dégagée par Habish (1970) pour une nodulation optimale à 15%. Cet auteur a montré qu'à 7,5% d'humidité, les nodules sont confinés dans les horizons plus superficiels du système racinaire dont les teneurs en eau sont encore plus élevées que ceux des horizons profonds pour permettre la formation de nodules.

En saison sèche, période où l'humidité du sol est le plus souvent inférieure à celle au point de flétrissement permanent, la fréquence des nodules est très faible. Comme suggéré par Masefield (1952) et Corby (1959) cités par Habish (1970), cette humidité ne permet pas de maintenir les nodules. Selon ces auteurs, le faible potentiel fixateur des légumineuses dans les sols tropicaux s'explique par les déficits hydriques.

Obaton (1992) démontre qu'un déficit hydrique, même faible, réduit fortement l'activité nitrogénase des nodosités - donc la fixation d'azote - puisqu'elles sont souvent situées dans les horizons superficiels du sol (Habish, 1970 ; Dommergues *et al.*, 1984 ; Sprent, 1984 ; Virginia, 1986 ; Obaton, 1992) soumis à une dessiccation rapide. Particulièrement pour *Acacia raddiana*, Muthana et Arora (1980) ont montré que le déficit hydrique dans les horizons de surface affecte l'activité fixatrice de l'azote de cette plante.

La baisse de l'activité nitrogénase soulignée par Obaton (1992) se traduit par une baisse de l'activité fixatrice. Cette dernière passe à la fois par une diminution de l'alimentation des nodosités en oxygène et un ralentissement du transport des photosynthétats vers ces nodosités (Obaton, 1992).

De ce fait, l'humidité du sol peut être considérée comme le facteur qui domine la dynamique de l'azote.

L'excès d'azote dans le sol réduit considérablement la fixation biologique de cet élément (Krul *et al.*, 1982 ; Dommergues *et al.*, 1984 ; Högborg, 1986 ; Obaton, 1992 ; Ganry et Dommergues, 1993). Obaton (1992) note que les effets négatifs de cet excès peuvent s'exprimer à différents niveaux par :

- une opposition à la pénétration des rhizobia dans le poil absorbant ;
- une interruption du développement des nodosités déjà formées ;
- une entrave aux mécanismes biochimiques de fixation de l'azote dans les nodosités déjà actives.

Suite à la chute des feuilles caractéristique des caducifoliées des zones semi-arides, et à la décomposition de la litière, les sols sont soumis à un excès temporaire de nitrates. Cette forte concentration en nitrates provoque selon Obaton (1992), dès après les premières pluies, un *flush* de nitrification susceptible de perturber la nodulation.

On pourrait d'ailleurs expliquer la faible biomasse nodulaire de début de saison humide que nous avons obtenue, entre autres facteurs, par cette perturbation de la nodulation.

La carence en phosphore connue au même titre que celle de l'azote dans les zones tropicales arides et semi-arides (Jones, 1973, Bate, 1981 ; Stroosnijder, 1982 ; Obaton, 1992), réduit la production de matière et de nodules des légumineuses (Obaton, 1992). Cette carence en constitue souvent le facteur limitant majeur (Dommergues *et al.*, 1984 ; Guèye *et al.*, 1990). Il ressort ainsi que la formation des nodosités est sensible à la concentration en phosphore.

Toutefois, le rôle spécifique de cet élément n'est pas bien élucidé selon Obaton (1992) et notamment sur la pénétration des rhizobia, la nodulation, le mécanisme biochimique de fixation. Néanmoins, même si sa fonction reste à préciser pour certains aspects du fonctionnement de la symbiose, l'importance de cet élément dans la fixation de l'azote ne fait pas de doute d'autant plus que l'énergie nécessaire à cette fixation est fournie par les phosphorylations oxydatives.

Il a été démontré que l'association endomycorhizienne à vésicules et arbuscules (VA) augmente considérablement la masse de nodules (Dommergues *et al.*, 1984 ; Le Tacon *et al.*, 1989) même si elle n'améliore pas l'activité nitrogénase - fixation de l'azote - (Le Tacon *et al.*, 1989). Ces auteurs montrent qu'au niveau normal de disponibilité en azote, et en absence de champignon endomycorhizien VA, la fixation de l'azote est très réduite.

Cette association permet d'améliorer aussi et surtout la nutrition phosphatée des plantes.

Cornet *et al.* (1982) ont pu mettre en évidence des effets bénéfiques de l'inoculation de *Acacia raddiana* en pots par des champignons endomycorhiziens, en particulier, *Glomus mosseae*.

Pour le Sénégal, les premiers essais au champ ont été réalisés à Bandia dans une plantation à *Acacia holosericea*, et ont produit au bout de deux ans, des résultats satisfaisants sur la croissance et la survie des plants (Dommergues *et al.*, 1984). Il apparaît qu'à l'instar de l'image de l'inoculation des plantes par les bactéries fixatrices d'azote, technique devenue commune de nos jours, il serait possible d'améliorer la nutrition phosphatée des légumineuses en général, et de *Acacia raddiana* en particulier par inoculation par des souches actives de champignons tels que ceux du genre *Glomus* actuellement très utilisé.

Pendant la période de la nodulation effective (saison humide), nous avons observé une variation de la température entre 32°C à 50 cm de profondeur, et 33°C à 100 cm de profondeur. Ces températures se rapprochent de celles données par Habish (1970) qui donne la température de 35°C comme celle favorisant une nodulation optimale. En même temps, il indique que le maximum de fixation de l'azote s'effectue à 30°C.

Cette variabilité des températures optimales de nodulation relève selon Habish (1970) du fait que l'influence de la température sur la nodulation dépend des espèces de légumineuses.

Pendant les périodes où la nodulation était faible (fin de la saison sèche chaude et début de la saison sèche froide), les températures moyennes étaient respectivement de 35°C et 30°C. A 30°C, la teneur en eau du sol étant encore à un niveau pouvant permettre la nodulation (27 novembre 1993), la raréfaction des nodules nous permet de confirmer le résultat de Habish (1970). En effet, ce dernier a noté une réduction de la formation des nodules à cette même température.

Le pH moyen de 7,4 du sol de notre site peut être considéré comme très voisin de ceux que donne Habish (1970) comme étant les pH les plus favorables à une nodulation et à une croissance optimale. Il constate également qu'il n'y a pas formation de nodules lorsque le pH évolue entre 5 et 5,5 bien que la croissance continue à se faire normalement.

La nodulation et la croissance sont réduites par des pH 8,5-9 (sols alcalins)

L'étude de l'évolution temporelle de la nodulation de *Acacia raddiana* en conditions naturelles nous a permis de constater que ce phénomène atteint son maximum en pleine saison des pluies alors que le sol a reçu au moins 75% de la pluviométrie annuelle. La zone préférentielle de formations des nodosités se situe sous le couvert de cette plante (à 2 m du tronc) et entre 50 et 75 cm de profondeur. Il est surtout important de retenir que l'humidité du sol et la quantité de racines fines, pour des valeurs moyennes, déterminent ensemble cette nodulation.

Le faible pouvoir fixateur de *Acacia raddiana* et ses nombreux facteurs limitants communs en milieu sahélien n'empêchent que la nodulation observée en saison des pluies devrait favoriser la constitution d'une réserve azotée. Ainsi, cette plante pourrait contribuer à améliorer le niveau de fertilité du sol, donc la qualité des herbages dans cette zone à vocation pastorale.

4.4. Extraction racinaire de l'eau du sol

L'extraction racinaire sera évaluée par comparaison de différents profils matriciels.

4.4.1. Extraction verticale

L'extraction verticale a été estimée par la comparaison des potentiels matriciels du profil mesuré sous le couvert d'un *Acacia raddiana* (5 m de hauteur et 17,2 cm de diamètre à la base, à une distance de 25 cm du tronc) et du profil observé hors du couvert ligneux (à 14 m du couvert).

Trois périodes correspondant à des phases d'activités de la strate herbacée et de la strate ligneuse ont été suivies :

- le coeur de la saison des pluies (strates herbacée et ligneuse actives) ;
- l'arrière saison (octobre) : strate ligneuse très active et strate herbacée sénescence ;
- la saison sèche (janvier) : strate ligneuse encore active mais beaucoup moins.

La figure 21a permet de voir pour une humidité optimale du sol mesurée en pleine saison humide (22/09/93) trois zones d'absorption racinaire symbolisées par un abaissement du potentiel matriciel : la tranche de sol 0-100 cm, puis les niveaux 200 et 350 cm.

En effet, pour la couche 0-100 cm, les profils hors et sous ombrage sont comparables. Ils résultent de l'absorption à la fois des racines des herbacées et de celles des ligneux - *Acacia raddiana* notamment -. Aux niveaux 200 et 350 cm, un net décalage s'observe entre ces 2 profils. Ce décalage témoigne d'une extraction racinaire prépondérante de *Acacia raddiana* par rapport aux herbacées à ces profondeurs.

La figure 21b montre dans une gamme de potentiels plus bas (0 à -2 MPa) du fait du dessèchement progressif du sol (08/10/93), et pour la couche 0-100 cm, une extraction plus importante sous ombrage qu'à l'extérieur du couvert ligneux.

Comme l'activité de la strate herbacée à cette période s'est déjà réduite de manière significative, suite à la sénescence des plantes annuelles qui la composent presque exclusivement, on doit admettre que cet état résulte d'une forte absorption par le système racinaire superficiel des ligneux.

D'autre part, les niveaux d'absorption préférentiels identifiés en profondeur (200 cm et moins nettement 350 cm) se dégagent.

Sur la figure 21c, la tendance se renverse au niveau de la couche superficielle. Ceci est à relier au dessèchement prononcé de celle-ci (27/01/94) du fait de l'évaporation devenue importante hors couvert. L'inversion de tendance est due au fait que l'évaporation hors couvert devient très importante par rapport au couvert ligneux. En effet, sous ombrage, le rayonnement global, la température, l'humidité relative et la vitesse du vent sont réduits (Akpo, 1992). Egalement, l'absorption dans les zones 200 et 350 cm se confirme bien.

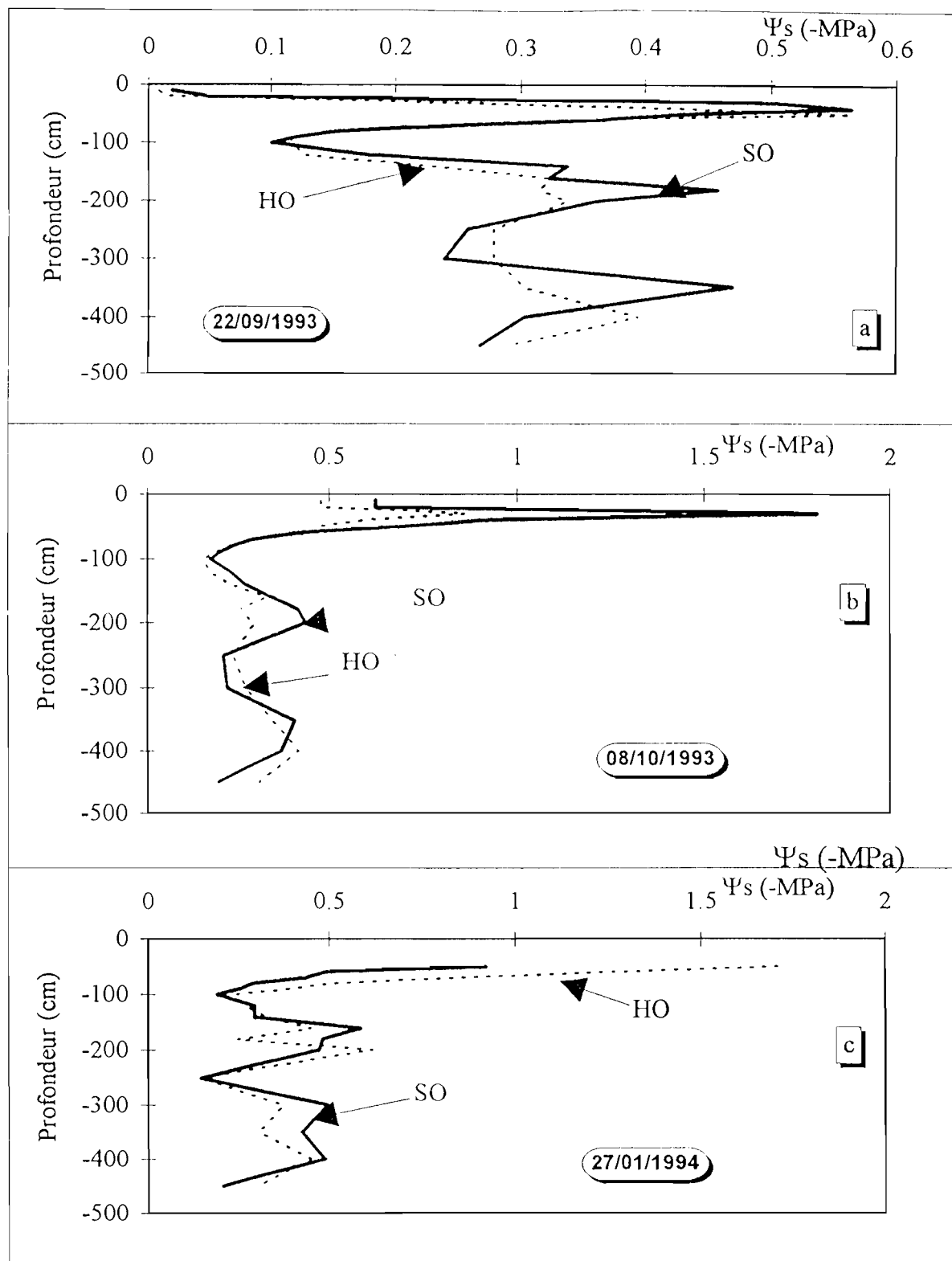


Figure 21 : Profils du potentiel matriciel hors (HO) et sous ombrage (SO) de *Acacia raddiana* pour trois niveaux d'alimentation en eau du sol.

4.4.2. Extraction horizontale

L'extension horizontale du système racinaire de *Acacia raddiana* a été évaluée par la comparaison des profils matriciels des tubes neutroniques situés à différentes distances des arbres (1 à 14 m). Ce suivi a été réalisé au cours du dessèchement à partir de la réserve hydrique maximale du sol sur l'épaisseur 0-450 cm.

Comme les tubes de référence ayant servi à fixer les distances par rapport à l'arbre ne présentaient pas les mêmes stocks initiaux, cette variation a été exprimée en valeurs relatives, c'est à dire en pourcentages par rapport aux stocks initiaux.

La figure 22 exprime les variations de stock en fonction de la distance du tronc pour différentes périodes. Ces variations de stock traduisent essentiellement l'absorption des *Acacia raddiana*, car, à cette période du cycle végétatif, la strate herbacée n'est plus fonctionnelle. Il apparaît nettement que l'optimum d'extraction racinaire se situe à 4 m (extraction double de celle à 1 m), ce qui correspond sensiblement à la limite de la frondaison (3 à 4 m) où se situeraient les racines moyennes fines.

Plus près du tronc, l'absorption est plus faible, car c'est la zone de prédilection des grosses racines.

Il apparaît aussi que l'absorption racinaire est beaucoup plus faible pour des distances inférieures et supérieures à celle-ci. Notons que cette absorption devient homogène et négligeable à partir d'une distance de 14 m.

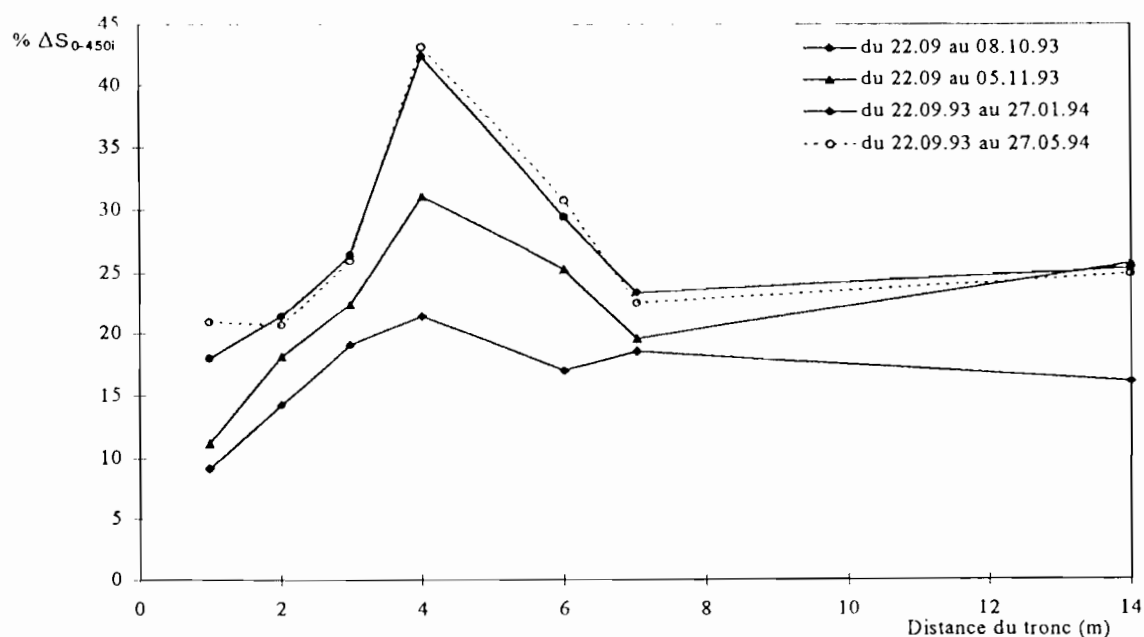


Figure 22 : Variation de stock en fonction de la distance du tronc de *Acacia raddiana*. Les mesures ont été réalisées à partir de la fin de la saison des pluies.

D'autre part, on voit que les profils tendent à se confondre au fil de l'épuisement de la réserve hydrique. Ceci matérialise le retour au niveau minimum du profil à partir du 27/01/94.

4.4.3. Discussion

⇒ Le système racinaire de *Acacia raddiana* présente une stratification verticale avec 3 principales zones d'absorption : 0-100 cm en saison humide, 200 cm et 300-350 cm en fin de saison des pluies et en pleine saison sèche. Pour le niveau 300 cm décrit par Bille (1977), puis 300 et 100 cm décrits par Fournier (1995), nos résultats confirment les travaux de ces auteurs qui trouvent pareillement un enracinement profond. Ce dernier auteur montre que *Balanites aegyptiaca* espèce coexistant avec *Acacia raddiana* dans le Nord-Sénégal a un enracinement plus superficiel qui arrive à 2 m de profondeur.

Ces résultats rejoignent aussi les observations de Cazet (1989) qui montrent sur un individu de *Acacia raddiana* âgé de 32 mois, que le pivot arrive déjà à 300 cm.

Il faut toutefois souligner l'importance de la nature du sol sur la morphologie et la profondeur de pénétration des racines pour une même espèce. De ce point de vue, Seghieri (1990) trouve un enracinement maximal à 140 cm de profondeur pour *Acacia seyal* sur un sol vertique du Nord-Cameroun alors que Soumaré *et al.* (1994) donnent pour la même espèce, une profondeur de 600 cm sur un sol sableux au Mali. Dans ce même ordre d'idées, Alexandre et Ouédraogo (1992) ont caractérisé un enracinement profond et pivotant chez *Acacia albida* sur sol meuble et qui peut devenir horizontal et superficiel sur sol compact.

On devrait s'attendre à une compétition entre herbacées et ligneux du moins pour la couche superficielle 0-100 cm. Cependant, cette architecture du système racinaire de *Acacia raddiana* favorisera le décalage temporel et spatial de l'utilisation des ressources hydriques entre cette plante et les herbacées, donc permettra d'éviter une forte concurrence entre ces 2 strates comme souligné par Seghieri (1990).

En somme, cette compétition si elle existe est affaiblie parce que :

- en saison des pluies suffisamment abondante (potentiel matriciel $\geq -0,6$ MPa) ;
- en arrière saison (octobre), l'absorption de l'arbre est importante mais la strate herbacée n'est plus fonctionnelle en raison de la prédominance des thérophytes déjà sénescents à cette époque.

⇒ Les résultats obtenus sur l'enracinement horizontal de cette plante laisse penser qu'à proximité du tronc (1 m), les racines latérales sont de plus gros diamètre et que les ramifications fines et plus denses qui interviennent le plus dans l'extraction deviennent prépondérantes au fur et à mesure que l'on s'éloigne du tronc. Ceci reste valable jusqu'à une certaine limite ou distance optimale de 4 m voisine de la limite de la frondaison (3 à 4 m). Au-delà (à partir de 7 m), nous pensons pouvoir dire que c'est surtout la raréfaction des racines qui affaiblit l'absorption. Ce résultat recoupe ceux respectivement de Alexandre (1990) sur *Gouppia glabra* sur une longueur de 18 cm pour les racines d'un millimètre de diamètre, puis de Soumaré *et al.* (1994) sur *Acacia seyal* et *Sclerocarya birrea*.

Notre résultat s'écarte cependant de celui observé par Fournier (1995) qui situe cette distance optimale à 30 m d'un bosquet à *Acacia raddiana* pour l'extraction à 100 cm de profondeur et à 40 m pour *Balanites aegyptiaca*.

Cette différence fondamentale entre les sites de Souilène (Fournier, 1995) et de Dahra (présent travail) peut s'expliquer par les faits suivants :

- les zones climatiques différentes (p.m.a. : 282,4 mm à Souilène et 445 mm à Dahra) ;
- les individus de la population de Souilène (diamètre moyen : 280 mm) plus âgés que ceux de la population de Dahra (diamètre moyen : 170 mm) ;
- cet auteur utilise des profils successifs qui ne donnent aucune idée des variations par rapport au stock initial, alors que son suivi a été réalisé uniquement en saison sèche (18/04/90) ;

- la microtopographie de sa parcelle expérimentale fait état d'une pente de 1,6% (avec de nombreuses plages de battance) non négligeable quant à l'impact qu'elle peut avoir sur le bilan hydrologique de cette parcelle ;

- la différence de densité des arbres.

En somme, nous pensons qu'il est difficile dans son cas de situer les parts respectives de la consommation en eau de la plante d'une part et de la topographie d'autre part.

Bien que le bilan hydrique apparaisse déficitaire, nous pouvons dégager 3 principales caractéristiques qui font penser à une adaptation de *Acacia raddiana* aux conditions difficiles de survie à Dahra :

- un enracinement profond (jusqu'à 3 m) ;
- une stratification de l'extraction racinaire.

4.5. Caractérisation du fonctionnement hydrique et des réponses de la plante à la contrainte hydrique

4.5.1. Variations saisonnières de la tension de sève de base (Tsb), de la tension de sève maximum (Tsmax), du Delta et du gain de tension (Gt)

4.5.1.1. Représentativité des mesures

Au cours de cette étude, nous avons cherché à déterminer la représentativité des mesures effectuées sur les individus de *Acacia raddiana* suivis, par rapport à la population de la parcelle. Pour se faire, nous avons mesuré la Tsb* des 22 individus de la parcelle entre 2h et 5h du matin. Ces mesures ont été réalisées en saison humide (le 10 septembre 1993) et en saison sèche (le 28 mai 1993). Les résultats n'ont pas permis de mettre en évidence une corrélation nette d'une part entre la Tsb et la circonférence à la base du tronc (idée de l'âge des individus), et d'autre part entre la Tsb et la microtopographie qui est très peu marquée.

Toutefois, la tension de sève moyenne (Tsmoy) des individus de la parcelle a été déterminée, et situé par rapport aux individus suivis (Tableau XI).

Tableau XI : Valeurs saisonnières de la tension de sève de base moyenne (Tsmoy) à l'échelle de la parcelle et des tensions de sève des individus A3 et A13 suivis (Tsb A3 et Tsb A13).

Période	Tsbmoy (MPa)	E.T./Moy * 100 = C.V. (%)	Tsb A3 (MPa)	Tsb A13
Saison humide (10/09/93)	-0,55 ± 0,13 n = 22	23,6	-0,40 ± 0,08 n = 2	-0,67 ± 0,07 n = 2
Saison sèche (28/05/94)	-2,56 ± 0,39 n = 22	15,2	-2,52 ± 0,13 n = 2	-2,47 ± 0,14 n = 2

avec ; C.V. = Coefficient de variation ; E.T. = Ecart-type ; Moy = Moyenne.

* Tension de sève de base

Les résultats montrent que les individus suivis sont bien représentatifs de la population aussi bien pendant la saison humide que pendant la saison sèche.

Par ailleurs, on constate que la Tsb est beaucoup plus variable en saison humide (C.V. = 23,6%) qu'en saison sèche (C.V. = 15,2%). En fait, en saison sèche, à partir du moment où le niveau de la réserve hydrique minimale du sol est atteint, la Tsb varie très peu.

D'ailleurs, Aussenac (1985) a montré que cette Tsb reflète bien le potentiel hydrique moyen des horizons colonisés par les racines de la plante. La tension de sève de base est particulièrement utile pour représenter l'évolution dans le temps des possibilités d'approvisionnement en eau du végétal (Aussenac et Lévy, 1983).

4.5.1.2. Evolution saisonnière de la Tsb et de la Tsmax

Dans le cadre des études sur le fonctionnement hydrique des essences tropicales, il n'est pas courant de voir les auteurs établir le lien entre les variations inter-saisonnières du stock d'eau du sol et les fluctuations de la tension de sève de base indicatrice de l'état de contrainte à laquelle la plante est sujette en début de journée.

La figure 23 montre qu'au cours des saisons humides 1993 (entre le 06/08/1993 et le 24/09/1993) et 1994 (entre le 26/07/1994 et le 25/08/94), on a une baisse significative de la tension de sève de base qui s'amorce dès les premières pluies. Cette baisse rapide de la Tsb synchronisée à la chute des premières pluies peut s'expliquer par l'importance du réseau superficiel et extensif que constitue son système racinaire. Une telle structure racinaire permettrait une utilisation optimale de cette eau.

Ces périodes correspondent aux maxima de la réserve hydrique (170,5 mm en 1993 et 148,5 mm en 1994 : Figure 23) pour une épaisseur de sol 0-450 cm. Nous avons pu apprécier l'instantanéité de la réponse de la Tsb en mesurant celle-ci le 05/08/1993 puis le 06/08/1993 après une averse de 8 mm. On a noté que la Tsb est passée de -1,84 MPa à -1,23 MPa (baisse de 0,61 MPa).

De plus, il faut préciser que pendant les périodes de l'année où la réserve du sol est à son optimum, la Tsb reste constante (du 08/09/ au 06/10/1993 et du 11/08/ au 25/08/1994) et elle est en moyenne égale à -0,5 MPa.

La remontée remarquable de cette tension de sève de base au début de la saison des pluies (entre le 06/08/1993 et le 28/08/1993) s'explique par l'existence d'un épisode sec (décade) survenu entre le 16/08/1993 et le 26/08/1993. Ceci montre que, même en saison humide, des déficits importants peuvent provoquer une augmentation, de la tension d'équilibre de la plante avec le sol en fin de nuit.

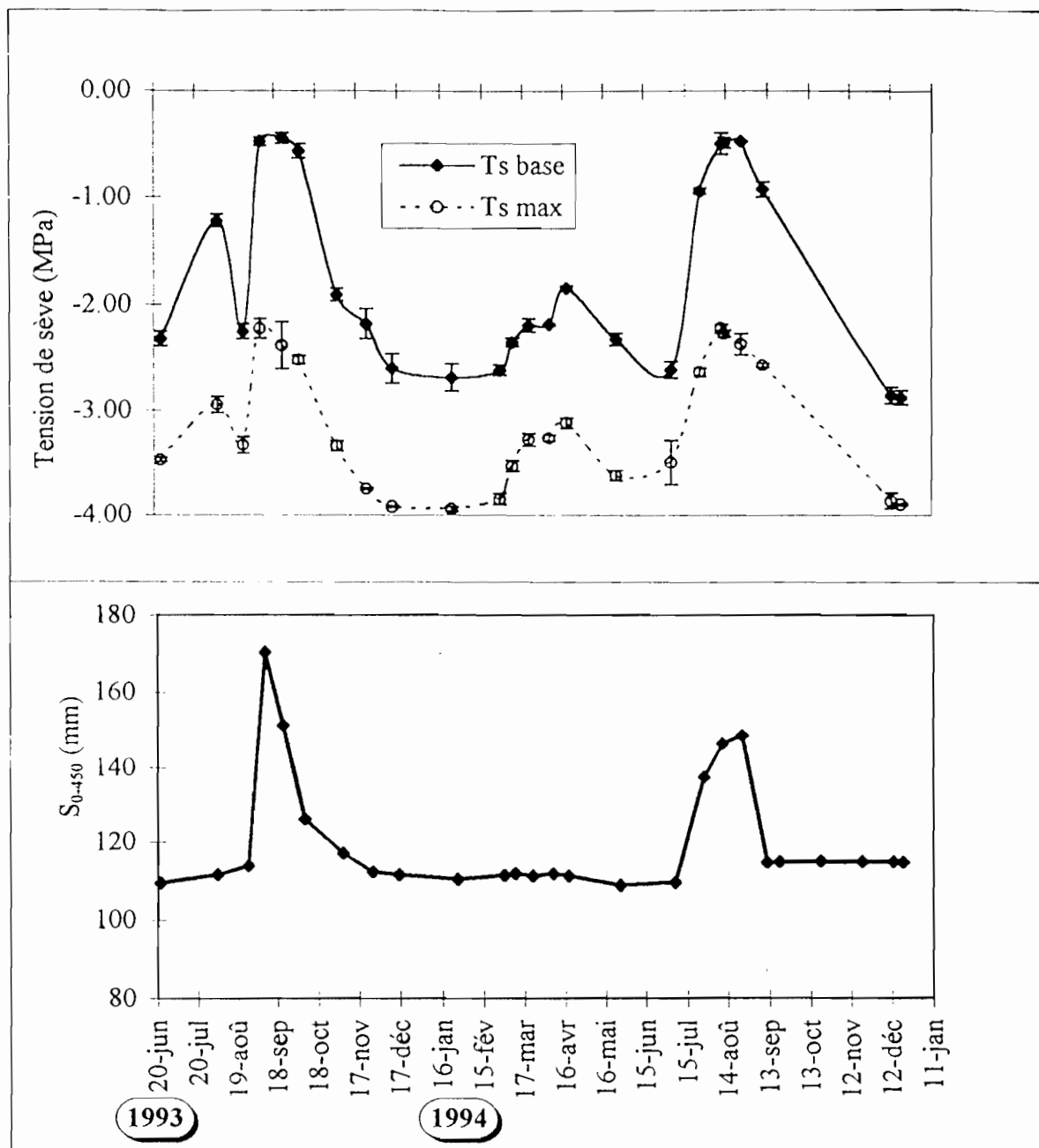


Figure 23 : Evolution saisonnière de la relation entre la tension de sève et la réserve hydrique du sol.

Suite à l'arrêt des précipitations, et au retour progressif de la réserve du sol à son niveau minimum de saison sèche, on observe une nette augmentation de cette tension de sève de base. Ce niveau de saison sèche est atteint le 25/01/1994 date à laquelle la Tsb atteint sa plus forte valeur.

Pendant la saison sèche 1993/1994, alors qu'on assiste à une défeuillaison qui atteint son optimum à la fin du mois de mars (23/03/1994), on note un abaissement de la tension de sève de base avant le débourrement et l'installation du nouveau feuillage. Ce phénomène serait dû à un ajustement osmotique qui fait suite à l'augmentation de la concentration de solutés dans la sève brute.

Cependant, il faut noter que la Tsb augmente de nouveau, quoique de façon brève, pour atteindre des valeurs élevées au cours des mois de juin et début juillet. En fait, pendant cette période qui précède les premières pluies, les nouvelles feuilles sont déjà en place, donc les

échanges gazeux ont commencé et l'appel des assimilats vers ces organes chlorophylliens aussi. Ces deux faits concourent donc à cette remontée. Avec la saison des pluies suivante, on note un retour de la tension de sève de base à des valeurs minimales (25/08/1994).

La tension de sève de base minimum atteinte en 1993 (septembre) est légèrement inférieure à celle obtenue en 1994 (août). Ce fait s'explique par une réserve en eau du sol plus importante en 1993 (170,5 mm) qu'en 1994 (148,5 mm).

Il faut aussi souligner que l'accroissement de la Tsb avec l'arrêt des précipitations est plus précoce en 1994 (10 septembre) qu'en 1993 (06 octobre). Cette caractéristique serait toujours due à la faiblesse de la réserve hydrique en 1994 et qui tombe, immédiatement après l'arrêt ou la raréfaction des pluies, à sa valeur initiale de saison sèche.

Dans l'ensemble, nous pouvons voir que la tension de sève maximum (Tsmax) qui résulte du niveau de transpiration suit la même évolution. On peut toutefois noter que les réponses de ce dernier paramètre aux fluctuations de la réserve du sol sont de plus faible amplitude. Elle ne varie que faiblement par rapport à la tension de sève de base. On verra par exemple, que le déficit pluviométrique du 16/08/1993 au 26/08/1993 l'a beaucoup moins affectée.

4.5.1.3. Evolution saisonnière du Delta et du gain de tension

La figure 24 permet de voir d'importants écarts entre la Tsb et la Tsmax (Delta élevé), révélateurs d'une transpiration intense et d'une bonne conductivité hydraulique sol-plante. D'autre part, le Delta diminue fortement lors des périodes d'alimentation hydrique limitante (saison sèche et épisodes secs de saison humide). Par ailleurs, on note un accroissement de ce paramètre après la mise en place du nouveau feuillage et avant l'arrivée des premières pluies (avril-mai).

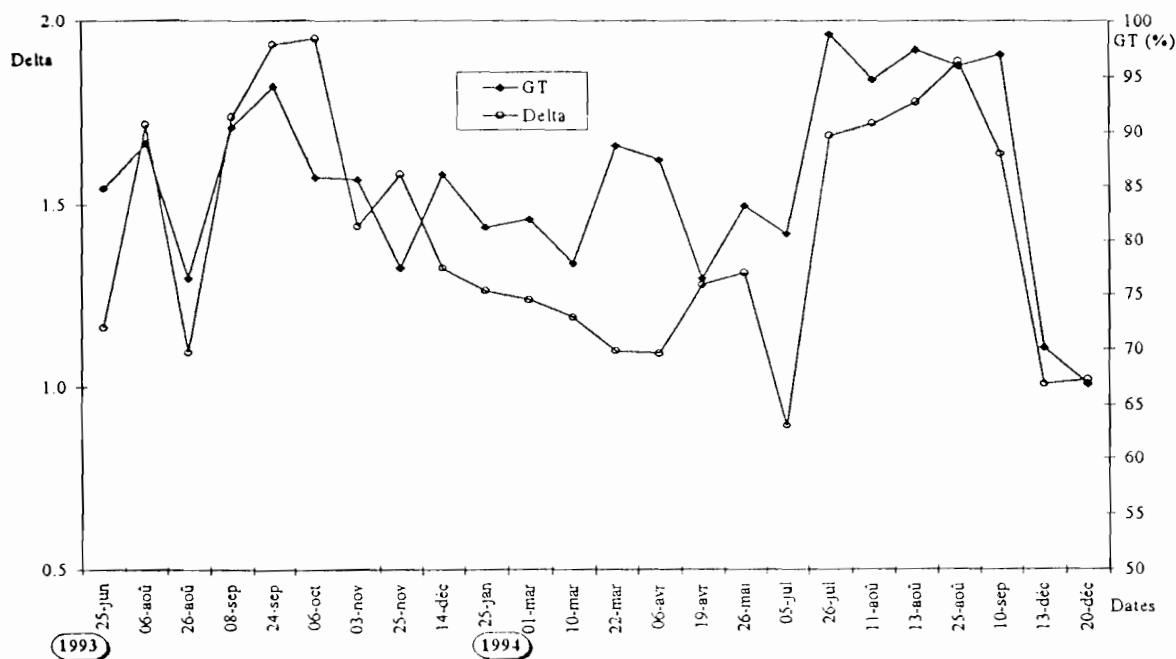


Figure 24 : Variations saisonnières du Delta et du gain de tension chez *Acacia raddiana*.

Les valeurs faibles du 26/08/1993 et du 05/07/1994 simulent des valeurs de début de saison sèche avec une présence de feuilles et une réserve hydrique faible. En effet, pour la valeur du 26/08/1993, la baisse relève du déficit pluviométrique survenu au cours de la décade précédente.

Le gain de tension (G_t) présente une évolution parallèle à celle du Delta, évoquant une récupération plus rapide mais aussi plus complète (jusqu'à 98%) en saison humide. A propos de cette récupération, nous avons déterminé pour le cycle nycthéral 6-7/10/1993, le moment à partir duquel la plante récupère au maximum l'eau cédée au cours de la journée. Il apparaît sur la figure 25 que c'est à partir de 1h du matin que la tension de sève se stabilise.

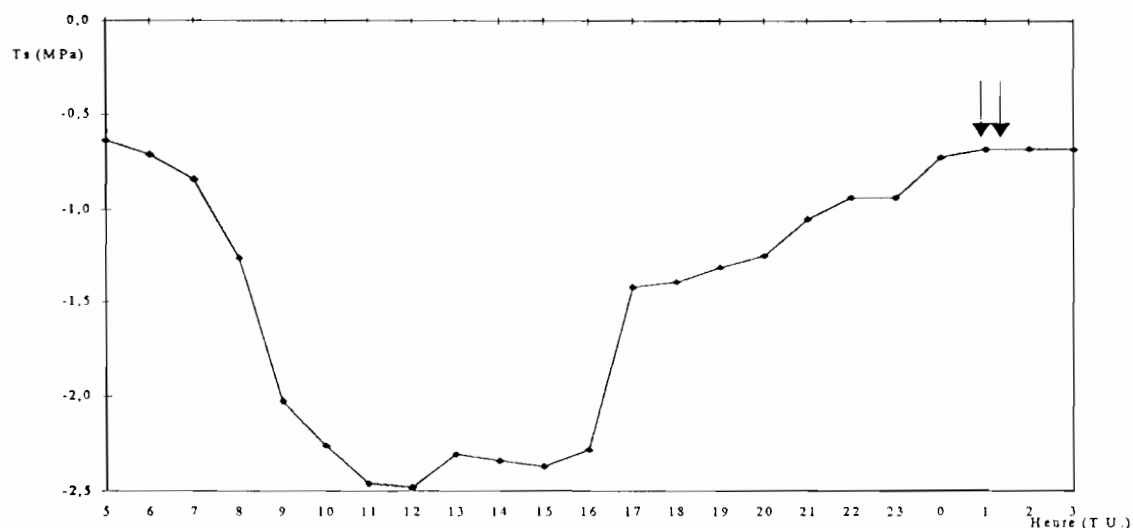


Figure 25 : Cinétique journalière de la tension de sève montrant la période de récupération complète de l'eau perdue en cours de journée.

Cette valeur de $-0,69$ MPa qui représente 97,2% de la T_{sb} de cette journée, correspondra à la T_{sb} de la plante de la journée suivante. On peut ainsi voir que la valeur de la tension de sève mesurée à 21h indique une récupération de 75% de la T_{sb} soit une différence de 22,2% par rapport à la récupération complète.

4.5.1.4. Discussion - conclusion

Les tensions de sève de base et maximale varient entre des valeurs minimales de saison humide (SH) et celles plus fortes de saison sèche (SS). La baisse significative de la tension de sève de base s'amorce dès les premières pluies.

Les variations de la tension de sève de *Acacia raddiana* confirment le comportement observé sur cette plante par Fournier (1995) à Souilène (Sénégal). Il s'agit notamment :

- d'un contraste marqué entre les niveaux de contraintes saisonnières ;
- d'une baisse de la tension de sève en saison sèche, après la chute du feuillage et avant la mise en place des feuilles du cycle suivant ;
- de la récupération rapide des tensions de sève en début de saison des pluies.

Cette dernière caractéristique soulignée par Alexandre (1991), serait liée à une bonne tolérance protoplasmique, qui permettrait de minimiser les effets post-sécheresse (Laffray et Louguet, 1989). Nous avons pu matérialiser une remontée de la tension de sève consécutive à l'établissement du nouveau feuillage et avant l'arrivée des premières pluies.

Ces variations caractérisent les différents niveaux de la contrainte hydrique à laquelle la plante a été soumise. Elles reflètent bien les niveaux de disponibilité en eau dans la rhizosphère corroborant les résultats de Fournier (1995) et de Berger *et al.* (1996).

Globalement, l'évolution saisonnière de la tension de sève (base et maximum) révèle une progression parallèle à celle de la disponibilité en eau du sol en terme de réserve, ce qui

concorde bien avec les résultats de Hinckley *et al.* (1975), de Aussenac (1985), de Bréda (1990), de Eyog-Matig et Dreyer (1991) et de Moulis (1994), ou en terme de potentiel hydrique (Bréda *et al.*, 1995 ; Tardieu *et al.*, 1990). Cela confirme aussi les travaux de Berger et Heurtaux (1985) et de Bréda (1990) qui indiquent que l'évolution saisonnière de la Tsb peut être utilisée comme critère d'appréciation de l'évolution du stock d'eau dans le sol. Par contre, notre résultat selon lequel la Tsmax présente dans l'ensemble une faible variabilité, par rapport à la tension de sève de base confirme les résultats de Granier et Colin (1990) et de Tardieu *et al.* (1990). Toutefois, il s'oppose à celui de Eyog-Matig (1993) qui montre sur des essences de reboisement utilisées au Cameroun, que Tsmax, sous l'effet des facteurs climatiques, fluctue énormément.

Pendant, nous avons pu montrer une certaine stabilité ou «plateau» de la Tsb correspondant à une réserve hydrique optimale du sol pendant certaines périodes de l'année. Ce résultat corrobore celui de Sucoff (1972) cité par Berger (1995) puis de Garnier et Berger (1987). En effet, ces auteurs situent respectivement cette stabilité à des niveaux de réserve hydrique entre 70 et 47 mm.

La durée de ce plateau est variable et dépend exclusivement des conditions d'alimentation hydrique en eau du sol. Nos résultats donnent une durée de 29 jours au cours de la saison des pluies 1993 (Pluviométrie : = 303 mm pour une moyenne de 445 mm) et de 15 jours au cours de la saison des pluies 1994 (Pluviométrie : = 250 mm pour une moyenne de 445 mm) différent de ceux de Berger *et al.* (1996) avec 67 jours en 1990 (Pluviométrie : 172 mm pour une moyenne de 282,4 mm) et 0 jour en 1991 (Pluviométrie : 112 mm pour une moyenne de 282,4 mm).

La remontée de la Tsb notée au cours des épisodes secs en saison de pluies concorde également avec les résultats de Berger *et al.* (1996) pour les 3 espèces : *Acacia senegal*, *Acacia raddiana* et *Ziziphus mauritiana*.

Nous avons noté une baisse de la tension de sève suite à la défoliation de la plante en saison sèche. Ce résultat rejoint ceux de Grossnickle (1989) (sur la cigüe), de Améglio et Cruiziat (1992), de Améglio *et al.* (1995) (sur le noyer) en zone tempérée, et de Fournier (1995) en zone tropicale semi-aride (Sénégal). Ceci permet de voir que ce phénomène n'est pas une caractéristique exclusive des espèces des zones arides et semi-arides.

Cette diminution serait due, d'après ces auteurs, à une concentration de solutés - sucres essentiellement - dans la sève brute. La valeur de 0,84 MPa de cette baisse est supérieure à celles de 0,4 MPa en 1990 et de 0,6 MPa en 1991 données par Fournier (1995) pour cette plante. Au cours de cette baisse de la tension de sève, il se produit donc une augmentation du potentiel osmotique qui favorise un potentiel de turgescence suffisamment élevé pour permettre l'apparition de nouvelles feuilles ou débourrement.

Pendant cette période, le potentiel hydrique moyen des rameaux feuillés est différent de la tension de sève d'autant plus que la composante osmotique de ce potentiel n'est plus négligeable. Ainsi, pour une estimation rigoureuse du potentiel hydrique de la plante pendant la diminution, il conviendrait donc de mesurer cette composante osmotique.

A la suite de cette baisse, il faut aussi préciser qu'un décalage entre la mise place du feuillage en fin de saison sèche et l'arrivée des pluies entraîne une transpiration, mais aussi une augmentation à nouveau de la tension de sève.

Quant au Delta, nous avons pu montrer comme Aussenac (1985), qu'entre autres facteurs - les conditions climatiques journalières et l'espèce considérée - il dépend surtout des disponibilités en eau dans le sol. Comme Eyog-Matig et Dreyer (1991), Crunkilton *et al.* (1992) et Fournier (1995) sur *Acacia raddiana*, nous avons constaté que le Delta était faible en période sèche, et élevé en période humide. D'ailleurs, cette forte réduction du Delta traduit selon ces auteurs une forte réduction de la transpiration par fermeture stomatique ou défoliation des plantes en condition de stress, mais aussi une perte de conductance hydraulique.

Toutefois, il est resté supérieur à 0,8 MPa en toute saison, c'est à dire à un niveau largement supérieur à la valeur de 0,4 MPa donnée par Eyog-Matig et Dreyer (1991) pour *Dalbergia sissoo*, et celles de 0 et 0,5 MPa trouvées en 1990 et 1991 par Fournier (1995) pour *Acacia raddiana*. Par rapport aux travaux de Fournier (1995), ce résultat pourrait s'expliquer par les conditions écologiques (climat et eau du sol) relativement plus favorables, donc une contrainte moins sévère, à Dahra (zone soudano-sahélienne).

On peut donc conclure qu'en toute saison, cette plante présente une transpiration plus importante à Dahra (notre site) qu'à Souilène (Nord-Sénégal).

Comme Fournier (1995), nous avons pu mettre en évidence de bonnes capacités de réhydratation de la plante ($G_t = 70$ à 98%) avec une moyenne de $85 \pm 9\%$ après un arrêt ou une réduction significative des pertes d'eau. Cette valeur de la récupération est assez voisine de celle donnée par Fournier (1995) : $83 \pm 15\%$ pour cette même plante dans le nord du Sénégal.

Le suivi saisonnier de la Tsb a permis de situer l'installation progressive de la sécheresse édaphique d'une part, et la réaction de la plante aux événements pluviométriques d'autre part.

Nous pouvons donc constater comme Aussenac (1985) que la tension de sève de base convient bien comme critère d'évaluation du niveau de contrainte atteint par cet arbre aussi bien à l'échelle journalière (en début de journée), qu'à l'échelle saisonnière. D'ailleurs, cet auteur suggère son utilisation pratique pour situer les besoins d'irrigation des plantes dans les pépinières forestières

4.5.2. Evolution saisonnière de la tension de sève (Ts), de la conductance stomatique (Gs) et de la transpiration en relation avec les paramètres microclimatiques

4.5.2.1. Variation saisonnière des paramètres hydriques

Plutôt que de donner des journées types, les valeurs moyennes des différents paramètres physiologiques et microclimatiques de trois journées correspondant à chacune des trois saisons dégagées précédemment (saison humide (SH), saison sèche froide (SSF) et saison sèche chaude (SSC)), ont été déterminées. La figure 26 représente des cinétiques moyennes de la tension de sève (Ts) et de la conductance stomatique (Gs) en relation avec le déficit de pression de vapeur saturante entre la cavité stomatique et l'air ambiant (D.P.V.S.). Ces cinétiques montrent des comportements très contrastés entre les trois saisons.

La figure 26a montre en saison humide (SH) un accroissement de la Ts dès le lever du soleil jusqu'à atteindre une valeur maximale (-2,23 MPa) en milieu de journée (à 14h). A partir de ce moment, elle se stabilise jusqu'à 15h pour amorcer une diminution en fin de journée. Cette chute de la tension de sève correspond à la récupération qui est rapide dans ce cas et sera complète vers 1h du matin (Figure 25).

Ce pic de la Ts coïncide avec celui de la Gs (Figure 26b). Ce paramètre montre un net accroissement dans la matinée jusqu'au maximum ($G_{smax} = 726 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) atteint au même moment (15h). Cette allure est souvent perturbée par la variabilité du temps en SH (passages nuageux) qui provoque la fermeture stomatique - entre 10h et 11h - avant que la valeur maximale de Gs ne soit enregistrée.

Cet accroissement est suivi d'une chute décisive en fin d'après-midi correspondant à la fermeture complète des stomates. On peut voir que la Gs suit les variations du microclimat ambiant représenté par le déficit de pression de vapeur saturante entre l'air et les feuilles (D.P.V.S.) (Figure 26c).

En saison sèche froide (SSF), l'évolution des paramètres physiologiques en relation avec le déficit de pression de vapeur saturante (Figure 26) rappelle celle qui a été observée en SH sur la même figure. Toutefois, elle en diffère sur les points suivants :

- les tensions de sève sont plus élevées par rapport à celles de la SH avec un maximum de -3,81 MPa atteint en cours de journée ;
- la G_{smax} est atteinte plus tôt (à 10h) par rapport à celle de la SH pour une valeur inférieure ($411 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). En fait, le D.P.V.S. voisin de celui atteint en SH est assez sévère pour engendrer la fermeture des stomates en raison des conditions d'alimentation en eau limitantes.

Globalement, en saison sèche chaude (SSC), les cinétiques (Figure 26) sont comparables à celles des SH et SSF, alors que celle de la G_s montre à la fois une modification de son amplitude et de son allure. On note pour la tension de sève un phénomène nouveau : la baisse de fin de saison sèche ou remontée du potentiel hydrique foliaire avec la T_{smax} qui atteint -3,59 MPa.

Pendant cette période, G_{smax} ($191 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) est très nettement plus réduite par rapport à la SH puisque, hormis le D.P.V.S. particulièrement élevé (climat drastique), l'eau du sol est limitante et on assiste en plus à un dépôt de cires sur les feuilles qu'elles épaississent.

Parallèlement aux mesures des paramètres physiologiques de la plante, nous avons effectué un suivi de la structure anatomique du feuillage pour les différentes saisons. C'est ainsi qu'on peut constater sur les photos prises en microscopie électronique à balayage (Planche VI) le dépôt d'une couche de matières dont la répartition est uniforme à la surface des feuilles.

De manière générale, les variations des grandeurs écophysiologiques (T_s et G_s) suivent bien celles des paramètres climatiques quelle que soit la saison. On voit d'ailleurs que G_s est affectée par les perturbations climatiques telles que les passages nuageux en saison des pluies, même si D.P.V.S. se montre très peu sensible à ces événements de brève durée.

Alors que les valeurs de la tension de sève maximale atteinte au cours de la journée distinguent globalement la saison humide (-2,23 MPa) de la saison sèche (SSF : -3,81 MPa et SSC : -3,59 MPa), la G_s montre des écarts plus importants entre SH ($726 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), SSF ($411 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et SSC ($191 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Cette forte réduction de G_s entre SH et SSC matérialise la fermeture des stomates provoquée à la fois par le pouvoir évaporant de l'air qui devenu trop fort en SSC et à des modifications de l'appareil stomatique.

Des photos réalisées en microscopie électronique à balayage pendant ces périodes donnent une vue d'ensemble de la répartition et du détail de ces stomates. Elles montrent que ces stomates sont presque totalement obstrués par ces matières et surtout en période sèche (Planche VI, Photo d et f).

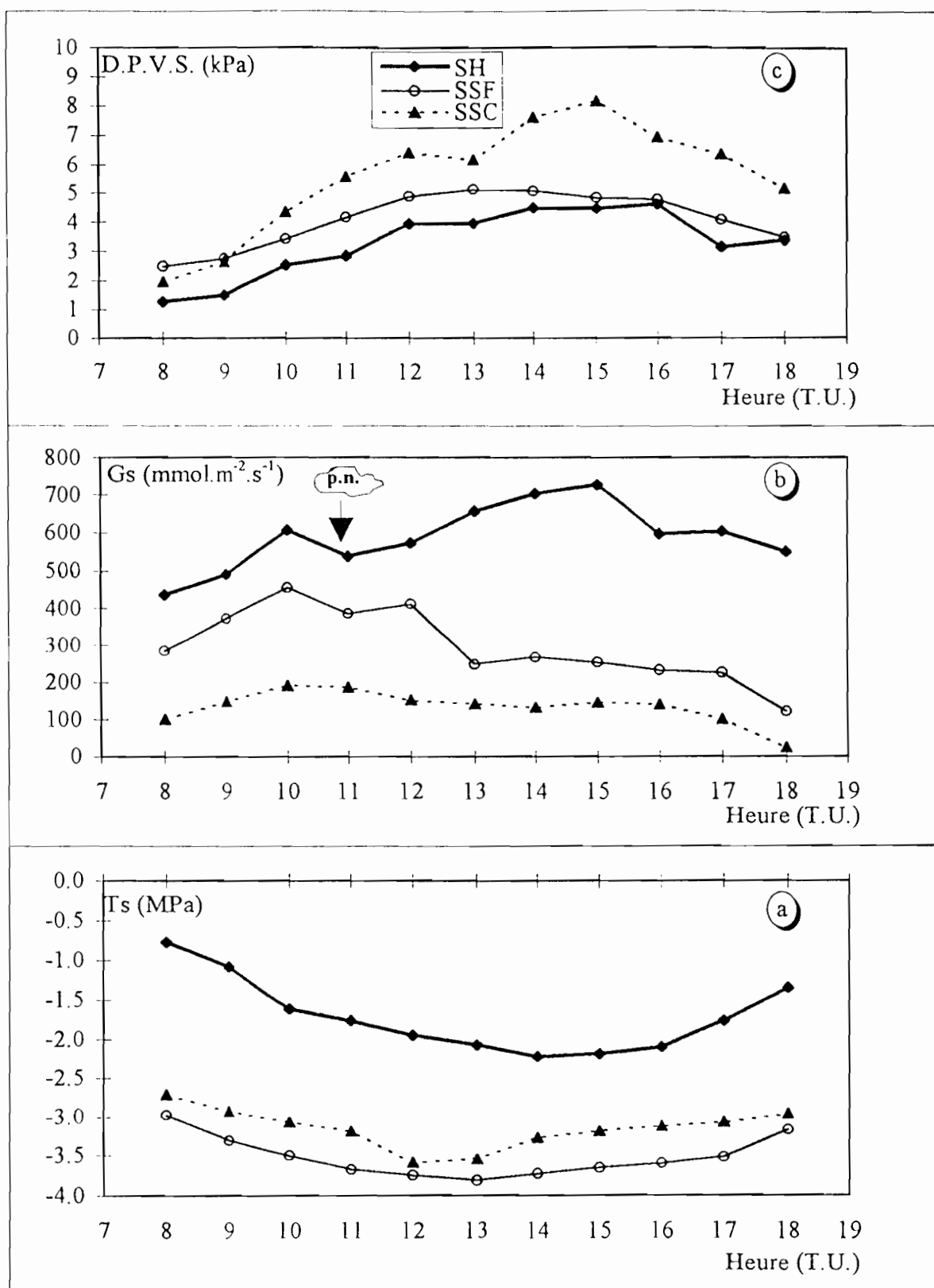
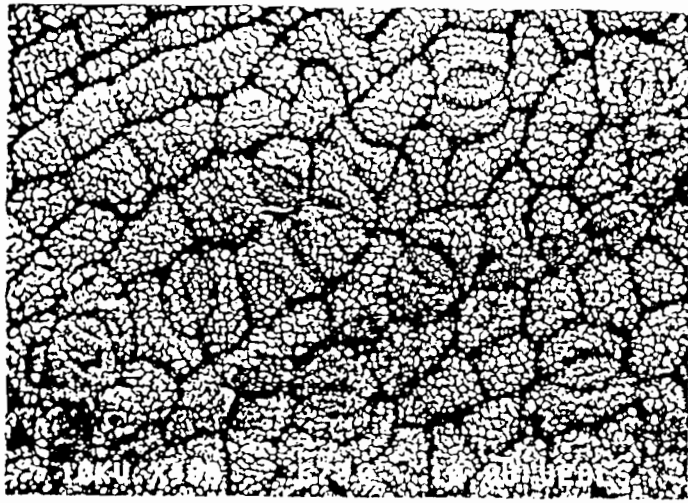


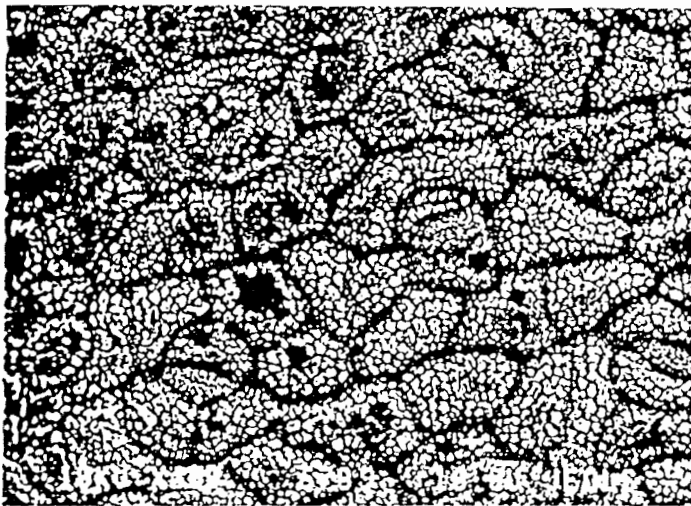
Figure 26 : Cinétiques journalières moyennes de la tension de sève (T_s) et de la conductance stomatique (G_s) en relation avec le déficit de pression de vapeur de l'air (D.P.V.S.) pour trois saisons de l'année : saison humide (SH), saison sèche froide (SSF) et saison sèche chaude (SSC). p.n. = passage nuageux.



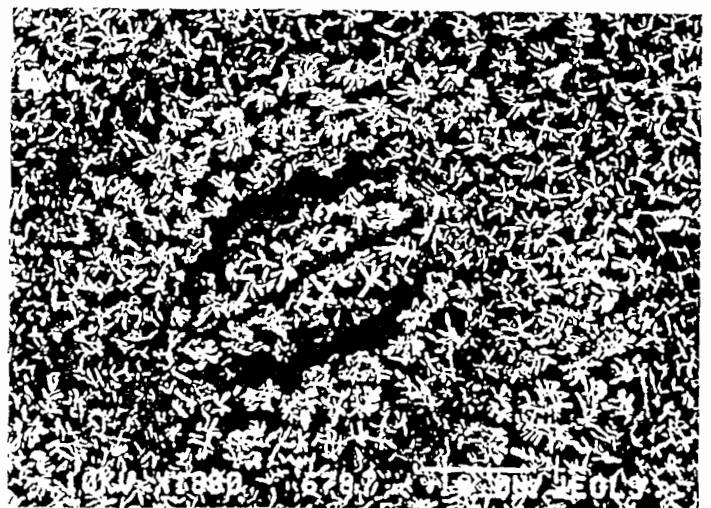
(a) Vue d'ensemble des stomates en saison humide



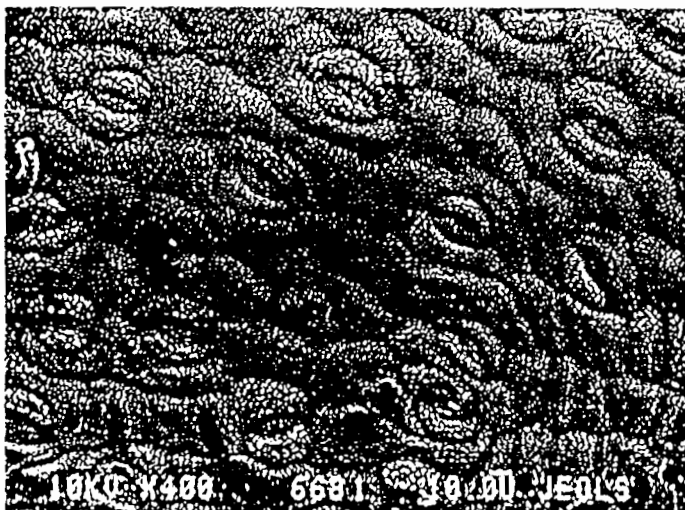
(b) Détail d'un stomate en saison humide



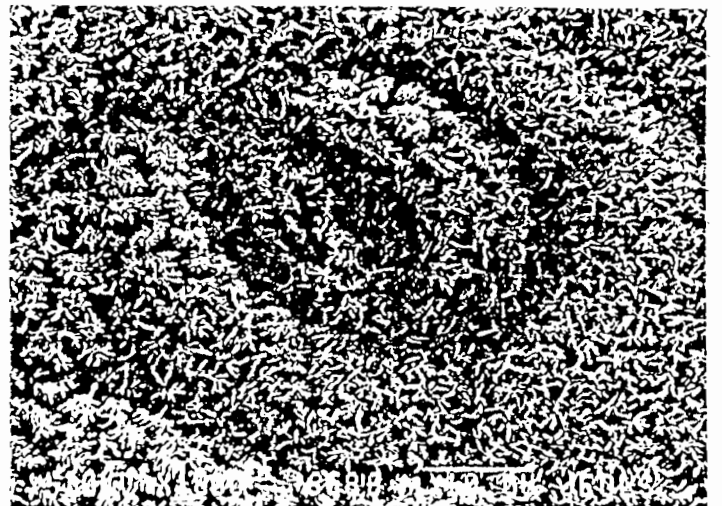
(c) Vue d'ensemble des stomates en saison sèche fraîche



(d) Détail d'un stomate en saison sèche fraîche



(e) Vue d'ensemble des stomates en saison sèche chaude



(f) Détail d'un stomate en saison chaude

Planche VI: Electronographies de la surface foliaire de *Acacia raddiana* réalisées au microscope électronique à balayage: vues d'ensemble (GX400) et de détail (GX1800) de faces inférieures montrant des stomates et des dépôts de cire.

A l'échelle journalière, les relations entre la transpiration et la tension de sève se présentent sous forme de boucles (Figure 27) révélant l'existence d'un phénomène d'hystérésis : à transpiration égale, la tension de sève est plus faible le matin que l'après-midi.

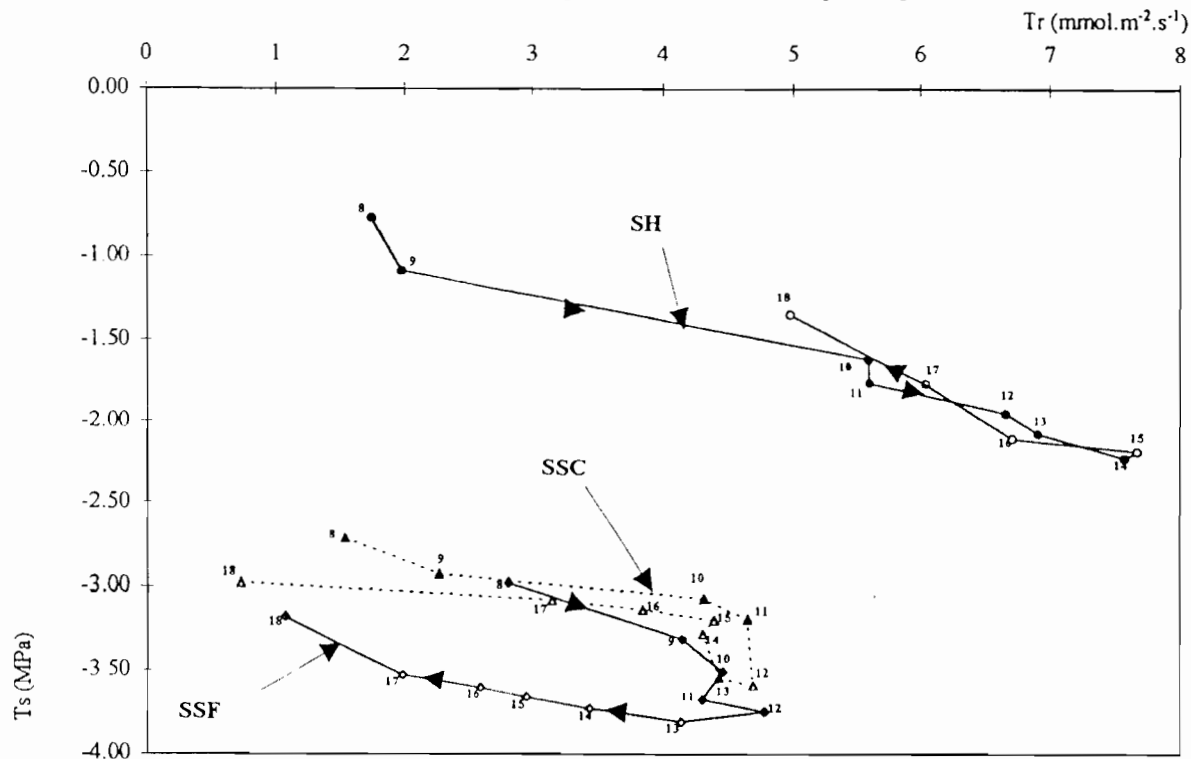


Figure 27 : Relation entre la transpiration (Tr) et la tension de sève (T_s) en saison (SH), en saison sèche froide (SSF) et en saison sèche chaude (SSC).

Les flèches indiquent l'ordre chronologique des mesures au cours de la journée, et l'heure est précisée à côté de chaque point.

Les boucles présentent globalement 3 phases dans le fonctionnement de la plante :

- en début de matinée, la Tr augmente pendant que la T_s augmente ;
- en fin de matinée et en début d'après-midi, la Tr diminue et la T_s est relativement constante ;
- dans la soirée, la Tr continue à chuter pendant que la T_s baisse (phase de récupération).

Cette évolution témoigne de l'existence d'un flux non conservatif entre le sol et les feuilles (Berger, 1969 ; Jones, 1978 ; Katerji et Hallaire, 1984) et donc de la contribution des réserves d'eau des organes de la plante notamment le tronc et les branches au flux transpiratoire (Garnier, 1985 ; Améglio, 1991) pour les arbres et les racines pour les herbacées (Améglio, 1991).

Une régression linéaire entre la transpiration et la tension de sève a été établie suivant la relation $T_s = f(Tr)$. Pour chaque boucle, les points situés sur la partie linéaire (en motifs pleins) ont été utilisés pour établir les régressions $Tr = f(T_s)$ de la Figure 28 afin de pallier l'effet hystérésis et éviter d'introduire un artefact dans la détermination de la conductance hydraulique (K_h).

Ces régressions donnent des pentes très différentes entre les saisons.

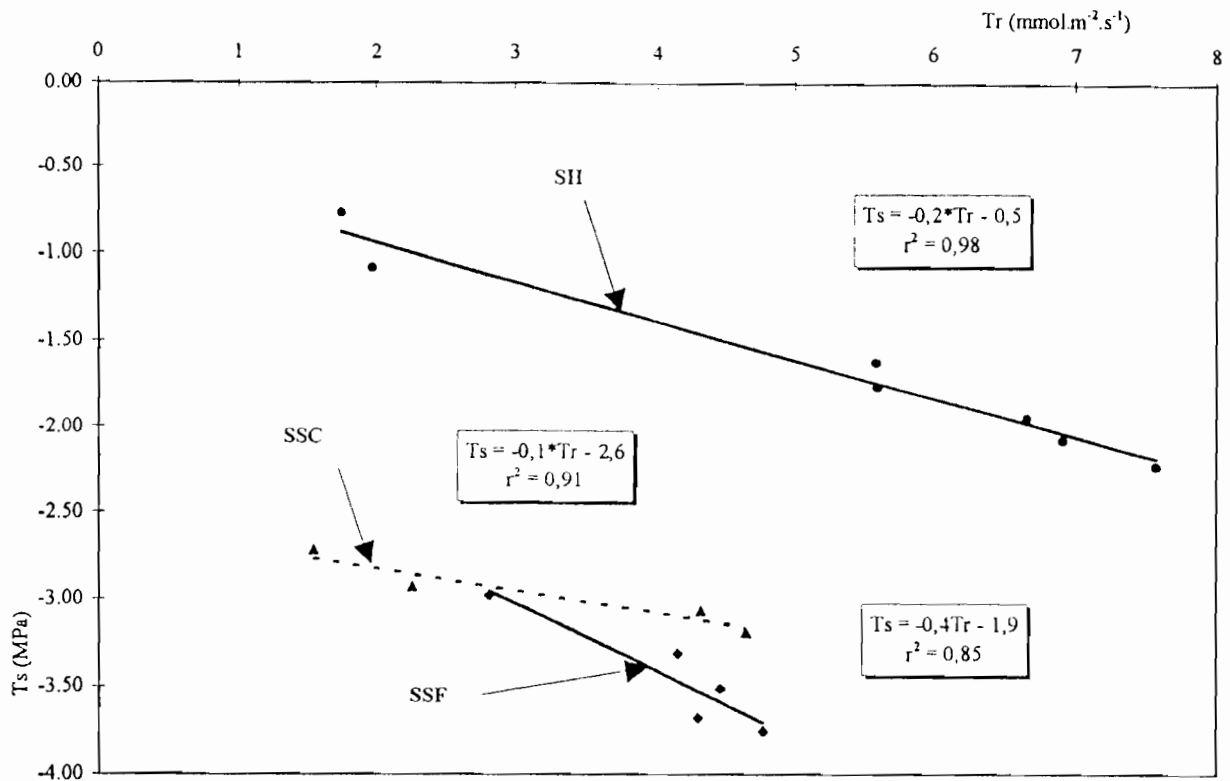


Figure 28 : Régressions linéaires entre la transpiration et la tension de sève pour différentes saisons. Toutes les régressions sont significatives au seuil de 5%.

La valeur absolue des pentes qui exprime le niveau de résistance au transfert du flux d'eau liquide du sol aux feuilles, constitue un indice de caractérisation du transfert hydrique du sol vers la plante pour différents niveaux d'humidité du sol et de l'atmosphère ambiante. En effet, l'arbre peut être considéré comme un système hydraulique dans lequel l'eau circule suivant des gradients de potentiels hydriques le long de voies présentant une certaine résistance au flux et une certaine capacité de stockage (Jarvis, 1975). Nous notons ainsi des pentes faibles pour les périodes humides (SH : 0,2) et élevées pour les périodes sèches, du moins pour la SSF (0,4) d'autant plus qu'en SSC, la valeur anormalement élevée provient de l'effet de la diminution de la tension de sève observée (Figure 23).

La conductance hydraulique qui est l'inverse de la résistance hydraulique (R_h) sera donc plus élevée en saison humide qu'en saison sèche (SH : 4,5 ; SSF : 2,6).

Les principaux résultats obtenus sur le comportement hydrique saisonnier de *Acacia raddiana* ont été consignés dans le tableau XII ci-après. Ces résultats seront discutés afin de dégager le syndrome du fonctionnement hydrique de cette plante dans notre zone d'étude.

Tableau XII : Quelques grandeurs écophysiologicals caractéristiques du fonctionnement hydrique saisonnier de *Acacia raddiana* à Dahra.

	Saison humide	Saison sèche froide	Saison sèche chaude
Tsb (MPa)	-0,64	-2,49	-2,38*
Tsmax (MPa)	-2,23	-3,81	-3,59*
Delta(MPa)	1,60	1,3	1,22
Gsmax (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	726	455,1	191,2
Trmax (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	7,7	4,8	4,7
D.P.V.S. (kPa)	4,5	5,1	8,2
C (mmol.m ⁻² .s ⁻¹ .MPa ⁻¹)	455,1	343,7	157,1
Kh (mmol.m ⁻² .s ⁻¹ .MPa ⁻¹)	4,5	2,6	7,9
Cire	peu abondante	abondante	très abondante

* diminution de la tension de sève avant les pluies

avec : Tsb = Tension de sève de base ; Tsmax = Tension de sève maximum ; Delta = Gradient entre Tsb et Tsmin ; Gsmax = Conductance stomatique maximale ; Trmax = Transpiration maximale ; C = Efficience hydraulique ; Kh : Conductance hydraulique.

Ce tableau XII présente les valeurs extrêmes de quelques grandeurs physiologiques caractéristiques du fonctionnement hydrique de cette plante au cours des 3 saisons. Il fait apparaître un comportement hydrique très contrasté entre les saisons. On peut notamment souligner :

- une tension de sève de base plus faible en saison des pluies suite à une augmentation du stock hydrique ;
- une tension de sève maximum (Tsmax) plus faible en saison des pluies suite à une augmentation du stock hydrique d'une part, et surtout à un microclimat plus clément qu'en saison sèche d'autre part ;
- une diminution de la tension de sève en fin saison sèche chaude et avant les premières pluies ;
- une transpiration plus intense en période humide (Delta et Trmax) qu'en période de déficit hydrique ;
- une conductance stomatique maximale de loin plus faible en saison sèche (froide et chaude) qu'en saison humide traduisant une régulation stomatique ;
- une demande climatique (D.P.V.S.) forte en SSC et plus modérée entre SH et SSF ;
- une efficience hydraulique (C) plus importante en saison humide correspondant à une meilleure conductance hydraulique (Kh) du sol aux feuilles.

4.5.2.2. Discussion - conclusion

⇒ A l'échelle journalière, le comportement observé en SS vient confirmer la cinétique classique décrite par Meidner et Mansfield (1968) qui montrent que sous climat chaud, on a une grande ouverture des stomates dans la matinée, une fermeture partielle ou complète vers midi, suivie d'une réouverture très passagère dans l'après-midi avant la fermeture complète et décisive en fin d'après-midi.

A l'échelle saisonnière, nous avons vu précédemment que la Tsb pouvait valablement servir comme critère d'évaluation du niveau de contrainte hydrique atteint par cet arbre à l'échelle saisonnière. Ainsi, avec une Tsb minimale, on peut voir qu'en saison humide, les apports d'eau par les pluies créent dans la rhizosphère des conditions optimales de

fonctionnement. D'autre part, le microclimat dont le D.P.V.S. exprime mieux la demande influe beaucoup sur les relations hydriques de la plante, et semble relativement clément tout en maintenant des valeurs qui permettent un fonctionnement optimal.

Les Tsb de -0,50 MPa, -0,52 MPa, -0,56 MPa et -0,64 MPa) obtenues en SH respectivement par Fournier (1995) pour le Nord-sénégal, Eyog-Matig (1993) pour 2 essences au Cameroun et par le présent travail, sont voisines. La Tsb de *Acacia raddiana* mesurée à Dahra en période sèche (-2,38 MPa), est plus faible que celle de *Eucalyptus camaldulensis* (-3,5 MPa) et se rapproche de celle de *Azadirachta indica* (-2,5 MPa). Par contre, elle est nettement plus forte que celle observée à Souilène (-1,8 MPa). Ce résultat permet de noter l'amélioration globale du comportement hydrique des essences étudiées en saison humide.

⇒ Le Delta qui selon Aussenac (1985) est tributaire de la disponibilité en eau du sol présente une évolution saisonnière similaire à Souilène et à Dahra. Ce paramètre constitue un indice de la transpiration foliaire. Ce qui nous permet de dire, pour des valeurs extrêmes de 0,4 à 0,6 MPa à Souilène contre 1,6 MPa à Dahra, que *Acacia raddiana* transpire beaucoup plus en zone soudano-sahélienne (Dahra) qu'en zone sahélienne au sens strict (Souilène).

⇒ Alors que les variations diurnes de la tension de sève sont essentiellement sujettes à la disponibilité en eau comme suggéré par Carlier *et al.* (1992), celles de la conductance stomatique et donc de la transpiration, semblent plutôt liées aux exigences microclimatiques, notamment au D.P.V.S. puisqu'on peut constater que même pendant les périodes où l'alimentation en eau est optimale, la Gs accuse quand même une baisse aux heures de D.P.V.S. extrêmes.

Le maximum de conductance stomatique est obtenu en saison humide (Tableau XII). Ce qui rejoint les observations de Fournier (1995) et Eyog-Matig (1993). Ce résultat corrobore également les travaux de Lange *et al.* (1987) qui soulignent qu'à l'échelle saisonnière la Gsmax est fonction de l'humidité du sol alors qu'en cours de journée sa baisse est surtout corrélée au D.P.V.S. plutôt qu'à l'état hydrique des phylloides des *Acacias* australiens qu'il a étudiés.

La valeur optimale que nous avons observée ($726 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) est voisine de celle donnée par Chandra Babu *et al.* (1987) qui trouve $880 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour *Acacia tortilis* en Inde. Cependant, elle se distingue des résultats de Eyog-Matig (1993) au Nord-Cameroun sur *Eucalyptus camaldulensis* ($320 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et *Azadirachta indica* ($350 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Pour le Sénégal, elle vaut un peu plus du double de celle donnée ($320 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) par Fournier (1995) pour la même plante.

Plus globalement, cette Gsmax sort des gammes données par Körner *et al.* (1979) : 40 à $200 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, et Weyers et Meidner (1990) : 40 à $460 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les arbres et arbustes des déserts et steppes. Cela laisse penser que notre site se trouve dans une zone légèrement plus humide.

Ici, l'accroissement de Gsmax en SH peut s'expliquer d'une part, par une demande climatique modérée et une réserve hydrique optimale.

Par contre, en saison sèche, les conditions plus drastiques, notamment la diminution de la réserve hydrique du sol reflétée par la tension de sève (Hinckley *et al.*, 1978), l'importance du déficit d'humidité de l'air ambiant (Camacho *et al.*, 1974) entraînent une réaction de la plante. Celle-ci s'exprime par une diminution significative de la Gsmax correspondant à la régulation stomatique par fermeture des stomates, mais aussi de la Tr et de la Kh.

Cette fermeture pourrait aussi être due à une réponse directe de la plante aux médiateurs hormonaux provenant des racines. Il s'agirait notamment de l'acide abscissique (ABA) (Davies *et al.*, 1981 ; Zhang *et al.*, 1987 ; Zhang et Davies, 1990 ; Munns *et al.*, 1993 ; Correia *et al.*, 1995) et des cytokinines (Correia *et al.*, 1995). *Acacia raddiana* évite ainsi une déshydratation excessive qui serait dommageable à sa survie dans ce milieu hostile.

Notons que ce paramètre est très influencée par les facteurs du milieu et de la plante. Ainsi, Garnier et Berger (1986) trouvent sur le pêcher en zone tempérée, que la Gs diminue de façon linéaire avec la réduction de la teneur en eau du sol. De même, comme évoqué par Fetcher (1979) les variations saisonnières de la Gs et de la Tr semblent suivre parallèlement celles de la tension de sève.

Nous avons également pu relater comme Foster et Smith (1991) l'influence directe de la Kh sur la Gs. Celle-ci s'exprime par une diminution significative en période sèche pendant que le trajet sol-plante présente une forte résistance à la circulation.

Il ressort ainsi que la baisse diurne et saisonnière de la Gs constitue une réponse à l'action combinée d'un ensemble de signaux provenant les uns de l'atmosphère (D.P.V.S., PAR) les autres des racines (Peltier *et al.*, 1992) et de la Kh (Foster et Smith, 1991). Les réponses d'origine racinaire sont déterminées par le niveau d'alimentation en eau reflété par la tension de sève mesurée sur la plante et qui, selon Jarvis (1975), dépend elle-même des propriétés hydrauliques du segment sol-feuilles, donc de la Kh.

Le phénomène de régulation stomatique saisonnière ci-dessus évoqué est à relier également, entre autres paramètres, à la structure anatomique des feuilles. Pour comparer les caractéristiques de l'appareil foliaire pendant les différentes saisons, la structure des cires (Chapitre 3) considéré par Dreyer *et al.* (1990) sur les chênes européens, a été utilisé.

C'est ainsi qu'une étude en microscopie électronique à balayage selon la technique décrite au Chapitre 3 a permis de mettre en évidence des dépôts de cires plus denses sur les feuilles développées en période sèche. Ces cires contribuent à épaissir la surface des feuilles, et à réduire les pertes d'eau. Elles sont imperméables à l'eau et au CO₂ et permettent ainsi le contrôle de la transpiration foliaire et de l'assimilation (Ludlow, 1980).

D'autre part, on peut classer cette plante parmi les mésophytes puisque :

- selon Wilkinson (1979), la répartition équivalente des stomates sur les 2 faces qui sont à peu près exposées de la même façon à la lumière et à l'air, est une caractéristique des mésophytes ;

- selon Mooney *et al.* (1977), cette cire caractérise plus les feuilles des mésophytes que ceux des xérophytes qui, non seulement portent un nombre plus grand de stomates, mais montrent plutôt des trichomes à la place de cette cire.

Toutefois, les observations réalisées ne nous ont pas permis de noter une variabilité saisonnière de la densité stomatique.

⇒ Le flux transpiratoire montre une nette amélioration entre la saison sèche et la saison des pluies passant pratiquement du simple au double. En effet, même s'il arrive qu'elles se décalent quelque peu dans le temps, Tr_{max} et G_{smax} sont généralement obtenues aux mêmes moments. On peut donc voir que les fluctuations de ce paramètre sont intimement liées à celles de la G_{smax}.

⇒ Les valeurs du D.P.V.S. permettent d'expliquer la forte réduction des paramètres hydriques de la plante en période sèche. On remarque que le déficit hydrique de l'air, donc la demande évaporative, est extrême en saison sèche chaude et très peu variable entre la saison des pluies et la saison sèche fraîche.

⇒ L'efficacité hydraulique a montré une augmentation très significative entre période sèche (SSF et SSC) et la période humide (SH) avec une valeur qui triple entre ces 2 extrêmes. Les valeurs calculées pour Fournier (1995) : 128 à 160 mmol.m⁻².s⁻¹ -, celles données par Eyog-Matig (1993) et celles obtenues au cours de cette étude montrent des différences d'une

part pour la même espèce *Acacia raddiana* entre les 2 sites du Sénégal, et d'autre part entre espèces différentes du Sénégal et du Nord-Cameroun.

Il apparaît une meilleure efficacité de *Acacia raddiana* à Dahra qu'à Souilène. Le type de sol étant globalement le même et le climat plus favorable à Dahra, ce résultat pourrait s'expliquer par une situation plus favorable sur le plan hydrique au sud qu'au nord (respectivement 282,4 contre 445 mm).

La meilleure efficacité de *Acacia raddiana* à Dahra par rapport aux essences de reboisement utilisées dans le nord-Cameroun pourrait être liée à la fois aux particularités respectives des espèces, et aux propriétés des sols correspondants.

Cette efficacité hydraulique caractérise l'intensité du flux transpiration en fonction de l'état hydrique de la plante. Elle induit, quand elle est forte, une résistance limitée du circuit sol-feuilles, donc une plus grande possibilité d'extraction de l'eau par la plante (Eyog-Matig, 1993).

Cette amélioration de l'efficacité hydraulique notée en saison humide pourrait s'expliquer :

- d'une part, par le gain de conductivité du sol réhumecté ; et
- d'autre part, par une amélioration de la conduction des vaisseaux soit par une redynamisation de vaisseaux temporairement embolisés, soit par néoformation de tissus conducteurs.

En outre, Meinzer (1993) montrent que la fermeture stomatique qui fait suite à l'augmentation du D.P.V.S. permet de maintenir une efficacité maximale du système conducteur de la plante et d'éviter la remontée de la T_s au-dessus d'une valeur seuil qui favorise la cavitation. Précisons toutefois que dans notre cas, la bonne capacité de récupération reconnue à *Acacia raddiana* même pendant la phase sèche (embolisme peu probable) nous amène à considérer surtout l'amélioration de la conductivité du sol comme le fait déterminant.

⇒ On peut remarquer que la conductance hydraulique (K_h) entre le sol et les feuilles accuse une baisse entre la période humide et la saison sèche froide. Ceci confirme les résultats de Granier et Colin (1990) puis ceux de Fournier (1995) respectivement sur *Abies bornmulleriana* et *Acacia raddiana*.

Notons cependant que malgré les contraintes subies en SSC, la plante semble présenter une meilleure conductance hydraulique qu'en saison humide ; ce qui n'est assurément pas envisageable compte tenu surtout de la réserve en eau très réduite. Ce constat nous pousse à attirer l'attention des spécialistes quant à la détermination de la conductance hydraulique des plantes par cette méthode pendant les périodes de sécheresse. En réalité, pour certaines plantes, cette méthode ne sera applicable que pendant les périodes de feuillaison et avant la modification de la tension de sève. Ainsi, pendant les phases de chute des feuilles, une mesure supplémentaire du potentiel osmotique s'impose comme suggéré par Brisson *et al.* (1993) avant la caractérisation de K_h .

En particulier pour *Acacia raddiana*, la caractérisation de la K_h par cette méthode ne conviendra qu'en saison humide et en saison sèche avant la baisse notée sur la tension de sève.

Garnier (1985) puis Peltier *et al.* (1990) ont montré que le tronc et ses ramifications constituent les principaux réservoirs hydriques de la plante servant à atténuer la chute de la T_s pendant les pertes d'eau. La conductance hydraulique caractérise la capacité de la plante d'assurer le transfert de l'eau du sol aux feuilles. Elle est déterminée par la conductivité des vaisseaux des racines et des parties aériennes.

Ici, elle montre une nette régression entre la saison humide ($4,5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) et la saison sèche ($2,6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) ; ce qui confirme les résultats de Fournier (1995) pour *Acacia raddiana*, *Acacia senegal*, *Combretum glutinosum* et *Ziziphus mauritiana*. Cette K_h élevée en saison humide pour cette plante s'oppose à la valeur faible que présente *Boscia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca* en saison des pluies (Fournier, 1995) sur le même site.

Peltier *et al.* (1992) décrivent le même phénomène sur l'arganier avec Kh qui varie de 0,4 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹ à 1,55 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹. De même, Améglio *et al.* (1995) notent au cours du déficit hydrique une chute de la Kh de 70% par rapport à sa valeur optimale.

Comme cela a été évoqué par Bréda (1990) et puis par Kobayashi *et al.* (1993), la perte de conductance hydraulique est bien liée à la diminution de la réserve en eau du sol. Cette diminution de Kh entre le sol et les feuilles explique la remontée notée sur la Ts au cours de la journée et au cours de la saison sèche comme indiqué par Grammatikopoulos *et al.* (1995).

Cette valeur optimale de 4,5 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹ est légèrement inférieure à celle de 6 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹ donnée par Fournier (1995) pour cette même plante dans la station de Souilène (Nord-Sénégal). Par contre, elle est nettement supérieure à celles de *Picea abies* : 0,36 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹ et 0,30 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹, trouvées respectivement par Schulze *et al.* (1985) cités par Peltier *et al.* (1992) et par Granier et Claustres (1989). Cette Kh maximale est aussi supérieure à celle du *Quercus alba* de 1,54 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹ donnée par Hinckley et Bruckerhoff (1975) cités par Peltier *et al.* (1992).

Elle est cependant voisine des valeurs données par Pallardy et Kozlowsky (1981) cités par Peltier *et al.* (1992) pour *Populus sp.* allant de 4 à 5,3 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹. Elle est nettement plus faible que celle de 10,8 mmol.m⁻².s⁻¹.MPa⁻¹ trouvée par Besnard et Carlier (1990) pour *Fraxinus excelsior* (feuillu tempéré), ce qui pourrait s'expliquer par le fait que les racines de cette plante atteignent l'eau malgré la chaleur des étés.

Dans ce sens, Eyog-Matig (1993), qui ne donne pas de chiffre, soutient sur la base de l'efficacité hydraulique qu'il y aurait une nette amélioration de la Kh en saison humide.

De manière générale, la perte de la fonction conductrice du xylème provient essentiellement de la cavitation (Meidner, 1983 ; Tyree et Sperry, 1989) qui est un obstacle à la circulation de la sève et qui induit par la suite l'embolisme de certains circuits conducteurs dont elle empêche, souvent de façon définitive, le fonctionnement (Cruiziat et Tyree, 1990). Cette cavitation peut être matérialisée par la baisse de la Kh (Sperry *et al.*, 1988) et/ou par les ultrasons (Tyree et Dixon, 1983).

Toutefois, dans notre cas de figure, il serait hasardeux de vouloir attribuer cette perte de Kh à l'embolisme des voies conductrices d'autant plus que, même en saison sèche, *Acacia raddiana* présente une assez bonne capacité de récupération.

Ainsi, du fait que la Kh globale comprend les segments sol-racines et racines-feuilles (vaisseaux conducteurs), nous considérerons ici au même titre que Granier et Colin (1990), que cette chute serait due à la faible conductivité du sol sec.

Il apparaît que l'évolution des grandeurs physiologiques est déterminée par les paramètres météorologiques (surtout PAR et D.P.V.S.), et limitée par la réserve hydrique du sol. Lorsque les faibles disponibilités en eau du sol (Tsb fortes) s'associent à une demande évaporative forte (D.P.V.S.), on assiste à une régulation stomatique qui se répercute sur la conductance des stomates (G_{smax}) et la transpiration (T_{rmax}), mais aussi sur l'efficacité hydraulique.

La régulation stomatique saisonnière qui intervient permet entre autres, de limiter les pertes d'eau de la plante. Ce comportement est assez fréquent chez les caducifoliées des zones arides et semi-arides (Ullmann, 1985 ; Fournier, 1995).

Nous pouvons donc dire que cette grande sensibilité de *Acacia raddiana* aux variations du statut hydrique de l'air (Fetcher, 1979) et du sol ainsi que les modifications anatomiques des feuilles, pourraient constituer un moyen efficace d'adaptation au stress.

D'ailleurs, nous pensons comme Laffray et Louquet (1989) concernant les plantes cultivées, que les réponses ponctuelles des stomates notées en condition de stress hydrique peuvent être utilisées pour la sélection des espèces forestières les plus résistantes à la sécheresse. Pour ces auteurs, ces réponses très variables que nous avons essayées de faire ressortir, selon les espèces, constituent un caractère adaptatif majeur. Notamment, ils montrent

que la réaction rapide des stomates à la chute du potentiel hydrique (ici hausse de la tension de sève) par fermeture est un élément de la stratégie d'évitement de la sécheresse, par conséquent de l'adaptation à l'aridité. De cette façon, *Acacia raddiana* semble économiser son eau pendant les phases sèches et donc maintenir une bonne efficacité.

Sous ce rapport, nos travaux confirment les observations de Grouzis *et al.* (1991). Ces auteurs travaillant en conditions semi-contrôlées (cases lysimétriques) avec des régimes hydriques contrastés, ont pu montrer une meilleure aptitude de *Acacia raddiana* à économiser son eau et à l'utiliser de manière efficace par rapport à *Acacia senegal*.

4.5.2.3. Réponses de Gs aux facteurs influençant le fonctionnement hydrique de la plante

Le fonctionnement hydrique de la plante est sous le contrôle d'un certain nombre de paramètres liés au sol, au climat et à la plante elle-même. Le contrôle ultime de la circulation de l'eau à travers la plante est exercée par la conductance diffusible des stomates qui gère le flux d'eau qui s'évapore à partir des feuilles. Les réponses des stomates aux facteurs du milieu ont été élucidées à l'aide d'une part, d'observations *in situ* et d'autre part, de modèles mathématiques.

Sur la base d'un modèle dont les composantes partielles ont été proposées par différents auteurs, nous avons essayé d'établir à partir des données recueillies, un schéma des réponses de *Acacia raddiana* aux facteurs du milieu et aux caractéristiques intrinsèques de la plante.

4.5.2.2.1. Procédure de la modélisation

Notre procédure de modélisation est celle utilisée par Fournier (1995). Elle est basée sur la méthode détaillée respectivement par Jarvis (1976), Jones (1983), Chambers *et al.* (1985).

Les relations connues entre la conductance stomatique (Gs) et le rayonnement (PAR), la température de l'air (Ta), le déficit de pression de vapeur de l'air (D) et le potentiel hydrique foliaire ou tension de sève (Ts) constituent la base du modèle ; en supposant que chacune de ces paramètres agit de façon indépendante sur la Gs.

Son équation générale s'écrit :

$$G_s = G_{smax} * G(PAR) * G(D) * G(T_a) * G(T_s) * G(CO_2) \quad (21)$$

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

Au cours de notre étude, nous avons considéré l'hypothèse selon laquelle la teneur en CO_2 est relativement constante au cours des saisons, ce qui permet d'éliminer la dernière fonction partielle $G(CO_2)$. D'autre part, nous avons remplacé le déficit de pression de vapeur D par le gradient de pression de vapeur saturante entre la feuille et l'air (D.P.V.S.).

En outre, il a été démontré que la lumière, la température foliaire, le potentiel hydrique (ici tension de sève) et le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'air sont les principales variables qui contrôlent la conductance stomatique (Foster et Smith, 1991). Nous aboutissons ainsi à l'équation suivante :

$$G_s = G_{smax} * G(PAR) * G(D.P.V.S.) * G(T_p) * G(T_s) \quad (22)$$

Pour caractériser la réponse de G_s à ces différents paramètres, on a dressé à chaque fois la courbe enveloppe supérieure des points constituant le nuage. Les points situés sous l'enveloppe peuvent avoir diverses origines, qui selon Webb (1972) peuvent être :

- l'impact d'un autre facteur ;
- la variabilité biologique ;
- les erreurs de mesure.

Parmi les différents modèles proposés pour étudier les variations de G_s en fonction du PAR, nous avons retenu le modèle exponentiel de Jones (1983) pour sa simplicité mais aussi parce qu'il semble bien refléter en zone sahélienne ces variations (Fournier, 1995).

Son équation s'écrit :

$$G(\text{PAR}) = 1 - \text{EXP}(-\text{PAR}/K1) \quad (23)$$

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

Il est connu qu'au-delà d'un certain seuil de D.P.V.S., un grand nombre d'espèces ferment leur stomates (Schulze, 1986a ; Guehl *et al.*, 1991).

Cette réponse de G_s à l'humidité peut être linéaire (Farquhar *et al.*, 1980) ou curvilinéaire (Johnson et Ferrel, 1983) selon le système de contrôle développée par la plante. Dans ces deux cas, la fonction peut respectivement s'écrire :

$$G(\text{D.P.V.S.}) = 1 - (K2 * (\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c)) \text{ si } (\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c) < 1/K2 \quad (24)$$

$$G(\text{D.P.V.S.}) = 0 \text{ si } (\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c) \geq 1/K2$$

et ;

$$G(\text{D.P.V.S.}) = \text{EXP}(-K2 * (\text{D.P.V.S.} - \text{D.P.V.S}_c)) \quad (25)$$

avec : D.P.V.S_c = gradient de pression de vapeur saturante entre l'air et la feuille susceptible de déclencher la fermeture des stomates ; K2 = paramètre estimé à partir des données.

Les interactions entre facteurs peuvent constituer une limite au modèle (Jarvis, 1976). C'est ainsi qu'on peut s'apercevoir de la difficulté de séparer, au champ, les effets de la T_p et du D.P.V.S.

Néanmoins, il est établi depuis Ingraham (1958) cité par Feng *et al.* (1990), que l'intensité des processus biologiques croît avec la température jusqu'à un optimum, et décroît par la suite lorsque celle-ci continue à augmenter.

Parmi les formulations proposées jusqu'ici, celle de Feng *et al.* (1990) basée sur l'équation d'Arrhenius qui est très flexible, a été utilisée. Elle s'exprime comme suit :

$$G(T_p) = (K3 * \text{EXP}(-K4/T_p)) / (1 + (K5 * \text{EXP}(K6 * ((1/T_{pfp}) - (1/T_p)))))) \quad (26)$$

avec : T_{pf} = température de la feuille en °C ; T_{pfop} = température de la feuille en °C au maximum de G_s ; K_3 , K_4 , K_5 , et K_6 = valeurs estimées (constantes) des paramètres du modèle.

La T_s est une variable biologique intrinsèque à la plante qui est souvent utilisée dans les études des réponses de G_s à l'état hydrique de celle-ci (Gollan *et al.*, 1985 ; Foster et Smith, 1991 ; Subramanian *et al.*, 1994). Elle n'exerce pas un contrôle direct sur les pertes en eau de la plante, mais son rôle dominant au niveau de la turgescence des cellules de garde des stomates est bien établi (Jarvis, 1975 ; Hall *et al.*, 1976 ; Schulze, 1986a). D'autre part, sa mesure au champ étant relativement aisée, elle demeure une variable d'état très utilisée dans les modèles.

Des équations de formes exponentielle et linéaire au-delà d'un seuil de tension (Jarvis, 1976 ; Jones, 1983) ont été proposées :

$$G(T_s) = 1 - (\text{EXP} * ((T_{smax} - T_s)/K_7)) \quad (27)$$

$$G(T_s) = 1 - (K_7 * (T_{smax} - T_s)) \quad (28)$$

avec : si $T_{smax} - T_s < 0$, alors $G(T_s) = 1$

où T_s = tension de sève mesurée en MPa ; T_{smax} = tension de sève maximale pour que $G_s = 0$; K_7 = valeur du paramètre du modèle estimée à partir des données.

4.5.2.2.2. Application du modèle

Les fonctions partielles ont été appliquées aux données expérimentales recueillies à Dahra (Tableau XIII) et couvrant toute notre période d'étude.

Tableau XIII Gammes des valeurs expérimentales utilisées dans le modèle.

	PAR $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	D.P.V.S. kPa	T_{pf} °C	T_s MPa
Gamme	23/2190	0,91/8,3	20/43,5	-0,48/-3,90
n	99	99	99	99

avec : n = nombre de valeurs.

La gamme de valeurs obtenues (Tableau XIII) couvre bien celles communément rencontrées en zone sahélienne, donc est suffisamment large pour nous permettre d'établir des corrélations fiables entre facteurs comme suggéré par Chambers *et al.* (1985).

La figure 29 donne les relations entre la conductance stomatique normalisée et les différents paramètres étudiés. Ces résultats représentent les nôtres et ceux de Fournier (1995) pour la même espèce dans une autre région géographique du Sénégal.

Dans le cas des variables pour lesquelles 2 fonctions ont été proposées, nous avons retenu celle qui présente le meilleur ajustement à nos données.

La figure 29a permet de constater que la G_s normalisée commence d'abord à augmenter assez rapidement pour des valeurs faibles du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), et ensuite, arrive à un optimum correspondant au plateau de saturation pour les forts éclaircissements. D'ailleurs, on peut noter que la G_s de 90% est obtenu pour un rayonnement de $500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à Dahra et de $510 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à Souilène.

La figure 29b montre 3 principales phases de l'évolution de la Gs en fonction de la température foliaire (T_{pf}) :

- dans un premier temps, la Gs augmente d'abord lentement avec la T_{pf}, puis plus rapidement avant l'optimum atteint à partir de 31°C à Dahra et de 30,57 à Souilène ;
- dans un second temps, la Gs maximale présente à Dahra un plateau entre 31 et 37°C, à Souilène que la température optimale moyenne de 34°C a été considérée dans le modèle ;
- dans une troisième phase, on assiste pour les 2 sites, à une baisse irréversible de la Gs lorsque T_{pf} continue à augmenter.

La fonction linéaire a été retenue pour déterminer la réponse de Gs au déficit de pression de vapeur saturante (D.P.V.S). On peut noter sur la figure 29c que la Gs maximale est obtenue pour des valeurs faibles de D.P.V.S. On remarque une baisse de la Gs à partir d'un déficit de 2,66 kPa à Dahra (même si la plante arrive à maintenir une Gs de 89% jusqu'au D.P.V.S. de 3,3 kPa) et de 3,22 kPa à Souilène.

A partir de cette valeur, les déficits croissants engendrent une chute linéaire de Gs jusqu'à des minima atteints pour des valeurs de l'ordre de 8 kPa à Dahra et de 5 kPa à Souilène.

La fonction exponentielle a servi à caractériser la réponse de Gs à la tension de sève de la plante (T_s). La Gs reste optimale dans la gamme de T_s de -0,5 à -1,5 MPa pour les 2 sites. La figure 29d fait apparaître une diminution de la Gs qui s'amorce à partir d'une T_s de -1,5 MPa. Toutefois, une Gs de 90% est conservée jusqu'à une T_s de -2,70 MPa à Dahra et de -2,14 MPa à Souilène.

En somme, le modèle permet de montrer que, lorsqu'aucun des facteurs n'est limitant, la réponse stomatique optimale est obtenue pour une action combinée de ces derniers dans les proportions suivantes :

- rayonnement supérieur ou égal à 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ pour les 2 sites ;
- D.P.V.S. inférieur ou égal à 2,66 kPa à Dahra et de 3,22 kPa à Souilène ;
- température foliaire comprise entre 31 et 37°C à Dahra et de 30,57°C à Souilène ;
- tension de sève supérieure ou égale à -1,5 MPa pour les 2 sites.

Le tableau XIV présente les coefficients issus de l'ajustement à l'aide des fonctions partielles du modèle. La valeur de ces derniers indique l'intensité de la réponse stomatique aux différents paramètres étudiés.

Tableau XIV : Valeurs estimées des coefficients de corrélation des différentes variables avec Gs et valeurs seuils de quelques paramètres.

	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	D.P.V.Sc (kPa)	T _{pfop} (°C)	T _{smax} (MPa)	T _{sc} (MPa)
Diouf (1996)	166,0	0,164	315,79	180,23	0,334	652,52	0,533	2,66	34	-3,90	-1,5
Fournier (1995)	189	0,32	13,06	71,11	0,278	351,49	0,262	3,22	30,57	-2,74	-2,14

avec : K1, K2, K3, K4, K5, K6 et K7 = Coefficients de corrélation déterminés à partir des fonctions partielles du modèle ; D.P.V.Sc = Déficit critique de tension de vapeur saturante entre la feuille et l'air qui induit un début de fermeture stomatique ; T_{pfop} = Température foliaire optimale ; T_{smax} = Tension de sève lorsque la conductance s'annule ; T_{sc} : Tension de sève critique qui provoque un début de fermeture stomatique.

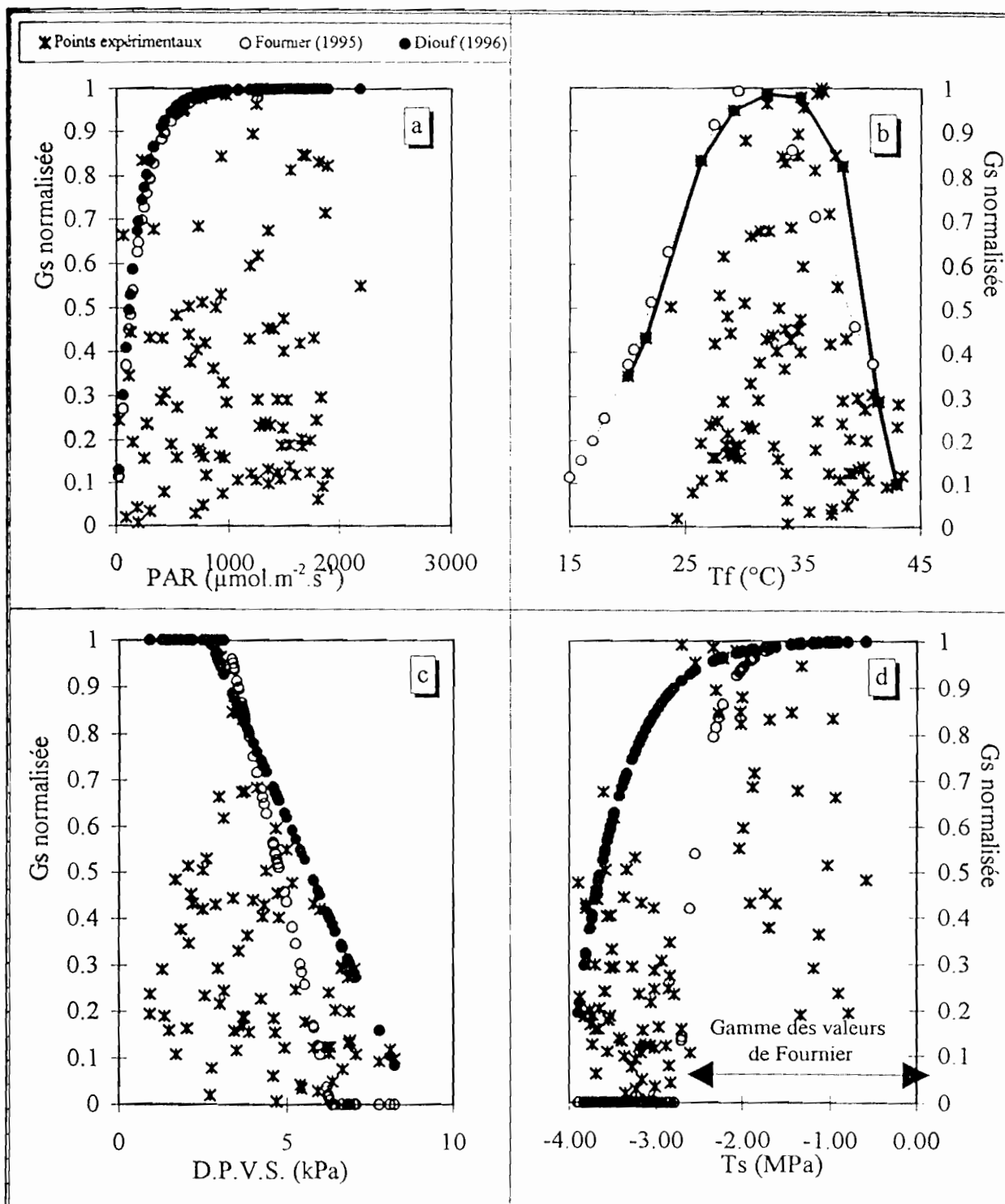


Figure 29 : Comparaison des courbes enveloppes supérieures des variations de la conductance stomatique de *Acacia raddiana* en relation avec les variables du climat et de la plante pour deux stations sahéliennes du Sénégal : Dahra et Souilène.

4.5.2.2.3. Validation du modèle

La figure 30 donne la relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à l'aide du modèle général. Cet ajustement est hautement significatif ($p = 0,001$) pour un coefficient de détermination de 0,80.

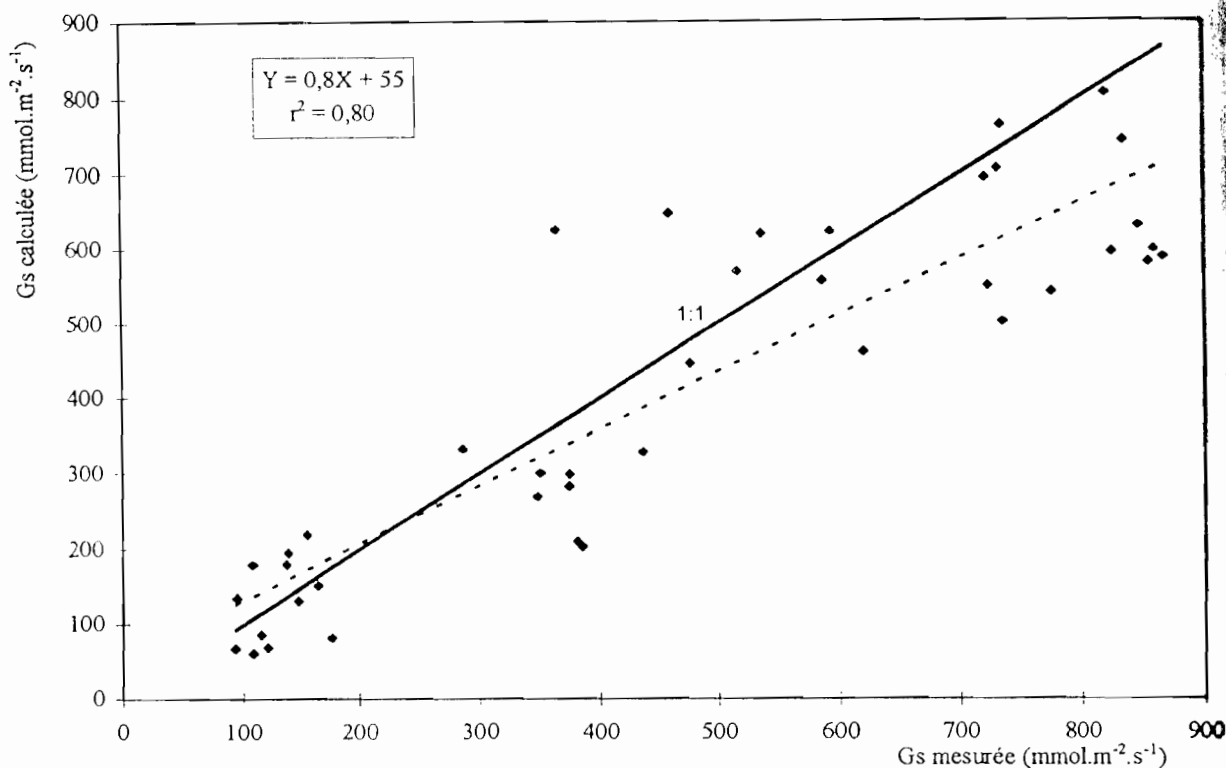


Figure 30 : Relation entre la conductance stomatique mesurée et la conductance stomatique calculée à partir du modèle.

En trait plein, la bissectrice (1:1) et en tirets, la régression linéaire entre les valeurs mesurées et les valeurs calculées par le modèle.

Ainsi, on peut dire que le modèle utilisé est valide puisqu'il n'engendre pas des différences d'estimation importantes par rapport aux mesures *in situ* de la conductance. Les fonctions partielles choisies, celles qui ont présenté le meilleur ajustement à nos données, sont donc représentatives.

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

- les interactions entre les facteurs environnementaux révélées par les données recueillies sur le terrain pouvant induire un biais dans l'estimation des paramètres (Jarvis, 1976) ;
- les gammes de valeurs restreintes de certaines variables.

En dépit de ces limites, ce modèle s'avère convenable pour la description et l'interprétation des variations de la Gs en relation avec les facteurs du milieu et de plusieurs espèces (Jarvis, 1976 ; Chambers *et al.*, 1985 ; Massman et Kaufmann, 1991).

4.5.2.2.4. Discussion - conclusion

Compte tenu de la variabilité des facteurs qui contrôlent la conductance stomatique en milieu naturel, nous avons procédé à la modélisation de la réponse stomatique. Et puisqu'une telle démarche a été déjà tentée antérieurement sur la même plante, nous aborderons cette discussion sous un angle comparatif entre les 2 sites respectifs qui ont été suivis au Sénégal.

On peut voir qu'il existe des gammes de valeurs des différentes variables pour lesquelles, la G_s reste indemne. Cependant, en deçà de celles-ci, elle chute de façon linéaire avec le D.P.V.S. et la température ; ce qui rejoint Aphalo et Jarvis (1991) ou curvilinéaire avec le PAR et la tension de sève jusqu'aux valeurs minimales. Ce résultat recoupe celui de Ludlow (1980) sur le *Sorghum bicolor* en conditions naturelles.

Sur la base du modèle utilisé, nous présentons (Figure 29) les réponses comparées de cette plante aux variables du milieu et à ses propriétés intrinsèques. Les figures 29a et 29c permettent de constater que les courbes de réponses pour les 2 sites sont très voisines, alors qu'il semble y exister un décalage entre celles des figures 29b et 29d. Comme souligné par Hall *et al.* (1976), pour chacun de ces ajustements, les points situés sous la courbe enveloppante proviennent d'une part, d'une limite de la G_s par l'un des facteurs autres que celui qui a servi à la tracer et d'autre part, des effets interactifs de ces facteurs.

La figure 29a montre une réponse similaire de G_s au PAR pour les 2 sites avec des valeurs optimales respectives de $510 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ à Souilène et $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ à Dahra. Ce facteur étant le moins variable en milieu sahélien, on comprend bien que les valeurs mesurées soient voisines ; ce qui s'est reflété sur l'ajustement effectué.

Le K1 (Tableau XIV) montre que le degré d'ouverture stomatique est d'autant plus faible que les stomates sont sensibles au PAR. Il donne des valeurs voisines pour les 2 sites : 189 à Souilène et 166,02 à Dahra. Ces valeurs s'écartent largement de celles observées par Fournier (1995) sur les autres espèces sahéliennes qu'il a suivies. D'où la régulation plus efficace pour cette plante comparativement aux autres espèces.

Sur la figure 29b, les courbes de réponse limite de la G_s à la température permettent de noter une même allure même si elles paraissent quelque peu décalées. Cette figure indique pour le site de Dahra, qu'il existe une gamme de températures (31 à 37°C) pour laquelle la G_s conserve des valeurs optimales avant d'entamer une chute décisive. Par contre, à Souilène ce plateau est absent et laisse penser à une réponse plus instantanée de la G_s à la température optimale de 30,57 °C. En plus, sur cette figure 29b, l'ajustement réalisé à Souilène nous autorise à confirmer que l'échantillonnage de Fournier (1995) a été plus dense en période fraîche.

Toujours à propos de cette relation G_s -T_{pf}, il a été longtemps établi que G_s atteint son optimum entre 30 et 35°C (Stälfelt, 1962), gamme qui renferme bien la valeur moyenne de 34°C trouvée ici. D'autre part, Fournier (1995) note que la température optimale est relativement homogène pour six espèces coexistant dans le Ferlo sénégalais, et donne pour *Acacia raddiana* une valeur de 30,57°C. Dans ce sens, Ibrahim *et al.* (1980) trouvent sur *Pinus pinea* L. en zone tempérée et en conditions naturelles, que la réduction du flux transpiratoire par fermeture stomatique n'intervient que pour des températures supérieures à 30°C.

Pour chacun des sites, on note une grande sensibilité de la conductance au D.P.V.S. Il ressort ainsi, que pour des valeurs voisines (Figure 29c) du déficit de l'air de 3,22 kPa à Souilène et de 2,66 kPa à Dahra, *Acacia raddiana* amorce une fermeture de ses stomates.

Contrairement aux phréatophytes qui arrivent à garder une G_s optimale pour des valeurs de D.P.V.S. souvent supérieures à 5 kPa (Nilsen *et al.*, 1981), *Acacia raddiana* semble très sensible à ce paramètre. Cette différence est à mettre en rapport avec les conditions d'alimentation hydrique à partir du sol qui sont optimales chez ces phréatophytes. Il semblerait aussi que notre plante supporte mieux la rigueur climatique de son habitat que le pêcheur. Garnier et Berger (1987) indiquent pour ce ligneux des zones tempérées une réduction de 70% de sa G_{smax} pour un D.P.V.S. de l'ordre de 3 kPa.

Cette réponse de la G_s à la demande évaporative représentée par le D.P.V.S. est conforme aux résultats de Hall *et al.* (1976) puis de Whitehead *et al.* (1981) s'oppose à l'hypothèse récemment développée par Meinzer (1993) selon qui, en conditions naturelles, les stomates ne répondent pas à la demande évaporative et que la fermeture stomatique notée lors des mesures avec le poromètre ne constituent que des artéfacts.

Concernant la relation G_s - T_s , le vide observé dans le nuage des points expérimentaux a été aussi mis en évidence par Prémachandra *et al.* (1992) sur le maïs, et matérialise les écarts entre les tensions de sève de saison sèche et de saison humide. On peut s'apercevoir qu'endessous d'une valeur seuil de T_s , la conductance des stomates diminue avec T_s jusqu'à atteindre des valeurs proches de zéro. En fait, à ce stade, seule la conductance cuticulaire persiste quoiqu'elle peut, elle-même être affectée par sécheresse d'après Laffray et Louguet (1989).

On a ainsi pu constater que les feuilles peuvent être soumises à un déficit hydrique important avant que la fermeture stomatique ne se déclenche. Ce résultat corrobore celui de Hall *et al.* (1976) qui indique qu'un tel comportement serait caractéristique des plantes évoluant en conditions naturelles dans lesquelles la réduction graduelle de la réserve hydrique favorise une réponse stomatique. Cette réponse relativement lente de G_s à la T_s est du même type que celle obtenue par Hinckley *et al.* (1980) sur des arbustes qui résistent à la sécheresse. Ces auteurs trouvent la fermeture stomatique pour une valeur de la T_s comprise entre -3,3 et -2,8 MPa.

Meinzer (1993) puis Leidi *et al.* (1993) ont noté une chute de la G_s corrélativement à la diminution du stock hydrique du sol reflétée par la T_s . Ici, nous avons pu montrer que la relation qui lie G_s à T_s n'est linéaire, mais de type curvilinéaire en deçà d'une T_s de -1,5 MPa. Cette relation curvilinéaire est caractéristique des observations réalisées en conditions naturelles et rejoint les résultats de Jarvis (1975), de Gollan *et al.* (1985), de Schulze (1986b) puis de Grossnickle et Arnott (1992). Elle atteste que la T_s peut varier dans une gamme normale - 0 à -2 MPa : Ibrahim *et al.* (1980), 0 à -3 MPa : Ni et Pallardy (1991), 0 à -1,5 MPa : présent travail et Fournier (1995) pour la même caducifoliée, 0 à -6 MPa : Fournier (1995) pour une plante à feuillage pérenne -, au cours de la journée ou de la saison, sans influence apparente sur la G_s . D'ailleurs, ce phénomène constitue selon cet auteur, une adaptation qui favorise la fixation du CO_2 par les plantes, donc la photosynthèse. Ainsi, le PAR, le D.P.V.S. et la T_{pf} ne pourront affecter significativement la G_s qu'en deçà de $T_s = -1,5$ MPa.

Par contre, elle s'oppose à celle linéaire proposée par le même auteur pour des études réalisées en laboratoire, mais aussi par Ni et Pallardy (1991).

C'est en cela que nous soutenons l'assertion de Ritchie et Hinckley (1975) selon laquelle, la relation entre la G_s et la T_s est fonction de l'espèce, l'organe et les conditions environnementales.

Sur la figure 29d, on peut montrer que la G_s optimale est obtenue pour une tension T_{sc} de -1,5 MPa. Par rapport à celles observées par Fournier (1995) sur *Balanites aegyptiaca* (-4,3 MPa) et *Boscia senegalensis* (-6 MPa), ces valeurs sont faibles et nous permettent de classer *Acacia raddiana* parmi les espèces qui présentent une réponse rapide d'après Fournier (1995).

Après la gamme de tension de sève 0 à -2 MPa, nous constatons un décalage entre les courbes. Ce dernier relève de l'écart entre les gammes des valeurs de T_s utilisées pour ces

4.5.2.2.4. Discussion - conclusion

Compte tenu de la variabilité des facteurs qui contrôlent la conductance stomatique en milieu naturel, nous avons procédé à la modélisation de la réponse stomatique. Et puisqu'une telle démarche a été déjà tentée antérieurement sur la même plante, nous aborderons cette discussion sous un angle comparatif entre les 2 sites respectifs qui ont été suivis au Sénégal.

On peut voir qu'il existe des gammes de valeurs des différentes variables pour lesquelles, la G_s reste indemne. Cependant, en deçà de celles-ci, elle chute de façon linéaire avec le D.P.V.S. et la température ; ce qui rejoint Aphalo et Jarvis (1991) ou curvilinéaire avec le PAR et la tension de sève jusqu'aux valeurs minimales. Ce résultat recoupe celui de Ludlow (1980) sur le *Sorghum bicolor* en conditions naturelles.

Sur la base du modèle utilisé, nous présentons (Figure 29) les réponses comparées de cette plante aux variables du milieu et à ses propriétés intrinsèques. Les figures 29a et 29c permettent de constater que les courbes de réponses pour les 2 sites sont très voisines, alors qu'il semble y exister un décalage entre celles des figures 29b et 29d. Comme souligné par Hall *et al.* (1976), pour chacun de ces ajustements, les points situés sous la courbe enveloppante proviennent d'une part, d'une limite de la G_s par l'un des facteurs autres que celui qui a servi à la tracer et d'autre part, des effets interactifs de ces facteurs.

La figure 29a montre une réponse similaire de G_s au PAR pour les 2 sites avec des valeurs optimales respectives de $510 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ à Souilène et $500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ à Dahra. Ce facteur étant le moins variable en milieu sahélien, on comprend bien que les valeurs mesurées soient voisines ; ce qui s'est reflété sur l'ajustement effectué.

Le K1 (Tableau XIV) montre que le degré d'ouverture stomatique est d'autant plus faible que les stomates sont sensibles au PAR. Il donne des valeurs voisines pour les 2 sites : 189 à Souilène et 166,02 à Dahra. Ces valeurs s'écartent largement de celles observées par Fournier (1995) sur les autres espèces sahéliennes qu'il a suivies. D'où la régulation plus efficace pour cette plante comparativement aux autres espèces.

Sur la figure 29b, les courbes de réponse limite de la G_s à la température permettent de noter une même allure même si elles paraissent quelque peu décalées. Cette figure indique pour le site de Dahra, qu'il existe une gamme de températures (31 à 37°C) pour laquelle la G_s conserve des valeurs optimales avant d'entamer une chute décisive. Par contre, à Souilène ce plateau est absent et laisse penser à une réponse plus instantanée de la G_s à la température optimale de 30,57 °C. En plus, sur cette figure 29b, l'ajustement réalisé à Souilène nous autorise à confirmer que l'échantillonnage de Fournier (1995) a été plus dense en période fraîche.

Toujours à propos de cette relation G_s -T_{pf}, il a été longtemps établi que G_s atteint son optimum entre 30 et 35°C (Stälfelt, 1962), gamme qui renferme bien la valeur moyenne de 34°C trouvée ici. D'autre part, Fournier (1995) note que la température optimale est relativement homogène pour six espèces coexistant dans le Ferlo sénégalais, et donne pour *Acacia raddiana* une valeur de 30,57°C. Dans ce sens, Ibrahim *et al.* (1980) trouvent sur *Pinus pinea* L. en zone tempérée et en conditions naturelles, que la réduction du flux transpiratoire par fermeture stomatique n'intervient que pour des températures supérieures à 30°C.

Pour chacun des sites, on note une grande sensibilité de la conductance au D.P.V.S. Il ressort ainsi, que pour des valeurs voisines (Figure 29c) du déficit de l'air de 3,22 kPa à Souilène et de 2,66 kPa à Dahra, *Acacia raddiana* amorce une fermeture de ses stomates.

Contrairement aux phréatophytes qui arrivent à garder une Gs optimale pour des valeurs de D.P.V.S. souvent supérieures à 5 kPa (Nilsen *et al.*, 1981), *Acacia raddiana* semble très sensible à ce paramètre. Cette différence est à mettre en rapport avec les conditions d'alimentation hydrique à partir du sol qui sont optimales chez ces phréatophytes. Il semblerait aussi que notre plante supporte mieux la rigueur climatique de son habitat que le pêcher. Garnier et Berger (1987) indiquent pour ce ligneux des zones tempérées une réduction de 70% de sa G_{max} pour un D.P.V.S. de l'ordre de 3 kPa.

Cette réponse de la Gs à la demande évaporative représentée par le D.P.V.S. est conforme aux résultats de Hall *et al.* (1976) puis de Whitehead *et al.* (1981) s'oppose à l'hypothèse récemment développée par Meinzer (1993) selon qui, en conditions naturelles, les stomates ne répondent pas à la demande évaporative et que la fermeture stomatique notée lors des mesures avec le poromètre ne constituent que des artéfacts.

Concernant la relation Gs-Ts, le vide observé dans le nuage des points expérimentaux a été aussi mis en évidence par Prémachandra *et al.* (1992) sur le maïs, et matérialise les écarts entre les tensions de sève de saison sèche et de saison humide. On peut s'apercevoir qu'en-dessous d'une valeur seuil de Ts, la conductance des stomates diminue avec Ts jusqu'à atteindre des valeurs proches de zéro. En fait, à ce stade, seule la conductance cuticulaire persiste quoiqu'elle peut, elle-même être affectée par sécheresse d'après Laffray et Louguet (1989).

On a ainsi pu constater que les feuilles peuvent être soumises à un déficit hydrique important avant que la fermeture stomatique ne se déclenche. Ce résultat corrobore celui de Hall *et al.* (1976) qui indique qu'un tel comportement serait caractéristique des plantes évoluant en conditions naturelles dans lesquelles la réduction graduelle de la réserve hydrique favorise une réponse stomatique. Cette réponse relativement lente de Gs à la Ts est du même type que celle obtenue par Hinckley *et al.* (1980) sur des arbustes qui résistent à la sécheresse. Ces auteurs trouvent la fermeture stomatique pour une valeur de la Ts comprise entre -3,3 et -2,8 MPa.

Meinzer (1993) puis Leidi *et al.* (1993) ont noté une chute de la Gs corrélativement à la diminution du stock hydrique du sol reflétée par la Ts. Ici, nous avons pu montrer que la relation qui lie Gs à Ts n'est linéaire, mais de type curvilinéaire en deçà d'une Ts de -1,5 MPa. Cette relation curvilinéaire est caractéristique des observations réalisées en conditions naturelles et rejoint les résultats de Jarvis (1975), de Gollan *et al.* (1985), de Schulze (1986b) puis de Grossnickle et Arnott (1992). Elle atteste que la Ts peut varier dans une gamme normale - 0 à -2 MPa : Ibrahim *et al.* (1980), 0 à -3 MPa : Ni et Pallardy (1991), 0 à -1,5 MPa : présent travail et Fournier (1995) pour la même caducifoliée, 0 à -6 MPa : Fournier (1995) pour une plante à feuillage pérenne -, au cours de la journée ou de la saison, sans influence apparente sur la Gs. D'ailleurs, ce phénomène constitue selon cet auteur, une adaptation qui favorise la fixation du CO₂ par les plantes, donc la photosynthèse. Ainsi, le PAR, le D.P.V.S. et la T_{pf} ne pourront affecter significativement la Gs qu'en deçà de Ts = -1,5 MPa.

Par contre, elle s'oppose à celle linéaire proposée par le même auteur pour des études réalisées en laboratoire, mais aussi par Ni et Pallardy (1991).

C'est en cela que nous soutenons l'assertion de Ritchie et Hinckley (1975) selon laquelle, la relation entre la Gs et la Ts est fonction de l'espèce, l'organe et les conditions environnementales.

Sur la figure 29d, on peut montrer que la Gs optimale est obtenue pour une tension T_{sc} de -1,5 MPa. Par rapport à celles observées par Fournier (1995) sur *Balanites aegyptiaca* (-4,3 MPa) et *Boscia senegalensis* (-6 MPa), ces valeurs sont faibles et nous permettent de classer *Acacia raddiana* parmi les espèces qui présentent une réponse rapide d'après Fournier (1995).

Après la gamme de tension de sève 0 à -2 MPa, nous constatons un décalage entre les courbes. Ce dernier relève de l'écart entre les gammes des valeurs de Ts utilisées pour ces

ajustements. Précisons d'ailleurs que la majorité des valeurs expérimentales utilisées dans le modèle de Fournier (1995) ont été recueillies en saison humide et en saison sèche fraîche, donc plus faibles, dans une certaine mesure, que les nôtres. Cette différence est matérialisée par les valeurs extrêmes de la Ts (Tableau XIV) : -2,74 MPa à Souilène et -3,90 MPa à Dahra.

Ces valeurs se distinguent largement de la tension de sève de -5 MPa trouvée par Peltier *et al.* (1992) pour l'arganier, et avoisinent celles données pour des ligneux méditerranéens (Peltier *et al.*, 1992) et celles indiquées pour les phréatophytes désertiques (Nilsen *et al.*, 1984). Ces différences laissent croire que l'arganier serait tolérant (Peltier *et al.*, 1992) alors que les autres essences, du moins celle que nous avons particulièrement suivie, seraient évitantes.

D'un autre point de vue, Passos et Da Silva (1990) précisent que la Gs ne dépend pas du potentiel hydrique foliaire (ici tension de sève). Ce dernier postulat s'oppose aux résultats de Adjahossou *et al.* (1984) sur le palmier à huile et à ceux du présent travail qui ensemble, révèlent que la Gs est très sensible et développe une réaction rapide à la perte d'eau des feuilles (Ts très fortes).

Le tableau XIV permet de constater que K1, K2 et K7 sont du même ordre de grandeur ; ce qui laisse augurer pour ces 2 sites, une intensité de réponse stomatique voisine vis à vis du PAR, du D.P.V.S. et de la Ts. Par contre, les écarts qu'il semble y avoir entre les coefficients K3, K4, K5 et K6 tous déterminés à partir de la même fonction partielle de la température, proviendraient surtout de la gamme de valeurs de température sinon du nombre des valeurs optimales de Fournier (1995). Cette gamme serait assez étroite pour couvrir le domaine de variation de ce paramètre, sinon que le nombre de valeurs extrêmes qui décrivent cette relation serait insuffisant.

Globalement, nous considérons que les différences qui semblent exister dans les réponses de cette plante entre les sites respectifs de Souilène et Dahra sont dues plus à la différence dans les gammes des valeurs observées, notamment pour la température foliaire, qu'à de réelles différences du fonctionnement hydrique intersites. D'où la nécessité absolue d'effectuer de nombreuses observations dans une gamme de valeurs suffisamment large pour couvrir celle dans laquelle le paramètre étudié varie pour un site donné.

Nous pouvons donc dire que *Acacia raddiana* présente un comportement physiologique similaire pour ces deux sites du Sahel sénégalais.

Le modèle proposé permet de voir qu'en période sèche, les conditions climatiques extrêmes associées à la perte de conductance hydraulique peuvent limiter la Gs. Il a constitué ainsi un outil de prévision du comportement de la plante en milieu réel. Dans l'ensemble, les gammes des valeurs dégagées pourront aider à mieux situer les limites d'une utilisation efficiente de cette plante dans les opérations de réhabilitation des terres.

4.5.3. Autres méthodes d'étude du fonctionnement hydrique de la plante

Les mesures des variations de diamètre du tronc réalisées par les C.D.L., et les débits de sève brute mesurés par le fluxmètre Dynamax constituent d'autres façons de caractériser le statut hydrique de la plante, et cette fois, dans un plus long terme.

4.5.3.1. Capteurs de déplacements linéaires (C.D.L.)

Les figures 31 et 32 donnent les variations de diamètre du tronc d'un individu de *Acacia raddiana* de 65 mm de diamètre pour deux journées types du cycle végétatif de la plante (20 et 26 août 1994). Ces variations sont étudiées en relation avec le rayonnement global mesuré parallèlement et pris comme indice de la demande évaporative au cours des nycthémères.

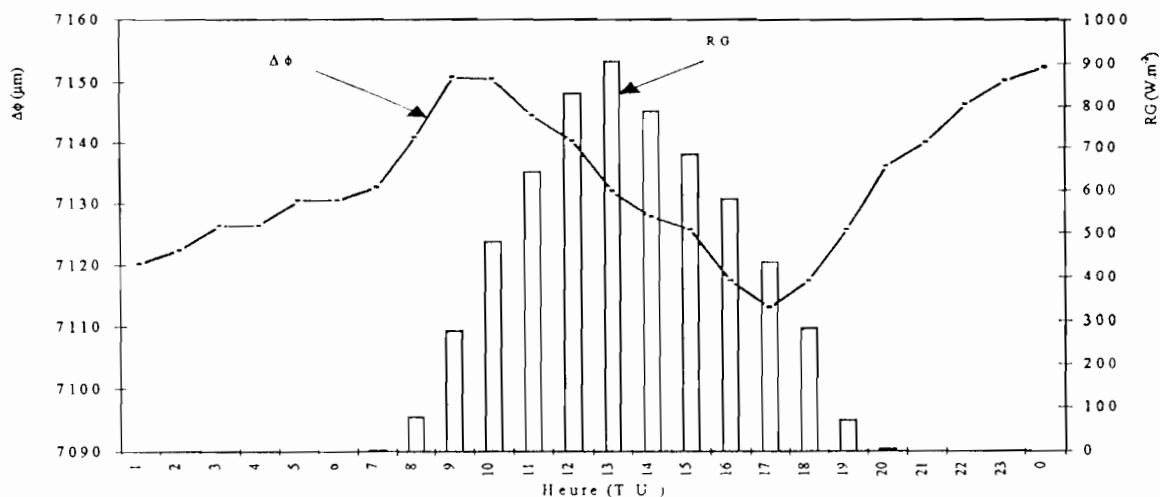


Figure 31 : Variations de diamètre du tronc de *Acacia raddiana* pour une journée à ensoleillement régulier (20 août 1994) en saison humide.

Ce graphique de la figure 31 met en évidence un rythme nycthéméral de contraction et de dilatation du tronc. On peut constater que le diamètre maximal est atteint en début de journée à 9h. Par la suite, au fur et à mesure que la demande évaporative s'accroît, le tronc se contracte pour arriver à un diamètre minimal à 17h.

Cette contraction est suivie d'une autre dilatation qui révèle la récupération et se poursuit jusqu'en fin de nuit (avant le lever du jour suivant). Lorsque les conditions d'alimentation hydrique sont favorables, cette dilatation culmine, du fait de la croissance, à une valeur plus élevée que celle de la journée précédente.

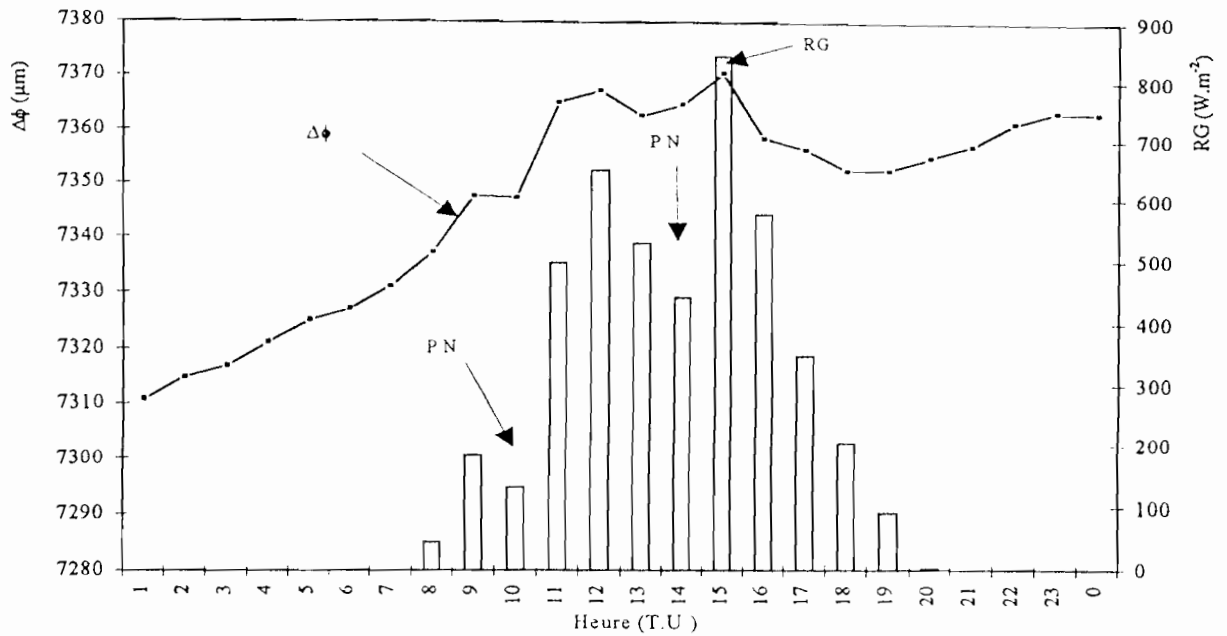


Figure 32 : Variations de diamètre du tronc de *Acacia raddiana* pour une journée à ensoleillement perturbé par des passages nuageux (P.N.) (26 août 1994).

La figure 32 montre une évolution globalement similaire à celle donnée à la figure 31. Toutefois, au cours de cette journée du 26 août, l'incidence des perturbations climatiques (passages nuageux) a permis de mesurer la sensibilité de la méthode. On peut noter des irrégularités dans ces variations de diamètre, directement liées aux variations du rayonnement.

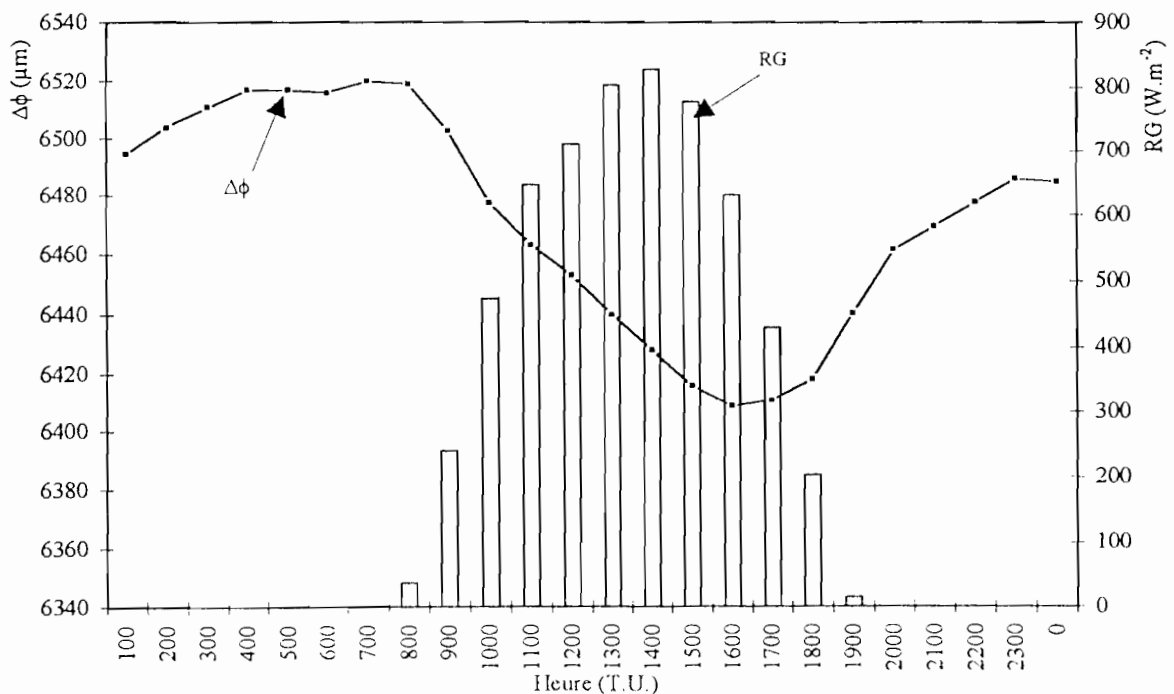


Figure 33 : Variations de diamètre du tronc de *Acacia raddiana* pour une journée à ensoleillement régulier en saison sèche (17 décembre 1994).

Cette figure 33 donne la même allure pour les variations de diamètre du tronc que celles observées à la figure 31. Cependant, compte tenu de la contrainte hydrique qui règne en saison sèche, on remarque que la récupération (fin de journée) de l'eau perdue dans la première moitié de la journée n'est pas complète comme c'est le cas en saison humide (journée du 20 août 1994).

Le tableau XV ci-après donne des valeurs de ACD et CJ caractéristiques des saisons humide et sèche. On note que l'amplitude de contraction diurne (ACD) obtenue pour un même intervalle de 5 jours est nettement plus forte en saison sèche ($101 \mu\text{m.j}^{-1}$) qu'en saison humide ($44 \mu\text{m.j}^{-1}$). Ainsi, au cours de cette période sèche, chaque journée débutera avec un certain déficit par rapport à la précédente. Par conséquent, cette situation empêchera la croissance végétale à l'échelle saisonnière.

On peut constater ainsi que les réserves hydriques du tronc sont beaucoup plus sollicitées par le flux transpiratoire pendant les périodes de déficit hydrique.

Dans le long terme - période du 19 au 26 août 1994 - ces cycles de contraction-dilatation permettent d'apprécier le détail du rythme de croissance de la plante (Figures 34 et 35). Ainsi, nous avons pu trouver une croissance moyenne qui est 6 fois plus rapide en saison humide ($37 \mu\text{m.j}^{-1}$) qu'en saison sèche ($6 \mu\text{m.j}^{-1}$).

Cette tendance est confirmée par les pentes obtenues pour les deux saisons par ajustement des séries de valeurs observées pendant cette période commune de 5 jours. La forte croissance en saison humide est symbolisée par une forte pente (1,46) par rapport à la saison sèche pendant laquelle, cette croissance est très faible (pente faible : 0,02) sinon inexistante.

Tableau XV : Valeurs moyennes de l'amplitude de contraction diurne (ACD) et de la croissance journalière (CJ) de *Acacia raddiana* en saison humide et en saison sèche.

	ACD ($\mu\text{m.j}^{-1}$)	CJ ($\mu\text{m.j}^{-1}$)
Saison humide	44 ± 10	37 ± 9
Saison sèche	101 ± 26	6 ± 23

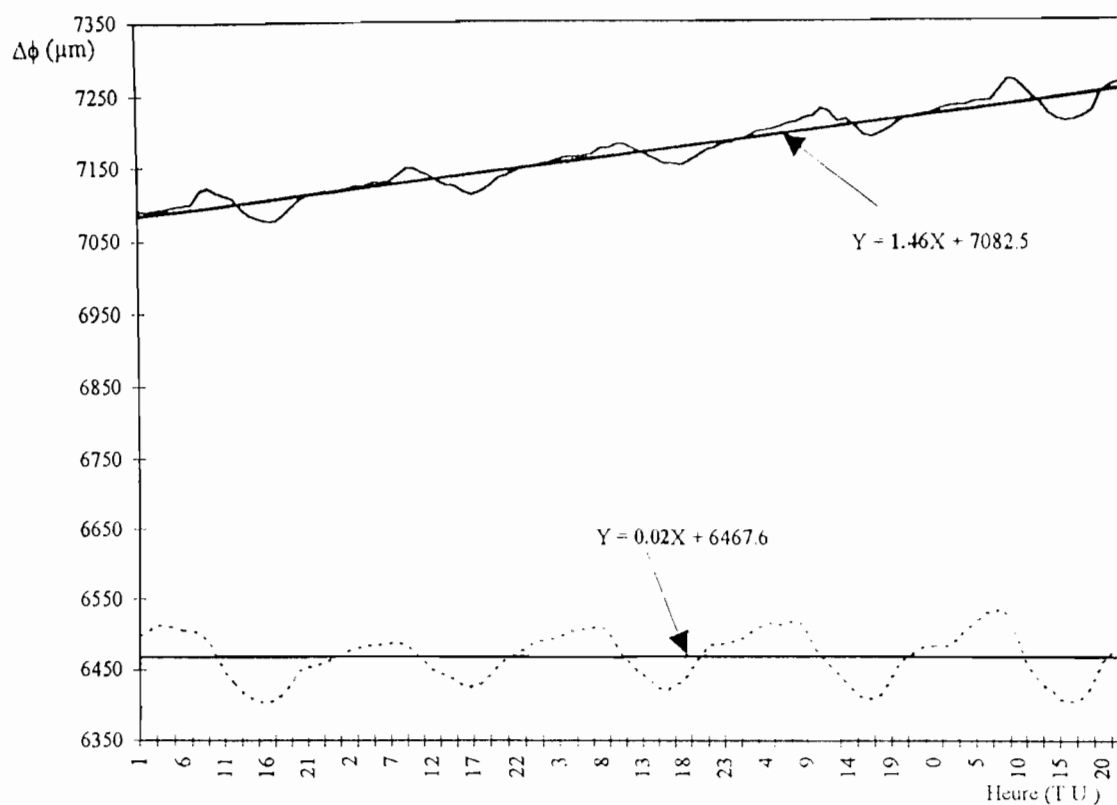


Figure 34 : Variations de diamètre du tronc et rythme de croissance de *Acacia raddiana*.

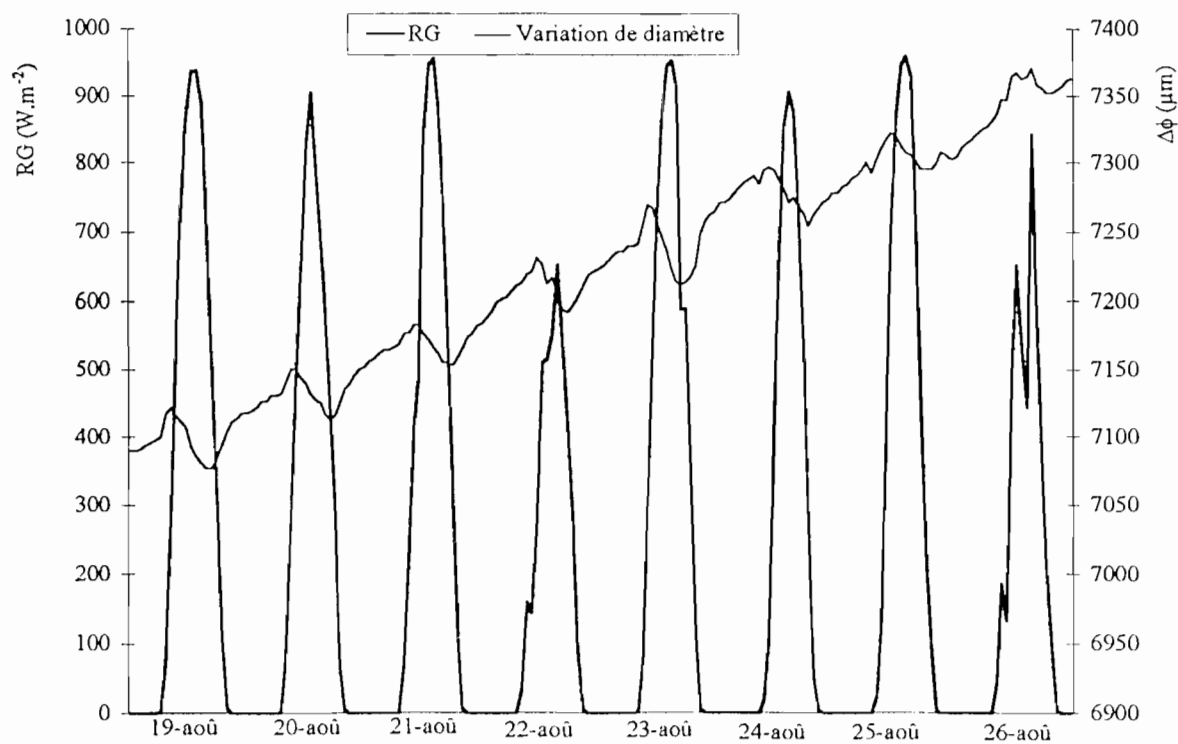


Figure 35 : Cinétiques de variations de diamètre du tronc de *Acacia raddiana* en saison humide.

Contrairement à la situation rencontrée en période humide, on note l'absence du phénomène de croissance, bien que le rayonnement soit maintenu à un niveau encore élevé. Ceci est à mettre en rapport avec la situation de déficit hydrique du sol subit par la plante au cours de la morte saison.

4.5.3.2. Les débits de sève

La figure 36 représente les variations horaires du débit de sève en saison humide d'un individu de *Acacia raddiana* (diamètre = 60 mm) et du rayonnement global. Cette figure 36 relative à la journée du 20 août 1994 (belle journée) permet de caractériser l'évolution du flux de sève de la manière suivante :

- une phase d'accroissement rapide du flux lié à l'augmentation de l'éclairement dès le lever du jour ;
- un pic autour de valeurs élevées ($\sim 2250\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$) correspondant aux heures les plus chaudes de la journée ;
- une phase de décroissance des flux en relation avec la réduction de la demande climatique donc, des phénomènes transpiratoires.

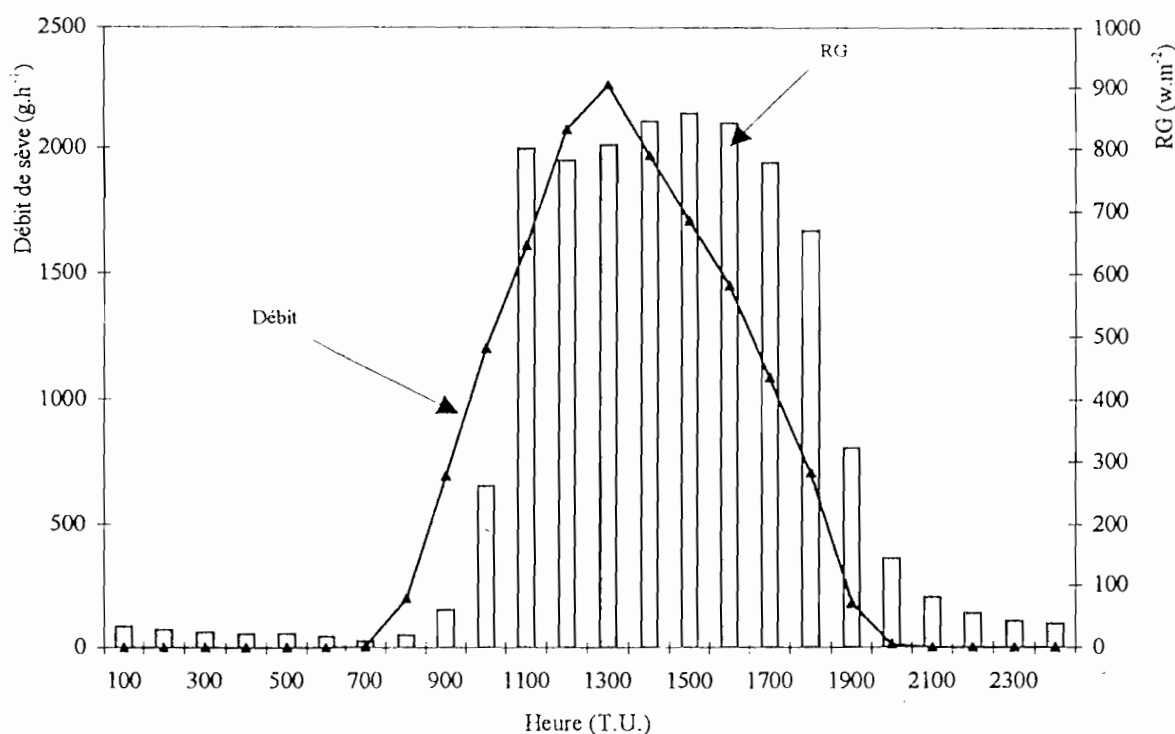


Figure 36 : Variations horaires du débit de sève brute de *Acacia raddiana* en relation avec le rayonnement global pour une journée à ensoleillement régulier en saison humide (20 août 1994).

L'examen de la journée du 26 août 1994 marquée par des passages nuageux montre comme sur les capteurs de déplacements linéaires, une synchronisation de la réponse du débit de sève avec les fluctuations de la demande évaporative estimée par le rayonnement global, donc, la sensibilité de la méthode.

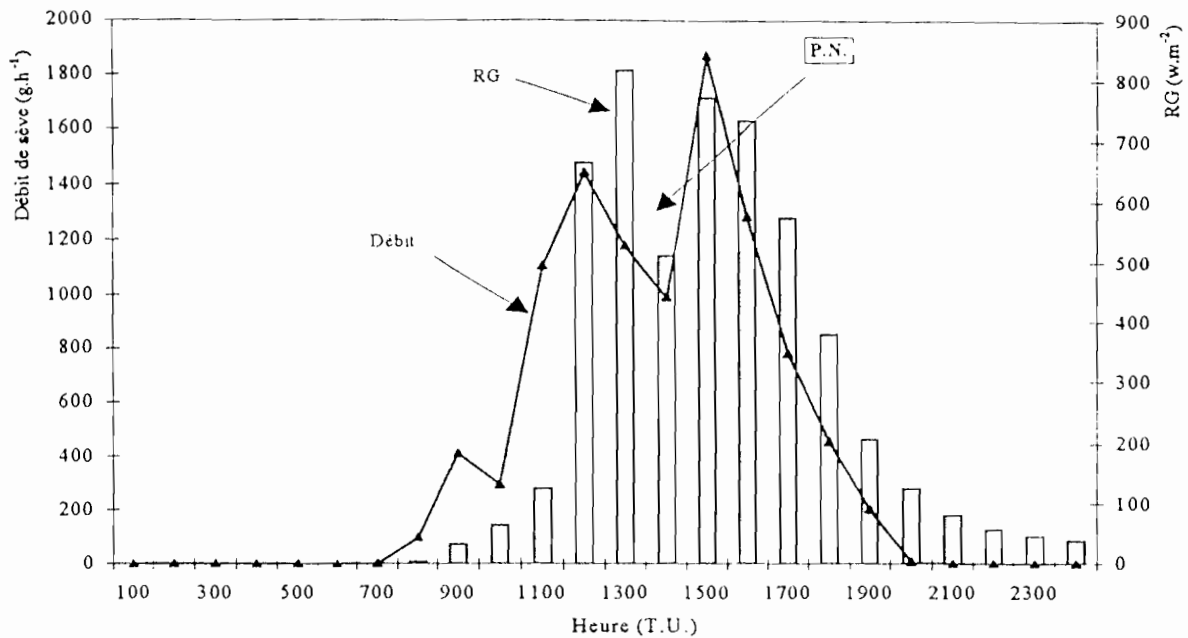


Figure 37 : Variations horaires du débit de sève brute de *Acacia raddiana* en relation avec le rayonnement global pour une journée à ensoleillement irrégulier en saison humide (26 août 1994). P.N. = Passage nuageux.

La transpiration journalière peut être estimée à partir du cumul des flux enregistrés au cours de cette journée d'autant plus que, comme nous l'avons évoqué plus haut, les conditions d'alimentation en eau sont restées pratiquement constantes - la tension de sève de base autour de -0,5 MPa - pendant la pleine saison des pluies. La figure 38 permet de constater les faibles niveaux de flux en saison sèche du fait de l'alimentation en eau limitante et de conditions climatiques drastiques.

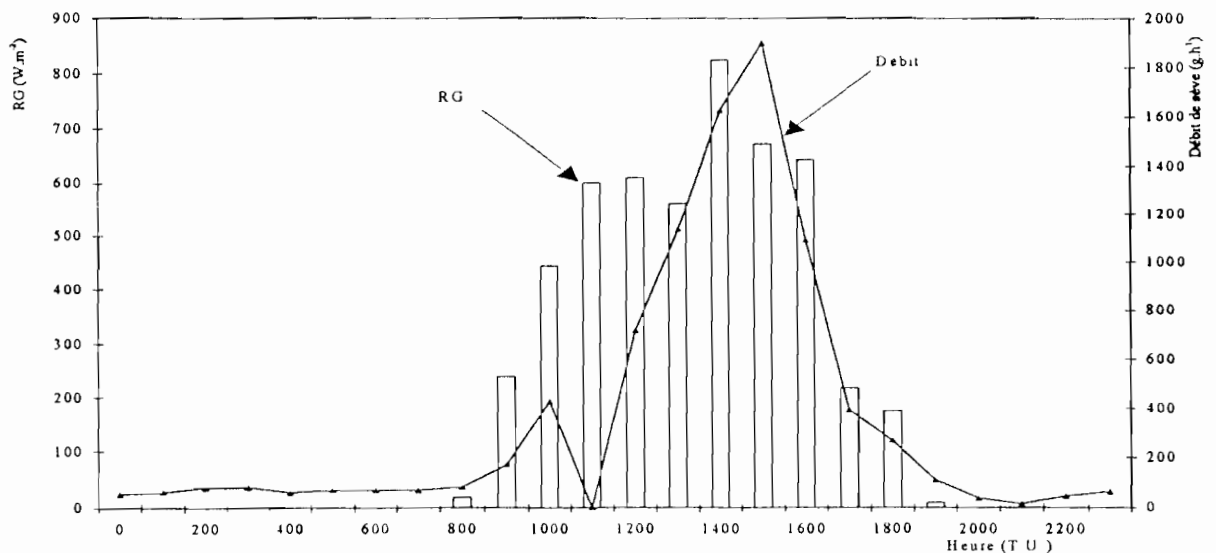


Figure 38 : Variations horaires du débit de sève brute de *Acacia raddiana* en relation avec le rayonnement global pour une journée de saison sèche (17 décembre 1994).

Le tableau XVI montre l'amplitude des écarts qui existent entre les débits contrastés des 2 saisons extrêmes. On peut voir que le flux de sève pendant la saison sèche (7 l.j^{-1}) ne représente qu'un peu plus du tiers de celui obtenu en saison humide (18 l.j^{-1}).

Ces niveaux de contrainte respectifs sont reflétés par la tension de sève de base mesurée pendant ces périodes. Elle est largement plus basse en saison humide ($-0,5 \text{ MPa}$) qu'en saison sèche ($-2,6 \text{ MPa}$).

Tableau XVI : Valeurs moyennes du débit de sève de *Acacia raddiana* en saison humide et en saison sèche.

	Débit (l.j^{-1})
Saison humide	18 ± 3
Saison sèche	7 ± 1

D'un autre point de vue, la figure 39 nous permet de montrer la forte liaison qui existe entre le pouvoir évaporant de l'air et le flux de sève. Cette relation est de type logarithmique

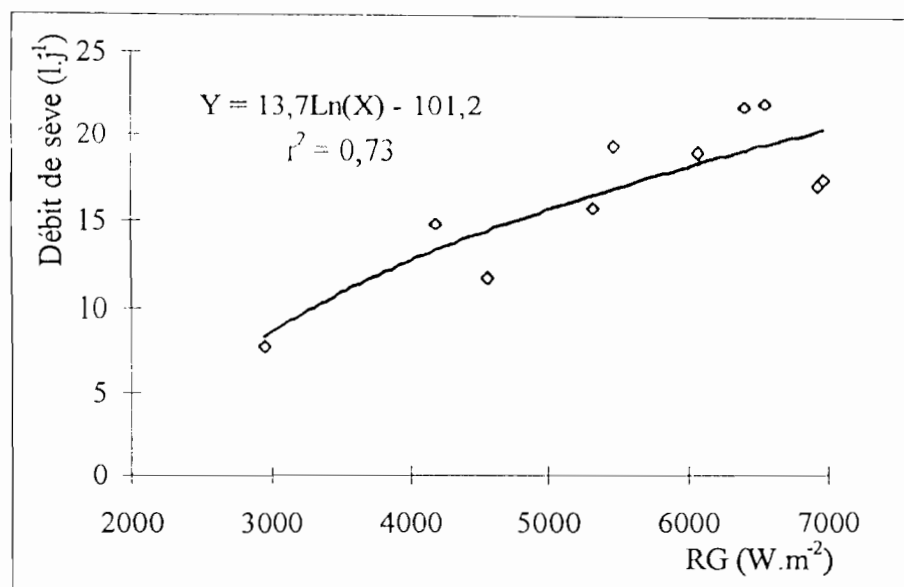


Figure 39 : Relation entre la demande évaporative évaluée par le rayonnement global et le débit de sève de *Acacia raddiana* (diamètre à la base du tronc = 60 mm).

Cette technique de mesure ne nécessitant aucun étalonnage de l'appareil - essentiellement basée sur le bilan thermique -, une telle estimation serait parfaitement valable. Il toutefois souligner que cette méthode est limitée par la taille des capteurs qui ne permet pas de mesure sur les grands arbres (diamètre supérieur à 125 mm).

4.5.3.3. Combinaison des deux méthodes

La figure 40 donne le résultat du suivi simultané des variations de diamètre du tronc et des débits de sève d'un individu de *Acacia raddiana* (diamètre = 60 mm). Ce suivi a été réalisé pendant la saison sèche froide (mois de décembre) de l'année 1994.

Elle permet la mise en évidence d'une liaison entre les modifications de diamètre du tronc et le débit de sève. On peut notamment constater que la contraction maximale du tronc coïncide avec un flux transpiratoire élevé, et que la dilatation fait suite à la baisse sinon à l'arrêt des pertes d'eau vers l'atmosphère.

Les modifications de l'allure de certaines courbes (18 et 19 décembre) du débit de sève proviendraient des divergences systématiques survenant en période de flux faibles.

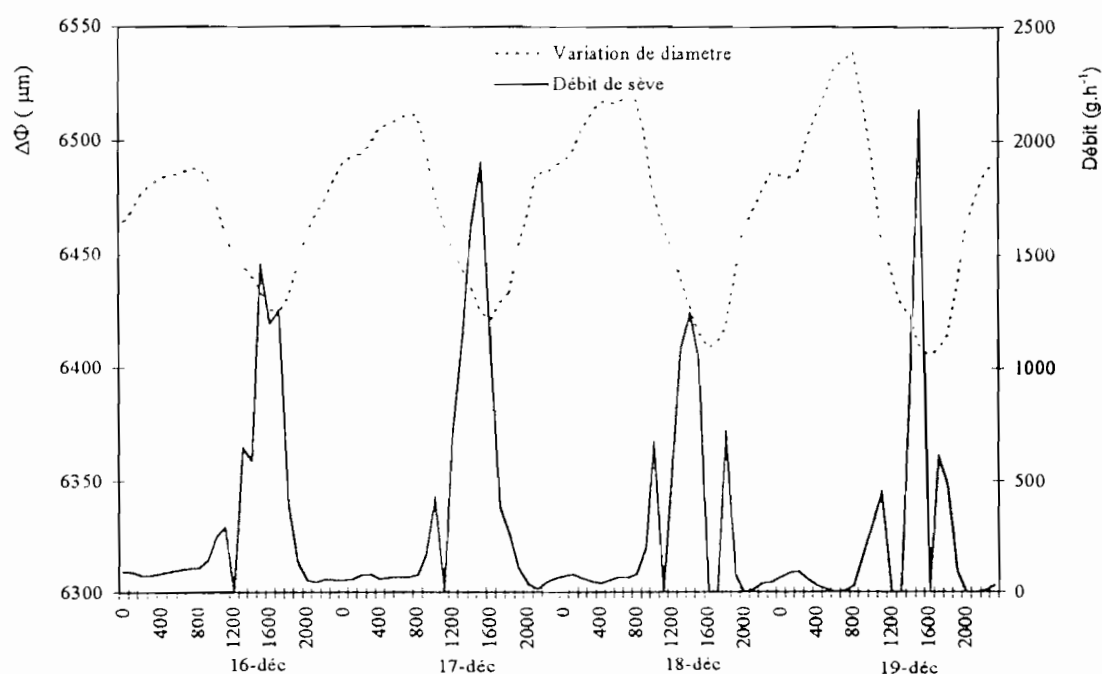


Figure 40 : Cycles nycthémeraux de variation de diamètre du tronc et du débit de sève de *Acacia raddiana*.

4.5.3.4. Discussion - conclusion

Selon Sellés et Berger (1990), les variations de diamètre du tronc constituent, avec le potentiel hydrique de tige, les paramètres les plus sensibles au stress hydrique parmi tous ceux déjà étudiés par ces auteurs. Ce type de réponse observée est marquée essentiellement par une contraction du tronc aux heures les plus chaudes, suivie d'une dilatation en fin de journée et au cours de la nuit. Cette allure rejoint celle décrite sur d'autres espèces par Huguet (1985) sur le citronnier, par Garnier et Berger (1986) sur le pêcher et par Améglio (1991) sur le noyer.

Il apparaît que les variations de diamètre sont calquées quasiment sur celles de la demande évaporative dont le rayonnement global mesuré ici constitue l'indice. Pour les journées à ensoleillement irrégulier (passages nuageux), nous avons pu montrer que *Acacia raddiana* répond assez rapidement aux fluctuations du rayonnement.

Ces irrégularités dans les variations de diamètre - sous l'effet des passages nuageux - ont été décelées par Améglio (1991) sur le noyer. Cet auteur précise d'ailleurs qu'elles sont encore plus marquées sur les rameaux que sur le tronc.

On a pu mettre en évidence 2 types majeurs de variation du diamètre. Il s'agit notamment :

- des variations réversibles soumises à un rythme nycthéméral de contraction-dilatation, et permettant de mesurer l'amplitude de contraction diurne ;
- des variations irréversibles qui correspondent à la croissance volumétrique (CJ) du tronc.

Cette ACD, nous a permis de mettre en évidence la contribution des réserves hydriques des tissus corticaux au flux de transpiration. D'ailleurs, on peut constater qu'elle est de loin plus importante lorsque les conditions d'alimentation hydrique de la plante sont limitantes ($44 \mu\text{m}$ en saison humide contre $101 \mu\text{m}$ en saison sèche).

D'autre part, la valeur de la CJ permet, selon qu'elle est positive ou négative, de diagnostiquer la contrainte hydrique. On a pu constater sa forte réduction ($1/6^{\text{ème}}$) en saison sèche ($6 \mu\text{m.j}^{-1}$) par rapport à la saison humide ($37 \mu\text{m.j}^{-1}$). Ces résultats recourent ceux de Améglio (1991) obtenus sur le noyer.

Par cette méthode d'étude des microvariations du diamètre, on peut arriver à déterminer comme Katerji *et al.* (1990), les valeurs seuils de variation révélatrices d'un manque d'eau préjudiciable à la croissance végétale. Elle permet donc de repérer la contrainte hydrique et d'en mesurer l'intensité.

Cette méthode permet de dégager de réels avantages, notamment :

- elle permet de mettre en évidence la participation du réservoir «tronc» à la transpiration ;
- elle assure un suivi de la croissance en diamètre de l'arbre ;
- elle autorise une acquisition automatique et non destructive des données.

La mesure des débits de sève nous a permis de suivre le régime des flux transpiratoires (Améglio *et al.*, 1995 ; Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993) au cours de la journée, et d'estimer la consommation en eau de *Acacia raddiana*. Tout comme les variations de diamètre, ces débits sont apparus tributaires de la demande évaporative.

Les résultats présentés sur leurs réponses à la demande évaporative, aux incidents climatiques et aux conditions d'alimentation eau de la plante, rejoignent respectivement ceux de Bobay et Granier (1987), de Valancogne *et al.* (1990), de Améglio (1991), de Cabibel et Do (1991b), puis de Ozier-Lafontaine et Tournebize (1993).

Le débit de sève a montré une forte réduction entre la saison humide (18l.j^{-1}) et la saison sèche (7l.j^{-1}). Néanmoins, il faut aussi préciser que les mesures de flux connaissent des limites à partir des débits faibles (déficit hydrique du sol important). Nous avons pu matérialiser l'existence de flux nocturnes qui peuvent être interprétés comme étant à l'origine de la reconstitution des réserves en eau des parties aériennes ; ce qui rejoint les résultats de Cabibel et Do (1991b).

Ces flux permettent une estimation de la transpiration à une échelle plus grande : celle du peuplement, alors que les méthodes utilisées jusqu'ici sont instantanées et portent sur des individus isolés.

Les capteurs de déplacements linéaires et les fluxmètres constituent 2 méthodes très actuelles de suivi du fonctionnement hydrique des plantes. Leur expérimentation sur les plantes ligneuses sahéliennes commence avec cette étude. Ces 2 méthodes présentent toutes deux une grande sensibilité à la demande évaporative sur laquelle sont calquées leurs variations.

Elles sont non destructives, et permettent une acquisition automatique d'informations complémentaires, d'une part sur la croissance en diamètre de l'arbre, et d'autre part sur la consommation en eau des plantes.

Les résultats présentés ici devront être perçus comme des résultats méthodologiques préliminaires. Ils nous ont ainsi permis d'expérimenter une technique de pointe dans l'étude de l'eau dans la plante.

D'ailleurs, compte tenu des limites que présentent la dimension des sondes Dynamax - diamètre maximum : 125 mm : ne conviennent pas pour les grands pieds -, mais aussi pour un usage à plus grande échelle avec des études plus ciblées sur ces espèces sahéliennes, cette technique est actuellement entrain d'être développée au Laboratoire d'Ecologie Végétale de l'ORSTOM (Centre de Dakar) avec la méthode thermique des aiguilles. Cette méthode exige cependant un étalonnage préalable des capteurs et la détermination de la section de l'aubier au niveau des sondes chauffantes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

En Afrique tropicale sahélienne, la dégradation des écosystèmes du fait de la régression du couvert végétal, est maintenant établie. Pourtant, peu de travaux ont été consacrés à l'écophysiologie des plantes ligneuses surtout indigènes (Ullmann, 1985 ; Fournier, 1995 ; Berger *et al.*, 1996) utilisables dans le cadre de leur réhabilitation. C'est dans ce contexte que le programme « *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation des légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour le rétablissement de formations pluristrates* » a vu le jour au Sénégal.

En ce qui concerne son aspect fonctionnel, il a pour objectifs :

- de caractériser l'adaptation à l'aridité dans les différentes conditions expérimentales *in vitro* et *in situ* ;
- de dégager les caractéristiques biochimiques, physiologiques et écophysiologiques des micro-organismes symbiotiques et des plantes hôtes, pour mettre en évidence leurs réponses adaptatives à l'aridité et à la salinité.

Cette étude a été menée dans ce cadre dans le but de préciser les caractéristiques des relations hydriques de *Acacia raddiana* ainsi que les réponses de cette espèce à la contrainte hydrique en milieu naturel. Pour ce faire, nous avons cherché à répondre aux principales questions suivantes :

- 1- Comment *Acacia raddiana* s'adapte à l'aridité?
- 2- Quels sont l'aire et le déterminisme écologique de la répartition de *Acacia raddiana* au Sénégal?
- 3- Quels sont les caractéristiques et le déterminisme du cycle phénologique de cette plante?
- 4- Quelles sont les caractéristiques du système racinaire de la plante en milieu naturel?
- 5- Quels sont les caractéristiques et le déterminisme des relations hydriques et des réponses de la plante à la contrainte hydrique?

Nos observations ont été réalisées dans la zone soudano-sahélienne du Sénégal au niveau de la station de Dahra-CRZ au cours des cycles végétatifs 1993 et 1994. Auparavant, la carte de distribution de ce taxon a été établie sur la base de nombreuses prospections et d'un fond documentaire bien fourni. Les observations ont été effectuées en conditions naturelles, et ont porté sur l'état hydrique du sol, les phénophases végétatives, la nodulation et le régime hydrique de la plante.

Deux grands types d'indicateurs ont été suivis :

- les conditions d'alimentation eau de la plante (eau dans le milieu : sol et atmosphère) ;
- l'état hydrique de la plante (eau dans les organes de la plante) avec 2 types de mesures :
 - d'une part celles qui correspondent à une mesure directe (tension et débits de sève) ;
 - d'autre part celles qui constituent une réponse de la plante à la variation de ce statut hydrique (phénologie, conductance stomatique, variations de diamètre du tronc).

Au cours de cette étude, c'est essentiellement du matériel électronique que nous avons utilisé. Ainsi, compte tenu de la sensibilité aux aléas du climat, et notamment à la température qui peut induire un biais non négligeable sur les sorties (psychrométrie surtout), il a été question, pour obtenir des résultats fiables, de veiller autant que possible à la protection de ce matériel.

Cette température a été la principale limite des mesures de potentiel matriciel pour la tranche de sol 0-50 cm. C'est ainsi que pour cette couche de sol, nous avons utilisé la relation

établie entre l'humidité volumique et le potentiel hydrique pour déterminer le potentiel matriciel.

Egalement, les manipulations préalables, d'ordre méthodologique ont effectuées avec rigueur et les précautions nécessaires ont été autant que possible observées lors des mesures.

Les principaux résultats ont été traités et discutés sous l'angle double de l'adaptation à l'aridité et de l'amélioration de la fertilité des sols. Un modèle interactif (plante/facteurs du milieu : Figure 4 1) du fonctionnement hydrique et des réponses de *Acacia raddiana* à l'aridité a été proposé au terme de la présente étude.

5.1. *Acacia raddiana* : une plante ligneuse sahélienne à soudano-sahélienne

L'aire géographique de répartition de *Acacia raddiana* dont la limite sud est constituée par l'isohyète 900 mm couvre intégralement la zone sahélienne (300-600 mm) et une partie de la zone soudanienne (600-1200 mm) du Sénégal au sens de Le Houérou (1989). Elle intègre ainsi les secteurs sahélien et soudanien des territoires phytogéographiques de Trochain (1940) et correspond à la zone semi-aride caractérisée par deux grandes saisons : une saison sèche de 8 à 9 mois (comprenant une saison sèche fraîche et une saison sèche chaude) et une saison des pluies de 3 à 4 mois.

Quant au déterminisme édaphique, nous avons pu montrer que cette plante est pratiquement inféodée aux sols légers - sables notamment - et évite apparemment les sols à tendance lourde (\pm argileux).

Cette amplitude écologique relativement large dans cette zone semi-aride, même si la distribution est peu homogène, laisse augurer une bonne adaptation de la plante à la sécheresse.

5.2. Les contraintes du milieu

Dans ce milieu naturel, *Acacia raddiana* répond à 2 types de contraintes. Il s'agit notamment de la contrainte hydrique (déficit en eau) et de la contrainte minérale (déficit en azote).

5.2.1. Le microclimat agit sur la plante

5.2.1.1. La contrainte climatique

Au cours de cette étude, les précipitations enregistrées ont été d'un niveau faible. C'est ainsi que des hauteurs de pluies de 303 et 250 mm ont été obtenues respectivement en 1993 et en 1994 pour une moyenne de 445 mm (1933-1994). Elles correspondent d'ailleurs à des fréquences quinquennale (1993) et décennale (1994).

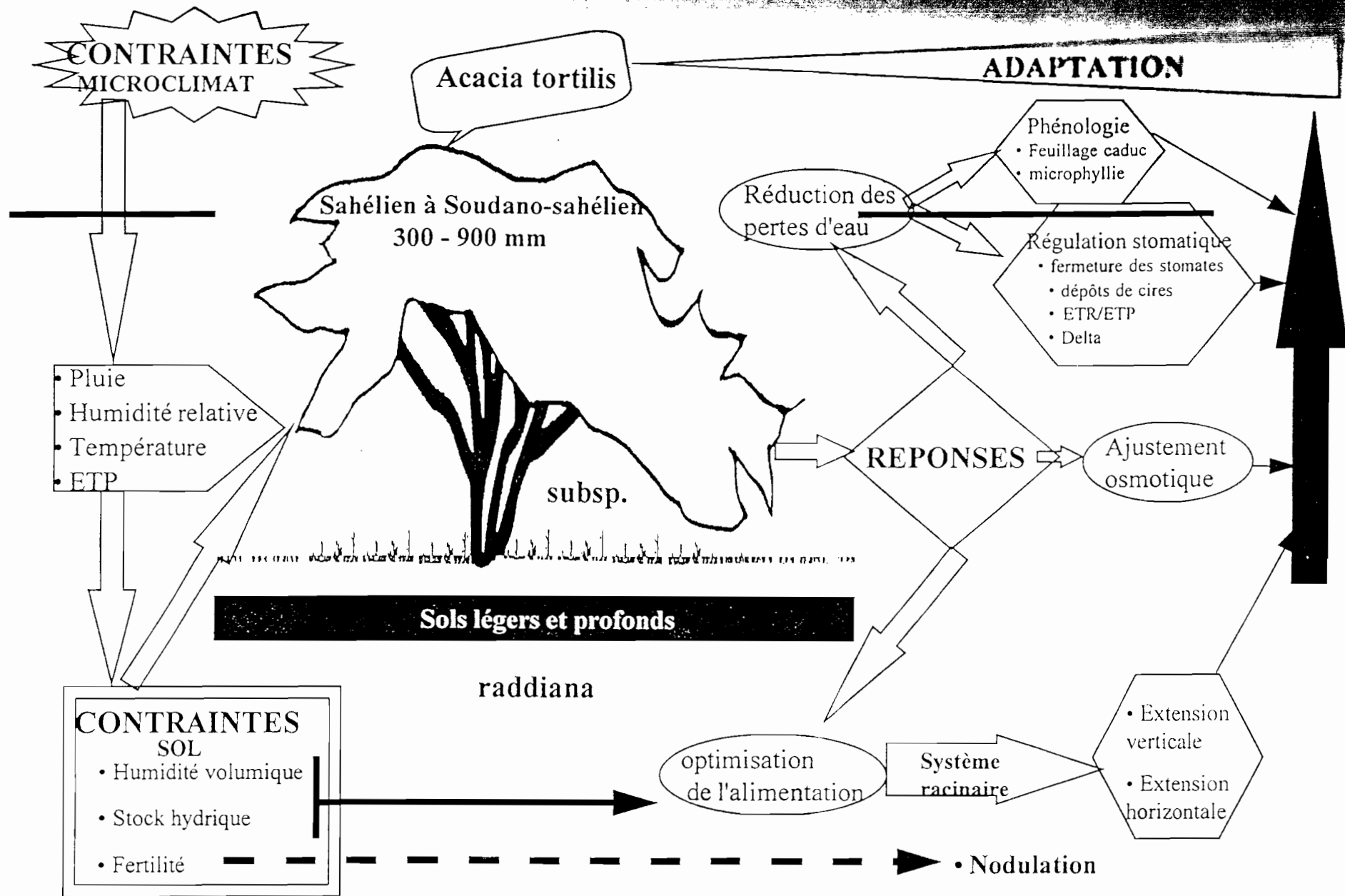


Figure 41 : MODELE DES RELATIONS HYDRIQUES ET DES REPONSES A L'ARIDITE DE *Acacia raddiana* EN MILIEU NATUREL

L'analyse de la répartition interannuelle de la pluviométrie a montré qu'on se situe dans une phase d'aridification de la zone depuis 1970 avec des hauteurs généralement inférieures à la moyenne. Cette pluviométrie déficitaire a aussi été très variable (C.V. = 34,4%). Il existe également une grande variabilité dans les dates de début et de fin de la saison pluvieuse avec une durée moyenne de 97 jours.

Le microclimat présente une forte saisonnalité avec neuf mois de fort déficit hydrique et seulement trois de pluies dont le mois d'août qui est le plus pluvieux reçoit 36,5% du total annuel.

La demande évaporative a été forte par rapport aux apports d'eau : ETP = 1 987 mm et P = 308 mm ; d'où un déficit climatique élevé de 1679 mm. Cette contrainte climatique peut agir directement ou par l'intermédiaire du sol.

5.2.1.2. La contrainte édaphique

Elle s'exprime par une faible disponibilité en eau du sol : stock sur 0-450 cm de 170,5 mm en 1993 et de 148,5 mm en 1994. Cela est dû à la faible pluviométrie d'une part, et à la faible rétention du sol d'autre part. La réserve hydrique a manifesté aussi une forte **saisonnalité**, et ne maintient des niveaux favorables à l'alimentation de la plante que pour une courte durée (août à octobre). Elle retrouve son niveau initial de saison sèche dès le mois de novembre.

Cette contrainte se manifeste aussi par des taux faibles d'azote (0,07 à 0,38‰) et de phosphore (0,03 à 0,2‰).

5.3. Les réponses de la plante

5.3.1. Les réponses à la contrainte hydrique

Ces réponses de la plante à la contrainte hydrique s'expriment de différentes façons.

5.3.1.1. Par la phénologie

Ici, on a pu noter une adéquation entre les phénophases de la plante et les périodes d'alimentation en eau favorables. C'est ainsi qu'on a montré que la feuillaison devenait fonctionnelle avec l'arrivée des pluies, même si son installation s'est montrée indépendante de ces dernières. D'autre part, on a constaté que la plante entrait dans une phase de vie ralentie en réduisant ses surfaces transpirantes par la perte de son feuillage en période sèche, ou par la nature des feuilles (foliolules minuscules).

Nous avons pu montrer que la pluviométrie (qui commande en partie la réserve du sol) et l'humidité relative de l'air jouent les rôles prépondérants, notamment sur la variabilité du cycle d'une année à l'autre.

5.3.1.2. Par la régulation stomatique

Cette réponse à la contrainte hydrique a été décelée à 3 échelles différentes.

- **A l'échelle du bilan annuel**

Ici, le rapport ETR/ETP (transpiration relative) qui est très variable (0,01 à 1,28), témoigne de la régulation stomatique (Katerji et Hallaire, 1984) et de l'adaptation de la plante aux conditions climatiques locales (Eyog-Matig, 1993).

• A l'échelle saisonnière

Dans ce cas, la régulation se manifeste à la fois au niveau anatomique mais aussi vis à vis des facteurs du milieu et de la plante.

- Au niveau anatomique, nous avons mis en évidence la présence de dépôts épais de cires sur les feuilles stressées. Ces cires assure la réduction des pertes d'eau par transpiration foliaire. Ce résultat n'a pas été exploité par Fournier (1995).

- Au niveau des réponses aux facteurs du climat et de la plante, on distingue :

* Le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) : ce paramètre donne des valeurs similaires ($500 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à Dahra et $510 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à Souilène) pour une Gs optimale. La sensibilité de la plante à ce paramètre est pratiquement la même entre ces 2 sites.

* La température foliaire (T_{pf}) : elle présente une gamme entre 31 et 37°C correspondant au plateau de la Gs optimale. Ce résultat confirme ceux de Stålfelt (1962) qui donne une gamme de 30 à 35°C, et de Ibrahim *et al.* (1980) qui indique que cette n'intervient que des températures supérieures à 30°C.

Par rapport à Fournier (1995), on note un décalage des courbes de réponse pour les températures élevées. Ce décalage semble provenir d'un faible taux d'échantillonnage de cet auteur pendant les périodes chaudes.

* Le déficit de pression de vapeur saturante (D.P.V.S.) : il permet de constater que la régulation intervient à partir d'un déficit de 2,66 kPa à Dahra et de 3,22 kPa à Souilène. Cet écart est faible et laisse augurer une réponse stomatique similaire entre ces sites pour cette même espèce.

* La tension de sève (Ts) : nous considérerons ici la tension de sève critique qui induit un début de fermeture stomatique. On trouve des valeurs voisines : -1,5 MPa à Dahra et -2,14 MPa à Souilène. Ces valeurs se distinguent par contre de celles obtenues par Fournier (1995) pour *Boscia senegalensis* (-6 MPa) - plante à feuilles pérennes - et *Balanites aegyptiaca* (-4,3 MPa) - caducifoliée à feuilles coriaces -.

- Cette régulation saisonnière peut aussi être appréciée à partir de la conductance stomatique maximale (G_{smax}). La présente étude donne des valeurs contrastées entre saison des pluies ($726 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et saison sèche chaude ($191 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Cette valeur de saison humide est voisine de celle donnée par Chandra Babu *et al.* (1987) obtenu sur *Acacia tortilis* ($880 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en Inde.

Fournier (1995) trouve $320 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ soit un peu moins de la moitié de la valeur obtenue à Dahra en saison favorable. On note aussi que G_{smax} de la saison favorable sort de la gamme de 40 à $460 \text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ donnée par Weyers et Meidner (1990) pour les arbres et arbustes de steppes.

• A l'échelle journalière

La régulation stomatique se traduit par une fermeture partielle et momentanée des stomates en cours de journée (dépression de midi). Cette fermeture peut être observée sur la cinétique de saison sèche chaude.

D'autre part, la contraction des troncs et la baisse du débit de sève aux heures chaudes de la journée, permet de situer cette régulation stomatique.

Nous avons remarqué une baisse de la tension de sève en saison sèche, après la chute du feuillage et avant la mise en place des feuilles du cycle suivant. En plus, nous avons mis en évidence une autre phase de remontée de la tension de sève, suite à l'installation de la feuillaison et avant l'arrivée des premières pluies.

5.3.1.3. Par la tolérance protoplasmique

La récupération rapide des tensions de sève en début de saison des pluies et en fin de journée constitue une caractéristique qui serait liée à une bonne tolérance protoplasmique, et qui permettrait, selon Laffray et Louguet (1989), de minimiser les effets post-sécheresse.

5.3.1.4. Par optimisation de l'absorption

Cette stratégie passe par l'existence d'un système racinaire mixte avec une extension horizontale pour une distance d'absorption optimale de 4 m, et verticale avec une stratification spatiale des racines situées préférentiellement au niveau des couches (0-100 cm) et des horizons 200 et 350 cm.

Cette architecture du système racinaire permet une stratification temporelle de l'absorption qui sera maximale à différentes époques de l'année. Cette situation permettra d'éviter, sinon de minimiser la compétition qui pourrait exister en saison humide entre la strate herbacée et la strate ligneuse.

D'autre part, les racines latérales plus superficielles facilitent et accélèrent la récupération de l'eau de surface en début de saison favorable. L'enracinement profond et le système racinaire extensif observés chez cette espèce constituent des modalités d'une adaptation au déficit hydrique. Ce résultat rejoint les observations de Clark et Kjelgren (1990).

5.3.2. Les réponses à la contrainte minérale

Ce point nous a permis de mettre en évidence le phénomène de la nodulation face à la carence azotée et phosphatée. Il a permis non seulement d'étudier le phénomène, mais aussi son déterminisme écologique.

On a ainsi pu mettre cette nodulation en relation avec l'humidité du sol qui, avec la biomasse racinaire, pour une profondeur de 50 à 75 cm, permet son optimisation.

Par rapport aux travaux de Fournier (1995) réalisés dans la même zone géographique (station plus sahélienne), ce travail nous permet de souligner les faits suivants :

- La distribution géographique de cette espèce non étudiée par cet auteur nous a permis de déterminer ici les limites et le déterminisme écologique de sa répartition.
- Le suivi de la phénologie a été effectué à l'échelle de la population, avec un échantillonnage plus représentatif, compte tenu de la variabilité intra-population, que celui de cet auteur qui a porté uniquement sur les individus suivis.
- Concernant le système racinaire, cet auteur trouve une extension horizontale pouvant arriver à 45 m, beaucoup plus loin que celle obtenue au cours de cette étude (7 m). Cette différence proviendrait :
 - * de la pluviométrie (280 mm à Souilène et 445 mm à Dahra) ;
 - * de l'âge des individus (plus jeunes à Dahra) ;
 - * de la microtopographie (accentuée à Souilène : 2% et négligeable à Dahra) ;
 - * du stock hydrique de référence (non indiqué à Souilène et optimal à Dahra).
- La récupération rapide a été observée au niveau des 2 sites.
- Les résultats sur les variations de diamètre des troncs et les flux de sève mesurés pour la première fois sur les ligneux sahéliens, viennent compléter les informations fournies par cet auteur.

- En plus de la baisse de tension en saison sèche évoquée par cet auteur, nous avons remarqué une hausse de cette tension de sève à la fin de la saison sèche après le débourrement et avant l'arrivée des pluies.

- Le rapport ETR/ETP non établi par cet auteur nous a permis de matérialiser une régulation à l'échelle saisonnière. D'autre part, le $\Delta > 0,8$ MPa à Dahra et compris entre 0 et 0,5 MPa à Souilène montre que cette régulation est plus accentuée à Souilène qu'à Dahra.

- Il existe une similitude des réponses de la conductance stomatique normalisée au PAR pour les stations de Dahra et Souilène. Par contre, les différences constatées entre les courbes de réponse de ce paramètre à la température foliaire, au déficit de vapeur saturante et la tension de sève sont dues aux écarts entre les gammes de valeurs de ces paramètres. Notamment, les observations réalisées pendant les périodes chaudes ont été plus nombreuses à Dahra qu'à Souilène.

- Les dépôts de cires sur les feuilles, surtout en atmosphère sèche, ont été mis en évidence dans les deux situations.

- La nodulation qui est une réponse à la carence azotée n'a pas été abordée par cet auteur.

5.4. Comment *Acacia raddiana* s'adapte à l'aridité?

De manière générale, il ressort l'existence (entre la plante et son milieu) d'interactions (Figure 47) orchestrées par la pluie comme facteur principal. Toutefois, il faut rappeler que les concepts de base sur les mécanismes d'adaptation au déficit hydrique permettant de décrire les réponses des plantes ont fait l'objet de plusieurs études (Levitt *et al.*, 1960 ; Turner, 1979 et 1986 ; Levitt, 1980). Ces dernières ont abouti à des définitions et terminologies sur lesquelles, des contradictions et des imprécisions persistent encore dans les travaux consacrés à ce sujet.

Parmi les classifications proposées, celle de Levitt (1980) est généralement acceptée comme la plus exhaustive et la plus précise. Elle permet de distinguer 3 principaux mécanismes d'adaptation :

- L'**esquive** de la sécheresse qui caractérise la capacité d'une plante à réaliser son cycle complet de développement avant l'expression d'un déficit hydrique important.

- La **tolérance** au déficit hydrique qui est un procédé par lequel les plantes supportent la phase sèche sans souffrir de déformations destructrices. Dans ce mécanisme, les modifications tendent à favoriser un maintien de la turgescence cellulaire et/ou à assurer une tolérance protoplasmique à la dessiccation.

- L'**évitement** du déficit hydrique qui consiste à réduire les effets de ce déficit par la capacité de traverser la phase sèche en conservant des niveaux assez élevés d'hydratation des tissus. C'est une stratégie permettant le maintien de l'absorption racinaire et/ou la réduction des pertes d'eau.

Comme modalité de maintien de l'absorption, on peut distinguer notamment, l'augmentation de la profondeur d'enracinement (Annerose, 1990 ; Batcho *et al.*, 1990).

Quant à la réduction des pertes d'eau, Vartanian et Lemée (1984) décrivent les modalités suivantes :

- diminution des surfaces évaporantes, transformation des feuilles en épines, écailles (sclérophytes) ;
- sénescence et abscission précoce des feuilles, parfois de rameaux, assurant la survie par mort partielle ;
- protection des stomates et des cuticules ;

- régulation stomatique ;
- métabolisme CAM, ou changement de type métabolique photosynthétique : passage du type C3 au type CAM (plantes succulentes) ;
- augmentation de la résistance racinaire (subérisation, réduction des surfaces, diminution de la perméabilité).

D'après Kramer (1980) les modifications d'ordre morphologiques et physiologiques tendant à améliorer l'absorption ou à réduire la transpiration en période de stress sont caractéristiques de l'évitement. De même, Ludlow (1989) considère les mécanismes qui limitent ou ralentissent la chute du potentiel hydrique foliaire (ici tension de sève), à l'instar de la régulation stomatique, comme tributaires de la **stratégie d'évitement**.

Dans ce travail, *Acacia raddiana* a présenté une diversité de formes de réactions. Il s'agit notamment :

- > d'un enracinement profond (profils hydriques et extraction racinaire) et à une assez bonne extension horizontale ;
- > le feuillage caduc ;
- > la microphyllie ;
- > la capacité de récupération rapide ;
- > la baisse de la tension de sève en saison sèche (ou remontée des potentiels) ;
- > la régulation stomatique en réponse aux facteurs liés au milieu (sol, microclimat) et à la plante ;
- > La structure xéromorphe du feuillage constituée par le dépôt de cires qui contribuent à réduire les pertes d'eau avec l'épaississement de la cuticule ;
- > le stockage : existence de réservoirs probablement situés au niveau du tronc et des ramifications, et en rapport avec l'effet *hystérésis* caractéristique du flux non conservatif et les variations de diamètre du tronc puis des flux de sève.

Ainsi, on peut voir que ces réactions relèvent des modalités du maintien de l'absorption (profils hydriques et extraction racinaire) et de la diminution des pertes en eau de cette plante (chute des feuilles, régulation stomatique). D'autre part, la combinaison des méthodes de suivi des variations de diamètre du tronc et des débits de sève a aussi permis d'apprécier, à l'aide de la croissance, la réponse de la plante au déficit hydrique mais aussi l'existence de réservoirs hydriques dans le tissu vasculaire.

Ces réponses développées par la plante lui assurent une meilleure efficacité d'utilisation de l'eau ; même si elles peuvent réduire sa photosynthèse et diminuer sa production. Dans le long terme, ces réponses variables en fonction des conditions du milieu doivent être perçues comme une **adaptation**.

D'autre part, par ses propriétés fixatrices de l'azote atmosphérique traduites par la nodulation au champ, il contribuera également à **relever le niveau de fertilité** de ces sols sahéliens réputés carencés en azote et en phosphore.

A la lumière du **mécanisme d'évitement** mis en jeu, bien que l'ajustement osmotique de pleine saison sèche et la baisse de tension semblent être des stratégies de tolérance, nous pouvons dire que *Acacia raddiana* se caractérise par une phénologie, une physiologie, une morphologie et une anatomie qui lui permettent d'**échapper à la déshydratation** face au déficit hydrique, donc de **s'adapter à l'aridité** qui est devenue une contrainte persistante dans cette zone. Il ressort ainsi que ce taxon **convient** bien comme matériel végétal pour une **utilisation agroforestière** dans le cadre des **opérations de réhabilitation des terres dégradées** ; ceci, au moins dans les limites de son **aire de répartition**.

PERSPECTIVES

Cette étude nous a permis de confirmer la connaissance, intuitive dans une large mesure, qu'on a eue jusque là de l'adaptation de cette plante à la contrainte hydrique. Mieux, elle a permis de montrer comment cette plante s'adapte à la contrainte hydrique et sa réponse à la contrainte minérale.

Une telle étude complétée par les travaux en cours en Tunisie et ceux de Fournier (1995), permettrait de mieux comprendre le comportement hydrique de la plante le long du gradient climatique nord-sud Sahara.

Sur le **plan scientifique**, nous pensons que, par rapport au besoin important de connaissance des caractéristiques écophysiologiques des essences utilisables dans la réhabilitation des écosystèmes sahéliens, des travaux de ce genre devraient ultérieurement être étendus à d'autres plantes autochtones évoluant dans ces zones marginalisées. D'autre part, si un certain nombre d'aspects abordés dans ce travail ont permis de décrire le comportement de la plante, il serait intéressant de promouvoir les méthodes quantitatives qui permettraient d'estimer les besoins de ces plantes. Dans ce cadre, la nouvelle approche que constitue la mesure des flux de sève permettant d'évaluer et de modéliser les besoins en eau à l'échelle des peuplements, gagnerait à être encouragée.

Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail montrent que cette plante offre de grandes capacités d'adaptation et de grandes potentialités d'utilisation. Cependant, si la recherche de base est parvenue à fournir un certain nombre d'informations sur le fonctionnement de ces écosystèmes, on dispose de peu d'éléments sur les modalités de leur gestion durable.

Ainsi, pour une **utilisation pratique**, un certain nombre de dispositions semblent indispensables dans certains domaines.

L'existence de banques de semences étant indispensable à la réhabilitation des terres par des opérations telles que le reboisement, nous suggérons les mesures suivantes qui permettraient, face au parasitisme *in situ*, d'obtenir des graines viables en plus grands nombre :

- traitement chimique de pieds à forte production pendant la phase de dépôt et d'éclosion des oeufs (apparition des premiers fruits : 3^{ème} décade du mois de novembre), ce procédé étant généralement onéreux ;
- récolte des fruits mûrs mais encore frais (avant la chute) par secouement par exemple ;
- collecte des graines libérées à partir des déjections animales (sous arbres, enclos, abreuvoirs).

D'autre part, si les travaux sur l'inoculation en pépinière des légumineuses en général et de *Acacia raddiana* en particulier ont suffisamment progressé, il reste cependant beaucoup à faire pour le transfert de cette technique et son adaptation au champ. Une plus grande vulgarisation suivie d'une efficiente application de cette technique, pourrait permettre d'améliorer la fixation symbiotique de l'azote, et de mieux gérer le bilan azoté des écosystèmes sahéliens significativement menacé.

**Chapitre 5 : CONCLUSION
GENERALE**

- Adam J.G., 1956.- Relevés de végétation au Centre de Recherches Zootechniques de Dahra-Djolloff. Rapport, ORSTOM, Dakar, 17p. + 7 croquis.
- Adam J.G., 1957.- L'Acheb des sols sablonneux aux environs de Dakar. *Bull. IFAN*, XIX, A, 4, 1136-1153.
- Adjahossou D.F., Louguet P., Da Silva V., 1984.- Corrélations entre les résistances stomatiques de divers croisements de palmiers à huile et la tolérance à la sécheresse. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 3, 163-178.
- Ahmed A. El H., 1986.- Some aspects of dry land afforestation in the Sudan with special reference to *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne, *Acacia senegal* (L.) Willd. and *Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz. *Forest Ecology and Management* 16, 209-221.
- Akpo L.-E., 1992.- Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques. *TDM n°93*, ORSTOM, Paris, 174p.
- Albergel J., 1987.- *Genèse et prédétermination des crues au Burkina Faso du m² au km². Etude des paramètres hydrologiques et de leur évolution.* Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 340p. + 74 fig + 46 tabl + annexes
- Albergel J., Carbonnel J.P., Grouzis M., 1985.- Péjoration pluviométrique au Burkina Faso : incidences sur les ressources en eau et les productions végétales. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.*, XXI (1), 3-19.
- Alexandre D.Y., 1990.- Morphologie racinaire en relation avec l'organisation du sol. Cas de deux espèces pionnières de Guyane française : *Goupia glabra* et *Vismia guianensis*. *Cah. ORSTOM, sér Pédol.*, XXV (4), 417-422.
- Alexandre D.Y., 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.
- Alexandre D.Y., Ouédraogo S.J., 1992.- Variations in root morphology of *Faidherbia albida* in relation to soil and agronomic effects, 107-110. In : «*Faidherbia albida in the West African semi-arid tropics*», Proceedings of a Workshop, Vandenbeldt R.J. ed., 22-26 Apr., Niger.
- Améglio T., 1991.- Relations hydriques chez le jeune noyer, de l'échelle de la journée à celle de l'année, en liaison avec quelques aspects de la physiologie de l'arbre. Thèse d'Université, UBP (Clermont II), 99p.
- Améglio T., Cruiziat P., 1992.- Alternance tension/pression de la sève dans le xylème chez le Noyer pendant l'hiver : rôle des températures. *C. R. Acad. Sci.* 315, Série III, 429-435.
- Améglio T., Cruiziat P., Beraud S., 1995.- Alternance tension/pression de la sève dans le xylème chez le noyer pendant l'hiver : conséquences sur la conductance hydraulique des rameaux. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, Biologie et Pathologie Végétale* 318, 351-357.

- Annerose D.J.M., 1990.- Recherches sur les mécanismes physiologiques d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogea* L.) cultivée au Sénégal. Thèse de Doctorat, Université de Paris VII, 282p.
- Anonyme, 1987.- Végétation ligneuse sahélienne. *The Global Monitoring System*, Série Sahel, FAO 7, 83p.
- Anonyme, 1990.- Dynagagetm Installation and Operation Manual. Dynamax Inc., 80p.
- Anonyme, 1991.- Termes de références du Plan Directeur de Développement intégré de la Zone Sylvo-pastorale (PDZSP), 1091-2015. République du Sénégal, MEFP, Direction de la Planification, CAB.
- Anonyme, 1993.- *Situation économique de la République du Sénégal*. Ministère de l'Economie, des Finances et du Plan, Direction de la Prévision et de la Statistique.
- Anonyme, 1994.- *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour le rétablissement des formations pluristrates*. Rapport de deuxième année, novembre.
- Aphalo P.J., Jarvis P.G., 1991.- Do stomata respond to relative humidity ? *Plant, Cell and Environment* 14, 127-132.
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C., Pontanier R., 1993.- Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology*, 1 (1), 8-17.
- Aronson J., Ovalle C., Aguilera L., Léon P., 1994.- Phenology of an 'immigrant savanna tree' (*Acacia caven*, Leguminosae) in the mediterranean climate zone of Chile. *Journal of Arid Environments* 27, 55-70.
- Aubréville A., 1937.- Remarques écologiques sur la distribution géographique de quelques espèces d'*Acacia* en Afrique occidentale. *Revue de Botanique Appliquée et d'Agriculture Tropicale*, 17 (193), 796-804.
- Aubréville A., 1950.- Les acacia, 250-288. In : «*Flore forestière soudano-guinéenne*». Société d'Editions Géographiques.
- Audry P., 1962.- Etude pédologique du Centre de Recherches Zootechniques de Dahr-Djolloff. Rapport, ORSTOM, 131p.
- Aussenac G., 1985.- Le potentiel hydrique de l'arbre : une donnée essentielle pour la compréhension de l'écophysologie des essences forestières. *Sci. du Sol*, 85 (4), 217-226.
- Aussenac G., Granier A., 1978.- Quelques résultats de cinétiques journalières du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.* 35, 19-32.
- 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), n°13, 241-253.

- Aussenac G., Lévy G., 1983.- Influence du dessèchement du sol sur le comportement hydrique et la croissance du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ebrl.) et du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) cultivés en cases de végétation. *Ann. Sci. For.*, 40 (3), 251-263.
- Baker J.M., van Bavel C.H.M., 1987.- Measurement of mass flow of water in the stem of herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment* 10, 777-782.
- Balasundaram V.R., 1987.- Studies on the native nodulation and biomass production of some tree legumes. In : *Fagg & Greaves*, 25.
- Barral H., 1982.- Le Ferlo des forages. Gestion ancienne et actuelle de l'espace pastoral. *ORSTOM éd.*, Dakar, 85p.
- Batcho E., Daouda O.S., Do F., Khalfaoui D.J.M., Fofana A., Laffray D., Louguet P., 1990.- Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil (*Pennisetum americanum* L.). *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride* 2, 51-65.
- Bate G.C., 1981.- Nitrogen cycling in savanna ecosystems. In : «*Terrestrial Nitrogen Cycles*», Clark F.E., Rosswall T. eds. *Ecol. Bull.* 33, 463-475.
- Baumer M., 1983.- *Acacia tortilis*, 55-60. In : «Notes on trees and shrubs in arid and semi arid regions». EMASAR Phase II/FAO, Rome.
- Baumer M., 1987.- *Agroforesterie et desertification*. ICRAF, CTA, Wageningen, Pays-Bas, 260p.
- 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.
- Bensaïd S., 1991.- Germination au laboratoire en conditions naturelles et croissance en minirhizotron de *Acacia raddiana* Savi. *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d'Etude sur l'arbre, Paris, 405-412.
- Berger A., 1969.- Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus annuus* L. *Oecol. Plant.* 4, 123-154.
- Berger A., 1971.- La circulation de l'eau dans le système sol-plante. Etude de quelques résistances, en relation avec certains facteurs du milieu. Thèse de Doctorat d'Etat, USTL, Montpellier, 224p.
- Berger A., 1975.- Circulation de l'eau à l'interface sol-plante. Importance écologique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12 (1), 291-307.
- Berger A., 1995.- Flow and storage of water in plants : models linking instantaneous fluxes and daily balance, 17-27. In : «*Time scales of biological responses to water constraints : the case of mediterranean biota*», Roy J., Aronson J., di Castri F. eds, *SPB Academic Publishing*, Amsterdam.
- Berger A., Grouzis M., Fournier Ch., 1996.- The water status of six woody species coexisting in the Sahel (Ferlo, Senegal). *J. Trop. Ecol.* (sous presse).

- Berger A., Heurtaux P., 1985.- Response of *Juniperus phoenica* on sandy dunes in the Camargue (France) to water and saline constraint in the summer. *Vegetatio* **62**, 327-333.
- Berhaut J., 1967.- *Flore du Sénégal*. 2^{ème} éd., Clairafrique, Dakar, 485p.
- Berhaut J., 1975.- *Flore illustrée de Sénégal*. tome IV, Gouvernement du Sénégal, Ministère du Développement Rural, Direction des Eaux et Forêts, Dakar, 625p.
- Bernier P.Y. ; Lamhamedi M.S., 1992.- Soil texture and soil water potential at the soil-root interface of white spruce seedlings. *Ann. Rech. For. Maroc* **26**, 199-204.
- Besnard G., Carlier G., 1990.- Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. *Ann. Sci. For.* **47**, 353-365
- Bille J.C., 1977.- Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. *Trav. Doc. ORSTOM* **65**, 82p.
- Bobay V., Granier A., 1987.- Etude de la transpiration d'un taillis de châtaignier à l'aide d'une nouvelle méthode thermique de mesure du flux de sève. *Bull. G.F.H.N.* **21**, 33-44.
- Borchert R., 1994 - Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75** (5), 1437-1449.
- Bouchet R.J., 1964.- Evapotranspiration réelle et potentielle : facteurs climatiques, 156-206. In : «*L'eau et la production végétale*», INRA, Paris, 456p.
- Boudet G., 1970.- Pâturages de Haute et Moyenne Casamance (feuilles Est et Ouest) au 1/200 000^{ème}. I.E.M.V.T., Maisons-Alfort.
- Bréda N., 1990.- *Structure et fonctionnement hydrique d'un perchis de chêne sessile (Quercus petraea (Matt.) Liebl)*. Mémoire de 3^{ème} année, ENITEF, INRA, 87p.
- Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C., 1995.- Soil water dynamics in an oak stand. *Plant and Soil* **172**, 17-27.
- Brisson N., Oliosio A., Clastre Ph., 1993.- Daily transpiration of field soybeans as related to hydraulic conductance, root distribution, soil potential and midday leaf potential. *Plant and Soil* **154**, 227-237.
- Brown R.W., Chambers J.C., 1987.- Measurements of in situ water potential with thermocouple psychrometers : a critical evaluation, 125-136. In : «*Measurement of soil and plant water status*» Hanks R.J., Brown R.W. eds, *Proc. Intl. Conf.*, Vol.1, Utah, 6-10 July.
- Brown R.W., Oosterhuis D.M., 1992.- Measuring plant and soil water potentials with thermocouple psychrometers : some concerns. *Agronomy Journal* **84**, 78-86.
- Bruckler L., 1984.- Utilisation des micropsychromètres pour la mesure du potentiel hydrique du sol en laboratoire et *in situ*. *Agronomie*, **4** (2), 171-182.

- Brunet-Moret Y., 1970.- *Étude hydrologique en Casamance*. Rapport définitif, ORSTOM, Paris, 52p. + 102 fig. - 104 tabl.
- Cabibel B., Do F., 1991b.- Mesures thermiques des flux de sève et comportement hydrique des arbres. II. Evolution dans le temps des flux de sève et comportement hydrique des arbres en présence ou non d'une irrigation localisée. *Agronomie* 11, 757-766.
- Camacho B.S.E., Hall A.E., Kaufmann M.R., 1974.- Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.* 54, 169-172.
- Cardoso C., 1995.- *Contribution à l'étude de la diversité génétique des acacias sahéliens: l'Acacia tortilis (Forssk.) Hayne ssp. raddiana (Savi) Brenan au Sénégal*. Thèse d'Université, Paris XI, Orsay, 226p.
- Carlier G., Peltier J.P., Gielly L., 1992.- Comportement hydrique du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une formation montagnarde mésoxérophile. *Ann. Sci. For.* 49, 207-223.
- Cazet M., 1989.- Les plantations linéaires denses sur les sols sableux dégradés de la zone centre-nord du Sénégal. Comportement et effets sur les cultures adjacentes de quelques espèces locales et introduites. *Bois et Forêts des Tropiques*, 222 (4), 27-37.
- Chambers J.L., Hinckley T.M., Cox G.S., Aslin R.G., 1985 - Boundary-line analysis and models of leaf conductance for four oak-history forest species. *Forest Sci.*, 31 (2), 432-450.
- Chandra Babu R., Natarajarathnam N., Padmanabhan G., Dharmaraj G., 1987.- An analysis of drought adaptative characters in certain species of Acacia. *Indian Journal of Forestry*, 10 (4), 276-278.
- Chevallier P., Claude J., 1991.- La dynamique de l'eau, 72-78. In : *Un espace sahélien : la mare d'Oursi (Burkina Faso)*, Claude J., Grouzis M., Milleville P. édés., ORSTOM, 241p.
- Cissé L., Vachaud G., 1988.- Influence d'apports de matière organique sur la culture de mil et d'arachide sur un sol sableux du Nord-Sénégal. I. Bilans de consommation, production et développement racinaire. *Agronomie* 8, 315-326.
- Clark J.R., Kjellgren R., 1990.- Water as a limiting factor in the development of urban trees. *Journal of Arboriculture*, 16 (8), 203-208.
- Claude J., Grouzis M., Milleville P., 1991.- *Un espace sahélien. La mare d'Oursi*. ORSTOM, Paris, 241p.
- Coe M., Coe Ch., 1987.- Large herbivores acacia trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science*, vol. 83, 624-635.
- Cohen D., 1958.- The mechanism of germination stimulation by alternating temperatures. *Bull. Res. Council. Israël.* 60, 111-117.

- Colonna J.-P., Braudeau E., Danthu P., Kane I., 1993.- Effets du stress hydrique chez les végétaux. Application à trois espèces du genre *Acacia*, 27-26. In : *L'Atelier sur les symbioses Acacias*. Bois et Forêts des Tropiques 238.
- Colonna J.P., Dreyfus B., Grouzis M., Montoroi J.P., Neyra M., Nizinsky G., Touma J., Zante P., 1990.- Comportement comparé en conditions semi-contrôlées de *Acacia raddiana* et de *Acacia senegal* : influence de l'alimentation en eau et de la nutrition azotée. Rapport ORSTOM, M.A.A., Paris, 20p.
- Corby H.D.L., 1959.- The nutrition legumes with particular reference to the High-Rainfall-Sandveld of Southern Rhodesia. *Proceedings of the Fourth annual conferences of the Professional Officers of the Department of Research and Specialist Service*.
- Cornet A., 1981.- *Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal*. Thèse Docteur-Ingénieur, USTL, 353p.
- Cornet F., Diem H.G., Dommergues Y.R., 1982.- Effet de l'inoculation avec *Glomus mosseae* sur la croissance de *Acacia holosericea* en pépinière et après transplantation sur le terrain, 3-15. In : *«Les Mycorhizes, partie intégrante de la plante : biologie et perspective d'utilisation»*, Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V. eds, INRA, n°13, 287-293.
- Correia M.J., Pereira J.S., Chaves M.M., Rodrigues M.L., Pacheco C.A., 1995.- ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant. Cell and Environment* 18, 511-521.
- Cruiziat P., Tyree M.T., 1990.- La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche* 220, 406-414.
- Crunkilton D.D., Pallardy S.G., Garrett H.E., 1992.- Water relations and gas exchange of northern red oak seedlings planted in a central Missouri clearcut and shelterwood. *Forest Ecology and Management* 53, 117-129.
- Dacosta H., 1989.- *Précipitations et écoulements sur le bassin de la Casamance*. Thèse de Doctorat 3^{ème} cycle, UCAD, Dakar, 278p.
- Daget Ph., 1995.- Sorties géographiques de FLOTROP. FLOTROP INFO 6, 1-2.
- Danthu P., 1993.- L'inhibition tégumentaire des graines de *Faidherbia albida* et d'*Acacia raddiana*. Aspect anatomique et application pratique, p. 24. In : *«L'Atelier sur les symbioses Acacias»*. Bois et Forêts des Tropiques 238.
- Daudet F.A., Vachaud G., 1977.- La mesure neutronique du stock d'eau du sol et de ses variations : application à la détermination du bilan hydrique. *Ann. agron.*, 28 (5), 503-519.
- Davies W.J., Wilson J.A., Sharp R.E., Osonubi O., 1981.- Control of stomatal behaviour in water-stressed plants, 163-185. In : *"Stomatal physiology"*. Society for Experimental Biology, SS8, Jarvis P.G., Mansfield T.A. eds.

- de Lajudie Ph., Neyra M., Dupuy N., Alazard D., Gillis M., Dreyfus B.L., 1991.- Diversité des rhizobium, spécificité de nodulation et aptitude à fixer l'azote chez les acacias sahéliens, 257-262. In : «*Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*», Groupe d'Etude sur l'Arbre, Paris, 489p.
- de Parcevaux S., 1964.- Transpiration végétale et production de matière sèche : essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu, 63-150. In : «*L'eau et la production végétale*», INRA, Paris, 456p.
- Delobel A., Delobel H., Tran M., Sembène M., Han S.H., 1995.- Relations trophiques entre les bruches du genre *Caryedon* et leurs plantes hôtes au Sénégal (Coléoptères Bruchidae). *Bull. IFAN* 48, série A, 79-87.
- Diallo A.K., 1968.- Pâturages du Ferlo-Sud au 1/200 000^{ème}. I.E.M.V.T., Maisons-Alfort.
- Diallo A.K., Valenza J., 1972.- Etude des pâturages naturels du nord-Sénégal (feuilles de Matam, Linguère, Saint-Louis) au 1/200 000^{ème}. I.E.M.V.T., Maisons-Alfort.
- Diédhiou I., 1994.- *Importance des légumineuses dans les systèmes écologiques arides et semi-arides du Sénégal*. Mémoire de D.E.A., I.S.E., Fac. Sciences et Techniques, UCAD, Dakar, 70p.
- Diédhiou I., Grouzis M., 1996.- Diversity and nodulation of leguminous species in relation to life forms and ecological patterns in Senegal. *South African Journal of Botany* (soumis).
- Dione M., Zaafouri M., Diouf M., 1992.- Suivi de l'état hydrique de la plante. Rapport du groupe Ecophysiologie/Agroforesterie, 1-14. In : «*Atelier de formation aux techniques d'étude de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère*», Grouzis M., Albergel J., Boivin P éd. Rapport de synthèse.
- Diouf M., 1993.- *L'eau dans le système sol-plante-atmosphère : concepts, méthodes d'étude, application à Acacia tortilis (Forssk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan*. Mémoire de D.E.A., Dept. Biologie Végétale, Fac. Sciences et Techniques, UCAD, Dakar, 132p.
- Diouf M., Grouzis M., 1996.- Natural distribution of *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan in Senegal : ecological determinism. *International Tree Crops Journal* (soumis).
- DOCFRAN, 1991.- *Mémento de l'agronome*. Ministère de la Coopération et du Développement, *Coll. Techniques rurales en Afrique*, Paris, 1635p.
- Dommergues Y.R., Diem H.G., Gauthier D.L., Dreyfus B.L., 1984.- Nitrogen-fixing trees in the tropics : potentialities and limitations, 7-13. In : «*Advances in Nitrogen Fixation Research*», Veeger C., Newton W.E. eds, *Nijhoff-Junk-Pudoc Publishers*, Hague-Boston-Lancaster, 760p.
- Dreyer E., Colin-Belgrand M., Scullier I., Biron Ph., Bousquet F., Aussenac G., 1990.- Diversité des caractéristiques écophysiologiques des chênes européens : quelques exemples. *Rev. For. Fr.*, XLII (2), 174-181.

- Dreyfus B.L., Dommergues Y.R., 1981.- Nodulation of *Acacia* species by fast- and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Appl. Environment. Microbiol.* **41**, 97-99.
- Dreyfus B.L., Neyra M., de Lajudie Ph., 1994.- Phénologie de la nodulation de *Acacia raddiana*, 4p. In : «*Réhabilitation des Terres Dégradées au Nord et au Sud du Sahara. Utilisation des Légumineuses Pérennes et des Microorganismes Associés pour l'Etablissement de Formations Pluristrates*», Contrat TS3*CT92-0047, Rapport de 2^{ème} année, 124p.
- Dubois P.R., Fery L., Fontaine N., Magnier S., de Zborowski I., 1989.- Elevage et potentialités pastorales sahéliennes : synthèse cartographique, Sénégal (feuilles de Dakar et Matam) au 1/500 000^{ème}. I.E.M.V.T./I.S.R.A., Dakar.
- Ducouso M., 1990.- *Importance des symbioses racinaires pour l'utilisation des acacias en Afrique de l'Ouest*. Thèse de Doctorat, Lyon I, 260p.
- Ducouso M., Thoen D., 1991.- Les types mycorhiziens des Acacieae. *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d'Etude sur l'arbre, Paris, 175-182.
- Duhoux E., 1981.- La fixation biologique de l'azote atmosphérique. *Bull. AASNS* **74**, 7-14.
- Dupuy N., Detrez C., Neyra M., de Lajudie Ph., Dreyfus B.L., 1991 - Les acacias fixateurs d'azote du Sahel. *La Recherche*, **22 (233)**, 803-804.
- Dupuy N.C., Dreyfus B.L., 1992.- *Bradyrhizobium* populations occur in deep soil under Leguminous tree *Acacia albida*. *Appl. Environment. Microbiol.*, **58 (8)**, 2415-2419.
- Ernst W.H.O., Tolsma D.J., Decelle J.E., 1989.- Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *OIKOS*, **54 (3)**, 294-300.
- Eyog-Matig O., 1993.- *Etude comparée du fonctionnement hydrique de quatre espèces ligneuses utilisées dans les programmes de reboisement au Nord-Cameroun*. Thèse de Doctorat, option : Physiologie Végétale, Université de Yaoundé II, 126p.
- 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*, 85-91.
- Fagg C. W., Greaves A., 1990.- *Acacia tortilis* : 1925-1988. Annotated Bibliography N°. F41, K.E. Langdon ed., CAB International., 36p.
- FAO, 1976.- *Les besoins en eau des cultures*. Rome, 185p.
- Farquhar G.D., Schulze E.-D., Küppers M., 1980.- Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to the water loss. *Aust. J. Plant. Physiol.* **7**, 315-327.
- Feller C., 1977.- Pâturages du Ferlo-Boundou au 1/200 000^{ème}. I.E.M.V.T., Maisons-Alfort.

- Feng Y., Li X., Boersma L., 1990.- The Arrhenius Equation as a model for explaining plant responses to temperature and water stress. *Ann. Bot.* **66**, 237-244.
- Fetcher N., 1979.- Water relations of five tropical tree species on Barro Colorado Island, Panama. *Oecologia* (Berl.) **40**, 229-233.
- Foster J.R., Smith W.K., 1991.- Stomatal conductance patterns and environment in high elevation phreatophytes of Wyoming. *Can. J. Bot.* **69**, 647-655.
- Fotius G., Valenza J., 1965.- Pâturages du Ferlo oriental (feuilles nord et sud) au 1/200 000^{ème} I.E.M.V.T./ISRA., Dakar.
- Fournier A., 1990.- *Phénologie, croissance et production végétale dans quelques savanes d'Afrique de l'Ouest. Variation selon un gradient de sécheresse*. Thèse de Doctorat, Université P. & M. Curie, Paris VI, 477p.
- Fournier Ch., 1995.- *Fonctionnement hydrique de six espèces ligneuses coexistant dans une savane sahélienne (Région du Ferlo, nord-Sénégal)*, TDM, ORSTOM, 165p.
- Franco A.A., Pereira J.C., Neyra C.A., 1979.- Seasonal patterns of nitrate reductase and nitrogenase activity in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.* **63**, 421-429.
- Friedel M.H., Nelson D.J., Sparrow A.D., Kinloch J.E., Maconochie J.R., 1994.- Flowering and fruiting of arid zone species of Acacia in central Australia. *Journal of Arid Environments* **27**, 221-239.
- Frost P., Medina E., Menaut J.C., Solbrig O., Swift M., Walker B.H., 1986.- *Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative program of research*. IUBS-Unesco-MAB, Biology International, special issue 10, 82p.
- Ganaba S., 1994.- Rôle des structures racinaires dans la dynamique du peuplement ligneux de la région de la mare d'Oursi (Burkina-Faso) entre 1980 et 1992. Thèse de doctorat 3^{ème} cycle, Université de Ouagadougou, 146p. + ann.
- Ganry F., Dommergues Y.R., 1993.- Rôle des arbres fixateurs d'azote dans le maintien de la fertilité azotée des sols. Contribution «Atelier SCOPE», Dakar, 15p.
- Gardner W.R., Hillel D., Benyamini Y., 1970.- Post irrigation movement of soil water. I. Redistribution. *Water Resources Res.*, **6** (3), 851-861.
- 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., ENSAM, Montpellier, 165p.
- Garnier E., Berger A., 1986.- Effect of water stress on stem diameter changes of peach trees growing in the field. *J. Appl. Ecol.*, **23** (1), 193-209.
- Garnier E., Berger A., 1987.- The influence of drought on stomatal conductance and water potential of peach trees growing in the field. *Scientia Horticulturae* **32**, 249-263.

- Gaye A., 1988.- Contribution à l'étude des insectes ravageurs de semences de *Acacia senegal* (L.) Willd., 209-234. In : «*Actes SYGGA III : Troisième symposium sous régional sur le gommier et la gomme arabique*». ISRA éd., Dakar, 1 (1), 306p.
- Giffard P.L., 1966.- Les gommiers : *Acacia senegal* Willd., *Acacia laeta* R. Br. *Bois et Forêts des Tropiques* 105, 21-32.
- Glantz M., Katz R., Krenz M., 1987.- The societal impacts associated with the 1982-1983 worldwide climate anomalies, *Nat. Cent. for Atmosph. Res.*, Boulder Coll. and UNEP, Nairobi, 105p.
- 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* (Berl.) 65, 356-362.
- Grammatikopoulos G., Kyparissis A., Manetas Y., 1995.- Seasonal and diurnal gas exchange characteristics and water relations of the drought semi-deciduous shrub *Phlomis fruticosa* L. under mediterranean field conditions. *Flora* 190, 71-78.
- Granier A., Claustres J.P., 1989.- Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Oecologia*, 10 (3), 295-310.
- Granier A., Colin F., 1990.- Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann. Sci. For.* 47, 189-200.
- Grossnickle S.C., 1989.- Shoot phenology and water relations of *Picea glauca*. *Can. J. For. Res.* 19, 1287-1290.
- Grossnickle S.C., Arnott J.T., 1992.- Gas exchange response to western hemlock seedlings from various dormancy-induction treatments to reforestation site environmental conditions. *Forest, Ecology and Management* 49, 177-193.
- Grouzis M., 1988.- *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens* (Mare d'Oursi, Burkina Faso). ORSTOM éd., Paris, 336p.
- Grouzis M., 1994.- *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. : Prospection des légumineuses au Sénégal, caractéristiques des sites de prélèvement et des échantillons collectés. Rapport multigr.*, 3 tomes, ORSTOM, Dakar.
- Grouzis M., Albergel J., 1989.- Du risque climatique à la contrainte écologique : incidences de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso, 243-254. In : «*Le risque en agriculture*», Eldin M., Milleville P. édés, *Coll. A travers champs*, ORSTOM, Paris.
- Grouzis M., Albergel L., Carbonnel J.P., 1989.- Péjoration climatique au Burkina Faso : effets sur les ressources en eau et les productions végétales, 165-178. In : «*Les hommes face aux sécheresses, Nordeste brésilien, Sahel africain*», EST-IHEAL.

- Gaye A., 1988.- Contribution à l'étude des insectes ravageurs de semences de *Acacia senegal* (L.) Willd., 209-234. In : «*Actes SYGGA III : Troisième symposium sous régional sur le gommier et la gomme arabique*». ISRA éd., Dakar, 1 (1), 306p.
- Giffard P.L., 1966.- Les gommiers : *Acacia senegal* Willd., *Acacia laeta* R. Br. *Bois et Forêts des Tropiques* 105, 21-32.
- Glantz M., Katz R., Krenz M., 1987.- The societal impacts associated with the 1982-1983 worldwide climate anomalies, *Nat. Cent. for Atmosph. Res.*, Boulder Coll. and UNEP, Nairobi, 105p.
- 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* (Berl.) 65, 356-362.
- Grammatikopoulos G., Kyparissis A., Manetas Y., 1995.- Seasonal and diurnal gas exchange characteristics and water relations of the drought semi-deciduous shrub *Phlomis fruticosa* L. under mediterranean field conditions. *Flora* 190, 71-78.
- Granier A., Claustres J.P., 1989.- Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Oecologia*, 10 (3), 295-310.
- Granier A., Colin F., 1990.- Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann. Sci. For.* 47, 189-200.
- Grossnickle S.C., 1989.- Shoot phenology and water relations of *Picea glauca*. *Can. J. For. Res.* 19, 1287-1290.
- Grossnickle S.C., Arnott J.T., 1992.- Gas exchange response to western hemlock seedlings from various dormancy-induction treatments to reforestation site environmental conditions. *Forest, Ecology and Management* 49, 177-193.
- Grouzis M., 1988.- *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens* (Mare d'Oursi, Burkina Faso). ORSTOM éd., Paris, 336p.
- Grouzis M., 1994.- *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. : Prospection des légumineuses au Sénégal, caractéristiques des sites de prélèvement et des échantillons collectés. Rapport multigr.*, 3 tomes, ORSTOM, Dakar.
- Grouzis M., Albergel J., 1989.- Du risque climatique à la contrainte écologique : incidences de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso, 243-254. In : «*Le risque en agriculture*», Eldin M., Milleville P. éds, *Coll. A travers champs*, ORSTOM, Paris.
- Grouzis M., Albergel L., Carbonnel J.P., 1989.- Péjoration climatique au Burkina Faso : effets sur les ressources en eau et les productions végétales, 165-178. In : «*Les hommes face aux sécheresses, Nordeste brésilien , Sahel africain*», EST-IHEAL.

- Grouzis M., Diédhiou I., Rocheteau A., 1996.- Legumes diversity and root symbioses on an aridity gradient in Senegal. *African Journal of Ecology* (soumis).
- Grouzis M., Nizinsky J., Fournier Ch., 1991.- Interactions entre arbre et herbe au Sahel : effets sur la composition floristique et sur l'efficacité de l'utilisation de l'eau. *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d'Etude de l'arbre, Paris, 131-144.
- Grouzis M., Sicot M., 1980.- Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes : influence de quelques facteurs écologiques, 231-237. In : «*Les fourrages ligneux en Afrique : état actuel des connaissances*», Le Houérou H.N. éd., CIPEA, Addis Abeba.
- Guehl J.M., Aussenac G., Bouachrine J., Zimmermann R., Pennes J.M., Ferhi A., Grieu P., 1991.- Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can. J. For. Res.* **21**, 1507-1515.
- Guèye M., 1991.- Généralités sur la fixation biologique de l'azote, 12p. In : «*La fertilité et la biologie des sols sahéliens*», Séminaire 11-22 novembre, RCS, Dakar.
- Guèye M., Mulongoy K., Dommergues Y.R., 1990.- Maximiser la fixation biologique de l'azote pour la production agricole et forestière en Afrique. Communication présentée à la 3ème conférence de l'AABNF, Dakar. In : «*Collection Actes de l'ISRA*», 2 (2), Bambey.
- Gupta J.P., Muthana K.D., 1985.- Effect of integrated moisture conservation technology on the early growth and establishment of *Acacia tortilis* in the Indian desert. *Indian Forester*, 111 (7), 477-485.
- Habish H.A., 1970.- Effect of certain soil conditions on nodulation of *Acacia* spp. *Plant and Soil* **33**, 1-6.
- Halevy G., 1974.- Effects of gazelles and seed beetles (Bruchidae) on germination and establishment of *Acacia* species. *Isr. J. Bot.* **23**, 120-126.
- Halevy G., Orshan G., 1973.- Ecological studies on *Acacia* species in the Negev and Sinai. II. Phenology of *Acacia raddiana*, *Acacia tortilis* and *Acacia gerrardii* ssp. *negevensis*. *Israel Journal of Botany* **22**, 120-138.
- 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*», Lange O.L., Kappen L., Schulze E.-D. eds. *Ecological Studies* **19**, Springer-Verlag, New York.
- Henderson-Sellers B., 1984.- A new formula for latent heat of vaporization of water as a function of temperature. *Quart. J. R. Met. Soc.* **110**, 1186-1190.
- Hillel D., 1988.- L'eau et le sol : principes et processus physiques. *Coll. PEDASUP*, 2^{ème} éd., UCL, Louvain, 288p.

- Hinckley T.M., Bruckerhoff D.N., 1975.- The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Can. J. Bot.* **53**, 62-72.
- Hinckley T.M., Duhme F., Hinckley A.R., Richter H., 1980.- Water relations of drought hardy shrubs : osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant, Cell and Environment* **3**, 131-140.
- 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**, 72p.
- Högberg P., 1986.- Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa : a review. *J. Trop. Ecol.* **2**, 359-372.
- Högberg P., 1989.- Root symbioses of trees in savannas, 121-136. In : «*Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna ecosystems*», Högberg P., Proctor J. eds, Blackwell Scientific Publications.
- Hopkins M.J.G., 1984.- The seed beetles (Bruchidae) of *Parkia* (Leguminosae : Mimosoidae) in Brazil : strategies of attack, 139-145. In : «*Tropical rainforest : The Leeds symposium*». Blackwell, Oxford.
- Huber B., 1932 - Beobachtung and messung pflanzlicher saftströme. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **50**, 89-109.
- Huguet J.-G., 1985.- Appréciation de l'état hydrique d'une plante à partir de variations micrométriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. *Agronomie*, **5 (8)**, 733-741.
- Ibrahim M., Rapp M., Berger A., Lossaint P., 1980.- Evaluation de la transpiration d'un peuplement de *Pinus pinea* L. en conditions naturelles. *Acta Oecologica*, **1 (15)**, 395-407.
- Ingraham J.L., 1958.- Growth of psychrophilic bacteria. *Journal of Bacteriology* **76**, 75-80.
- Jarvis P.G., 1975.- Water transfer in plants, 369-394. In : «*Heat and mass transfer in the biosphere. I. Transfer processes in plant environment*», De Vries D.A., Afgan N.H. eds, John Wiley, New York, 594p.
- Jarvis P.G., 1976.- The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B. 273**, 593-610.
- Joffre R., 1987.- Contrainte du milieu et réponses de la végétation herbacée dans les *Dehesas* de la *Sierra Norte* (Andalousie, Espagne). Thèse de Doctorat, Montpellier, 205p.
- Johnson J.D., Ferrel W.K., 1983.- Stomatal response to water vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell and Environment* **6**, 451-456.
- Jones H.J., 1983.- Plant and microclimate : a quantitative approach to environmental plant physiology. *Cambridge University Press*, Cambridge, 323p.

- Jones M.J., 1973.- The organic matter content of the savanna soils of West Africa. *J. Soil Sci.* **24**, 42-53.
- Jones H.G., 1978.- Modelling diurnal trends of leaf water potential in transpiring wheat. *Journal of Applied Ecology* **15**, 613-626.
- 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.
- Katerji N., Schoch P.G., Rimgoto P., L'Hotel J.C., 1990.- Diagnostic des périodes de contrainte hydrique chez des plantes d'aubergine cultivées en serre, au moyen des microvariations des tiges. *Agronomie* **10**, 541-549.
- Kobayashi, Tasuaki, Kobashi, Sumiji, Masuda, Takuro and Yoshikawa, 1993.- Interpreting factors of the variations in leaf conductance of *Salix matsudana*. *J. Jpn. For. Soc.* **75**, 79-87.
- Körner Ch., Schnell J.A., Bauer H., 1979.- Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, **13** (1), 45-82.
- Kramer P.J., 1980 - Drought stress and the origin of adaptations, 7-20. In : «*Adaptation of plants to water and high temperature stress*», Kramer P.J., Turner N.C. eds. *Wiley InterScience*, New York.
- Krul J.M., Penning de Vries F.W.T., Traoré K., 1982.- Les processus du bilan d'azote, 226-246. In : «*La productivité des pâturages sahéliens : une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*», Penning de Vries F.W.T., Djitèye M.A. eds, Wageningen, 525p.
- Laffray D., Louguet Ph., 1989.- L'appareil stomatique et la résistance à la sécheresse. *Rev. Rés. Amélior. Prod. Agr. Milieu Aride* **1**, 31-46.
- Lamarque G., 1966.- Pâturages du Delta au 1/100 000^{ème}. I.E.M.V.T., Maisons-Alfort.
- Lange O.L., Ullmann I., Tenhunen J.D., Bannister P., 1987.- Stomatal conductance and transpiration of the two faces of *Acacia phyllodes*. *Trees* **1**, 110-122.
- Le Houérou H.-N., 1980.- Chemical composition and nutritive value of browse in tropical West Africa, 261-289. In : «*Browse in Africa. The current state of knowledge*» Le Houérou H.-N. ed., ILCA, Addis Abéba.
- Le Houérou H.-N., 1989.- The grazing land ecosystems of the African Sahel. *Ecological Studies* **75**, Springer-Verlag, Berlin, 282p.
- Le Houérou H.-N., 1994.- Climate change drought and desertification, WMO, IPCC, First order draft, 38p. + ann.
- Le Houérou H.-N., Popov G.F., 1981.- An eco-climatic classification of intertropical Africa. *FAO, Plant Production and Protection* **31**, 40p. + annexes.

- Le Tacon F., Garbaye J., Bâ A., Beddiar A.F., Diagne O., Diem H.G., 1989.- L'importance des symbioses racinaires pour les arbres forestiers en zone tropicale sèche et en zone tropicale humide, 302-318. In : «*Trees for development in sub-saharian Africa*», *International Foundation for Science ed.*, Stockholm.
- Leach J.E., Woodhead T., Day W., 1982.- Bias in pressure chamber measurements of leaf water potential. *Agricultural Meteorology* 27, 257-263.
- Lebrun J.-P., Stork A.L., 1992a.- *Enumération des plantes à fleurs d'Afrique Tropicale*. vol. 1, *Conservatoire et Jardin botaniques éd.*, Genève, 249 p.
- Lebrun J.-P., Stork A.L., 1992b.- *Enumération des plantes à fleurs d'Afrique Tropicale*. vol. 2, *Conservatoire et Jardin botaniques éd.*, Genève, 257p.
- Leidi E.O., Lopez J.M., Lopez M., Gutierrez J.C., 1993.- Searching for tolerance to water stress in cotton genotypes : photosynthesis, stomatal conductance and transpiration. *Photosynthetica*, 28 (3), 383-390.
- Levitt J., 1980.- Responses of plants to environmental stresses. Water, radiation, salt and other stresses. Vol. II, *Academic Press Inc.*, 606p.
- Levitt J., Sullivan C.Y., Knull E., 1960.- Some problems in drought resistance *Bull. Res. Coun. Israël* 80, 173-180.
- Louguet P., Laffray D., 1988.- Techniques d'étude de l'état hydrique des plantes. *Bull. Amélior. Prod., Agr. Milieu Aride* 1, 7-34.
- Ludlow M.M., 1980.- Adaptive significance of stomatal responses to water stress, 123-138. In : "*Adaptation of plants to water and high temperature stress*", Turner N.C. & Kramer P.J. eds, *Wiley Inter-sciences*, New York.
- Ludlow M.M., 1989.- Strategies of response to water stress. Structural and functional responses to environmental stresses. *S.P.B. Academic Publishing*. The Hague - The Netherlands, 269-281.
- Maignien R., 1965.- Carte pédologique du Sénégal au 1/1 000 000^{ème} + notice explicative, *ORSTOM*, Dakar.
- Mainguet M., 1991.- *Desertification* . Natural background and human mismanagement. Springer-Verlag, Heidelberg, 306 p.
- Mainguy P., 1954.- Etude générale préliminaire de la station de Dahra (Sénégal). Rapport, *ORSTOM*, 185p. ronéo.
- Masefield G.B., 1952.- The nodulation of annual legumes in England and Nigeria : preliminary observations. *Empire J. Expt. Agr.* 20, 172-186.
- Masse D., 1993.- Amélioration du régime hydrique des sols dégradés en vue de leur réhabilitation : cas des vertisols du Nord-Cameroun. *ORSTOM éd.*, *IDM*, n°97, F2, 137p.

- Massman W.J., Kaufmann M.R., 1991.- Stomatal response to certain environmental factors : a comparison of models for subalpine trees in the Rocky Mountains. *Agric. For. Meteorol.* **54**, 155-167.
- Mbaye C., 1991.- *Variation spatio-temporelle de la demande évaporative au Sénégal*. Mémoire de Maîtrise, Dept. Géographie, Fac. Lettres et Sciences Humaines, UCA, 163p.
- Meidner H., 1983.- Our understanding of plant water relations. *J. Exp. Bot.*, **34** (149), 1606-1618.
- Meidner H., Mansfield T.A., 1968.- Physiology of stomata. Mc Graw-Hill Publishing Company Limited, New York - Sydney - Toronto - Mexico - Johannesburg - Panama, 179p.
- Meinzer F.C., 1993.- Stomatal control of transpiration. *Tree*, **8** (8), 289-294.
- Menaut J.C., 1983.- The vegetation of african savannas, 109-149. In : «*Tropical savannas. Ecosystems of the world*», n°13, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New York.
- Metcalfé C.R., Chalk L., 1950.- *Anatomy of the Dicotyledons*. 2 vol., Oxford University Press.
- Michel P., 1969.- *Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Strasbourg, 1167p.
- Milton S.J., 1987.- Phenology of seven Acacia species in South Africa. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, **17** (1), 1-6.
- Mooney H.A., Simpson B.B., Solbrig O.T., 1977.- Phenology, morphology, physiology, 26-43. In : «*Biology in two desert ecosystems*».
- Morel R., 1989.- *Les sols cultivés. Tec. & Doc.-Lavoisier*, Paris, 373p.
- Mosnier M., 1967.- Pâturages de la région de Gallayel au 1/100 000^{ème} I.E.M.V.T., Maisons-Alfort.
- Moullis I., 1994.- *L'enherbement de vignobles méditerranéens : importance de la compétition hydrique vigne/culture intercalaire herbacée en vue d'une maîtrise de la production viticole*. Thèse de Doctorat, ENSAM, Montpellier, 192p.
- Munns R., Passioura J.B., Milborrow B.V., James R.A., Close T.J., 1993.- Stored xylem sap from wheat and barley in dry soil contains a transpiration inhibitor with a large molecular size. *Plant, Cell and Environment* **16**, 867-872.
- Muthana K.D., Arora G.B., 1980.- Acacia tortilis (Forssk.) : a promising fast growing tree for India arid zones. In : Fagg & Greaves : **20**.
- Ndoye I., Guèye M., 1993.- Les symbioses *Acacia-Rhizobium* : comparaison de la fixation biologique de l'azote chez quatre acacias sahéliens, p. 32. In : «*L'Atelier sur les Symbioses Acacias*», *Bois et Forêts des Tropiques* **238**, 21-34.

- Ni B.-R., Pallardy S.G., 1991.- Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree Physiology* **8**, 1-9.
- Nicholson S.E., 1993.- An overview of african rainfall fluctuations of the last decade. *Journal of Climate* **6**, 1463-1466.
- Nilsen E.T., Rundel P.W., Sharifi M.R., 1981.- Summer water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* in the Sonoran desert of southern California. *Oecologia* (Berl.) **50**, 271-276.
- Nilsen E.T., Sharf M.R., Rundel P.W., 1984.- Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran desert of California, U.S.A. *Ecology* **65** (3), 767-778.
- Nongonierma A., 1977.- Contribution à l'étude du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. IV. Distribution bioclimatique des différents taxa. *Bull. IFAN*, **39**, sér. A, 2, 318-339.
- Nongonierma A., 1979.- Contribution à l'étude biosystématique du genre *Acacia* Miller en Afrique occidentale. X. Phénologie en culture et dans la nature, types biologiques, nombres chromosomiques. *Bull. IFAN*, Tome 41, série A, n°4, 723-760.
- Obaton M., 1992 - Facteurs pédoclimatiques limitant la fixation biologique de l'azote chez les légumineuses, 57-66. In : «*Biological Nitrogen Fixation and Sustainability of Tropical Agriculture*», Mulongoy K., Guèye M., Spencer D.S.C. eds, IITA, 488p.
- Olivry J.C., 1983.- Le point en 1982 sur la sécheresse en Sénégambie et aux îles du Cap-Vert. Examen de quelques séries de longues durée (débits et précipitations). *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.*, XX (1), 47-69.
- Ouattara B., Sédogo M.P., Lompo F., Ouattara K., 1994.- Effets des techniques culturales sur l'alimentation hydrique du sorgho et le bilan minéral du sol dans le plateau central du Burkina Faso, 91-101. In : «*Bilan hydrique agricole et sécheresse en Afrique Tropicale : vers une gestion des flux hydriques par le système de culture*», Reyniers F-N., Netoyo L. eds. Colloques et Congrès, Sciences et Changements Planétaires/Sécheresse, AUPELF-UREF, éd. John Libbey Eurotext, Paris, 415p.
- Ozier-Lafontaine H., Tournebize R., 1993.- Mesure des flux de sève par bilan thermique appliquée à l'estimation de la transpiration d'un arbuste (*Gliricidia sepium*) et d'un peuplement de canne à sucre (*Saccharum officinarum*). *Cahiers Agricultures* **2**, 197-206.
- Pallardy S.G., Kozlowski T.T., 1981.- Water relations of *Populus* clones. *Ecology*, **62** (1), 159-169.
- Passos E.E.M., Da Silva J.V., 1990.- Fonctionnement des stomates de cocotier (*Cocos nucifera*) au champ. *Can. J. Bot.* **68**, 458-460.
- 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 Souss, Maroc). *Acta Oecologica*, **11** (5), 643-668.

- Peltier J.-P., El Aboudi A., Carlier G., Doche B., 1992.- Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles d'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) en début et au cours de la saison sèche dans le Souss (Maroc occidental). *Bull. Ecol.*, 23 (1-2), 5-16.
- Penman H.L., 1948.- Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. Roy. Soc. London A* 193, 120-145.
- Penning de Vries F.W.T., Djitéye 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 525p.
- Perrier A., 1975c.- Etude physique de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles III. Evapotranspiration réelle et potentielle des couverts végétaux. *Ann. Agron.*, 26 (3), 1-16.
- Peyre de Fabrègues B., Lebrun J.P., 1976.- *Catalogue des plantes vasculaires du Niger*. Etude Botanique n°3, IEMVT, Maisons-Alfort, 433p.
- Picard D., 1984.- Etudes racinaires et résistances à la sécheresse. Synthèse introductive. Actes du colloque : «Résistance à la sécheresse en milieu intertropical : quelles recherches pour le moyen terme?», 24-27 septembre, Dakar, 591p.
- PNUD, 1994.- *Bilan diagnostic des ressources en eau du Sénégal*. Projet MH/PNUD/DADSG SEN/87/006, Dakar, 4 parties.
- Pontié G., Gaud G., 1992.- L'environnement en Afrique. *Afrique contemporaine* 161, La Documentation française, Paris, 294 p.
- Poupon H., 1979.- Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bull. IFAN*, 41, A, 1, 44-85.
- Poupon H., 1980.- *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne du Nord-Sénégal*. *Trav. Doc.* 115, ORSTOM, Paris, 351p + 7 cartes.
- Prémachandra G.S., Sanéoka H., Fujita K., Ogata S., 1992.- Osmotic adjustment and stomatal response to water deficits in maize. *J. Exp. Bot.*, 43 (256), 1451-1456.
- Quésum M., 1961.- Les différents types d'appareils stomatiques dans les angiospermes dicotylédones : leur répartition dans les familles tropicales de l'Ancien Monde. Diplôme d'Etudes Supérieures (11^{ème} Question), 15p.
- Raynal J., 1963.- Etude préliminaire de la végétation du ranch n°1 de Ndoli (Sénégal). *Rap. ORSTOM*, 19p. ronéo.
- Raynal J., 1964.- Etude botanique des pâturages du Centre de Recherches Zootechniques de Dahra-Djolloff. Rapport, ORSTOM, 99p.
- Reich P.B., Borchert R., 1984.- Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72, 61-74.
- Richard J.F., 1990.- *La dégradation des paysages de l'Afrique de l'ouest*. AUPELF, UICN, ORSTOM, ENDA, Dakar, 310 p.

- Riou Ch., 1975.- La détermination pratique de l'évaporation. Application à l'Afrique centrale. *Mém. ORSTOM* **80**, 236p.
- Ritchie G.A., Hinckley T.M., 1975.- The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* **9**, 165-254.
- Roche M., 1963.- *Hydrologie de surface*. Gauthiers-Villars éd., 429p.
- Rocheteau A., 1994.- Données météorologiques de la station de Dahra : saison 93/94. *Rapport interne*, 20p.
- Rocheteau A., 1995.- Données météorologiques de la station de Dahra : saison 94/95. *Rapport interne*, 20p.
- Ross J. H., 1979.- A conspectus of the african *acacia* species. *Mem. Bot. Surv. South Africa*, N°**44**, 111-114.
- Sakuratani T., 1981.- A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *J. Agr. Met.* **37**, 9-17.
- Sall P.N., Aussenac G., Dreyer E., Granier A., 1991.- Limitation par la sécheresse de la croissance de *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. en climat sahélo-soudanien au Sénégal. *Rév. For. Fr.* XLIII - **4**, 309-316.
- Schönherr J., 1982.- Resistance of plant surfaces to water loss : transport properties of cutin, suberin and associated lipids, 154-179. In : «*Physiological Plant Ecology II. Water relations and carbon assimilation*», Lange O., Nobel P.S., Osmond C., Ziegler H. eds, Springer-Verlag, Vol.12b.
- Schulze E.-D., 1986a.- Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **37**, 247-274.
- Schulze E.-D., 1986b.- Whole-plant responses to drought. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 127-141.
- Schulze E.-D., Cermak J., Matyssek R., Penka M., Zimmermann R., Rasicek F., Gries W., Kucera J., 1985.- Canopy transpiration and water flux in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees. A comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia (Berl.)* **66**, 475-483.
- Seghier J., 1990.- *Dynamique saisonnière d'une savane soudano-sahélienne au Nord-Cameroun*. Thèse de Doctorat, USTL, Montpellier, 200p.
- Seiny-Boukar L., 1990.- *Régime hydrique et dégradation des sols dans le Nord-Cameroun*. Thèse de doctorat 3ème cycle, Université de Yaoundé, 226p.
- Sellés G., 1988.- Effet de la contrainte hydrique sur la variation journalière du diamètre des troncs et des fruits. Application au déclenchement de l'irrigation du pêcher. Thèse de Doctorat, ENSAM, 162p.

- Sellés G., Berger A., 1990.- Physiological indicators of plant water status as criteria for irrigation scheduling. *Acta Horticulturae* 278, 87-99.
- Sicot M., 1979.- Etalonnage de l'humidimètre SOLO dans les sols sahéliens du bassin versant de la Mare d'Oursi (Haute-Volta). *Comité LAT*, Rapport ORSTOM, 24p. + annexes.
- Soumaré A., Groot J.J.R., Koné D., Radersma S., 1994.- *Structure spatiale du système racinaire de deux arbres du Sahel : Acacia seyal et Sclerocarya birrea*. Rapport PSS, Projet de Coopération Scientifique, Wageningen, 37p. + 8 annexes.
- Southgate B.J., 1979.- Biology of Bruchidae. *Ann. Rev. Ent.* 24, 449-473.
- Southgate B.J., 1983.- Manuel de lutte contre les insectes parasites des semences de Acacia. FAO, 34p.
- Sperry J.S., Donnelly J.R., Tyree M.T., 1988.- A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment* 11, 35-40.
- Sprent J.I., 1984.- Environmental effects on nodulated plants, p. 531. In : «*Advances in Nitrogen Fixation Research*», Veeger C., Newton W.E. eds, *Nijhoff-Junk-Pudoc Publishers*, Hague-Boston-Lancaster, 760p.
- Stälfelt M.G., 1962.- The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiol. Plant.* 15, 772-779.
- Stancioff A., Staljanssens M., Tappan G., 1985.- *Cartographie et télédétection des ressources de la République du Sénégal : étude de la géologie, de l'hydrologie, des sols, de la végétation et des potentialités d'utilisation des sols* (feuilles n°1, n°2, n°3, et n°4) au 1/500 000^{ème} + notice explicative. USAID/RSI, Ministère de l'Economie des Finances et du Plan, Direction de l'Aménagement du territoire, Dakar.
- Stroosnijder L., 1982.- La pédologie du Sahel et du terrain d'étude, 52-70. In : «*La productivité des pâturages sahéliens : une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*», Penning de Vries F.W.T., Djitéye M.A. eds, Wageningen, 525p.
- Stroosnijder L., Koné D., 1982.- Le bilan d'eau du sol, 133-165. In : «*La productivité des pâturages sahéliens : une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*», Penning de Vries F.W.T., Djitéye M.A. eds, Wageningen, 525p.
- Subramanian V.B., Venkateswarlu S., Maheswari M., Sankar G.R.M., 1994.- Relationships of solar radiation and vapour pressure deficit with photosynthesis and water relations in dry-land pigeon pea. *Trop. Agric. (Trinidad)*, 71 (2), 106-109.
- Sucoff E., 1972.- Water potentiel in red pine : soil moisture, evapotranspiration, crown position. *Ecology* 53, 681-686.
- Tardieu F., Katerji N., Bethenod O., 1990.- Relations entre l'état hydrique du sol, le potentiel de base et d'autres indicateurs de la contrainte hydrique chez le maïs. *Agronomie* 10, 617-626.

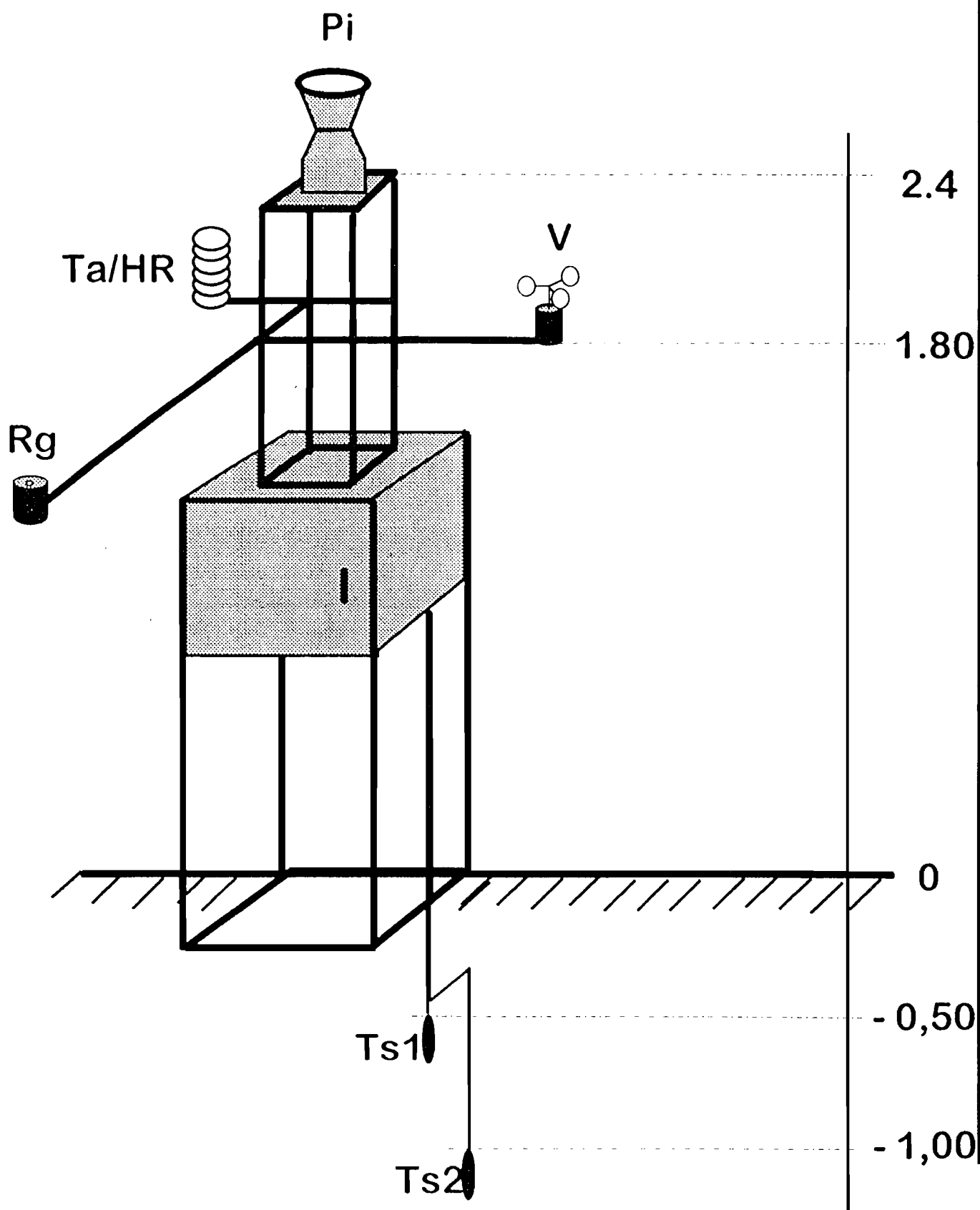
- Thornthwaite C.W., Holzman B., 1940.- A year of evaporation from a natural land surface. *Trans. Am. Geophys. Unin* **21**, 510-511.
- Timberlake J., 1980.- Handbook of Bostwana Acacias. Ministry of Agriculture, Gaborone, Botswana.
- Tluczykont S., Richter M., Kasberger-Sanftl G., 1991.- *Le pâturage contrôlé : un système d'exploitation sylvo-pastorale comme modèle pour la sauvegarde des ressources naturelles*. Rapport interne, GTZ, Saint-Louis, 98p. + ann.
- Toupet C., 1989.- Comparaison de sécheresses historiques et de la sécheresse actuelle : essai de définition de la sécheresse et de l'aridification, 77-84. In : «*Les hommes face aux sécheresses, Nordeste brésilien , Sahel africain*», EST-IHEAL.
- Traoré B., 1978.- Observations sur la phénologie de quelques espèces herbacées et ligneuses sahéennes. A.C.C.-LAT (Haute-Volta), DGRST/ORSTOM/ISP, Rapp. multigr., Ouagadougou.
- Trochain J., 1940.- *Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal*. Mémoire de l'IFAN, n°2, Librairie Larose, Paris, 433p.
- Turc L., 1961 - Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Ann. Agron.*, **12** (1), 13-49.
- Turner N.C., 1979.- Drought resistance and adaptation to water deficits in crops plants, 343-372. In : «*Stress physiology of crop plants*», Mussel H., Staples R.C. eds, Wiley Interscience, New York.
- Turner N.C., 1986.-Adaptation to water deficit : a changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 175-190.
- Tyree M.T., Dixon M.A., 1983.- Cavitation events in *Thuja occidentalis* L.? Ultrasonic acoustic emission from the sapwood can be measured. *Plant Physiol.* **72**, 1094-1099.
- Tyree M.T., Sperry J.S., 1989.- Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* **40**, 19-38.
- Ullmann I., 1985.- Diurnal courses of transpiration and stomatal conductance of Sahelian and Saharian *Acacias* in the dry season. *Flora* **176**, 383-409.
- Ullmann I., 1989.- Stomatal conductance and transpiration of *Acacia* under field conditions : similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees* **3**, 45-56.
- Vachaud G., Vauclin M., Cissé L., 1991.- Mesure *in situ* de la consommation en eau des cultures pluviales par humidimétrie neutronique. *Physiologie des Arbres et Arbustes en zones arides et semi-arides*, Groupe d'Etude de l'Arbre, 1-11.
- Valancogne C., Améglio T., Angelocci L., Cruiziat P., 1990.- Evaluation of transpiration of apple trees and measurement of daily course of water flow within the main branches of walnut trees. In : «*Analysis of water transport in plants and cavitation of xylem conduits*», Vallombrosa International Workshop, Firenze (ITA), 29-31 May.

- Valancogne C., Daudet F.A., 1974.- Adaptation de la technique psychrométrique à l'enregistrement du potentiel hydrique dans le sol en place : problèmes posés par la température. *Ann. Agron.*, 25 (5), 733-751.
- Valancogne C., Nasr Z., 1989b.- Une méthode de mesure du débit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *Agronomie*, 9 (6), 609-617.
- Valenza J., Diallo K., 1972.- Etude des pâturages du Nord-Sénégal. *Et. Agrostol.* 34, Maisons-Alfort, 311p. + 3 cartes.
- Vanderchmitt E., Daudet F.-A., 1994.- The origine and theoritical correction of thermal gradients in thermocouple psychrometers. *Plant, Cell and Environment* 17, 97-104.
- Vartanian N., Lemée G., 1984.- La notion d'adaptation à la sécheresse. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131, *Actual. Bot.* 1, 7-15.
- Vauclin M., Haverkamp R., Vachaud G., 1983.- Analyse des erreurs liées à l'utilisation de l'humidimètre neutronique, 533-549. In : «*L'emploi des techniques des isotopes et des rayonnements dans les études sur la physique des sols et l'irrigation*», Aix en Provence, Avril, IAEA-Vienna
- Vial L., 1994.- *Economie du carbone et réponse au stress hydrique de jeunes plants nodulés d'Acacia tortilis subsp. raddiana*. Mémoire de D.E.A., USTL, Montpellier, 18p.
- Vincke C., 1995.- Dégradation des systèmes écologiques sahéliens. Effets de la sécheresse et des facteurs anthropiques sur l'évolution de la végétation ligneuse du Ferlo (Sénégal). Mémoire d'Ingénieur, UCL, Louvain, 82p.
- Virginia R.A., 1986.- Soil development under legume tree canopies. *For. Ecol. Manage.* 16, 69-79.
- von Maydell H.-J., 1983.- Arbres et arbustes du Sahel. Leurs caractéristiques et leurs utilisations. GTZ N°147, Eschborn.
- Walker M.D., Ingersoll R.C., Webber P.J., 1995.- Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs. *Ecology*, 76 (4), 1067-1083.
- Webb R.A., 1972.- Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J. Hortic. Sci.* 47, 309-319.
- Weyers J., Meidner H., 1990.- Methods in stomatal research. *Longman Scientific & Technical eds*, London - New York, 233p.
- 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.
- Whittaker R.H., Moris J.W., Goodman D., 1984.- *Pattern analysis in savanna woodlands at Nylsvley, South-Africa*, Killick O.J.-B. eds, Botanical Research Institute, Department of Agriculture, South-Africa, 51p.

- Wilkinson H.P., 1979.- The plant surface (mainly leaf). Part1. Stomata, 97-117. In : «*Anatomy of the Dicotyledons : systematic anatomy of leaf and stem with a brief history of the subject*», Metcalfe C.R., Chalk L. eds, 2nd edition, Vol.1, Clarendon Press, Oxford, 276p. 18 pl.
- Zante P., Dièye Kh., 1985.- Caractéristiques des sols de trois types de parcours du Ferlo sableux. Laboratoire National d'Élevage et de Recherches Vétérinaires / ORSTOM, *Rapport multigr.*, Dakar, 54p.
- Zhang J., Davies W.J., 1990.- Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant. Cell and Environment* 13, 277-285.
- Zhang J., Schurr U., Davies W.J., 1987.- Control of stomatal behaviour by abscissic acid which apparently originates in the roots. *J. Exp. Bot.* 38, 1174-1181.
- Zohary M., Orshan G., 1956.- Ecological studies in the vegetation of the Near Eastern Deserts. II. Wadi Araba. *Vegetatio* 7, 15-37.

ANNEXES

Annexe 1 : Schéma d'implantation de la station micro-météorologique de Dahra *in* (Rocheteau, 1994)



Annexe 2 : Désignation et caractéristiques des capteurs utilisés *in* (Rocheteau, 1994).

Appareil Capteur	Marque Référence	Gamme de mesure	Précision
Micrologger (centrale d'acquisition)	CAMPBELL 21X (40KRAM) N° S/N 10477-6145-6363- 6147		
Température ambiante	CAMPBELL HMP35C (T type 107)	-35 à +50°C	+/- 0,4°C de -33 à >+48 °C +/- 0.2°C typique
Humidité relative		0 à 100%	+/- 2% 0 à 90% +/- 3% 90 à 100%
Température du sol à -0,5m	CAMPBELL 107B	-40°C à +60°C	+/- 0,4°C de -33 à >+48 °C +/- 0.2°C typique
Température du sol à -1m	CAMPBELL 107B	-40°C à +60°C	+/- 0,4°C de -33 à >+48 °C +/- 0.2°C typique
Rayonnement Global	LI-COR LI200SZ N° PY 17189	280 à 2800 nm	+/- 3% Typique +/- 5% Max
Anémomètre (vitesse du vent)	CAMPBELL 03101-5RM	0,5 à 50m/s	+/- 1%
Pluviomètre	CAMPBELL ARG100	Min: 0,201mm	4% (H>25mm/h) 8% (H>133mm/h)

Annexe 3 : Sorties de données climatiques (tableaux mensuels de moyennes journalières) : Saison des pluies (août)

Jour J.	Date	Ta min. (°C)	Ta max. (°C)	Ta moy. (°C)	Ts1 moy. (°C)	Ts2 moy. (°C)	HR min. (%)	HR max. (%)	HR moy. (%)	Rg (w/m²)	V moy. (m/s)	P11 0-24h (mm)	P12 6-6h (mm)
213	01-août	26.20	37.06	30.74	33.79	34.81	34.95	84.40	60.71	6906	02.70	00.00	00.00
214	02-août	26.06	35.17	29.79	34.55	34.76	40.55	84.70	63.42	6420	03.11	00.00	00.00
215	03-août	25.44	35.39	29.75	34.81	34.82	39.89	79.30	60.89	6854	02.54	00.40	00.40
216	04-août	25.75	35.74	30.08	35.20	34.91	40.03	79.60	60.18	5851	02.06	00.00	01.61
217	05-août	21.87	31.07	27.24	34.98	35.01	59.77	93.10	77.60	4702	01.73	09.85	08.24
218	06-août	24.37	32.46	28.31	33.24	34.99	52.42	89.20	71.48	6191	01.76	00.00	00.00
219	07-août	27.13	37.52	31.55	33.82	34.76	35.60	83.80	61.70	7087	02.22	00.00	00.00
220	08-août	26.39	37.21	31.11	35.12	34.72	37.19	86.10	62.69	7075	02.37	00.00	00.00
221	09-août	26.61	36.51	30.73	35.78	34.91	41.81	81.90	61.40	6041	02.50	00.00	00.00
222	10-août	26.92	36.22	30.56	35.91	35.10	39.49	81.00	63.24	5390	02.41	00.00	00.00
Moyenne D1		25.67	35.44	29.99	34.72	34.88	42.17	84.31	64.33	6252	02.34	10	10
223	11-août	24.61	35.69	28.70	35.78	35.25	39.30	94.00	69.25	5028	02.14	13.07	36.99
224	12-août	23.54	30.83	26.94	34.09	35.29	61.82	96.10	82.24	5890	02.05	30.36	06.43
225	13-août	23.79	32.85	27.63	32.42	34.99	58.17	92.40	77.75	6554	01.81	00.00	00.00
226	14-août	24.91	32.98	28.25	32.08	34.55	52.64	92.40	74.30	6461	02.60	00.00	00.00
227	15-août	25.48	33.72	28.92	32.36	34.20	47.81	84.50	67.96	6640	02.79	00.00	00.00
228	16-août	24.01	29.39	26.50	32.49	34.03	66.02	91.40	78.90	3677	02.61	04.22	04.22
229	17-août	23.19	33.64	27.67	31.11	33.85	47.75	92.80	72.68	6939	01.68	00.00	00.00
230	18-août	23.10	34.11	28.41	31.81	33.57	49.90	83.50	67.95	6155	01.62	00.00	00.00
231	19-août	25.72	36.52	30.46	32.59	33.49	33.82	88.70	63.89	6622	02.18	00.00	00.00
232	20-août	25.02	36.15	29.61	33.48	33.56	41.03	87.80	69.40	6336	01.65	00.60	01.21
Moyenne D2		24.34	33.59	28.31	32.82	34.28	49.83	90.36	72.43	6030	02.11	48	49
233	21-août	24.56	35.45	29.31	33.90	33.73	43.58	91.80	67.82	6929	01.24	00.60	00.00
234	22-août	26.43	36.75	30.53	34.35	33.92	41.30	86.70	64.86	6355	01.92	00.00	00.00
235	23-août	26.12	36.39	30.11	34.93	34.13	42.38	87.30	66.36	6176	02.75	00.00	00.00
236	24-août	25.66	35.39	30.21	35.12	34.35	37.63	86.10	60.19	6338	02.07	00.00	00.00
237	25-août	25.75	36.16	29.78	35.35	34.54	36.74	85.00	64.04	6392	02.12	00.00	00.00
238	26-août	24.16	35.60	27.40	35.58	34.71	39.44	93.80	75.96	5046	01.32	07.04	07.84
239	27-août	23.76	32.40	26.18	34.58	34.84	53.36	95.00	86.25	4012	00.68	18.89	18.09
240	28-août	21.83	34.53	28.06	32.89	34.71	48.07	93.70	76.61	7114	01.12	21.51	36.79
241	29-août	21.89	32.09	26.47	31.95	34.35	57.33	93.20	81.99	5755	00.98	15.28	00.00
242	30-août	25.20	33.67	28.90	31.57	33.94	53.43	93.60	77.87	6530	01.72	00.00	00.00
243	31-août	22.79	34.28	27.32	31.67	33.63	49.49	92.20	80.36	5678	01.69	03.82	03.82
Moyenne D3		24.38	34.79	28.57	33.81	34.26	45.70	90.95	72.94	6030	01.60	67	67
Moyenne VB		26.00	34.60	28.96	35.78	34.17	45.90	88.54	68.90	6104	02.02	126	126

Annexe 3 : Sorties de données climatiques (tableaux mensuels de moyennes journalières) : Saison sèche froide (décembre)

Jour J.	Date	Ta min. (°C)	Ta max. (°C)	Ta moy. (°C)	Ts1 moy. (°C)	Ts2 moy. (°C)	HR min. (%)	HR max. (%)	HR moy. (%)	Rg (w/m²)	V moy. (m/s)	Pf1 0-24h (mm)	Pf2 6-6h (mm)
335	1-déc	12.79	31.19	22.49	30.37	31.95	11.79	31.50	19.08	5446	01.95	00.00	00.00
336	2-déc	14.28	31.93	22.95	30.06	31.79	10.11	32.95	21.78	5638	01.73	00.00	00.00
337	3-déc	11.52	33.36	22.53	29.88	31.62	08.83	62.04	23.90	5638	01.10	00.00	00.00
338	4-déc	15.78	32.74	23.94	29.76	31.46	11.31	30.55	19.30	4831	01.64	00.00	00.00
339	5-déc	16.20	33.98	24.77	29.69	31.33	06.42	25.91	14.39	5064	01.71	00.00	00.00
340	6-déc	17.08	34.09	25.14	29.78	31.22	06.83	18.86	12.04	5007	01.97	00.00	00.00
341	7-déc	14.45	34.55	24.38	29.83	31.17	05.22	29.88	13.76	5039	01.34	00.00	00.00
342	8-déc	14.14	35.54	24.63	29.74	31.13	06.02	24.92	13.29	5025	00.92	00.00	00.00
343	9-déc	16.36	35.88	25.15	29.71	31.07	07.16	47.39	23.82	4032	00.82	00.00	00.00
344	10-déc	17.03	32.10	24.19	29.71	31.01	09.45	47.25	27.58	3107	01.28	00.00	00.00
Moyenne D1		14.96	33.54	24.02	29.85	31.37	08.31	35.73	18.89	4885	01.45	0	0
345	11-déc	17.26	35.00	25.11	29.49	30.96	10.10	63.83	33.39	3840	01.21	00.00	00.00
346	12-déc	16.33	37.40	26.81	29.51	30.89	08.56	53.83	23.67	4816	01.21	00.00	00.00
347	13-déc	17.21	36.43	27.24	29.83	30.85	06.48	32.27	15.23	5024	01.68	00.00	00.00
348	14-déc	18.47	35.09	26.19	29.99	30.88	07.36	20.60	13.94	5443	02.00	00.00	00.00
349	15-déc	14.64	35.10	25.69	30.00	30.91	08.10	27.79	15.10	5330	01.87	00.00	00.00
350	16-déc	15.47	31.74	23.68	30.00	30.92	14.86	50.88	28.97	5124	01.90	00.00	00.00
351	17-déc	13.85	33.06	23.50	29.78	30.90	10.57	34.52	20.81	5033	01.42	00.00	00.00
352	18-déc	16.10	31.09	23.76	29.54	30.84	10.38	29.81	17.98	3702	01.72	00.00	00.00
353	19-déc	15.99	31.89	23.90	29.23	30.74	08.64	26.58	15.90	4445	01.83	00.00	00.00
354	20-déc	16.43	31.04	22.71	29.12	30.63	08.64	24.97	15.58	4370	01.05	00.00	00.00
Moyenne D2		16.18	33.78	24.86	29.65	30.85	09.37	36.51	20.06	4713	01.59	0	0
355	21-déc	13.54	29.17	21.92	28.87	30.53	10.73	70.20	29.65	2120	00.84	00.00	00.00
356	22-déc	19.80	33.25	26.59	28.47	30.40	09.38	27.08	15.66	3734	01.93	00.00	00.00
357	23-déc	14.51	33.70	24.11	28.66	30.26	09.65	41.30	21.68	4561	01.13	00.00	00.00
358	24-déc	14.36	34.60	24.57	28.72	30.19	10.51	37.54	20.84	4483	01.41	00.00	00.00
359	25-déc	17.16	33.10	25.34	28.82	30.15	10.24	30.94	17.92	4270	02.22	00.00	00.00
360	26-déc	19.49	32.66	25.08	28.87	30.13	09.97	22.48	15.58	4399	02.19	00.00	00.00
361	27-déc	19.54	31.31	25.07	28.95	30.12	09.97	20.80	15.08	4681	02.48	00.00	00.00
362	28-déc	17.51	31.19	23.89	29.07	30.12	06.56	19.73	12.94	4830	02.45	00.00	00.00
363	29-déc	16.03	31.14	23.62	28.98	30.12	06.03	22.09	12.73	5211	02.65	00.00	00.00
364	30-déc	18.64	30.14	23.63	28.90	30.10	07.37	16.76	11.25	5409	03.29	00.00	00.00
365	31-déc	16.41	29.85	21.95	28.73	30.06	08.84	21.35	14.84	5288	02.59	00.00	00.00
Moyenne D3		17.00	31.83	24.16	28.82	30.20	09.02	30.02	17.11	4453	02.11	0	0
Moyennes ME		16.05	33.05	24.35	29.44	30.81	08.98	34.05	18.69	4664	01.71	0	0

Annexe 3 : Sorties de données climatiques (tableaux mensuels de moyennes journalières) : Saison sèche chaude (mai)

Jour J.	Date	Ta min. (°C)	Ta max. (°C)	Ta moy. (°C)	Ts1 moy. (°C)	Ts2 moy. (°C)	HR min. (%)	HR max. (%)	HR moy. (%)	Rg (w/m²)	V moy. (m/s)	Pl. 0-24h (mm)	Pl. 6-6h (mm)
121	1-mai	19.26	40.08	28.39	34.88	34.58	07.95	82.60	48.15	6185	02.29	00.00	00.00
122	2-mai	21.91	41.05	30.75	34.89	34.53	04.81	61.85	31.41	6511	02.55	00.00	00.00
123	3-mai	21.70	40.95	31.08	35.04	34.52	05.54	61.89	27.62	6559	02.29	00.00	00.00
124	4-mai	21.23	40.76	31.59	35.18	34.55	05.94	42.71	19.80	7120	02.50	00.00	00.00
125	5-mai	21.04	40.56	31.22	35.36	34.61	04.81	53.45	24.68	7442	02.37	00.00	00.00
126	6-mai	20.05	40.97	30.00	35.46	34.67	05.94	62.15	34.41	7692	02.86	00.00	00.00
127	7-mai	17.93	39.46	27.98	35.46	34.73	09.42	83.70	45.14	7592	02.74	00.00	00.00
128	8-mai	18.13	39.30	28.15	35.35	34.77	09.22	88.20	45.56	7393	02.82	00.00	00.00
129	9-mai	20.04	40.05	30.10	35.27	34.77	10.89	69.01	34.46	6482	03.06	00.00	00.00
130	10-mai	21.35	40.56	29.94	35.27	34.77	09.55	60.88	34.00	7238	03.21	00.00	00.00
Moyenne D1		20.26	40.37	29.92	35.22	34.65	07.41	66.64	34.52	7021	02.67	0	0
131	11-mai	20.24	37.85	28.00	35.36	34.78	13.63	66.00	41.34	7293	02.89	00.00	00.00
132	12-mai	19.23	35.66	26.16	35.33	34.79	17.31	80.10	49.40	7185	02.67	00.00	00.00
133	13-mai	18.59	36.95	26.67	35.15	34.81	15.24	77.80	45.80	7083	02.27	00.00	00.00
134	14-mai	19.74	37.43	27.71	35.06	34.79	17.78	67.89	40.97	7070	02.50	00.00	00.00
135	15-mai	20.90	38.87	29.12	35.17	34.78	13.29	66.19	36.46	7351	02.93	00.00	00.00
136	16-mai	20.68	41.61	30.83	35.31	34.80	10.68	63.85	32.05	7091	03.97	00.00	00.00
137	17-mai	26.98	43.89	34.80	35.53	34.84	09.81	34.40	19.35	6236	03.73	00.00	00.00
138	18-mai	26.90	40.81	33.77	35.87	34.92	15.62	36.31	22.57	6406	01.92	00.00	00.00
139	19-mai	26.89	42.84	34.18	36.22	35.03	07.41	34.28	18.45	6054	02.82	00.00	00.00
140	20-mai	25.09	44.33	35.38	36.48	35.18	05.55	34.76	15.78	7392	02.69	00.00	00.00
Moyenne D2		22.52	40.02	30.66	35.55	34.87	12.63	56.16	32.22	6916	02.84	0	0
141	21-mai	22.05	39.71	30.20	36.70	35.33	10.88	64.28	35.61	6883	01.82	00.00	00.00
142	22-mai	21.81	43.71	32.17	36.67	35.46	07.01	69.58	33.81	7352	02.56	00.00	00.00
143	23-mai	24.79	43.16	33.35	36.80	35.56	10.01	46.91	27.54	7167	02.06	00.00	00.00
144	24-mai	25.06	38.75	31.35	37.01	35.65	19.71	57.77	38.53	6081	03.21	00.00	00.00
145	25-mai	22.60	36.93	27.90	36.83	35.76	20.95	77.60	51.25	6465	03.39	00.00	00.00
146	26-mai	20.08	38.38	27.83	36.35	35.80	19.97	88.70	55.92	6779	02.03	00.00	00.00
147	27-mai	21.66	35.95	27.42	36.12	35.76	30.55	83.70	59.94	6299	02.92	00.00	00.00
148	28-mai	21.25	37.56	27.75	35.86	35.71	24.02	84.30	58.72	6435	03.24	00.00	00.00
149	29-mai	21.88	38.28	28.69	35.69	35.64	29.54	83.00	57.66	6588	02.54	00.00	00.00
150	30-mai	24.49	33.44	28.24	35.82	35.59	40.28	75.20	58.29	3623	01.81	00.00	00.00
151	31-mai	23.35	39.36	30.68	35.59	35.57	22.44	76.80	48.00	6608	02.56	00.00	00.00
Moyenne D3		22.64	38.66	29.60	36.31	35.62	21.40	73.44	47.75	6389	02.56	0	0
Moyenne VB		21.28	38.69	30.06	35.68	35.85	13.91	66.48	38.16	6776	02.69	0	0

Annexe 4 : Frequence et nombre de gammes de mesures réalisables par les différents capteurs.

Station de Dahra Saïb 8/93/94

Tableau récapitulatif du traitement des données:

PARAMETRE	SYMBOLE	TYPE DE TRAITEMENT	
		données journalières	fichiers mensuels de données horaires
Température min de l'air	T_{min}	-	minima 1 pt/288 mesures
Température max de l'air	T_{max}	-	maxima 1 pt/288 mesures
Température moyenne de l'air	T_{mo}	moyenne 12 mesures/h (tous les 5 minutes)	moyenne 288 mesures
Température moyenne du sol à 0.5m	T_{sol}	1 mesure/h	moyenne 24 mesures
Température moyenne du sol à 1m	T_{sol}	1 mesure/h	moyenne 24 mesures
Humidité relative min de l'air	HR_{min}	-	minima 1 pt/288 mesures
Humidité relative max de l'air	HR_{max}	-	maxima 1 pt/288 mesures
Humidité relative moyenne de l'air	HR_{mo}	moyenne 12 mesures/h (tous les 5 minutes)	moyenne 288 mesures
Rayonnement global moyen	R_g	moyenne 12 mesures/h (tous les 5 minutes)	Intégration. 24 pts moyens horaires
Vitesse du vent	V	mesure cumul horaire rapporté au temps	moyenne 24 mesures
Précipitations incidentes	P	mesure cumul horaire	somme

RESUME

Cette étude porte sur les relations hydriques et les réponses à l'aridité de *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan en milieu naturel dans la zone soudano-sahélienne du Sénégal (Dahra/CRZ, pluviométrie moyenne : 445 mm).

Après avoir tenté une synthèse des connaissances relatives à l'écophysiologie de cette plante, nous avons présenté les aspects méthodologiques. Par la suite, nous avons dégagé les principales caractéristiques du site d'étude.

Après l'établissement de la carte de distribution de cette espèce au Sénégal, les observations ont été réalisées sur le microclimat, l'état hydrique du sol et de la plante, la phénologie, la nodulation, la micromorphométrie et les débits de sève.

L'analyse des résultats obtenus au cours des cycles 1993 et 1994 a permis de montrer :

- qu'au Sénégal, cette plante est inféodée à la zone soudano-sahélienne (isohyètes 300 à 900 mm de pluies annuelles), et manifeste une préférence pour les sols légers, profonds et filtrants ;

- que cette plante subit dans ce milieu des contraintes climatiques (Pluviométrie : 303 mm en 1993 et 250 mm en 1994 : fréquences quinquennale et décennale pour une moyenne de 445 mm) et édaphique ;

- que *Acacia raddiana* réagit face à ces contraintes :

- par un enracinement profond et extensif qui peut favoriser une optimisation de l'alimentation hydrique,
- par réduction des surfaces transpirantes (défeuillaison, microphyllie),
- par régulation stomatique (fermeture et dépôts de cires sur les stomates),
- par un ajustement osmotique,
- par la nodulation,

- que l'ensemble des réponses phénologiques, physiologiques, morphologiques et anatomiques constituent des stratégies d'adaptation de cette plante au déficit hydrique. D'autre part, la nodulation assure sa contribution à l'amélioration de la fertilité de ce milieu.

Au terme de cette étude, nous avons proposé un modèle interactif des contraintes du milieu et des réponses adaptatives développées par cette plante.

Pour un choix efficient des essences utilisables dans le cadre de la réhabilitation des terres dégradées, et pour une meilleure définition d'une politique de gestion durable de ces écosystèmes, une extension de ces acquis aux autres espèces sahéliennes a été suggérée. C'est en cela qu'une approche complémentaire, plus dynamique, portant sur l'utilisation de la technique de mesure des flux de sève, a été proposée.

MOTS-CLES : Phytogéographie, Microclimat, Phénologie, Nodulation, Parasitisme, Relations hydriques, Réponses, Tension de sève, Conductance, Transpiration, Stomate, Variation de diamètre, Flux de sève, *Acacia tortilis* (Forssk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan, Zone Soudano-Sahélienne, Sénégal.