

Michel Grouzis<sup>1</sup>  
Léonard Elie Akpo<sup>2</sup>

<sup>1</sup> BP 897,  
Antananarivo 101  
Madagascar  
<grouzis@ird.mg>

<sup>2</sup> Laboratoire d'écologie végétale,  
Faculté des sciences,  
Université Cheikh Anta Diop (Ucad),  
BP 5005,  
Dakar  
Sénégal  
<Leonard.akpo@ird.sn>

## Interactions arbre-herbe au Sahel

### Résumé

L'étude des interactions entre les composantes ligneuse et herbacée est primordiale pour mieux comprendre le fonctionnement de ces systèmes écologiques largement distribués dans les zones semi-arides. Les interactions arbre/herbe au Sahel sont décrites à partir de deux modèles bien étudiés : le système sylvo-pastoral à *Acacia raddiana* et le système agroforestier à *Faidherbia albida*. Dans les zones sèches, l'arbre influence la composition floristique de la strate herbacée. Il favorise la phénologie, la productivité et la qualité de la végétation herbacée spontanée ou cultivée. Cet impact positif est essentiellement lié à l'amélioration des conditions édapho-climatiques sous ombrage. Dans les zones subhumides, l'arbre va inhiber la production herbacée en interceptant une grande partie du rayonnement absorbable et limiter ainsi la photosynthèse. L'éclaircissement devient alors le facteur déterminant des interactions arbre/herbe. Les seuils à partir desquels l'effet de l'arbre s'annule se situent respectivement à 700-800 mm de pluie annuelle et à 60 % de recouvrement.

**Mots clés :** agroforesterie, zone semi-aride, sylvo-pastoralisme, Sahel.

### Abstract

#### *Tree/grass interactions in Sahelian zones*

The study of the interactions between tree and grass is of prime necessity for a better understanding of the functioning of those complex ecological systems which are widely spread in semiarid regions. In order to describe the tree/grass interactions in sahelian zones, two well-studied models were selected: the first one is the *Acacia raddiana* sylvo-pastoralism system and the second one is the *Faidherbia albida* agroforestry system. In sahelian zones and more generally in semiarid countries, it was shown that trees modify the specific composition of the spontaneous herbaceous vegetation. They also have a favourable impact on the phenology, the productivity, and the quality of the spontaneous or cultivated herbaceous vegetation. Increased understory herbaceous productivity was interpreted as a result of better microclimatic and greater fertility within the canopy zone. In sahelian regions, characterized mainly by aridity and depletion of nutrients, trees have therefore a positive impact on the herbaceous stratum. In wetter regions, with higher tree density, irradiance by limiting carbone uptake in shade seems to be the major determinant of tree/grass interactions. The boundaries of the knocking over stage were evaluated at 700-800mm of annual rainfall and a 60% canopy cover.

**Key words:** agroforestry, semiarid zone, sylvo-pastoralism, Sahel.

Les savanes occupent 65 % du continent africain. Elles sont constituées par un tapis herbacé plus ou moins continu associé à une strate ligneuse discontinue [1]. Les espaces cultivés sont caractérisés par la prédominance de systèmes agroforestiers dans lesquels les agriculteurs associent aux cultures, en fonction

de la zone écologique et de leur appartenance culturelle, des arbres tels qu'*Acacia tortilis* subsp *raddiana*<sup>1</sup>, *Acacia senegal*, *Faidherbia albida*, *Vitellaria paradoxa*,

<sup>1</sup> Nous appellerons cette espèce : *Acacia raddiana*.

*Parkia biglobosa*, *Cordyla pinnata* [2]. La quasi-totalité des systèmes écologiques est donc caractérisée par la coexistence des deux formes biologiques : arbre et herbe. L'étude des interactions entre les composantes ligneuse et herbacée est par conséquent primordiale pour mieux comprendre le fonctionnement de ces systèmes écologiques et mieux apprécier les conséquences agronomiques du maintien ou de l'introduction de l'arbre dans le paysage agricole [3].

Les relations de compétition entre les composantes ligneuse et herbacée ont été généralement évoquées dans les modèles de fonctionnement et d'aménagement des savanes [4-6]. Pourtant, de nombreux auteurs ont montré qu'en zones semi-arides, les arbres, en modifiant favorablement la disponibilité des ressources du milieu [7-10], pouvaient induire des effets bénéfiques sur la richesse et la diversité spécifiques ainsi que sur la production de la strate herbacée [11-15].

Sur la base de deux principaux modèles, cette note se propose de réunir les connaissances relatives aux effets de l'arbre sur les conditions édapho-climatiques et sur la structure et le fonctionnement de la végétation herbacée spontanée ou cultivée au Sahel.

## Zones écologiques et systèmes de référence

Le Sahel occupe approximativement 3 millions de km<sup>2</sup> et s'étend du Sénégal au Soudan sur une bande de 400 à 600 km de large et d'environ 6 000 km de long [16]. Limité au nord par le désert saharien (isohyète : 100 mm) et au sud par la zone soudanienne (isohyète : 600 mm), le

Sahel peut être défini par des conditions spécifiques d'aridité : faiblesse et forte variabilité des précipitations, longue saison sèche (7 à 10 mois), intensité de l'évaporation, précarité des réserves hydriques du sol, végétation discontinue.

C'est une zone d'élevage qui compte, selon Le Houérou [17], environ 51 millions d'UBT<sup>2</sup> [17]. Elle a été subdivisée par cet auteur en trois sous-zones écoclimatiques dont les principales caractéristiques sont résumées dans le *tableau 1*. Deux systèmes abondamment décrits dans la littérature ont été retenus pour rendre compte des relations arbre-herbe au Sahel. Il s'agit du système sylvopastoral à *Acacia raddiana* et du système agroforestier à *Faidherbia albida*.

## Effets de l'arbre sur la végétation herbacée spontanée ou cultivée

### Le système sylvopastoral à *Acacia raddiana*

*Acacia raddiana* possède une aire de répartition très étendue englobant les zones arides au nord et au sud du Sahara et se prolongeant à l'est sur une grande partie du Moyen-Orient [18]. Elle est caractérisée par une grande plasticité écologique puisqu'elle colonise les régions recevant entre 50 et 1 000 mm de précipitations annuelles et situées du niveau de la mer jusqu'à une altitude de 2 100 m. Ce taxon est présent au sud du Sahara dans les savanes plus ou moins densément arborées où prédominent les épineux.

La caractérisation des interactions arbre-herbe sur ce système a été conduite

dans la région de Souilène (16° 20' 99" N-15° 25' 40" W ; Ferlo, Nord Sénégal). Les précipitations annuelles y sont en moyenne de 283 mm (CV<sup>3</sup> = 37 %) et l'ETP<sup>4</sup> de 1 760 mm [19]. Les sols appartiennent au groupe des sols subarides tropicaux [20]. Il s'agit de sols brun-rouge sur matériau sableux (80 à 85 %), très pauvre en argile (3,5 %), neutre à faiblement acide. La végétation est une formation mixte associant des plantes ligneuses généralement épineuses (*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana*, *Acacia senegal*) et des plantes herbacées annuelles, notamment des Poaceae (*Aristida mutabilis*, *Schoenefeldia gracilis*, *Chloris*, *Leptothrium*...). Les caractéristiques [21] du couvert ligneux sont : densité, 125 individus/ha ; recouvrement global, 37,6 % ; recouvrement d'*Acacia raddiana*, *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* respectivement de 23,5 %, 12,5 % et 1,6 %.

Sur le plan microclimatique l'arbre réduit le rayonnement solaire. Le coefficient de transmission du rayonnement global à travers le feuillage d'*Acacia raddiana* en milieu de journée est de 20 % [19, 22], valeur près de moitié inférieure à celle rapportée par Belsky *et al.* [13] au Kenya. La part du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR<sup>5</sup>) est toujours plus élevée hors du couvert. Environ 50 % du PAR sont interceptés par l'arbre et réfléchis vers l'atmosphère.

Cette diminution du rayonnement entraîne un abaissement des températures. À 1 m du sol, des écarts de 6 °C ont été observés entre les biotopes sous et hors couvert au

<sup>3</sup> CV : coefficient de variation.

<sup>4</sup> ETP : évapotranspiration potentielle.

<sup>5</sup> PAR : photosynthetically active radiation.

<sup>2</sup> UBT : unité de bétail tropical.

**Tableau 1.** Caractéristiques des trois zones écoclimatiques (d'après [17]).

	Saharo-sahélien	Sahélien	Soudano-sahélien
Climat	Très aride	Aride	Semi-aride
Précipitations annuelles (mm)	100 – 200	200-400	400-600
CV (%)	45	←	25
ETP annuelle (mm)	2300	←	1800
Longueur saison de croissance (jours)	15-30	30-90	90-125
Type de végétation	Steppes à Poaceae pérennes	Savanes à Mimosaceae et herbes annuelles	Savanes à Combretaceae et herbes annuelles
Espèces ligneuses	<i>Acacia ehrenbergiana</i> <i>Acacia raddiana</i> <i>Leptadenia pyrotechnica</i> ...	<i>Acacia raddiana</i> , <i>Acacia senegal</i> , <i>Balanites aegyptiaca</i> , <i>Commiphora africana</i> ...	<i>Combretum</i> ssp, <i>Sclerocarya birrea</i> <i>Acacia seyal</i> , <i>Acacia macrostachya</i> ...
Espèces herbacées	<i>Panicum turgidum</i>	<i>Aristida mutabilis</i> , <i>Cenchrus biflorus</i> , <i>Schoenefeldia gracilis</i> , <i>Zornia glochidiata</i> ...	<i>Andropogon pseudapricus</i> , <i>Elionurus elegans</i> , <i>Loudetia togoensis</i> , <i>Diheteropon hagerupii</i> ...
Utilisation des terres	Nomadisme, transhumance	Transhumance, nomadisme, culture de mil	Pastoralisme Culture de mil et de sorgho

CV : coefficient de variation ; ETP : évapotranspiration potentielle.

maximum diurne [22]. À 10 cm de profondeur, l'amplitude thermique diurne augmente de l'intérieur du couvert (3 °C) vers l'extérieur (9 °C). Par ailleurs, la température sous couvert est de 1,5 °C plus élevée que celle du découvert en début de journée, indiquant que l'arbre atténue le rayonnement nocturne. Ces variations de rayonnement et de température ont pour effet de réduire l'ETP sous ombrage.

La quantité de pluies interceptée et évaporée vers l'atmosphère varie en fonction de l'espèce (port, densité du feuillage) et de l'intensité des pluies [13]. Pour *A. raddiana*, dans le Ferlo sénégalais, l'interception a été évaluée à 16,5 % [23]. Cependant, du fait de l'écoulement le long des troncs et des racines principales, l'infiltration est meilleure et le sol est sensiblement plus humide sous ombrage.

Concernant les paramètres édaphiques Akpo *et al.* [23] n'observent pas de différences significatives entre les pourcentages des différentes fractions granulométriques sous et hors couvert d'*A. raddiana*, contrairement à Bille [24] qui met en évidence une plus grande proportion d'éléments fins sous les arbres. Cependant, en raison des effets conjugués d'un apport continu de matières organiques aériennes et souterraines et de la redistribution des précipitations précédemment décrite, l'infiltration est améliorée sous le couvert. On peut donc s'attendre à une meilleure réserve hydrique. En saison sèche (janvier-juin), la réserve hydrique du sol (200 cm) est similaire sous et hors couvert d'*A. raddiana* [13]. Dans la première moitié de la saison des pluies (juin-septembre) elle est plus élevée hors couvert en raison d'une plus grande utilisation de l'eau par le système arbre-herbe (ETR<sup>o</sup> de 4,47 mm/j) que par le système herbacé (ETR de 3,9 mm/j) [25]. En revanche, dans la seconde moitié de la saison des pluies et au début de la saison sèche (septembre-octobre à juin) la réserve hydrique est plus élevée sous ombrage car l'alimentation en eau proviendrait de la réserve hydrique profonde liée à la nappe [26].

Pour ce qui concerne les propriétés chimiques du sol, de nombreux travaux réalisés aussi bien sous *A. tortilis* [13, 19, 23, 27] que sous *Acacia senegal* [28, 29] montrent que les teneurs en C, N et P sont significativement plus élevées sous le couvert ligneux. Dans l'horizon de surface (0-10 cm), les teneurs en C, N et P sous *A. raddiana* au Ferlo sont respectivement de 3,66, 0,42 et 0,26 ‰ contre 2, 0,15 et 0,19 ‰ hors ombrage, soit 1,83, 2,80 et 1,36 fois plus. Les rapports C/N sont faibles (< 10), ce qui traduit une forte

minéralisation de l'azote. Cependant, ces éléments sont concentrés en surface et les teneurs décroissent rapidement en fonction de la profondeur et de la distance au tronc.

Ces variations spatiales ont aussi été observées pour l'activité biochimique de la rhizosphère [30]. Les paramètres comme la teneur en matière organique (MO), la respiration du sol, l'activité de presque toutes les enzymes liées au métabolisme de N et P, ainsi que les données microbiologiques (biomasse et diversité microbiennes) présentent des valeurs plus élevées à proximité de l'arbre et décroissent rapidement en fonction de la distance au tronc. Ces résultats suggèrent l'existence d'un microcosme biologique dans le sol directement influencé par le système racinaire d'*A. raddiana*.

L'arbre modifie la richesse et la composition floristiques de la végétation herbacée [15]. En effet, la richesse floristique sous couvert d'*A. raddiana* est significativement plus élevée que celle hors couvert (17,7 > 15). Les espèces caractéristiques du couvert ligneux sont des sciaphytes et des hygrophytes. Elles sont représentées dans leur grande majorité par des dicotylédones (Amaranthaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae) ou des monocotylédones à feuilles larges adaptées à l'ombrage (*Brachiaria*, *Digitaria*, *Commelina*, *Stylochiton*). Les espèces caractéristiques des milieux découverts sont en général des xérophytes. Elles appartiennent dans leur majorité à la famille des Poaceae à feuilles basilaires, étroites plus ou moins enroulées et adaptées à l'économie de l'eau (*Eragrostis*, *Leptothrium*, *Aristida*...).

Les caractéristiques de la végétation sciaphile en fonction de l'espèce ligneuse assurant le couvert (*A. raddiana*, *Balanites aegyptiaca* ou *Ziziphus mauritiana*) ont été précisées par Akpo *et al.* [21]. La richesse floristique sous *Balanites* [21] est significativement plus élevée que sous *Acacia* (19) et *Ziziphus* (17). Ces auteurs reconnaissent des espèces exclusives relatives à chacun des ligneux : sous *Acacia* par exemple (*Aerva javanica*, *Brachiaria lata*, *Commelina benghalensis*, *Sesuvium portulacastrum*...); sous *Balanites* (*Boerhavia repens*, *Cleome tenella*, *C. viscosa*, *Cyperus rotundus*, *Ipomaea eriocarpa*, *I. vagans*...) et sous *Ziziphus* (*Striga aspera*, *Cerathotheca sesamoides*...).

En comparant le cycle de vie d'une espèce sous couvert (SC) (*Brachiaria ramosa*), hors couvert (HC) (*Cenchrus biflorus*) et d'une espèce indifférente (*Digitaria horizontalis*), Akpo et Grouzis [31] ont rapporté pour la phase végétative que la levée hors couvert est décalée de 2 semaines et que le cycle de végétation y est plus

court de 25 jours. Pour la phase de reproduction, ils notent une précocité de la floraison hors couvert et un raccourcissement de la durée de la phase (28 j HC < 40 j SC). En corollaire, ils ont observé une précocité de la phase de sénescence hors couvert en liaison directe avec l'épuisement des réserves hydriques du sol. Des résultats similaires ont été rapportés [27] qui mentionnent que la période végétative est plus étalée sous *Acacia tortilis*.

En revanche, quand on caractérise le cycle du groupement herbeux, c'est-à-dire l'ensemble des individus des espèces herbacées dans une surface de référence hors et sous couvert, par la méthode préconisée par Duranton [32], la durée du cycle du groupement hors couvert est comparable à celle du groupement sous couvert, car certaines divergences observées entre les phénophases d'espèces sous et hors couvert sont atténuées par la superposition de cycles due aux vagues successives de levée à l'extérieur [31].

Au cours du cycle de végétation, Grouzis et Akpo ont montré [15] que la teneur en matière sèche est toujours plus élevée hors couvert que sous couvert ligneux (45 % > 28 % en début de cycle ; 77 % > 70 % en fin de cycle) témoignant de conditions d'alimentation hydrique plus favorables sous ombrage.

Le couvert ligneux augmente la phytomasse épigée et racinaire [33]. La productivité moyenne pendant la période de croissance du cycle 1990 est près de 3 fois plus élevée sous ombrage (2,7 > 1 g<sub>MS</sub>/m<sup>2</sup>/j). La phytomasse épigée sous ombrage d'*Acacia* en 1990 au maximum de végétation est plus de 4 fois supérieure à celle mesurée hors couvert (165 + 6,4 SC > 38,6 + 41 g<sub>MS</sub>/m<sup>2</sup> HC). En 1989, le rapport n'était que de 1,9. La phytomasse décroît avec l'éloignement du tronc selon une fonction puissance [22]. En revanche, aucun effet orientation n'a pu être mis en évidence contrairement aux résultats de Coughenour *et al.* [14]. La phytomasse hypogée est aussi plus élevée sous ombrage (265,3 > 154,6 g<sub>MS</sub>/m<sup>2</sup>). Mais le rapport est plus faible (1,7). Le rapport parties souterraines/parties aériennes est respectivement de 1,6 sous couvert et de 4 hors couvert. Il est donc 2 fois plus élevé à l'extérieur, ce qui indique de nouveau des conditions plus sèches et de faibles conditions nutritionnelles hors du couvert ligneux.

Les teneurs en éléments minéraux de la strate herbacée sont nettement plus importantes sous l'arbre que dans la zone découverte [34]. Pour les cendres totales, le relèvement au cours du cycle sous *A. raddiana* varie de 13 % à 43 %. On observe une variation en fonction de l'élé-

<sup>o</sup> ETR : évapotranspiration réelle.

Tableau II. Composition chimique moyenne des organes consommables par les animaux domestiques [37].

	PB	CB	MG	ENA	PD	Min.	P	Ca	Mg	K	EN	PD/UF
Arad	16,5	18,3	2,6	54,9	12	6,4	0,2	1,62	0,3	1,4	6,1	132
Falb	14,7	18,5	1,7	58,9	10	5,7	0,18	0,92	0,19	1,25	6,5	105

Arad : *Acacia raddiana* ; Falb : *Faidherbia*.

PB = protéines brutes ; CB = cellulose brute ; MG = matières grasses brutes ; ENA = extractif non azoté ; PD = protéines digestibles ; Min = minéraux totaux ; P = phosphore ; Ca = calcium ; Mg = magnésium ; K = potassium (en %) ; EN = énergie nette (MJ par kg de matière sèche (Ms) ; PD/UF = rapport nutritionnel.

ment considéré. Au stade fructification par exemple, l'accroissement de la teneur sous couvert par rapport à la zone hors ombrage est respectivement de 125, 155, 70 et 58 % pour Mg, K, N et Ca. Les différences ne sont pas significatives pour P, tandis que la teneur en Na est plus élevée de 21 % hors couvert. K est l'élément le plus abondant dans les parties aériennes de la strate herbacée, suivi de N, Ca, Mg, et P. Il en est de même à l'extérieur à l'exception du Na.

En raison de l'enrichissement des tissus en éléments minéraux sous ombrage et de la production plus importante, la restitution au sol (kg/ha) évaluée au moment du maximum de végétation est 6 fois plus importante sous le couvert [34]. Ces résultats suggèrent, d'une part de meilleures conditions trophiques sous ombrage et, d'autre part, que les flux majeurs de recyclage des éléments minéraux passent par la strate herbacée [28].

En 2003, Akpo *et al.* ont évalué l'apport de l'arbre au système d'élevage en comparant la production et la qualité des herbages du système herbacé hors couvert à celles du système d'exploitation (SE) [35]. Pour cela, on considère que les productions hors et sous couvert pondérées par leurs proportions respectives. Ce mode d'expression est aussi appliqué à l'évaluation des matières azotées. Dans les formations à couvert relativement faible (~ 30 %) du Ferlo sénégalais, les effets de l'arbre se traduisent par : i) une amélioration de 12 à 50 % de la production au cours du cycle avec une moyenne de 25 % ; ii) une quantité de matières azotées digestibles (MAD) plus élevée dans le système d'exploitation (à l'optimum de végétation 57,3 g/kg<sub>MS</sub> dans le SE et de 42,2 g/kg<sub>MS</sub> hors couvert) ; iii) un rapport nutritionnel largement bénéfique dans le système d'exploitation (allongement de 3 semaines à un mois de la période de forte productivité de l'élevage).

À cet effet indirect de l'arbre s'ajoutent ses propres apports, notamment pendant la longue saison sèche où la strate herbacée réduite à l'état de paille a une très faible valeur alimentaire. Bille a évalué annuellement à 1 600 kg<sub>MS</sub>/ha de feuilles et à 400 à 600 kg<sub>MS</sub>/ha de fruits les apports

annuels d'*Acacia raddiana* dans les régions recevant moins de 400 mm de pluies [36]. Ces apports sont importants sachant que cette espèce est une excellente fourragère [37] (tableau 2).

### Le système agroforestier à *Faidherbia albida*

*Faidherbia albida* (synonyme *Acacia albida*) que l'on trouve dans toute l'Afrique, du Sud algérien au Transvaal et du Sénégal à la Somalie, s'étend jusqu'au Proche-Orient [38]. Elle est régulièrement associée aux terroirs les plus intensément cultivés de la zone sahélo-soudanienne à soudanienne (400-900 mm) et constitue le système agroforestier type. Sa grande plasticité écologique lui permet de progresser dans les zones méridionales recevant annuellement jusqu'à 1 800 mm, avec cependant une saison sèche marquée. L'efficacité de son système racinaire [39], qui lui permet d'accéder à la nappe phréatique, la libère des contraintes pluviométriques et explique son comportement singulier caractérisé par sa phénologie inversée.

Les travaux relatifs à ce système agroforestier ont été notamment conduits à la station de Bambey (centre-ouest du Sénégal). Le cumul annuel moyen des pluies (mai-septembre) est de 630 mm pour une ETP de 2 010 mm [3]. Pour la période 1968-1991, ce cumul annuel n'est plus que de 474,7 mm [40].

Les sols appartiennent à la famille des sols ferrugineux tropicaux faiblement lessivés sur matériau sableux [41]. Ce sont des sols sableux à forte perméabilité, à faible teneur en matière organique et en éléments minéraux notamment en phosphore. Dans cette station, la densité moyenne de *Faidherbia albida* est de 16 individus/ha, ce qui correspond à un recouvrement global de 20 % compte tenu de la surface moyenne du houppier qui est de 125 m<sup>2</sup> [41].

Les paramètres microclimatiques sont modifiés par le couvert de *F. albida*. En comparant les températures hors et sous couvert de cette espèce en pleine feuillaison, Dancette et Poulain ont relevé que l'arbre réduit les amplitudes thermiques journalières en élevant les minima

(+ 0,6 °C) et en abaissant les maxima (- 3,4 °C) [42]. L'humidité relative est plus élevée sous *F. albida* qu'en terrain découvert [43]. Ces conditions associées à la diminution de la vitesse du vent en raison de l'accroissement de la rugosité conduisent à réduire l'évaporation. Dans un champ traditionnel comptant 25 à 30 pieds/ha, Schoch a évalué à 50 % la réduction de l'ETP en saison sèche par rapport à un champ sans arbre et à 10 % pendant la saison des pluies [43]. Il en résulte globalement une baisse de 15 à 20 % de la consommation en eau dans les espaces à *Faidherbia* [42].

Par rapport à l'extérieur du couvert, les précipitations sous *F. albida* diminuent de 5 % dans le cas de pluies fines et augmentent de 20 % lors de fortes pluies. Comme c'est souvent le cas en zone sahélo-soudanienne, les précipitations sous couvert accusent une augmentation annuelle de 10 % [42].

De nombreux auteurs [41, 42, 44] ont montré que les propriétés du sol sont modifiées par *F. albida*. Les teneurs en éléments fins (argile + limons) semblent peu influencées par cette espèce. Toutefois à proximité immédiate du tronc, Charreau et Vidal ont observé une plus grande proportion d'argiles par rapport au témoin, ce qui a été attribué à l'activité des termites [41]. Une augmentation modérée mais régulière de l'humidité équivalente est observée de l'extérieur vers l'intérieur du couvert de *F. albida*. La capacité au champ serait 2 fois plus grande sous l'arbre. En comparant les profils hydriques hors et sous couvert de *F. albida* entre mai et octobre, Dancette a montré que le stock hydrique est identique sur l'ensemble du profil dans les deux situations mais que la répartition est différente [45]. Dans le premier mètre, le stock d'eau est plus important sous *F. albida* que hors couvert en raison d'une forte réduction de l'évaporation sous le houppier. En revanche, le stock moins important en profondeur serait lié à l'absorption par les racines de l'arbre. L'efficacité du système racinaire, caractérisé par un schéma d'absorption de l'eau du sol à plusieurs compartiments, avec une contribution probablement majeure de la nappe en début de saison sèche, a été démontrée par Rouspard *et al.* [39] et

permet d'expliquer plus aisément ces différences de stock hors et sous couvert de *F. albida*.

Un gradient très net de fertilité de l'extérieur vers l'intérieur du couvert de *F. albida* a été mis en évidence [41]. Sous ombrage de *F. albida*, le taux d'humus dans l'horizon de surface est augmenté de 42 % et celui du carbone total de 62 %. L'azote total est un des éléments qui subit la plus forte augmentation puisqu'il va presque doubler sous ombrage par rapport à l'extérieur. Il en est de même du phosphore assimilable ( $P_{\text{ass}}$ ) qui s'accroît de 15 à 35 ppm (+ 133 %). En revanche, les variations du P total ne sont pas significatives. Le rapport C/N a tendance à diminuer quand on se rapproche de l'arbre (10,6 à 8,9). Ces valeurs traduisent une minéralisation rapide de la matière organique.

La capacité d'échange passe de 28 à 41 me/kg (+ 47 %). C'est le Ca et le Mg qui subissent significativement les plus forts accroissements (+ 100 % et + 78 % respectivement). Ceux du K et du Na sont plus modérés (+ 42 % et + 33 %). Ces variations de teneurs correspondent à une amélioration de la fertilité de l'horizon superficiel de 2,3 t/ha de C, 460 kg/ha de N et de près de 50 kg/ha de  $P_{\text{ass}}$ .

Dans la province de Bam, au nord du Burkina Faso, Oliver *et al.* ont confirmé que la fertilité est toujours plus élevée sous le houppier de *F. albida* [46]. Celle-ci varie en fonction de la position topographique du champ. Il enregistre en moyenne une amélioration de 76 % du taux de C, de 48,5 % de N, de 26,5 % du  $P_{\text{ass}}$  et de 88 % de celui du K.

Pour ce qui concerne l'activité biologique du sol, Jung a rapporté qu'elle est 2 à 5 fois plus élevée sous le couvert de *F. albida*, quelle que soit la période de prélèvement [44]. Ses observations sur la respiration du sol et sur l'activité de certaines enzymes (déshydrogénase, asparaginase) mettent nettement en évidence un gradient d'activité microbienne de la zone découverte au couvert de *F. albida*. Il estime qu'il existe une microflore spécialisée liée à la présence de cet arbre, dont la multiplication est favorisée par la saison des pluies.

Le couvert de *F. albida* améliore les rendements en grain de mil (*Pennisetum thypoides*). Ce rendement est multiplié par 2,5 sous ombrage [41]. Cette action ne se limite pas uniquement à l'amélioration du rendement mais intéresse aussi la qualité de la production. En effet, la teneur en protéines des graines s'élève de 10,68 % SC à 8,10 % HC. Il en résulte une augmentation du rendement en protéines sous couvert de *F. albida* puisqu'il est de 179 kg/ha contre 52 kg/ha hors cou-

vert. Cet effet améliorateur de *F. albida* sur les rendements a été confirmé au Burkina Faso [47, 48] et au Sénégal [42, 49] pour le mil (amélioration d'un facteur 1,48 à 2). Le couvert de *F. albida* augmente aussi de 2 à 2,7 le rendement du sorgho [48, 46] et de l'arachide (+ 37 %) [42].

Charreau et Vidal ont comparé la composition minérale des feuilles de mil sous et hors couvert de *F. albida* [41]. Ils rapportent qu'à l'exception des cendres insolubles et du S, les teneurs de tous les autres éléments (Ca, K, Na, Mg, N, P) sont plus élevées au voisinage de l'arbre. Les taux de relèvement s'étendent de 22 % (Na, K) à 40 % (Ca, Mg, N) et seulement de 12 % pour le P. L'expression des résultats en contenu de la feuille en éléments minéraux permet de mettre encore plus en évidence l'importance de l'influence de l'arbre sur les augmentations relatives sous ombrage par rapport au milieu découvert. Les taux d'accroissement se situent en moyenne à 150 % et atteignent 180 % pour N et Ca. *F. albida* améliore donc très nettement la qualité nutritionnelle des résidus de récolte de mil sous son couvert.

Comme pour *A. raddiana*, nous avons évalué la production du système agroforestier en résidus de récolte par rapport à la culture pure (sans arbre). Avec le sorgho [46], la production du système est de 4 à 16 % supérieure à celle du biotope sans arbre en fonction de la situation topographique du champ et du recouvrement de *F. albida*. Charreau et Vidal ne donnent pas la production comparée de pailles sous et hors couvert [41]. Cependant en appliquant le ratio grains/tiges et pour un recouvrement de 20 % des arbres, on évalue à 18 % l'amélioration de la production dans le système agroforestier. À cela s'ajoute le fait que *F. albida* est une excellente fourragère (tableau 2) qui apporte annuellement 200 à 400 kg/ha de feuilles et de gousses si l'on se base sur les valeurs de production par arbre proposées par Le houërrou [37] et sur une densité moyenne de 20 arbres/ha.

## Interprétations des modes d'action de l'arbre : les facteurs limitants

Dans le système à *A. raddiana*, l'arbre augmente donc la richesse floristique et influence sa composition. Ces résultats ont été confirmés dans d'autres zones semi-arides notamment par Belsky *et al.* [13], qui montrent que la végétation herbacée sous ombrage d'*Acacia tortilis* subsp. *spirocarpa* est largement dominée par des Poaceae pérennes et des Commelinaceae, par Weltzin et Coughenour [27] qui reconnaissent sous le couvert d'*Acacia tortilis* pratiquement les mêmes genres que ceux

identifiés à Souilène, c'est-à-dire *Bracharia* et *Digitaria* sous couvert et *Aristida*, *Eragrostis* hors couvert et par Louppe [50] qui comptabilise une plus grande richesse sous ombrage et enregistre des espèces exclusives des biotopes sous et hors couvert.

Des résultats du même ordre ont aussi été rapportés dans des zones subhumides [51, 52]. César enregistre une succession d'espèces de mieux en mieux adaptées aux faibles intensités, lorsque l'éclaircissement relatif passe de 70 % à 30 %.

La production et la qualité de la végétation spontanée ou cultivée sont généralement plus élevées sous le couvert des arbres. Des résultats semblables ont été rapportés dans de nombreuses régions arides et semi-arides [9, 13, 14, 27, 50].

Ces résultats s'opposent en revanche à ceux obtenus en zones subhumides où il apparaît que le couvert ligneux a un effet dépressif sur la production herbacée par rapport à la zone découverte [51-53]. Il en est de même de la végétation cultivée. L'effet bénéfique de *F. albida* sur les rendements de mil, mis en évidence à Bambey, a été largement démontré dans d'autres sites [47, 48].

En revanche, dans des latitudes plus méridionales, donc en zones subhumides (900 à 1 200 mm), il a été démontré que *Vitellaria paradoxa* réduisait de 35 à 60 % et *Parkia biglobosa* de 40 à 70 % le rendement des céréales [48, 54, 55]. *Parkia* réduit par ailleurs jusqu'à 65 % la production de coton [49, 55].

Les résultats relatifs à la végétation spontanée sont donc tout à fait similaires à ceux obtenus sur les cultures : l'effet de l'arbre sur la production est plutôt favorable dans les zones écologiques à faibles précipitations et plutôt défavorable dans les milieux plus arrosés et où la densité des ligneux est plus élevée. Au gradient pluviométrique s'ajoute un second lié à l'éclaircissement. En effet, les paramètres du sol (fertilité, réserve hydrique) sont le plus souvent favorables à la croissance sous ombrage ; la réduction de la production dans les zones humides ne peut donc s'expliquer que par une baisse sensible du rayonnement sous le couvert, ce qui limite la photosynthèse [53, 56].

En analysant de nombreux travaux réalisés en Afrique sous différents bioclimats (de 150 mm à 1 200 mm de pluies annuelles), Akpo a situé les seuils pluviométrique et de recouvrement des ligneux à partir desquels l'effet de l'arbre s'annule respectivement à 700-800 mm de pluies par an et à 60 % de recouvrement [57].

Dans les conditions sahéliennes, l'impact positif de l'arbre sur la végétation spontanée ou cultivée relève principalement de

l'amélioration des disponibilités en eau et en nutriments du sol.

L'amélioration des conditions hydriques sous le couvert de l'arbre passe par une réduction de l'ETP [7, 43, 58]. Dans certaines conditions, le bilan hydrique dans les horizons de surface peut être amélioré par absorption et transfert par les racines profondes vers les horizons superficiels [59]. D'après Do et Rocheteau d'une part, et d'après Rouspard d'autre part, il apparaît que ces processus sont tout à fait probables [26, 39].

Il est généralement admis que l'accroissement de la fertilité sous ombrage est dû notamment à l'apport de litières [9, 13]. Pour Bernhard et Poupon l'enrichissement du sol sous couvert serait principalement imputable à la décomposition de la végétation herbacée [60]. D'autres auteurs [61] considèrent en revanche que le *turn-over* des racines est plus important que l'accumulation de litières épigées, ce qui a été confirmé par Abbadie *et al.* [62] pour l'azote (méthode du  $\delta^{15}\text{N}$ ).

L'aptitude des légumineuses à fixer l'azote atmosphérique de l'air a été maintes fois évoquée pour interpréter le relèvement du niveau de fertilité du sol sous ombrage. Ce mécanisme est certainement vrai et non négligeable pour des espèces comme *A. raddiana* et *F. albida* qui ont un potentiel de fixateur d'azote élevé, notamment pour la première [63] et qui présentent, tout au moins pendant une certaine période de l'année, de nombreux nodules à forte activité nitrogénasique (pour *A. raddiana*, effectif évalué en saison des pluies à 100 000 sur un mètre et dans un rayon de 8 m autour de l'arbre [64]). Cette fixation est d'autant plus possible qu'il semblerait que les espèces fixatrices aient plus d'impact sur les disponibilités des éléments nutritifs des sols des milieux arides à semi-arides que sur les sols humides en raison de leur déficience prononcée en azote, de leur richesse relative en P [65, 66] et de la proportion plus importante en légumineuses [67] et ce, malgré un déficit hydrique plus important.

À la fixation d'azote s'ajoutent d'autres mécanismes, parmi lesquels l'apport d'éléments par pluvio-lessivage [68], l'apport par les animaux domestiques ou sauvages se reposant à l'ombre des arbres (faécès) ainsi que des oiseaux y perchent [69].

L'amélioration du niveau trophique s'effectue essentiellement en surface et relève d'un lent processus d'accumulation. Ce sont des conditions qui, dans les régions caractérisées par des situations d'aridité et de pauvreté nutritionnelle du sol, sont très favorables au développement de la strate herbacée.

Dans les zones où les conditions d'aridité sont moins contraignantes et où l'améliora-

tion des niveaux trophiques est loin de compenser les déficiences nutritionnelles, l'effet de l'arbre sur la production de la végétation herbacée spontanée ou cultivée sera plus ou moins efficace selon les conditions locales.

Dans les zones subhumides, l'arbre va inhiber la production herbacée en interceptant une grande partie du rayonnement absorbable et limiter ainsi la photosynthèse.

## Conclusion

Les interactions arbre-herbe apparaissent donc complexes car elles varient en fonction des conditions dans lesquelles elles s'expriment et de l'échelle d'analyse (arbre isolé, couvert plus important).

Au Sahel, l'arbre a un effet bénéfique à la fois sur les conditions du milieu et le fonctionnement de la strate herbacée. Le facteur déterminant des interactions est le facteur hydrique. En revanche, dans les milieux subhumides, tout en modifiant plutôt favorablement les conditions édaphiques, l'arbre a un effet dépressif car le facteur déterminant des interactions est l'éclaircissement.

En sus de ces interactions biologiques et écologiques largement abordées dans la littérature, il serait utile de préciser les interactions économiques et les logiques paysannes qui gèrent ces systèmes complexes arbre-herbe. ■

## Références

- Huntley BJ, Walker BH. *Ecology of tropical savannas*. Berlin : Springer-Verlag, 1982.
- Raison JJ. *Les parcs en Afrique. Etat des connaissances et perspectives de recherches*. Paris : Ecole supérieure des hautes études en sciences sociales (EHESS), Centre d'études africaines, 1988.
- Dancette C, Niang M. *Rôle de l'arbre et son intégration dans les systèmes agraires au Sénégal*. Dakar : Institut sénégalais de recherches agricoles (Isra), 1979.
- Walker BH, Noy-Meir I. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. In : Huntley JB, Walker BH, eds. *Ecology of tropical savannas*. Berlin : Springer-Verlag, 1982.
- Fowler N. The role of competition in plant communities in arid and semi-arid regions. *Ann Rev Ecol Syst* 1986 ; 17 : 86-110.
- Belsky AJ. Tree/grass ratios in East African savannas : a comparison of existing models. *J Biogeogr* 1990 ; 17 : 483-9.

7. Tiedeman AR, Klemmedson JO. Effect of Mesquite trees on vegetation and soil in the desert grassland. *J Range Manage* 1977 ; 30 : 361-7.

8. Ovalle C, Avendaño J. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. 2. Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu. *Acta Oecologia Oecol Plant* 1988 ; 9 : 113-34.

9. Georgiadis NJ. Microhabitat variation in an African savanna : effects of woody cover and herbivores in Kenya. *J Trop Ecol* 1989 ; 5 : 93-108.

10. Vetaas OR. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *J Veg Sci* 1992 ; 3 : 337-44.

11. Sanford WW, Usman S, Obot EO, Isichei AO, Wari M. Relationship of woody plants to herbaceous production in Nigerian savanna. *Trop Agric* 1982 ; 59 : 315-8.

12. Ovalle C, Avendaño J. Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. 1 Influence de l'arbre sur la composition floristique, la production et la phénologie de la strate herbacée. *Acta Oecologia Oecol Plant* 1987 ; 8 : 385-404.

13. Belsky AJ, Amundson RG, Duxbury JM, Riha SJ, Ali AR, Mwonga SM. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J Appl Ecol* 1989 ; 26 : 1005-24.

14. Coughenour MB, Deltung JK, Bamberg IE, Mugambi MM. Production an nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia* 1990 ; 83 : 546-52.

15. Grouzis M, Akpo LE. Influence d'*Acacia raddiana* sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée dans le Ferlo sénégalais. In : Grouzis M, Le Floc'h E, eds. *Un arbre au désert. Acacia raddiana*. Paris : IRD éditions, 2003.

16. Le Houérou HN. *The grazing land ecosystems of the African Sahel*. Berlin : Springer-Verlag, 1989.

17. Le Houérou HN. Grasslands of the Sahel. In : Coupland RT, ed. *Natural grassland, Eastern Hemisphere and Résumé. Ecosystems of the world*. Vol. 8 B. Amsterdam : Elsevier Science Publisher, 1993.

18. Le Floc'h E, Grouzis M. *Acacia raddiana*, un arbre des zones arides à usages multiples. In : Grouzis M, Le Floc'h E, eds. *Un arbre au désert. Acacia raddiana*. Paris : IRD éditions, 2003.

19. Akpo LE. *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien*. TDM 93F. Paris : Orstom éditions, 1993.

20. Commission de pédologie et de cartographie des sols (CPCS), Laboratoire de géologie (CPCS). *La classification française des sols*. Pédologie. Paris-Grignon : École nationale supérieure d'agriculture (Ensa), 1968.

21. Akpo LE, Bada F, Grouzis M. Diversité de la végétation herbacée sous arbre : variation selon l'espèce ligneuse en milieu sahélien. *Candollea* 2003 ; 58 : 515-30.
22. Grouzis M, Akpo LE. *Tree and grass interactions in Sahelian zone (Ferlo, North of Senegal)*. International Conference on Desert Development. "Sustainable Development for Common future", Mexico, 1993.
23. Akpo LE, Grouzis M, Le Houérou HN. Tree shade effects on environmental factors in a savanna of Senegal. *West Afr J Appl Ecol* 2005 ; (accepté).
24. Bille JC. *Étude de la productivité primaire nette d'un écosystème sahélien*. Paris : Orstom éditions, 1977.
25. Nizinski J, Grouzis M. *Bilan d'eau d'une steppe à Acacia tortilis (Forsk.) Hayne ssp. raddiana (Savi) Brenan Balanites aegyptiaca Del. (Nord du Sénégal)*. Congrès international des terres de parcours, Montpellier, 1991.
26. Do F, Rocheteau A. Cycle annuel de transpiration d'Acacia raddiana par la mesure des flux de sève brute (Nord-Sénégal). In : Grouzis M, Le Floch E, eds. *Un arbre au désert*. Acacia raddiana. Paris : IRD éditions, 2003.
27. Weltzin JF, Coughenour MB. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *J Veg Sci* 1990 ; 1 : 325-34.
28. Bernhard-Reversat F. Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos* 1982 ; 38 : 321-32.
29. Gérakis PA, Tsangarakis CE. The influence of *Acacia senegal* on fertility of sand sheet ("Goz") soil in the central Sudan. *Plant Soil* 1970 ; 33 : 81-6.
30. Grego S, Moscatelli MC, Di Mattia E, Marinari S, Cacciari I. Activité biochimique de la rhizosphère d'Acacia raddiana au nord et au sud du Sahara. In : Grouzis M, Le Floch E, eds. *Un arbre au désert*. Acacia raddiana. Paris : IRD éditions, 2003.
31. Akpo LE, Grouzis M. Étude comparée de la phénologie de la strate herbacée sous et hors couvert ligneux en milieu sahélien. *Webbia* 1993 ; 42 : 387-401.
32. Duranton JF. Étude phénologique de groupes herbeux en zone tropicale semi-aride. I. Méthodologie. *Adansonia* 1978 ; 18 : 183-97.
33. Grouzis M, Akpo LE. Influence of tree cover on herbaceous layer above and below ground phytomass in Sahelian zone. *J Arid Environ* 1997 ; 35 : 285-96.
34. Akpo LE, Grouzis M, Ba AT. L'arbre et l'herbe au Sahel : effets de l'arbre sur la composition chimique des pâturages naturels du Nord Sénégal (Afrique de l'Ouest). *Rev Med Vet* 1995 ; 146 : 663-70.
35. Akpo LE, Banoin M, Grouzis M. Effet de l'arbre sur la production et la qualité fourragères de la végétation herbacée : bilan pastoral en milieu sahélien. *Rev Med Vet* 2003 ; 154 : 619-28.
36. Bille JC. Measuring the primary palatable production of browse plants. In : Grouzis M, Le Floch E, eds. *Un arbre au désert*. Acacia raddiana. Paris : IRD éditions, 2003.
37. Le Houérou HN. Chemical composition and nutritive value of browse in West Africa. In : Le Houérou HN, ed. *Browse in Africa : the current state of knowledge*. Addis-Abeba : International Livestock Centre for Africa (ILCA), 1980.
38. Centre technique forestier tropical (CTFT). *Faidherbia albida Del. Monographie*. Nogent sur Marne : CTFT, 1988.
39. Rouspard O, Ferhi A, Granier A, et al. Fonctionnement hydrique et profondeur de prélèvement de l'eau de *Faidherbia* dans un parc agroforestier soudanien. In : Campa C, Grignon C, Gueye M, Hamon S, eds. *L'Acacia au Sénégal*. Paris : Orstom éditions, 1998.
40. Sène M. *Influence de l'état hydrique et du comportement mécanique du sol sur l'implantation et la fructification de l'arachide*. Thèse doctorat, Montpellier, école nationale supérieure agronomique (Ensa), 1995.
41. Charreau C, Vidal R. Influence de l'Acacia albida sur le sol, la nutrition minérale et les rendements des mils *Pennisetum* du Sénégal. *Agro Trop* 1965 ; 20 : 600-26.
42. Dancette C, Poulain JF. Influence of Acacia albida on pedoclimatic factors and crop yields. *African soils* 1969 ; 14 : 143-84.
43. Schoch PG. Influence sur l'évaporation potentielle d'une strate arborée au Sénégal et conséquences agronomiques. *Agro Trop* 1966 ; 11 : 1283-90.
44. Jung G. Variations saisonnières des caractéristiques microbiologiques d'un sol ferrugineux tropical peu lessivé (dior) soumis ou non à l'influence d'Acacia albida (Del.). *Oecol Plant* 1970 ; 5 : 113-36.
45. Dancette C. *Étude de six microclimats à Bambey. Influence des brise-vents*. Bambey (Sénégal : Institut de recherches agronomiques tropicales et des cultures vivrières (Irat) ; Centre national de recherches agronomiques (CNRA), 1966.
46. Oliver R, Depommier D, Janodet E. Influence de *Faidherbia albida* sur le sol et le sorgho. In : *Les parcs à Faidherbia*. Cahiers scientifiques 12. Montpellier : Centre de coopération internationale en recherches agronomiques pour le développement (Cirad), Département Forêt, 1996.
47. Groupe d'études sur la restauration des sols (Geres) ; Centre technique forestier tropical (CTFT). *Secteur de restauration des sols de Ouahigouya. Le Faidherbia albida*. Nogent-sur-Marne : CTFT, 1965.
48. Maiga A. *L'arbre dans les systèmes agroforestiers traditionnels dans la province de Bazega. Influence du karité, du néré et de l'Acacia albida sur le sorgho et le mil*. Mémoire Institut de développement rural (IDR). Ouagadougou : IRBET/CNRST, 1987.
49. Louppe D. *Influence de Faidherbia albida sur les rendements agricoles*. Dakar : Institut sénégalais de recherches agricoles (Isra-DRPF), 1989.
50. Akpo LE, Diouf M, Bada F, Diatta M, Grouzis M. Relations herbe/arbre dans une savane arbustive : influence du couvert sur la diversité et la productivité de herbages soudano-sahéliens. *Webbia* 2001 ; 56 : 181-99.
51. Akpo LE, Samb PI, Grouzis M. Effet du couvert sur la structure spécifique de la strate herbacée en savane sub-humide soudanienne (Sénégal, Afrique de l'Ouest). *Candollea* 1997 ; 52 : 287-99.
52. César J. *Les facteurs de production herbacée des savanes humides d'Afrique tropicale*. Congrès international des terres de parcours, Montpellier, 1991.
53. Mordelet P, Menaut JC. Influence of tree on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *J Veg Sci* 1995 ; 6 : 223-8.
54. Kessler JJ. The influence of karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) trees on sorghum production in Burkina Faso. *Agrofor Sys* 1992 ; 17 : 97-118.
55. Kater LJM, Kante S, Budelman A. Karité (*Vitellaria paradoxa*) and néré (*Parkia biglobosa*) associated with crops in South Mali. *Agrofor Sys* 1992 ; 18 : 89-106.
56. Le Houérou HN. Environmental aspects of fodder trees and shrubs plantation in mediterranean basin. In : Papanastasis V, ed. *Fodder trees and shrubs in the mediterranean production systems : objectives and expected results of the EC research contract*. Bruxelles : CEC, 1993.
57. Akpo LE. *Effets de l'arbre sur la végétation herbacée dans quelques phytocénoses du Sénégal. Variation selon un gradient climatique*. Thèse doctorat ès-sciences, Dakar, université Cheikh Anta Diop (Ucad), 1998.
58. Kessler JJ, Breman H. The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agrofor Sys* 1991 ; 13 : 41-62.
59. Richards JH, Caldwell MM. Hydraulic lift : substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisa tridentata* roots. *Oecologia* 1987 ; 73 : 486-9.
60. Bernhard-Reversat F, Poupon H. Nitrogen cycling in a soil-tree system in a sahelian savanna, example of *Acacia senegal*. In : Rooswal T, ed. *Nitrogen cycling in West African ecosystem*. Stockholm : SCOPE/UNEP, RSAS, 1980.
61. Menaut JC, Barbault R, Lavelle P, Lepage M. African savannas : biological systems of humification and mineralisation. In : Tothill JC, Mott JC, eds. *Ecology and management of the world savannas*. Canberra : Australian Academy of Science, 1985.

62. Abbadie L, Mariotti A, Menaut JC. Independence of savanna grasses from organic matter for their nitrogen supply. *Ecology* 1992 ; 73 : 608-13.

63. Gueye M, Ndoye I. Le potentiel fixateur d'azote d'*Acacia raddiana* comparé à celui d'*Acacia senegal*, *Acacia seyal* et *Faidherbia albida*. In : Grouzis M, Le Floch E, eds. *Un arbre au désert*. *Acacia raddiana*. Paris : IRD éditions, 2003.

64. Diouf M, Neyra M, Grouzis M. Phénologie de la nodulation d'*Acacia raddiana* en milieu naturel. In : Grouzis M, Le Floch E, eds. *Un arbre au désert*. *Acacia raddiana*. Paris : IRD éditions, 2003.

65. Högberg P. Soil nutrient availability, root symbioses and tree species composition in tropical Africa : a review. *J Trop Ecol* 1986 ; 2 : 359-72.

66. Högberg P. Root symbioses in African dry tropical forests. *J Veg Sci* 1992 ; 3 : 393-400.

67. Grouzis M, Diedhiou I, Rocheteau A. Legumes diversity and root symbioses on an aridity gradient in Senegal. *Afr J Ecol* 1998 ; 36 : 129-39.

68. Kellman M. Soil enrichment by neo-tropical savanna trees. *J Ecol* 1979 ; 67 : 565-77.

69. Tréca B, Tamba Z, Akpo LE, Grouzis M. Importance de l'avifaune sur les apports en azote et en phosphore dans une savane sahélienne du Nord-Sénégal. *Rev Ecol (Terre Vie)* 1996 ; 51 : 359-73.