

**T D M**  
TRAVAUX ET DOCUMENTS  
MICROFICHES

N° 132

F2

**FONCTIONNEMENT HYDRIQUE  
DE SIX ESPÈCES LIGNEUSES COEXISTANT  
DANS UNE SAVANE SAHÉLIENNE  
(RÉGION DU FERLO, NORD-SÉNÉGAL)**

Christophe FOURNIER

**CRISTOM**  
Éditions

**FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DE SIX ESPECES  
LIGNEUSES COEXISTANT DANS UNE SAVANE  
SAHELIENNE (REGION DU FERLO, NORD-  
SENEGAL)**

Christophe FOURNIER

# TDM 132



## **Editions de l'ORSTOM**

L'INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE  
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

***Collection :***

## **Travaux et Documents Microédités**

**PARIS 1995**

**ISBN : 2-7099-1239-2**

© ORSTOM

# F 2

«La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

**FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DE SIX ESPECES  
LIGNEUSES COEXISTANT DANS UNE SAVANE  
SAHELIENNE (REGION DU FERLO, NORD-  
SENEGAL)**

Christophe FOURNIER

**ORSTOM**

Institut Français de  
Recherche Scientifique  
pour le Développement  
en Coopération

**CNRS**

Centre d'Ecologie  
Fonctionnelle  
et Evolutive  
L. EMBERGER

*Ce mémoire a fait l'objet le 8 octobre 1993, à l'Université de Paris Sud, Centre d'ORSAY, d'une soutenance de thèse pour l'obtention du grade de docteur en sciences.*

*Le jury était composé de MM. B. SAUGIER (Président), G. ASSENAC, P. CRUIZIAT, A. BERGER et M. GROUZIS*

## REMERCIEMENTS

Mes premières pensées vont à Messieurs André BERGER et Michel GROUZIS qui ont tous deux supervisé ce travail et m'ont permis de réaliser cette thèse dans d'excellentes conditions scientifiques et techniques. Je vous remercie de la confiance que vous m'avez accordée et de l'intérêt que vous avez toujours prêté à cette étude au cours de ces quatre années. Je remercie également la famille GROUZIS pour son chaleureux accueil lors de mon arrivée à Dakar.

Je remercie le Professeur Bernard SAUGIER de m'avoir fait l'honneur de présider ce jury.

Je suis également très sensible à l'honneur que me font Messieurs Gilbert AUSSENAC et Pierre CRUIZIAT en acceptant de juger ce travail et les remercie pour leur participation à ce jury.

Je remercie Monsieur Antoine CORNET (Directeur délégué au Département "Milieux et Activités Agricoles") et Monsieur Roger PONTANIER (Responsable de l'unité de recherche "Dynamique des milieux arides") qui ont montré une bienveillance toute particulière au bon déroulement de ce travail.

Je remercie Monsieur Georges NIZINSKI de m'avoir fourni des données sur l'état hydrique du sol qui sont utilisées dans cette thèse. Merci également à cette famille pour son accueil chaleureux.

Je remercie Monsieur Léonard/Elie AKPO dont l'extrême gentillesse et la bonne humeur m'ont permis de travailler dans une atmosphère chaleureuse.

Je remercie Monsieur Youm MBAYE pour son aide si précieuse sur le terrain.

Je remercie toutes les personnes du centre ORSTOM de Hann, du C.E.F.E ainsi que les habitants du village de Souilène qui, à un moment ou à un autre, m'ont aidé durant ces quatre années.

Enfin, merci à mes parents, André et Roselyne, qui n'ont cessé de me soutenir tout au long de ces nombreuses années.



## AVANT - PROPOS

### Présentation du programme "ARBRE - HERBE AU SAHEL"

Le terme Sahel désigne la frange du continent africain situé au sud Sahara entre les isohyètes 100mm et 600mm. Large de 400 à 600 km, cette frange qui s'étire de l'océan Atlantique à l'Ouest, à la mer Rouge à l'Est, sur une longueur d'environ 5000 km est caractérisée par un climat tropical sec où les savanes, végétation caractéristique de ces milieux, couvrent de vastes espaces estimés à près de 4 millions de km<sup>2</sup> (Malaise 1973).

Ces espaces jouent un rôle socio-économique important aussi bien sur le plan de l'agriculture (zones de cultures pluviales de mil, sorgho) que celui de l'élevage puisque la végétation spontanée constitue la base de l'alimentation du bétail dans les systèmes d'élevage pratiqués (type transhumant).

Ces milieux subissent cependant une forte dégradation due d'une part à une sécheresse intense, permanente et généralisée qui sévit depuis une vingtaine d'années (Hare 1983, Snijders 1986, Grouzis *et al.* 1989, Carbonnel et Hubert 1992) et d'autre part à une anthropisation croissante (forte croissance démographique, extension des surfaces cultivées, diminution voire disparition des jachères: CILSS 1984, Lericollais et Milleville 1991).

Dans les milieux sahéliens, la réhabilitation passe par le rétablissement de la strate ligneuse afin de concilier au mieux les nécessités de la production herbacée (culture, espèces pastorales) et la stabilité du milieu. En effet, on admet généralement l'hypothèse selon laquelle les arbres améliorent les conditions du milieu (propriétés physiques du sol, niveau trophique) et favorisent le développement de la strate herbacée (Tiedeman et Klemmedson 1977, Vacher 1984, Joffre 1987).

Parmi les nombreuses études entreprises sur la végétation sahélienne, plusieurs ont mis en évidence les multiples aspects des variations de la structure spécifique de la strate herbacée en relation avec les conditions édapho-climatiques (Bille 1977, Cornet 1981, Barral *et al.* 1983, Cissé 1986, Grouzis 1988), la mise en place de cette strate (Cissé 1986, Grouzis *et al.* 1986, Carrière 1989) ainsi que son déterminisme hydrique (Cornet 1981) et trophique (Penning De Vries et Djitèye 1982).



En ce qui concerne la strate ligneuse, la phénologie de ces espèces a été reliée aux variations des conditions écologiques (Poupon 1980, Grouzis et Sicot 1980) et pour certaines, la productivité a été évaluée (Poupon 1980, Van Praet 1983, Toutain *et al.* 1983). Enfin, l'aspect fixation de l'azote atmosphérique par les légumineuses arborescentes a été abordé (Dommergues et Dreyfus 1981).

En dépit de ces investigations, il existe peu de connaissances sur les espèces autochtones utilisables dans les opérations de réhabilitation et encore moins sur les interactions arbre-herbe en zone sahélienne (Jung 1970, Bernard-Reversat 1982) alors que les connaissances sur ces interactions constituent la base de la compréhension du fonctionnement des savanes, et donc, des moyens à mettre en oeuvre pour la réhabilitation des systèmes écologiques dégradés. Cette thématique a par contre été relativement bien développée pour d'autres zones bioclimatiques telles que l'Europe du sud (Vacher 1984, Hamidou 1987, Joffre 1987), l'Amérique du sud (Ovalle 1986, Ovalle et Avendano 1988, Jacksic et Fuentes 1980), l'Australie (Christie 1975, Walker et Noy-Meir 1982) et au sud du continent Africain (Knoop et Walker 1985).

C'est pourquoi, l'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), par son Département Milieux et Activités Agricoles (MAA) a mis en place au Sénégal le programme " ARBRE/HERBE ".

Ce programme, initié et coordonné par M. Grouzis a été réalisé par l'équipe du laboratoire d'Ecologie Végétale de Dakar. L'objectif est d'étudier les interactions entre les ligneux et les herbacées afin de préciser les relations d'antagonismes (compétition) et de synergie (complémentarité) entre les deux composantes de l'écosystème sahélien, en caractérisant les niches exploitées et les mécanismes qu'elles mettent en jeu pour l'utilisation des ressources notamment l'eau et les éléments minéraux.

Ce programme comprend quatre parties menées à différentes échelles (secteur écologique, niveau stationnel et niveau de la plante):

- une étude phyto-écologique (Ferlo): Influence du couvert sur l'organisation spatiale, la structure spécifique et la productivité de la strate herbacée; les déterminants écologiques,

- une étude stationnelle (station expérimentale, Ferlo): étude du bilan hydrique d'une steppe à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca* - bilan hydrique de la strate herbacée, de la strate ligneuse, et analyse du partage de l'eau entre espèces herbacées et arborescentes,

- une étude écophysiological au niveau de la plante entière, *in situ* (station expérimentale, Ferlo): étude des tensions de sèves, de la conductance stomatique de six espèces arborescentes, étude des potentiels hydriques des sols correspondants. Analyse d'un éventuel partage de l'eau entre espèces ligneuses et des adaptations écophysiological à la sécheresse.

- une étude écophysiological au niveau de la plante entière, en lysimètre (Centre ORSTOM à Dakar): étude de la transpiration et de la croissance d'*Acacia tortilis* et d'*Acacia senegal*. Hypothèse testée d'une meilleure adaptation à la sécheresse et à de faibles niveaux de nutrition azotée d'*Acacia tortilis*.

La thèse qui est présentée ici concerne la troisième partie, mais fera parfois appel aux résultats et interprétations des trois autres.



## SOMMAIRE

	pages
REMERCIEMENTS	3
AVANT-PROPOS	5
SOMMAIRE	9
INTRODUCTION	11
CHAPITRE I. PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES ESPECES ETUDIEES	14
CHAPITRE II. MISE EN EVIDENCE DES DIFFERENTS TYPES DE REGIMES HYDRIQUES	36
CHAPITRE III. RELATIONS ENTRE L'ETAT HYDRIQUE DU SOL ET LA TENSION DE SEVE DE BASE D'ACACIA TORTILIS ET DE BALANITES AEGYPTIACA	56
CHAPITRE IV. RELATIONS HYDRIQUES DES TISSUS DETERMINEES A PARTIR DE COUBRES PRESSION-VOLUME.	73
CHAPITRE V. ETUDE DU COMPORTEMENT STOMATIQUE A L'EHELLE JOURNALIERE ET SAISONNIERE	85
CHAPITRE VI. ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE A L'EHELLE SAISONNIERE	116
DISCUSSION - CONCLUSION	126
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	137
TABLE DES MATIERES	153
ANNEXE	159



## INTRODUCTION

Le Sahel est une zone de savane dont les communautés végétales sont composées d'une strate herbacée plus ou moins continue et d'une strate arbustive-arborescente discontinue (Huntley et Walker 1982). Cette végétation sahélienne a fait l'objet de nombreuses investigations : inventaire floristique, typologie et cartographie (Wickens et Collier 1971, Bille 1977, Bourlière 1978, Poupon 1980, Penning de Vries et Djiteye 1982, Barry et al. 1983, Toutain *et al.* 1983, White 1983, Chevallier *et al.* 1985 et Grouzis 1988) et, dans la région du Ferlo (nord Sénégal), plusieurs études sur les populations ligneuses ont été réalisées (Bille 1977, Poupon 1980, Piot et Diaité 1983, Sharman 1987, Akpo 1993).

Dans cette région, un des traits marquants, est la diminution, depuis plusieurs décennies, de la couverture ligneuse. A titre d'exemple, Faidherbe, conduisant une expédition dans les années 1860, était obligé de tailler son chemin à travers la végétation arborée qui aujourd'hui présente un couvert ligneux de seulement 2 à 5% (GEMS 1986 d'après Sharman 1987). Cette diminution semble être très rapide. Ainsi, en trois ans, sur 34 sites suivis dans le Ferlo, les densités de ligneux sont passées d'une moyenne de 438 à 376 individus par hectare (Boudet 1977).

D'après certains auteurs cette diminution de la couverture ligneuse serait la conséquence du changement du climat vers un régime pluviométrique plus sec (Albergel *et al.* 1985, Claude *et al.* 1991, Khalfaoui 1991) accentuée par l'activité humaine (patûre excessive, coupe de bois et feu de brousse) (Sharman 1987, Grouzis et Albergel 1989, Grouzis 1991).

Or, selon certaines observations, la contrainte hydrique n'affecte pas avec la même intensité les dynamiques des différentes espèces ligneuses qui peuvent coexister sur un même site. D'une façon générale, il ressort de ces études que les espèces qui se sont le mieux maintenues sont situées dans les bas-fonds (Poupon et Bille 1974) et/ou présentent des degrés de sclérophylle élevés (Piot et Diaité 1983).

Ce type d'observation, laisse supposer que les espèces constituant la strate ligneuse présentent d'importantes différences dans leur réponse à la contrainte hydrique. De plus, la présence d'espèces à feuillage permanent et à feuillage caducifolié dans le Ferlo reflète sans doute des mécanismes physiologiques très différents d'adaptation à ces milieux arides. Les feuilles des espèces caducifoliées étant toujours moins sclérophylles que celles des espèces à feuillage permanent (Médina 1984).

A quelques rares exceptions près (Lange *et al.* 1987, Ullman 1989) il n'existe pas de données écophysologiques sur ces espèces permettant d'étayer ces hypothèses contrairement à d'autres régions tropicales sèches du monde telle que l'Amérique du Sud par exemple (Sarmiento *et al.* 1985, Sobrado 1986, Goldstein et Sarmiento 1987).

A partir de ce constat, l'objectif de cette étude a donc été de caractériser puis de comparer le fonctionnement hydrique en conditions naturelles de six espèces ligneuses coexistant sur un même site. Pour répondre à cet objectif, les questions suivantes ont alors été abordées en préalable.

**Quel est l'effet des variations climatiques saisonnières (alternance des saisons sèches et humides) sur l'état hydrique interne les différentes espèces ligneuses ? Ont-elles des régimes hydriques différents ?**

La présence de six espèces ligneuses sur le même site a permis la mise en place d'une étude comparative. Un suivi phénologique du feuillage et de l'état hydrique interne (tension de sève de base, minimale et de récupération) a été réalisé sur deux années (1990 et 1991). A partir de ces mesures, nous tenterons dans le chapitre II, de caractériser chacune de ces espèces et de les classer selon leur régime hydrique.

**Quelles sont les relations entre l'état hydrique du sol et la tension de sève de base ? La plante s'équilibre-t-elle avec la strate la plus humide du sol, avec l'ensemble du profil ou bien ne s'équilibre-t-elle pas ?**

A partir des données de potentiel hydrique du sol et de tension de sève de base deux hypothèses seront testées. La première consiste à considérer la plante en équilibre en fin de nuit avec la strate la plus humide du sol. La seconde à la considérer comme en équilibre avec l'ensemble du profil en intégrant le potentiel hydrique de la zone racinaire. Les résultats obtenus sont discutés dans le chapitre III.

**Existe-t-il des tolérances différentes à la déshydratation des tissus entre les espèces ?**

Compte tenu d'éventuelles différences dans les régimes hydriques de ces espèces et des types de feuilles très différents, une série de courbe pression-volume sera réalisée. A partir de ces résultats, présentés dans le chapitre IV, les possibilités de ces espèces à tolérer des tensions de sève élevées seront discutées.

**Les facteurs micro-climatiques et internes de la plante agissent-ils de façon similaire sur le degré de l'ouverture stomatique pour chacune des espèces ?**

L'impact de la tension de sève, du gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'air, de la température foliaire et du rayonnement photosynthétiquement actif sera étudié. A partir de ces paramètres empiriques on reconstituera par un modèle le comportement stomatique de chaque espèces dans le chapitre V. Celui-ci devrait nous permettre de dégager l'influence des différents facteurs sur le degré de l'ouverture stomatique et de comparer les espèces entre elles.

**Ces espèces présentent-elles des conductivités hydrauliques semblables et comment celles-ci évoluent-elles en saison sèche ? Sont-elles reliées à la tension de sève de base ?.**

L'évolution saisonnière de la conductivité hydraulique de chaque espèce sera étudiée. Puis, on tentera de mettre en évidence d'éventuelles relations entre les résultats obtenus et la tension de sève de base. L'absence ou la présence de relations entre ces paramètres sera alors discutée dans le chapitre VI.

A partir des résultats de tension de sève, de potentiel osmotique, de conductance stomatique et de conductivité hydraulique le fonctionnement hydrique des espèces sera identifié, analysé et comparé dans la conclusion générale. Puis, la contribution de cette étude au programme herbe-arbre sera discutée et de nouvelles perspectives seront proposées.



## CHAPITRE I

### PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES ESPECES ETUDIEES

#### 1 LE SAHEL: DEFINITION - LIMITE GEOGRAPHIQUE

D'après Le Houérou (1989), le mot Sahel, a été utilisé pour la première fois par l'explorateur et botaniste Auguste Chevalier (1900) pour définir une "zone sahélienne" autour de la ville de Tombouctou au Mali.

Ce nom d'origine arabe a en fait deux étymologies possibles. La première signifie côte, rivage et implique l'existence d'une bande de terre au sud du Sahara marquant la fin du désert ; la seconde signifie une plaine étendue avec un paysage monotone.

Actuellement, d'un point de vue géographique, le Sahel se présente sous la forme d'une vaste bande de 400 à 600 km de large entre l'isohyète 100 mm au nord et l'isohyète 600 mm au sud et de 6000 km de long, du Sénégal à l'ouest jusqu'à l'Ethiopie à l'est (figure 1). Ce vaste territoire s'étend sur 11 pays et représente une superficie de 2,5 millions de km<sup>2</sup> (tableau 1).

A partir d'observations biogéographiques, cette zone sahélienne ainsi définie, a été ensuite subdivisée en 3 sub-zones écoclimatiques (figure 1):

- Une sub-zone saharo-sahélienne
- Une sub-zone sahélienne "sensu stricto"
- Une sub-zone soudano-sahélienne

qui correspondent respectivement aux isohyètes 100 à 200, 200 à 400 et 400 à 600 mm.

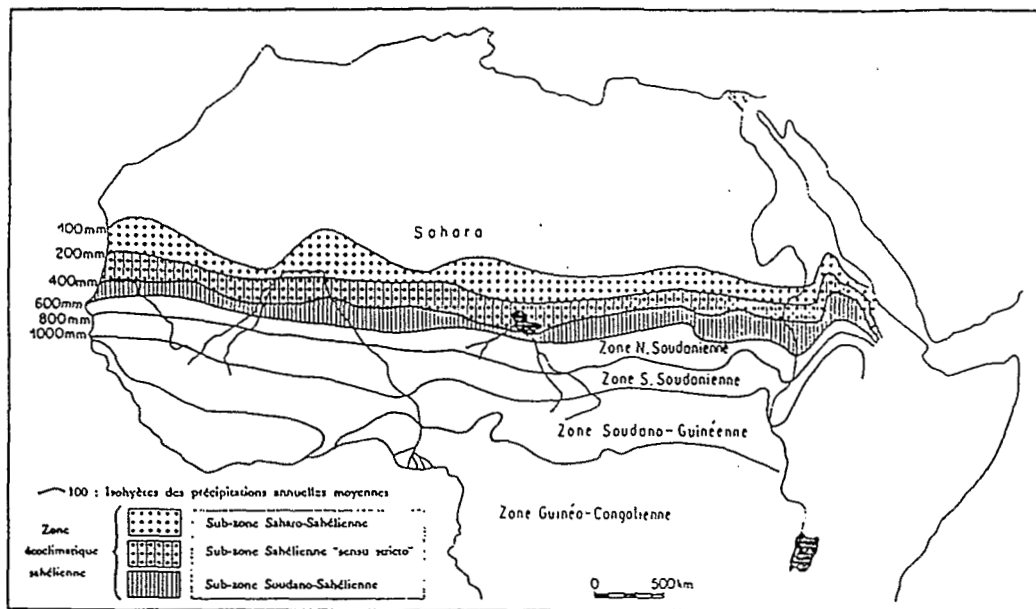


Figure 1 : Zones écoclimatiques d'Afrique entre l'équateur et le tropique du cancer d'après Le Houérou (1989).

	superficie	%
Burkina Faso	25	1
Tchad	366	14
Mali	300	11
Mauritanie	223	8
Niger	723	27
Nigeria	50	2
Senegal	90	3
Soudan	800	30
Autres pays : Cameroun, Ethiopie, Îles du Cap Vert	67	3
Total	2644	100

Tableau 1 : Répartition géographique de la zone écoclimatique Sahélienne "sensu stricto" et de sa superficie en millier de km<sup>2</sup> selon les différents pays concernés d'après Le Houérou et Popov (1981) et Le Houérou (1989).

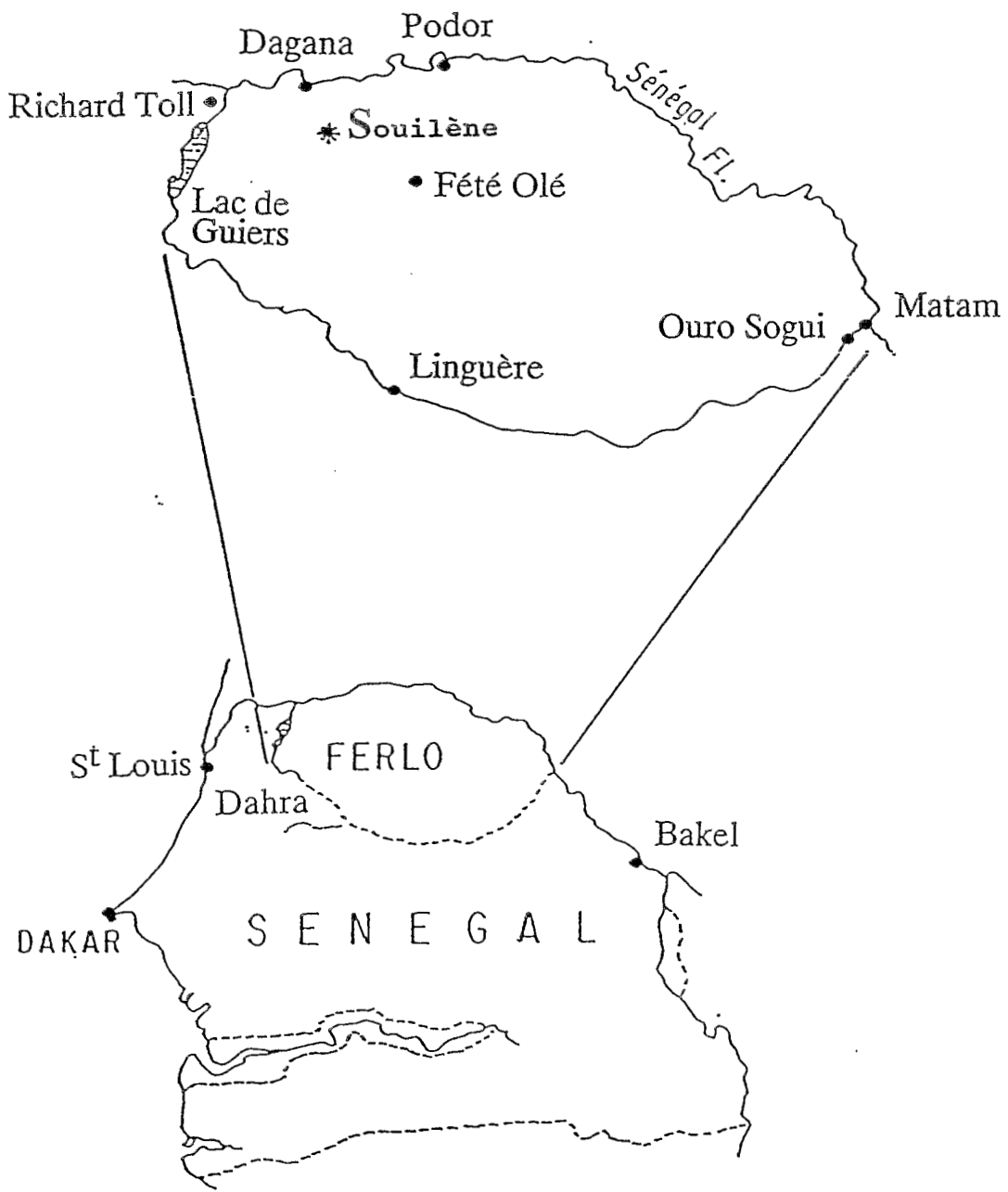


Figure 2 : Localisation géographique du Ferlo et de la station d'étude de Souilène adapté de Sharman (1982).

## 2 CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES

### 2.1 SITUATION GEOGRAPHIQUE DU SITE D'ETUDE

Afin d'éviter le caractère très ponctuel des mesures météorologiques, édaphiques et floristiques réalisées sur la station d'étude au cours des années 1990 et 1991, il a paru judicieux de situer le site expérimental dans son contexte régional c'est à dire le Ferlo.

La station d'étude est située au nord du Sénégal dans la région du Ferlo (figure 2) à la limite de la réserve sylvo-pastorale de Sogobe. Elle est localisée à 400 km de Dakar, à 20 km au sud de Dagana (16° 20' nord et 15° 25' ouest) au lieu-dit Souilène ou Keur Mor Ibra en maure. Comprise entre l'isohyète 200 et 400 mm elle appartient à la zone sahélienne "sensu stricto".

### 2.2 LES FACTEURS CLIMATIQUES

#### 2.2.1 Les précipitations

Les pluies sont provoquées par la rencontre de l'air tropical humide maritime ou Mousson venant du sud ouest et des masses d'air continentales ou Harmattan venant de l'est et du nord-est. Le contact entre ces deux masses d'air s'appelle le Front Inter-Tropical ou FIT (Rodier 1975). Le FIT se déplace au cours de l'année entre le 7<sup>ème</sup> degré et le 21<sup>ème</sup> de latitude nord ; son arrivée au Sahel est suivie d'averses qui se renouvellent plus ou moins régulièrement de juin à septembre (Cornet 1981).

Au niveau de la région étudiée, Barral *et al.* (1983) citent des moyennes annuelles entre 1920 et 1981 de 298 et 287 mm au nord du Ferlo pour Dagana et Podor et de respectivement 473, 474, 477 mm au sud, pour les stations de Linguère, Matam et Dahra. Pour la station météorologique de Dagana, qui sert de station de référence dans cette étude (distante de 20 km du site expérimental), la moyenne annuelle des précipitations après actualisation sur la période 1920 à 1991, s'élève à 282,4 mm (Akpo 1993). Cette moyenne masque en réalité une variabilité importante (coefficient de variation des précipitations de 37,2 %).

L'analyse détaillée de l'évolution de la pluviométrie à Dagana entre 1920 et 1990 par Akpo (1993) a mis en évidence trois périodes distinctes. La première s'étend du début des

observations jusqu'à 1950 et se caractérise par une succession d'années sèches et humides sans règle apparente. La seconde (1951 à 1969) correspond à des années globalement excédentaires et la troisième, qui débute en 1970, est marquée par des pluviométries déficitaires. En fait, il est possible d'affirmer que depuis vingt années la région du Ferlo (Khalifaoui 1991) et d'une façon générale l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest (Claude et Chevallier 1991) souffrent d'un déficit pluviométrique quasi-permanent. Cette sécheresse, peut se caractériser selon Albergel *et al.* (1985) par son caractère généralisé (ensemble du Sahel), persistant (plus de 20 années) et intense (grandes sécheresses de 1968-1973 et 1983-1984).

Au niveau du site expérimental, les précipitations incidentes (figure 3A et 3B) ont été relevées à l'aide d'un pluviomètre de type ARG100 (Campbell) installé en 1990. C'est pourquoi, les précipitations de 1989 utilisées pour discuter les résultats de la saison sèche 1989-1990 proviennent de la météorologie nationale sénégalaise de Dagana. Elles s'élèvent à 251 mm, avec 22 jours de pluie, soit 12% en dessous de la moyenne annuelle.

L'année 1990, totalisant 172 mm sur la station d'étude de Souilène entre le 29 juin et le 18 octobre 1990, accuse un déficit de 40% par rapport à la moyenne annuelle de la station météorologique référence de Dagana. Le nombre de jours de pluie comptabilisé est de 17. Cette saison humide a été caractérisée par une phase sèche s'étalant entre le 20 août et le 17 septembre soit 35 jours avec seulement 13 mm de précipitation. Cette répartition pluviométrique a eu des répercussions visibles sur la strate herbacée, entraînant son dessèchement (Akpo 1993). On peut aussi noter la présence d'une pluie très abondante de 47,95 mm le 17 septembre 1990.

Les précipitations de 1991 totalisent seulement 112 mm sur 10 jours de pluie. Il en résulte un déficit pluviométrique de 61% par rapport à la moyenne de la station de Dagana. Les pluies, très tardives, ont alors fortement limité le développement de la strate herbacée.

### 2.2.2 Les températures

Bille (1977), Poupon (1980), Cornet (1981) et Le Houérou (1989) donnent pour la région du Ferlo des valeurs moyennes annuelles maximales de température comprises entre 35 et 37°C et des minimales de 19 à 21°C. A titre d'exemple, la figure 4A présente les courbes des températures moyennes mensuelles en °c des stations de Podor (nord du Ferlo) et de Linguère (sud du Ferlo). Pour cette région, les moyennes maximales des mois les plus

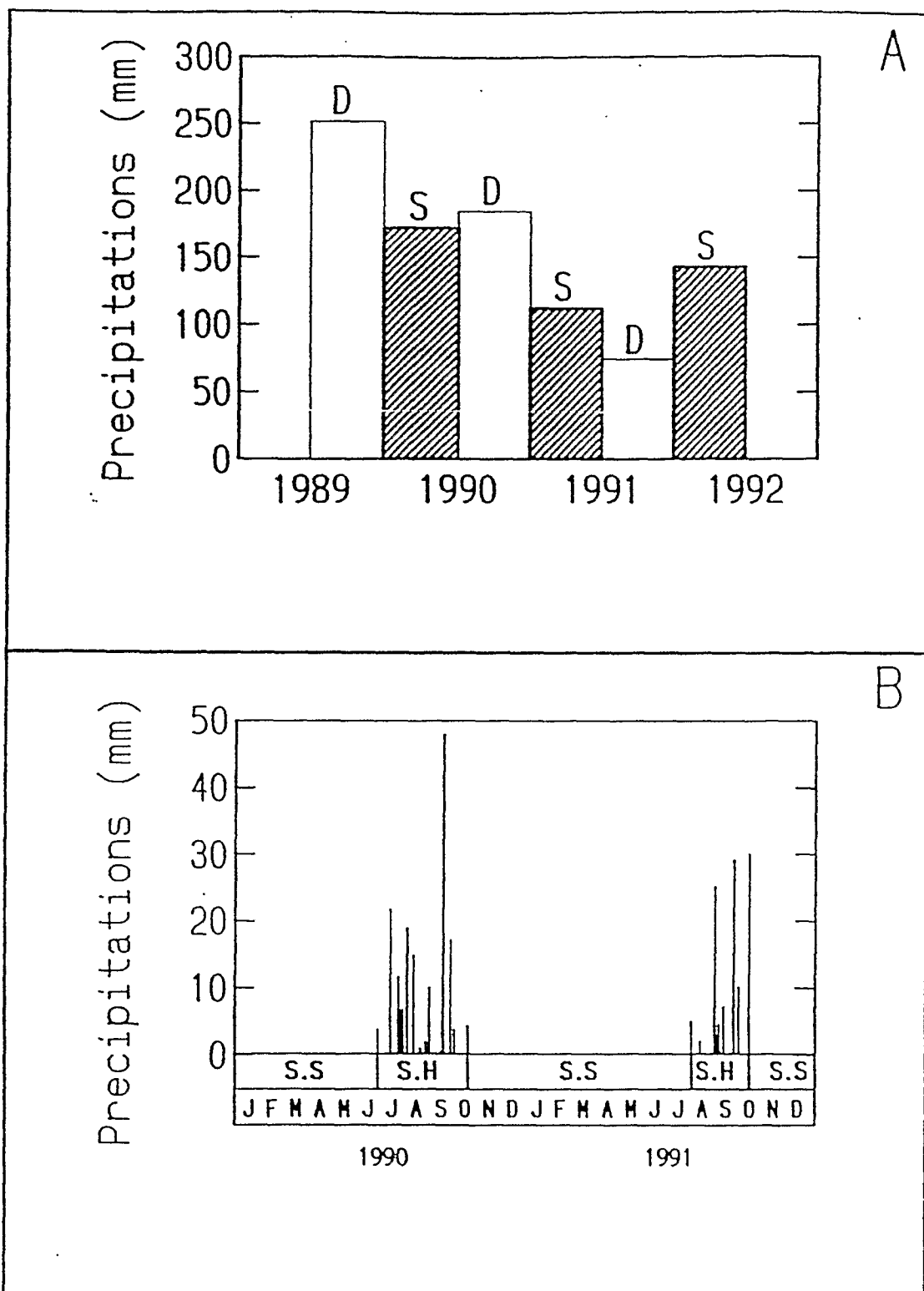


Figure 3 : Précipitations annuelles en mm enregistrées sur la station de référence de Dagana (D) et sur le site d'étude de Souilène (S) entre 1989 et 1992 (Figure A). Détail des précipitations sur la station d'étude de Souilène entre 1990 et 1991. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré inférieur indique les mois (Figure B).

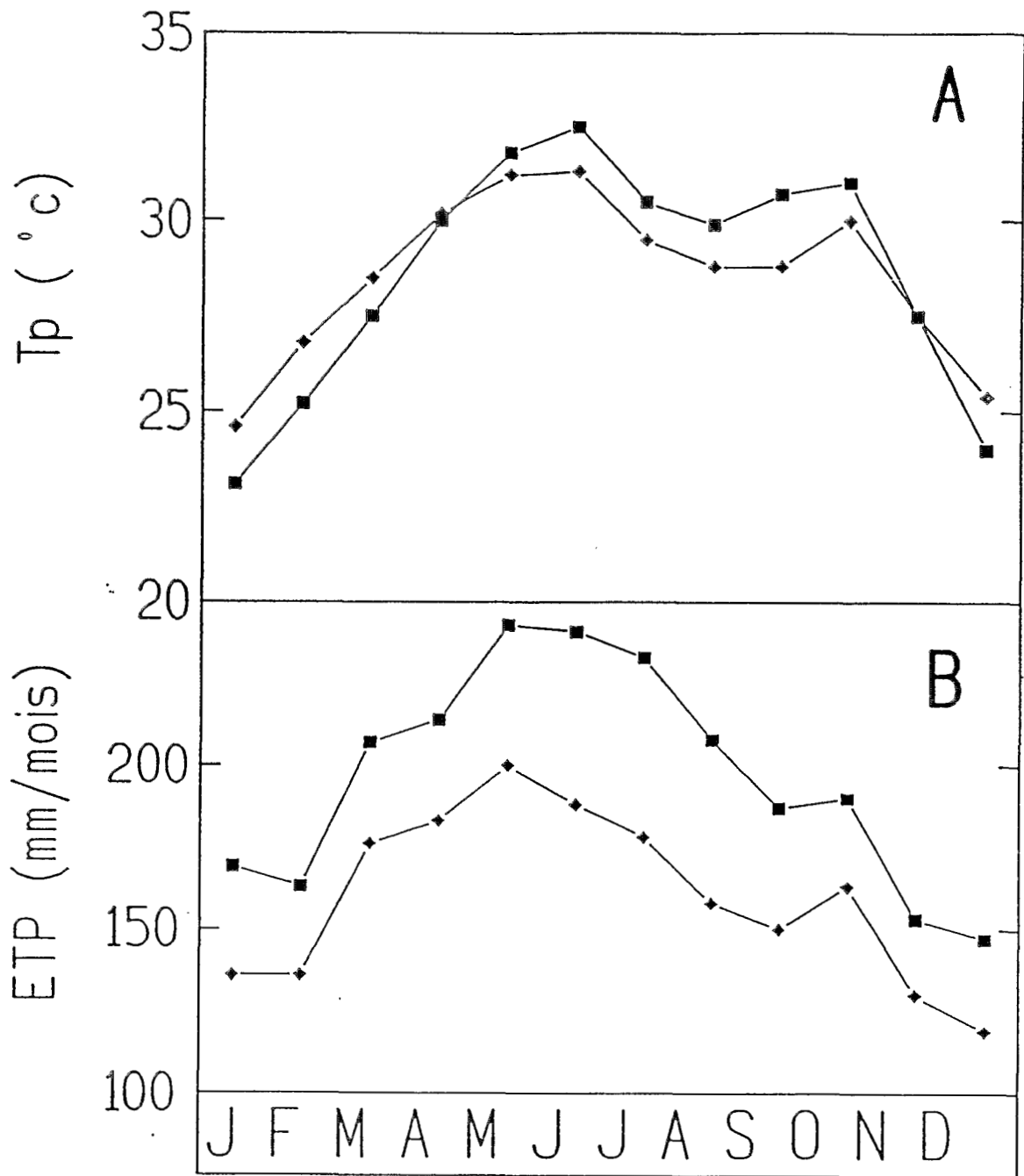


Figure 4 : Moyennes mensuelles des températures en °C (A) et ETP Penman mensuelle en mm/mois (B) d'après Cornet (1981) pour les stations météorologique de Podor (carré) et de Linguère (losange) respectivement situées au nord et au sud du Ferlo.

chauds peuvent atteindre 41 à 42°C en mai-juin, avec un second maximum en octobre. Par contre, les minimales des mois les plus froids peuvent atteindre 13 à 15°C au mois de janvier. Outre l'alternance saisonnière, on observe une alternance thermique journalière variant dans d'importantes proportions. Ainsi, sur le site de Fété Olé, Poupon (1978) a enregistré des amplitudes extrêmes de température de seulement 2°C pour les mois de juillet, août et septembre contre 29°C pour le mois de février.

### 2.2.3 Le vent

Deux types de vent interviennent dans cette région, l'Harmattan provenant du nord et nord-est au cours de la saison sèche et la mousson, soufflant du sud-ouest en saison des pluies. La vitesse moyenne est de 2,4 ms<sup>-1</sup> à 2 m au dessus du sol, avec des vitesses plus élevées en février-mars (2,9 m s<sup>-1</sup>) et plus faibles en fin de saison des pluies de septembre à novembre (1,8 m s<sup>-1</sup>) (Le Houérou 1989).

### 2.2.4 L'humidité de l'air

Dans la zone étudiée les influences océaniques sont très réduites et le climat est nettement continental (Bille 1977). Au cours de l'année l'humidité relative moyenne mensuelle passe par un minimum en saison sèche en janvier-février compris entre 30 et 40%, puis augmente à partir de mai avec l'arrivée des masses d'air humides précédant la saison des pluies (Poupon 1980, Cornet 1981). Ainsi, en juin, les humidités relatives sont de l'ordre de 50%, bien que les précipitations soient encore très faibles voire inexistantes. En saison pluvieuse elles atteignent alors 60 à 70%.

Au niveau de la station d'étude, ces valeurs moyennes peuvent recouvrir des variations journalières importantes, même en saison humide où des valeurs minimales de 10% ont été observées.

### 2.2.5 L'évapotranspiration

D'après Cornet (1981) et Le Houérou (1989), l'évapotranspiration, calculée d'après la formule de Penman (1948) pour les stations de Matam, Linguère, Dagana et Podor montre des valeurs annuelles de respectivement 1962, 2095, 2031 et 2356 mm. Comme le montre



la figure 4B pour les stations de Podor (nord du Ferlo) et de Linguère (sud du Ferlo), l'ETP passe par deux maxima au cours de l'année, l'un en avril-mai, et l'autre, plus faible, au mois d'octobre. Les valeurs minimales d'ETP sont par contre obtenues au cours des mois de janvier et février pendant la période fraîche.

### 2.2.6 Les saisons

Généralement cinq saisons sont discernées par les habitants au cours du cycle annuel à partir de critères empiriques de température, précipitation, disponibilité en eau et phénologie des pâturages. Il s'agit de:

- 1 La saison sèche froide de novembre à février
- 2 La saison sèche chaude de mars à mai où les arbres caducifoliés sont défeuillés
- 3 L'avant saison des pluies se traduisant par l'augmentation de l'humidité atmosphérique et l'apparition des premières feuilles.
- 4 La saison des pluies de juin à septembre
- 5 L'après saison des pluies de septembre à novembre où humidité atmosphérique et température de l'air sont encore élevées.

## 2.3 FACTEURS EDAPHIQUES

### 2.3.1 La géologie

Au crétacé, le Ferlo est situé dans un vaste bassin sédimentaire sénégal-mauritanien. Bien que n'affleurant nulle part les couches gréseuses correspondant au Maestrichien (Crétacé supérieur) sont connues par sondage et renferment d'importantes nappes d'eau douce actuellement exploitées. La mer s'est ensuite avancée progressivement dans ce bassin de subsidence et a même atteint au Lutécien la région de Bakel. A la fin du tertiaire, les parties orientales et centrales de ce bassin ont émergé. Une accumulation de dépôts continentaux de grès argileux s'effectue alors et forme le continent terminal. (Michel 1969)

### 2.3.2 La géomorphologie

Au quaternaire les fluctuations climatiques avec alternance de phases sèches favorisent la formation de dunes sableuses dues à une extension du Sahara beaucoup plus au sud de ses limites actuelles. La plus notable de ces extensions se situe à l'apogée de la glaciation würmienne il y a environ 18 000 ans. Le Sahara recouvrait alors les territoires occupés aujourd'hui par la zone sahélienne et les massifs de dunes de sable vif atteignaient alors le

niveau de Dakar soit environ 500 km plus au sud qu'actuellement. Le Sahara s'est ensuite rétréci pendant la période post würmienne avec un optimum climatique il y a 5000 ans à la faveur d'une phase plus humide. Une nouvelle période d'aridification s'est ensuite amorcée voici 4500 à 4000 ans et se poursuit depuis lors (Rognon 1981). A une échelle décennale (1980 à 1990), on assiste à une série de contractions et d'extensions de ce désert, susceptibles de modifier dans d'importantes proportions sa superficie (Tucker *et al.* 1991)

Pour l'ensemble du Ferlo, le paysage en résultant est constitué de très grandes dunes de 10 à 30 m de haut, 20 à 50 km de long et 0,5 à 5 km de large, orientées nord-est sud-ouest. Cependant, au niveau de la station de Souilène, cette topographie n'est pas perceptible et le paysage se caractérise par de petites dunes de faibles amplitudes sans orientations particulières.

### 2.3.3 Le sol

Selon Maignen (1965) qui utilise la taxonomie française, cinq catégories de sol sont présentes dans le Ferlo et d'après lui, les sols brun-rouges recouvriraient environ 45 % de la surface de cette région. Au niveau du site expérimental, le sol appartient au sol brun-rouge faiblement évolué sur sable siliceux.

#### Caractéristiques texturales

L'analyse granulométrique montre que la texture du sol de la station d'étude est de type sablo-limoneuse sur tout le profil étudié (figure 5 A,B,C). Cependant, si la teneur en sable ne varie que très peu dans le profil (figure 5A), oscillant entre 81% pour la strate la moins sableuse située à 2 m et 85% pour la strate la plus sableuse (0.3 m), les teneurs en argile et en limon varient de façon importante dans les premières couches du sol.

En effet, on peut noter une augmentation croissante et régulière de la teneur en argile du profil (figure 5B) qui passe de 3 à 11 % entre 0 et 1.60 m. Cette teneur se stabilise ensuite autour d'une valeur moyenne de 10% de 1,6 à 3,5 m puis diminue au delà de 3.5 m. A l'inverse, la teneur en limon (figure 5C) diminue régulièrement dans les premières strates du sol passant de 13% pour la strate 0.10 m à 8% à 1m, puis se stabilise à des valeurs comprises entre 8 et 9% pour les strates plus profondes.

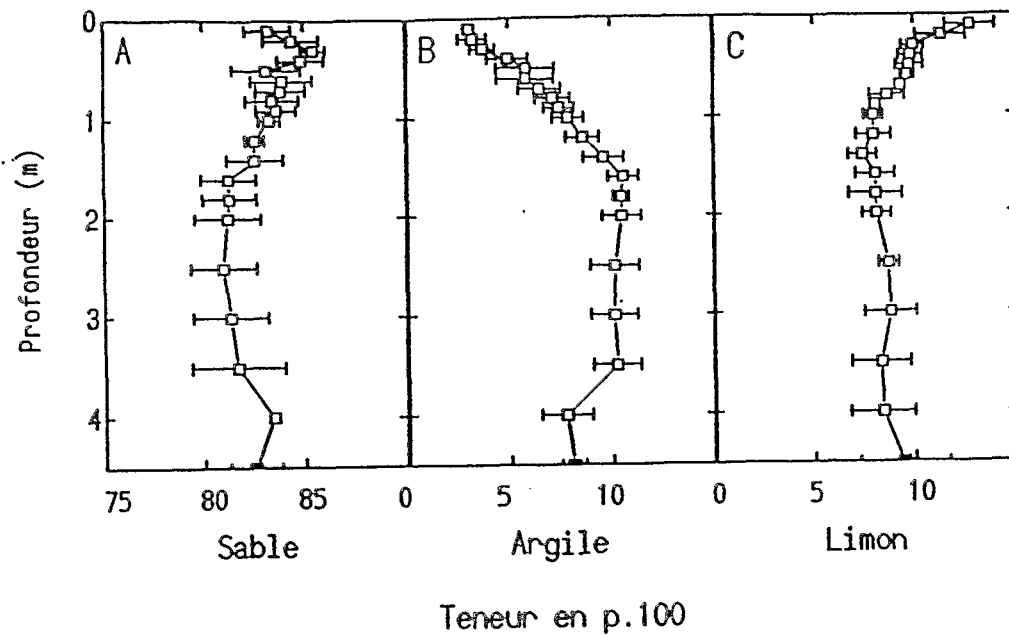


Figure 5 : Teneur moyenne en sable (A), en argile (B) et en limon (C) du profil du sol exprimée en p.100 de l'échantillon de sol analysé. Chaque point est la moyenne de trois échantillons prélevés hors-couvert ligneux et les traits horizontaux représentent l'écart type.

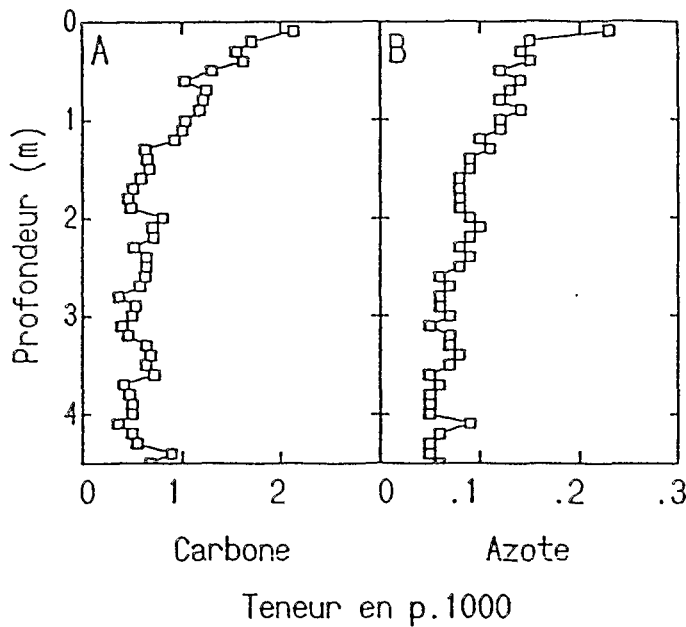


Figure 6 : Teneur moyenne en carbone (A) et en azote (B) du profil du sol exprimée en p. 1000 de l'échantillon de sol analysé, constitué par un mélange de 6 prélèvements sous-couvert ligneux (*Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*), 4 prélèvements en zones lisière et 6 prélèvements en zone hors-couvert ligneux.

L'analyse granulométrique montre donc que le sol ne présente pas d'obstacle macroscopique pouvant modifier localement et à l'échelle individuelle l'enracinement des espèces ligneuses (strate compacte du sol, grosses pierres...).

### **Teneur en carbone et en azote du profil**

Les figures 6A et 6B montrent la variation de la teneur en carbone et en azote du profil. Plus abondante dans les 0.10 premiers mètres du sol, la teneur en azote (figure 5B), baisse brusquement de 45% dans la strate 0.2 m, en passant de 0.23 à 0.15 ‰. Cette teneur diminue ensuite progressivement et régulièrement pour atteindre une valeur de 0.07 ‰ à 2,5m qui reste ensuite constante sur le reste du profil. L'évolution de la teneur en carbone (figure 5A) montre elle aussi une diminution très rapide en passant de 2,1‰ pour la strate 0.1 mètre à 1‰ à 1 m de profondeur. La teneur se stabilise ensuite pour les strates plus profondes. A noter qu'à la profondeur de 0.5 m la teneur en carbone a diminué de 40% par rapport à la première strate du sol (0 à 0.1 m).

## **2.4 LA VEGETATION**

Dans le Ferlo, la végétation se présente sous la forme d'une savane très ouverte comprenant une strate herbacée composée essentiellement d'annuelles à dominance graminéenne, parsemée d'arbres et d'arbustes épineux. Cette végétation divisée en deux strates a été décrite et étudiée par de nombreux auteurs (Valenza et Diallo 1972, Boudet 1980, Poupon 1980, Cornet 1981...).

### **2.4.1 La strate herbacée**

La végétation herbacée du Ferlo comprend actuellement presque exclusivement des plantes annuelles. Cette strate a un recouvrement de 20 à 80 % pour une hauteur de 40 à 80 cm et les espèces les plus courantes sont :

*Aristida mutabilis* Trin. et Rupr.  
*Alysicarpus ovalifolius* (Schum. et Thonn.)  
*Cenchrus biflorus* Roxb.  
*Digitaria horizontalis* Willd.  
*Eragrostis tremula* Hochst. ex Steud.  
*Schoenefeldia gracilis* Kunth.  
*Tribulus terrestris* L.  
*Zornia glochidiata* Reichb. ex DC

La composition floristique de la strate herbacée peut être très variable d'une année sur l'autre. Ainsi, à un endroit donné, une espèce peut être dominante pendant une ou plusieurs années puis être remplacée par une autre espèce. En fait, tous les auteurs ayant travaillé en zone sahélienne ont observé une variabilité très prononcée de la composition floristique (Grouzis 1988). Ces dynamiques sont donc très complexes et actuellement pas entièrement comprises. De nombreux facteurs semblent les réguler et notamment les pluies incidentes de l'année en cours (Gaston 1983, Cornet 1981, Grouzis 1988) tout comme les pluies des années précédentes qui ont conditionné la production des graines. Il faut rajouter à cela la consommation et le stockage par les animaux granivores (Bille 1977, Lepage 1972) ainsi que les capacités de germination et d'établissement de ces différentes espèces (Cissé 1986, Elberse et Breman 1989, Grouzis 1992).

A l'échelle stationnelle, il faut aussi souligner le rôle important de la topographie qui influence la composition floristique et la productivité des herbacées (Bille 1977). En effet, la richesse floristique et la productivité s'accroissent lorsqu'on se déplace des sommets de dunes, aux pentes, puis dans les dépressions. Ces faits ont été confirmés par Grouzis *et al.* (1990 et 1991) et Akpo (1993) qui montrent par ailleurs que le couvert ligneux joue lui aussi un rôle sur la composition floristique en augmentant la diversité et la production de la strate herbacée située sous son couvert. Ces auteurs observent sur le site de Souilène les cortèges floristiques suivants associés ou non au couvert ligneux pour l'année 1990:

#### Espèces sous couvert

*Brachiaria ramosa* (L.) Stapf  
*Chloris pilosa* Schumach. et Thonn.  
*Commelina forskalei* Vahl.  
*Jacquemonia tamnifolia* (L.) Griseb.  
*Momordica balsamina* L.

#### Espèces hors couvert

*Aristida mutabilis* Trin. et Rupr.  
*Cenchrus biflorus* Roxb.  
*Eragrostis tremula* Hochst. ex Steud.  
*Euphorbia aegyptiaca* Boiss.  
*Gisekia pharnaceoides* L.  
*Limeum diffusum* (Gay) Schinz.  
*Mollugo nudicaulis* Lam.  
*Sesamum alatum* Thon.

## Espèces indifférentes

*Alysicarpus ovalifolius* (Schum. et Thonn.)  
*Chloris priouri* Kunth.  
*Digitaria horizontalis* Willd.  
*Tribulus terrestris* L.  
*Zornia glochidiata* Reichb. ex DC

La composition botanique est aussi très influencée par la consommation due aux herbivores domestiques qui va dépendre de la distance aux forages. Ces animaux jouent un rôle déterminant en affectant la production de semences. En effet, certaines espèces, sélectivement consommées avant maturation et dispersion des semences voient leur potentiel de reproduction diminué et leur dynamique modifiée (Valenza 1981, Akpo *et al.* 1993). Ainsi, à proximité des forages, zones très fortement exploitées, les espèces graminéennes (*Cenchrus priourii*, *Chloris priourii*, *Tragus berteronianus*, *Schoenefeldia gracilis*) sont nettement moins abondantes que les dicotylédones (*Portulaca foliosa*, *Mollugo nudicaulis*, *Limeum viscosum*).

### 2.4.2 La strate ligneuse

Dans la partie nord du Ferlo, le recouvrement ligneux est d'environ de 5 à 15% à l'exception d'une bande de 60 km à l'est du lac de Guiers où il est supérieur (Sharman 1983). Cependant, au niveau du site expérimental, celui-ci a été évalué à 37% par Akpo (1993). Les espèces ligneuses présentes sur la station d'étude de Souilène (Akpo 1993) ainsi que les espèces les plus courantes dans le Ferlo d'après Le Houérou (1989) sont:

*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan  
*Acacia senegal* (L.) Willd.  
*Balanites aegyptiaca* (L.) Del.  
*Boscia senegalensis* (Pers.) Lam.  
*Combretum glutinosum* Perr. ex. Dc.  
*Commiphora africana* (A.Rich) Engl.  
*Guiera senegalensis* J.F. Gmel.  
*Sclerocarya birrea* (A.Rich.) Hochst.  
*Ziziphus mauritiana* Lam.

Cette strate ligneuse évolue rapidement. En effet, Piot et Diaté (1983) dans un programme conduit par la DGRST/LNERV entre 1979 et 1981 ont montré que sur les quarante sites expérimentaux suivis dans le Ferlo, tous ont connu un déclin des espèces ligneuses de 15 à 25%. Celui-ci est essentiellement marqué par une décroissance des espèces les plus mésophiles (*Grewia bicolor*, *Sclerocarya birrea*, *Combretum glutinosum*) au profit d'espèces plus xérophiles (*Boscia senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*). Cette décroissance

peut être spectaculaire comme dans le cas des années 70-73, où Poupon et Bille (1974) ont observé, à Fété Olé (Ferlo), la disparition de 75% des arbres situés sur les parties les plus élevées du relief suite à la sécheresse. D'après Sharman (1987) le déficit pluviométrique serait la principale cause de la perte spectaculaire des ligneux de ce site d'étude entre 1976 et 1983. Cet auteur affirme que ces événements sont sans doute représentatifs de l'ensemble de la zone sahélienne.

## 2.5 MODIFICATIONS LIEES A L'ACTIVITE HUMAINE

Au début du siècle il semble que les grands mammifères aient été abondants dans le Ferlo. Avant 1950, date de l'apparition des premiers puits-forages et forages profonds, cette région était considérée comme un "désert". Cet espace était alors exploité pendant la saison des pluies et le début de la saison sèche par les pasteurs Peuhl et leurs troupeaux (Bonnet-Dupeyron 1952).

La création des forages a permis une très rapide augmentation du nombre d'ovins et bovins qui a triplé entre 1950 et 1975 (Santoir 1980, Barral 1982). L'accroissement du nombre d'animaux domestiques s'est alors traduit par un surpâturage, entraînant une réduction de la production de biomasse totale de l'écosystème et une accélération de l'érosion éolienne. La sédentarisation d'une partie de la population autour des points d'eau a conduit à une exploitation de la strate ligneuse comme bois de chauffe et comme charbon de bois destiné à la vente.

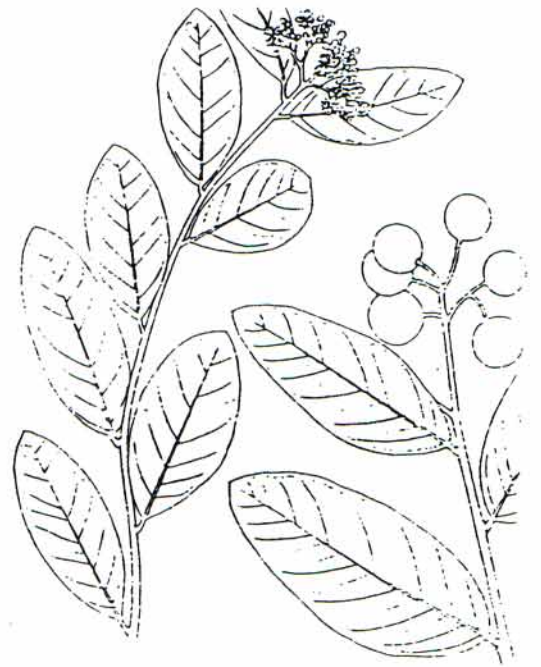
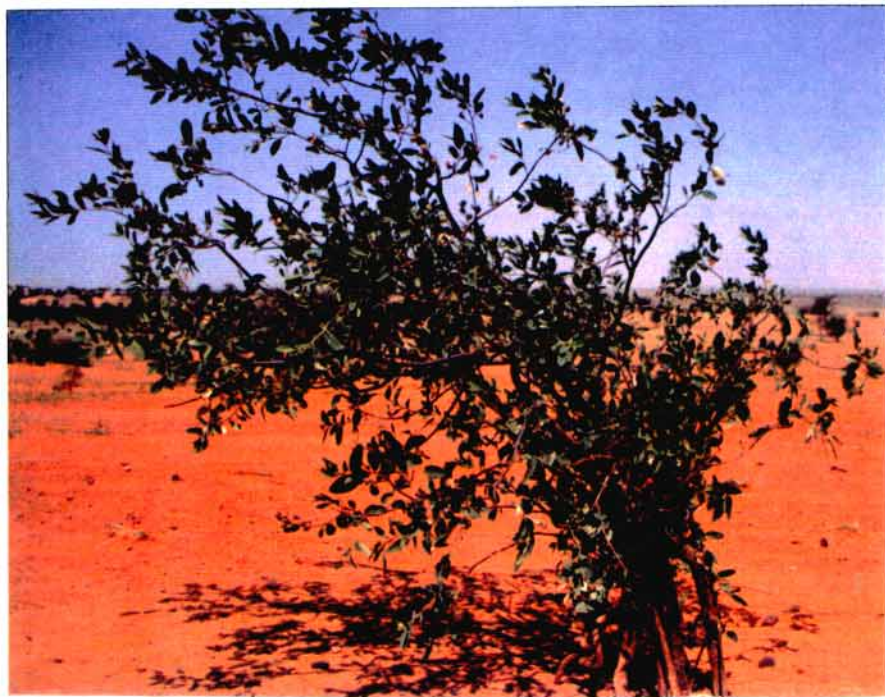
Les activités humaines, l'action du feu et le déficit pluviométrique quasi-permanent depuis 20 ans ont donc conduit non seulement à une disparition annuelle de la strate ligneuse chiffrée à 1 ou 2 % par an pour cette région (Le Houérou 1989) mais aussi à une modification des peuplements ligneux.

## 3 LE MATERIEL VEGETAL

### 3.1 PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES ESPECES ETUDIEES

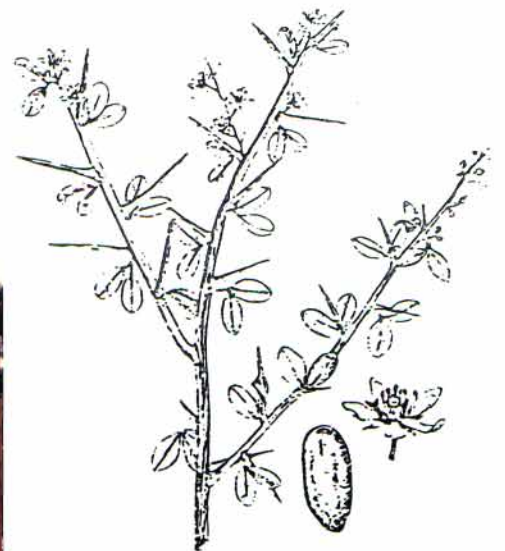
#### 3.1.1 Famille des Capparidaceae: *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam.

*Boscia senegalensis* est une espèce sclérophylle qui se présente sous la forme d'un arbuste de 1 à 2 m de hauteur à feuillage permanent, non épineux, qui porte des feuilles simples à



Photographie 1: *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam.

Figure 7 : Rameaux, inflorescence et fruits de *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. (d'après Barry et Celles 1991)



Photographie 2: *Balanites aegyptiaca* (L.) Del.

Figure 8 : Rameau, inflorescences et fruits de *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. (d'après Barry et Celles 1991)



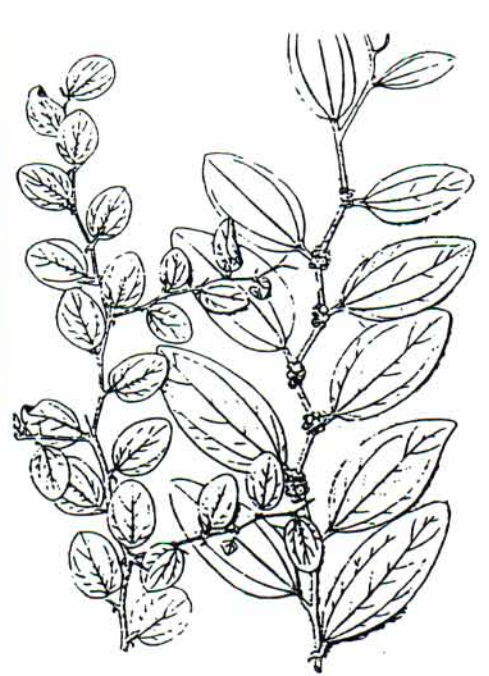
limbe ovale à obovale (15-140\*20-70 mm) (photographie 1, figure 7). Les fruits sont globuleux à subglobuleux et possèdent peu de graines (1 à 3). Les nouvelles feuilles apparaissent à la fin de la saison des pluies, courant octobre, et souvent, deux générations de feuilles se chevauchent (Poupon 1979). La phase reproductive, qui démarre pratiquement avec la feuillaison peut se poursuivre sur 10 à 12 mois. D'après les observations de Poupon (1979) en 1973, le rythme phénologique de cette espèce n'a été que très peu affecté par la sécheresse

### 3.1.2 Famille des Zygothylaceae : *Balanites aegyptiaca* (L.) Del.

C'est une espèce arborescente qui peut atteindre 8 m de hauteur et possède des rameaux épineux portant des feuilles bifoliolées alternes (photographie 2, figure 8). D'après Poupon (1980), la feuillaison démarre en pleine saison sèche avec très souvent une reprise de la formation foliaire alors que la chute des anciennes feuilles n'est pas encore terminée et la floraison s'étale de novembre à mars (Aubreville 1949). Au niveau de la station d'étude, les grands arbres possèdent un nombre très restreint de feuilles par rapport aux très nombreux rameaux photosynthétiques. C'est pourquoi, dans cette étude, ce type d'individu a été considéré comme presque défeuillé. Les fruits sont en général récoltés et consommés. Cette espèce sclérophylle possède un système racinaire pivotant ne dépassant pas 2,90 m pour de grands individus avec des racines latérales pouvant atteindre 22m de long (Poupon 1980).

### 3.1.3 Famille des Rhamnaceae : *Ziziphus mauritiana* Lam.

C'est un arbuste buissonnant à rameaux retombants (Aubreville 1949) dont certains individus deviennent de petits arbres et atteignent 10 m de haut avec une cime excessivement touffue et épineuse (photographie 3, figure 9). Cette espèce est caducifoliée et le débourrement peut s'effectuer avant l'arrivée des pluies. La phase feuillée s'étale entre la saison des pluies et le milieu de la saison sèche. En général, le jaunissement des feuilles précède d'un mois environ le début de la chute des feuilles. Selon la pluviométrie de l'année, et particulièrement en année sèche, la durée de la phase feuillée peut être écourtée. La floraison démarre après la feuillaison et s'étale d'octobre à janvier. Les fruits sont très recherchés par les populations locales.



Photographie 3: *Ziziphus mauritiana* Lam.

Figure 9 : Rameaux et inflorescence de *Ziziphus mauritiana* Lam. (d'après Barry et Celles 1991)



Photographie 4: *Acacia senegal* (L.) Willd.

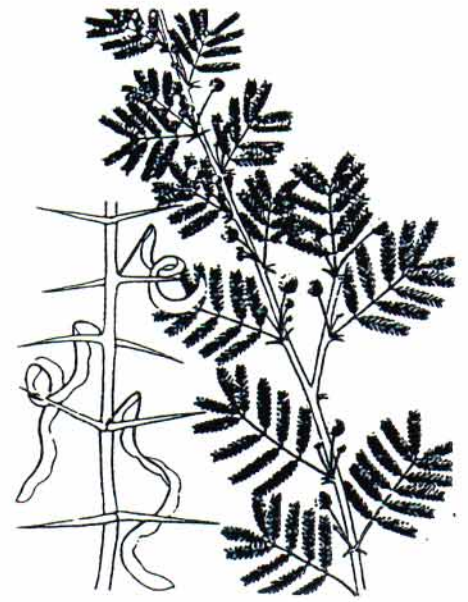
Figure 10 : Rameaux, inflorescences et fruits d'*Acacia senegal* (L.) Willd. (d'après Barry et Celles 1991)

### 3.1.4 Famille des Mimosaceae : *Acacia senegal* (L.) Willd.

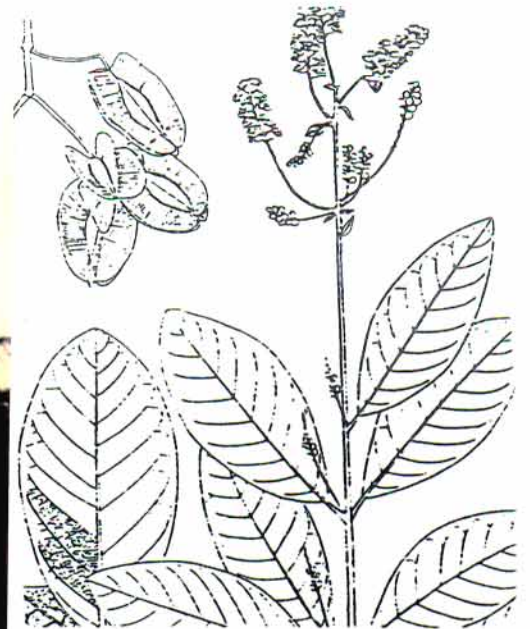
*Acacia senegal* est un arbuste caducifolié épineux qui peut atteindre 2 à 6 m de hauteur dont les bourgeons s'ouvrent en général au début de l'hivernage (photographie 4, figure 10). Cependant l'apparition de nouvelles feuilles avant la saison des pluies est possible (Giffard 1966). Les feuilles sont composées et présentent 3 à 5 paires de pinnules ayant 10 à 20 paires de foliolules oblonges d'une largeur de 1 à 2 millimètres et d'une longueur de 3 à 5 millimètres. La phase feuillée s'étend en moyenne sur six mois et la défoliation a généralement lieu en novembre. Néanmoins la défoliation peut se produire beaucoup plus tard dans certaines stations présentant un climat particulier plus favorable. Cet arbre fleurit avant et pendant la saison des pluies de mai à août d'après Aubreville (1949) et une seule fois en début de saison des pluies avec une seconde floraison possible en janvier-février à Fété olé (Ferlo, Sénégal) d'après Poupon (1980). Les fruits sont mûrs en décembre-janvier et les graines sont dispersées en milieu de saison sèche. A noter qu'en cas de sécheresse prononcée la fructification n'a pas lieu (Poupon et Bille 1974). Cette espèce possède un système racinaire pivotant susceptible d'atteindre 2,75 m pour une circonférence au collet de 0,37 m avec des racines latérales de 6 à 8 m dans les 0,15 premiers m du sol (Poupon 1980). Elle peut s'associer à des bactéries fixatrices d'azote atmosphérique du genre *Rhizobium* (Dommergues *et al.* 1988) et à des champignons mycorhiziens (Bala *et al.* 1989). *Acacia senegal* est exploité depuis très longtemps pour sa très grande production de gomme (Giffard 1966), en grande partie utilisée à des usages pharmaceutiques (sirop, pastilles, pâtes...). L'exsudation de la gomme commence à la fin de la saison des pluies et se poursuit pendant une grande partie de la saison sèche. Celle-ci est favorisée par un temps très chaud et très sec. Enfin, *Acacia senegal* joue un rôle très important dans l'économie pastorale en tant qu'arbre fourrager (Poupon 1976). En raison de la sécheresse et de la surexploitation, on assiste à une régression des populations de cette espèce.

### 3.1.5 Famille des Mimosaceae: *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan

C'est une espèce très répandue, présente sur les deux rives du Sahara. Cet arbuste caducifolié épineux peut atteindre 2 à 6 m de hauteur (photographie 5). Les feuilles sont composées et présentent comme pour *Acacia senegal* plusieurs paires de pinnules portant des foliolules de petites tailles (figure 11). Le début de la feuillaison a souvent lieu avant l'arrivée des premières pluies. La défoliation étant bien plus tardive que celle d'*Acacia senegal* cette espèce joue un rôle fourrager important dans l'élevage (Mariaux 1975). *Acacia tortilis* est en outre très prisé par les populations comme bois de chauffe. Comme pour *Acacia senegal*, cette espèce peut s'associer à des rhizobiums et des champignons



**Photographie 5:** *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan  
**Figure 11 :** Rameaux et fruits d'*Acacia tortilis* subsp. *raddiana* (Savi) Brenan (d'après Barry et Celles 1991)



**Photographie 6:** *Combretum glutinosum* Perr. ex Dc.  
**Figure 12 :** Rameaux, inflorescences et fruits de *Combretum glutinosum* Perr. ex Dc. (d'après Barry et Celles 1991)

mycorhiziens. Elle produit aussi une gomme plus friable que celle d'*Acacia senegal* et a été classée comme espèce de second choix dans la production gommère (Giffard 1966).

### 3.1.6 Famille des Combretaceae : *Combretum glutinosum* Perr. ex. Dc.

C'est un arbuste ou petit arbre (< 6m) non épineux à fruits ailés (4/5 ailes) présent sur sol sablonneux (photographie 6, figure 12). D'après Barry et Celles (1991), les feuilles âgées soumises à une torsion exsudent une substance cireuse et Giffard (1966) la classe parmi les espèces gommères. Cette espèce utilisée comme bois de chauffe et aliment pour le bétail est également utilisée en pharmacopée traditionnelle. En effet, l'écorce pilée sert à soigner les plaies ; de même, les feuilles pilées et infusées sont employées contre les hémorragies.

### 3.2 RÉPARTITION BIOGÉOGRAPHIQUE

D'après Le Houérou (1989) à l'exception de *Combretum glutinosum* qui est en limite nord de son aire de répartition, *Acacia tortilis*, *Acacia senegal*, *Balanites aegyptiaca*, *Ziziphus mauritiana* et *Boscia senegalensis* sont des espèces communes dans la zone sahéenne "sensu stricto" (tableau 2).

Au niveau de la station d'étude, l'inventaire de la végétation arborée réalisé par Akpo (1993) montre que *Acacia tortilis*, *Boscia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca* avec 238 individus représentent respectivement 21,7, 43,6 et 30,7% de la population ligneuse soit 95% de l'effectif total des espèces ligneuses.

Tableau 2 : Distribution des différentes espèces étudiées en fonction des zones écoclimatiques d'après Le Houérou (1989). (1) zone saharienne, (2) zone saharo-sahélienne, (3) zone sahélienne "sensu stricto", (4) zone soudano-sahélienne, (5) zone nord-soudanienne, (6) zone sud-soudanienne, (7) zone guinéenne. Les symboles +, (+), - représentent respectivement la présence, la présence éventuelle et l'absence de l'espèce considérée.

	1	2	3	4	5	6	7
<i>Balanites aegyptiaca</i>	(+)	+	+	+	+	-	-
<i>Acacia tortilis</i>	+	+	+	(+)	-	-	-
<i>Acacia senegal</i>	-	(+)	+	(+)	-	-	-
<i>Boscia senegalensis</i>	(+)	+	+	+	-	-	-
<i>Ziziphus mauritiana</i>	-	(+)	+	+	+	-	-
<i>Combretum glutinosum</i>	-	-	(+)	+	+	(+)	-

## CHAPITRE II

### MISE EN EVIDENCE DES DIFFERENTS TYPES DE REGIMES HYDRIQUES

#### 1 INTRODUCTION

Si les premières hypothèses sur les modalités de la répartition des ressources en eau entre strate herbacée et arborée ont été énoncées en partie pour les savanes à graminées pérennes d'Afrique du sud (Knoop et Walker 1985) et pour les steppes à graminées annuelles d'Afrique de l'ouest (Belsky *et al.* 1989), très peu d'études ont par contre abordé les modes d'exploitation de l'eau au sein de la strate arborée.

Il faut rappeler que le sol, dont le front de réhumectation n'atteint qu'exceptionnellement 3 mètres de profondeur (Cornet 1981), constitue alors la seule réserve en eau. Celle-ci est plus ou moins importante selon les précipitations de l'année, et va permettre d'assurer l'alimentation hydrique des ligneux du Ferlo pendant les neuf mois de saison sèche.

La morphologie du système racinaire, caractéristique génétique de chaque espèce, va donc jouer un rôle important sur le régime de l'exploitation de l'eau du sol. Cependant, l'étude de la colonisation du sol par les racines en milieu naturel est très difficilement réalisable, et le peu de travaux effectués sur quelques espèces sahéliennes consistent souvent en une description macromorphologique du système racinaire (Poupon 1980, Seghieri 1990) avec très rarement des mesures sur les petites racines en quantité suffisante pour obtenir des données fonctionnellement pertinentes et statistiquement fiables (Bille 1977).

De plus, à ce critère de répartition spatiale du système racinaire, s'ajoutent des facteurs phénologiques tels que des modifications de la fonctionnalité des racines (apparition de nouvelles racines, subérification...) et de l'état du feuillage selon les saisons qui vont jouer un rôle déterminant dans l'état hydrique interne de la plante.

En fait, le peu de données disponibles sur les systèmes racinaires, la phénologie et l'état hydrique interne des plantes pérennes sahéliennes en milieu naturel (Stocker 1970, Grouzis et Sicot 1980, Poupon 1980, Grouzis 1988, Ullman 1989) sont souvent très disparates et parfois même, inexistantes pour un certain nombre d'entre-elles. C'est pourquoi il est très difficile de définir le ou les modes de fonctionnement hydrique de ces espèces. Un des moyens de progresser serait de réaliser un suivi saisonnier de l'état hydrique interne des ligneux, en adoptant la démarche utilisée par Davis et Mooney (1986) pour le chaparral Californien. En effet, ces auteurs ont montré que des différences dans la profondeur d'enracinement se traduisent par a) des différences d'état hydrique interne selon les strates de sol exploitées et b) des modifications plus ou moins importantes et rapides de cet état lors de l'alternance saison sèche - saison humide, les espèces à enracinement superficiel étant celles qui subissent la contrainte hydrique de façon plus prononcée et celles qui répondent le plus rapidement à une nouvelle entrée d'eau dans le sol. Cette approche devrait donc permettre d'avancer des hypothèses concernant les modalités d'exploitation de la ressource en eau ainsi que celle d'une éventuelle stratification de l'enracinement en vue de l'exploitation différentielle des niveaux du sol.

En nous inspirant de cette étude, nous allons tenter à partir d'un suivi saisonnier de la tension de sève, indicateur physiologique sensible et facilement mesurable (Aussenac et Granier 1978), d'obtenir dans un premier temps, des informations concernant le régime hydrique de chacune des six espèces ligneuses coexistant sur le site d'étude, et, dans un second temps, d'en déduire si possible, la façon dont chacune exploite la ressource hydrique du sol.

## 2 MATERIEL ET METHODE

### 2.1 PHENOLOGIE

Pour chacune des six espèces un individu a été retenu et un suivi phénologique de l'état du feuillage a été réalisé en s'inspirant de la méthode visuelle préconisée par Grouzis et Sicot (1980) pour les espèces ligneuses sahéliennes. Le stade V0 correspond au stade défeuillé ; les stades V1, V2 au débourrement et au développement des premières feuilles et V3 au feuillage pleinement développé. Les autres stades correspondent à une chute des feuilles de 10% à 50% au stade V4 et de plus de 50% au stade V5.



## 2.2 TENSION DE SEVE

Couplées à ces observations phénologiques, des mesures de tension de sève ont été réalisées à l'aide d'une chambre à pression (PMS instrument, CO, Corvallis, OR, USA). Rappelons que ce type d'appareil mesure la tension de la sève brute et que cette tension ne peut être assimilée au potentiel hydrique moyen de l'échantillon que si le potentiel osmotique de la solution xylémienne est nul. Or, nous verrons par la suite qu'il y a des raisons de penser, que pour certaines espèces, cette hypothèse n'est pas toujours réalisée. Nous parlerons donc de tension de sève et ces tensions seront comptées négativement.

Le fait, que la quasi majorité des espèces étudiées (cinq sur six) possèdent des feuilles à pétiole insuffisamment long pour pouvoir réaliser correctement la mesure à la chambre à pression, nous a contraints de travailler sur des rameaux. Ceci nous a conduit à poser l'hypothèse que la partie axe n'interfère que très peu lors de la mesure. On considère donc que le volume du rameau est négligeable devant celui des feuilles, qu'il n'y a pas de participation de ses tissus élastiques et que le système conducteur n'est pas embolisé. Enfin, lors de la réalisation des premières mesures, nous avons entourés les rameaux de sachets en plastique afin de limiter les pertes en eau. Cependant, ces sachets ont été systématiquement perforés par la présence de très nombreuses épines sur la majorité des espèces (quatre sur six). Une tentative, réalisée sur *Acacia tortilis*, a montré qu'une mesure rapide de tension n'entraînait pas de différences significatives entre échantillons entourés ou non d'un sachet plastique. Nous avons donc pris l'option de travailler le plus rapidement possible en réalisant la mesure aussitôt après avoir détaché le rameau, la chambre à pression étant située sous l'arbre. Cependant, il demeure néanmoins possible, que cette technique ait conduit à une légère mésestimation de la tension. Selon ce procédé trois types de tensions de sève ont été mesurés sur des rameaux avec au moins trois répétitions pour chacune des six espèces. Il s'agit de:

1) la tension de sève brute en fin de nuit ou tension de sève de base ( $T_b$ ) qui est supposée intégrer le potentiel hydrique du sol dans la zone active du système racinaire (Havranek 1980, Bates et Hall 1981, Berger et Heurtaux 1985),

2) la tension de sève maximale ( $T_m$ ) qui représente la contrainte hydrique interne maximale journalière résultant du bilan entre le taux de transpiration et d'absorption. La période d'occurrence a été préalablement déterminée à partir de cinétiques journalières de tension de sève, une série pour chaque espèce en saison humide et une autre série en saison sèche (figure 13),

Tension de sève (MPa)

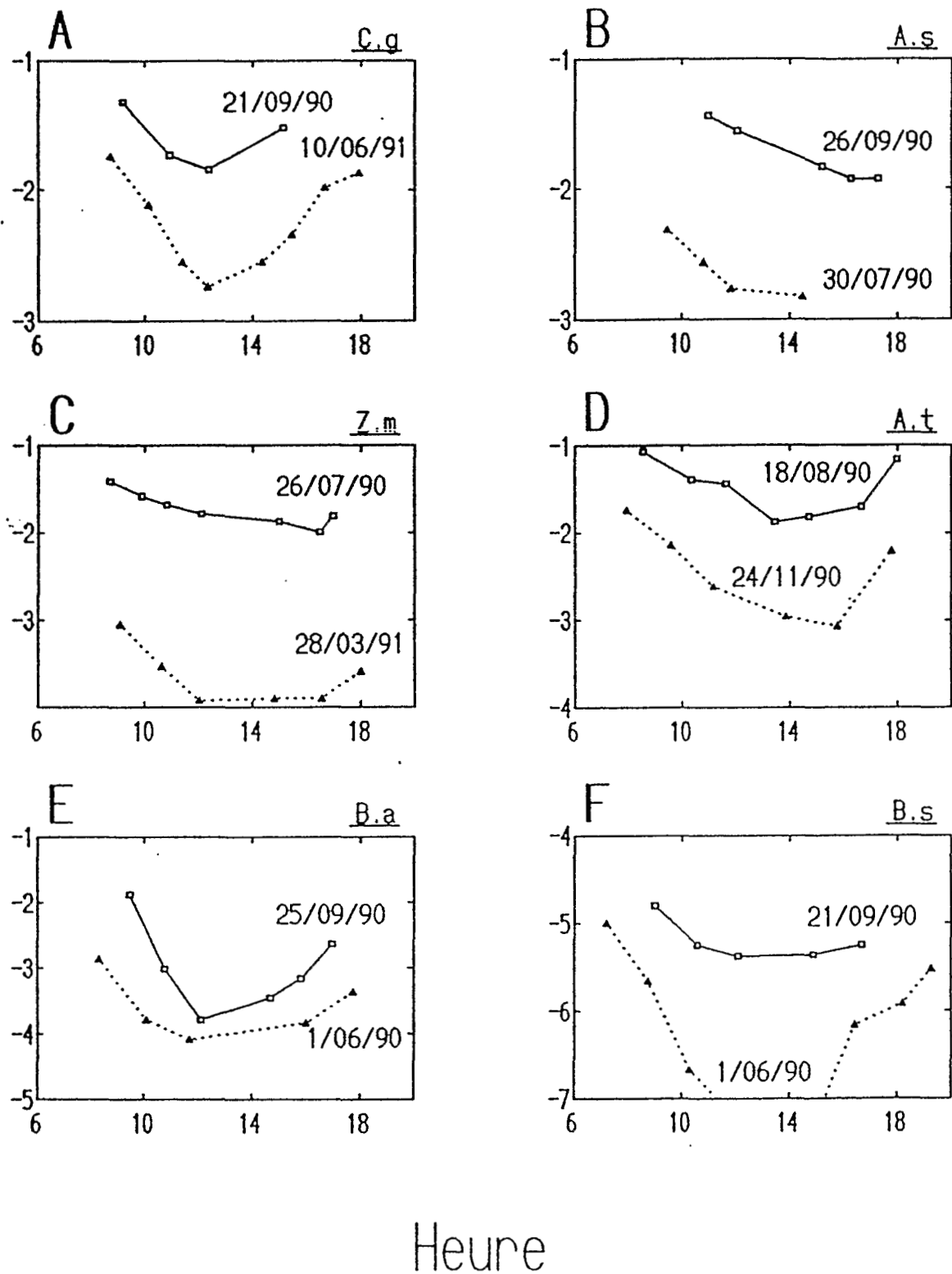


Figure 13 : Cinétiques journalières de la tension de sève en MPa de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F) en saison humide (carré) et en saison sèche (triangle). Chaque point représente la moyenne d'au moins trois mesures.

3) la tension de sève de récupération ( $T_R$ ) mesurée 2 heures après le coucher du soleil, qui, comparée à la tension d'équilibre permet d'apprécier la vitesse de récupération hydrique. A partir de cette valeur, un paramètre global, permettant d'estimer le gain de tension ( $G_t$ ) acquis par rapport à la tension de base, a été calculé de la façon suivante:

$$G_t = (T_R - T_m) / (T_b - T_m) \quad (1)$$

A partir des mesures de tension de sève de base et de tension de sève maximale une amplitude maximale de la variation journalière de tension de sève (Delta) a été déterminée. Ce paramètre synthétique, qui intègre la transpiration (dépendant de la conductance stomatique, du LAI et de l'ETP) et la conductivité hydraulique du système sol-plante, a été calculé de la façon suivante:

$$\text{Delta} = (T_b - T_m) \quad (2)$$

Afin de déterminer la représentativité des individus suivis ( $I_s$ ) au sein de la population, trois séries de mesures de tension de sève de base ont été réalisées pour chaque espèce, sur 5 individus avoisinants ( $I_a$ ), à l'exception de *Combretum glutinosum*, espèce très peu représentée sur le site expérimental. Les individus ont été sélectionnés en fonction de leur diamètre au collet et de leur stade phénologique qui étaient comparables à ceux des arbres suivis. Ce type de mesure a été réalisé lors des étapes représentatives du cycle pluviométrique (maxima et minima de déficit hydrique et en milieu de saison sèche).

### 2.3 CALENDRIER DES MESURES

Toutes les mesures ont été effectuées au cours de l'année 1990, avec une fréquence approximativement mensuelle pour la saison sèche et décadaire pour la saison des pluies et environ mensuelle pour l'année 1991.

## 3 RESULTATS

### 3.1 REPRESENTATIVITE DES MESURES DE TENSION DE SEVE DE BASE

La comparaison entre la tension de sève de base moyenne des individus avoisinants ( $I_a$ ) et les individus suivis ( $I_s$ ) en permanence (tableau 3) montre que les individus suivis sont très représentatifs des arbres du site expérimental quelles que soient l'espèce et la saison envisagée.

Tableau 3 : Comparaison entre la tension de sève de base en MPa de n individus avoisinants (Ia) avec l'individu suivi (Is). Chaque Is représente au moins trois répétitions. Les 14/02/91, 9/06/91 et 18/10/91 correspondent respectivement à la pleine saison sèche, à la fin de la saison sèche (maximum de déshydratation du profil) et à la fin de la saison des pluies (maximum d'hydratation du profil).

		14/02/91	9/06/91	18/10/91
<i>C. glutinosum</i> n=2	Ia	-0.54 ± .03	-0.78 ± .04	-0.50 ± .08
	Is	-0.62 ± .02	-0.95 ± .01	-0.62 ± .09
<i>A. senegal</i> n=5	Ia	-1.10 ± .16	-1.72 ± .42	-0.58 ± .10
	Is	-1.36 ± .23	-1.92 ± .27	-0.68 ± .08
<i>Z. mauritiana</i> n=5	Ia	-0.76 ± .11	-2.05 ± .55	-0.43 ± .05
	Is	-0.57 ± .04	-2.19 ± .35	-0.42 ± .02
<i>A. tortilis</i> n=5	Ia	-1.16 ± .27	-1.12 ± .14	-0.70 ± .12
	Is	-1.11 ± .05	-1.19 ± .08	-0.78 ± .03
<i>B. aegyptiaca</i> n=5	Ia	-1.94 ± .34	-2.28 ± .30	-1.98 ± .57
	Is	-2.25 ± .18	-2.27 ± .22	-2.19 ± .14
<i>B. senegalensis</i> n=5	Ia	-2.80 ± .35	-4.64 ± .15	-3.60 ± .20
	Is	-2.99 ± .12	-4.64 ± .16	-3.58 ± .26

Cependant, deux cas sont à signaler où :

a) l'individu de *Combretum glutinosum* suivi montre en saison sèche (14 février 1991 et 9 juin 1991) une légère différence de tension par rapport aux individus avoisinants, avec toutefois, des valeurs moyennes du même ordre de grandeur. A noter, que la très faible fréquence de cette espèce sur le site expérimental n'a permis que la réalisation de deux mesures au lieu des 5 prévues.

b) une légère divergence est aussi notable pour *Ziziphus mauritiana* en phase de déshydratation du profil le 14 février 1991. Mais, là encore, les valeurs moyennes restent du même ordre de grandeur ( $I_s = -0,57$   $I_a = -0,76$ ).

### 3.2 SUIVIS SAISONNIERS DE LA TENSION DE SEVE DE BASE

Rappelons tout d'abord que la tension de sève de base peut être considérée comme un bon indicateur de l'état hydrique du sol dans lequel l'individu s'alimente. C'est pourquoi, la courbe saisonnière de la tension de sève de base a été souvent utilisée comme critère d'évolution du stock d'eau dans le sol exploité par les racines (Havranek 1980, Bates et Hall 1981, Berger et Heurtaux 1985). Cette approche suppose cependant que la plante s'équilibre bien avec le sol.

*Combretum glutinosum* présente (figure 14A) une réponse nette aux alternances de contrainte hydrique édaphique attendues à partir du régime pluviométrique. En effet, cette espèce, qui a montré les valeurs les moins négatives de tension de sève en saison sèche (-1,1 MPa), présente une bonne récupération (-0,4 MPa) en saison humide. Cependant, nous n'avons actuellement aucune donnée permettant de vérifier la correspondance entre cette valeur et les potentiels hydriques du sol à proximité des individus étudiés.

Les espèces caducifoliées (figure 14 B,C,D) présentent elles aussi une courbe marquant nettement les alternances de contrainte hydrique. Par exemple, *Ziziphus mauritiana* (figure 14C) montre une récupération très rapide de tension de sève en début de saison humide qui l'amène à des valeurs voisines de 0 (-0,3 MPa). Ceci, compte tenu de la valeur maximale de tension observée en saison sèche précédente (-2,6 MPa), constitue une très bonne récupération. Cette alternance révèle cependant une particularité en pleine saison sèche où une remontée de tension de sève a été observée pour toutes les espèces caducifoliées. Celle-ci est très nette chez *Acacia senegal* (figure 14B) où la

Tension de seve (MPa)

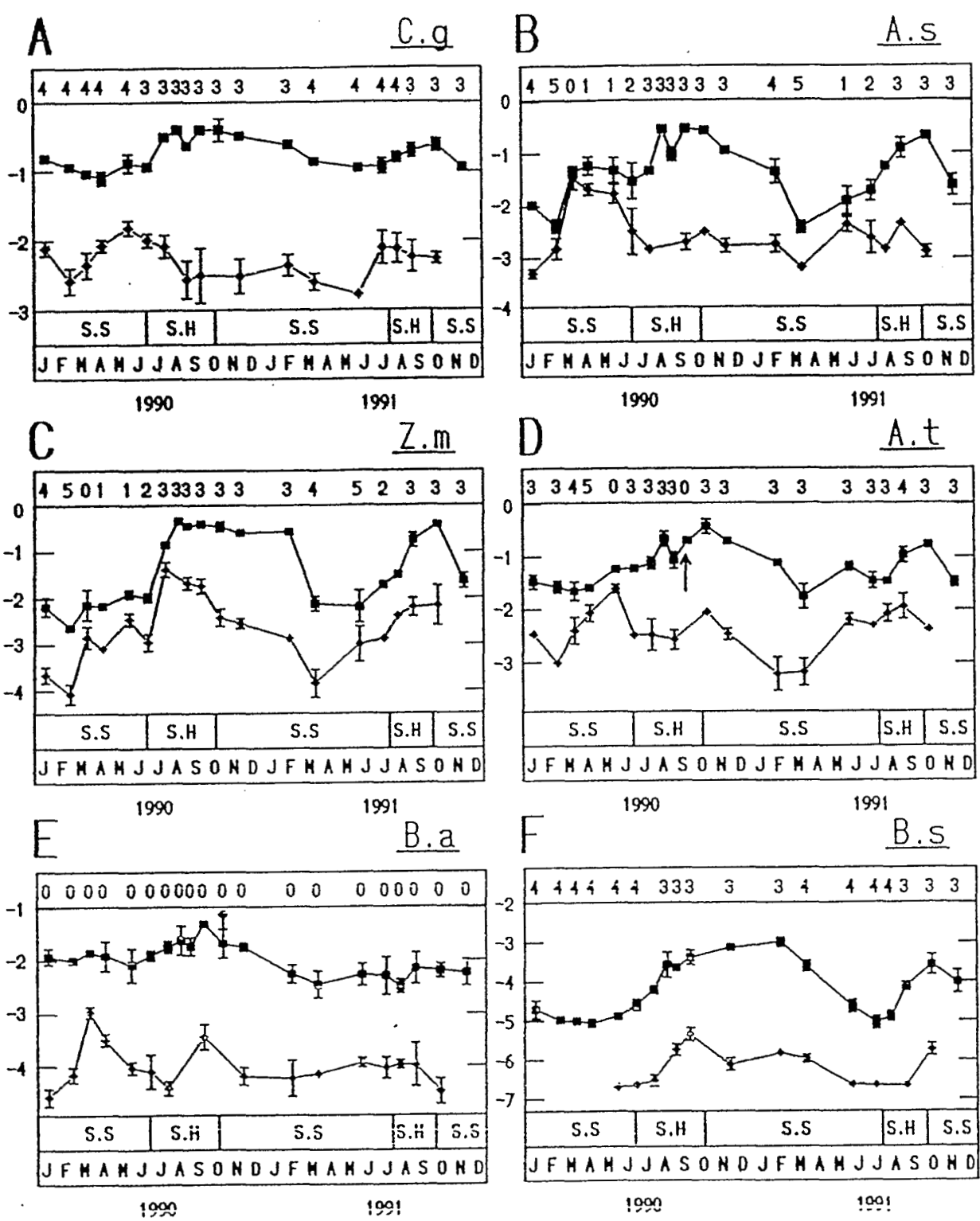


Figure 14 : Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré) et maximale (losange) en MPa de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F) en 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois. Un agrandissement de ces figures, qui comprend la variation saisonnière de tension de sève de récupération et les précipitations annuelles, est présenté en annexe.

tension passe de -2,4 MPa le 22 février 1990 à -1,3 MPa le 21 mars 1990. Ce phénomène se retrouve en 1991 avec une amplitude moindre (-2,4 MPa le 28 février 1991 à -1,7 MPa le 18 juillet 1991). Une remontée semblable est observée sur *Acacia tortilis* (figure 14D) mais d'amplitude moindre (0,4 MPa en 1990 et 0,6 MPa en 1991). Chez *Ziziphus mauritiana* (figure 14C) un phénomène identique s'observe également (amplitude de 0,55 MPa en 1990 et 0,4 MPa en 1991). En fait, dans chaque cas cette particularité coïncide systématiquement avec la perte totale du feuillage et les premières étapes du renouvellement du suivant (V0, V1, V2). Enfin, il faut remarquer que le plateau de forte tension de sève, en saison humide 1990, se prolonge sur quatre mois, en saison sèche suivante pour *Ziziphus mauritiana* contrairement aux deux *Acacia* où la tension de base ne diminue que seulement deux mois après l'arrêt des pluies.

*Balanites aegyptiaca*, par contre, réagit peu aux alternances hydriques saisonnières (figure 14D). En effet, la tension de sève passe de -2,1 MPa en saison sèche 1990 à -1,3 MPa en saison humide 1990, en 1991 aucune alternance ne peut être mise en évidence. La réaction aux pluies est faible et très lente. A noter que le stade phénologique V0 n'indique pas un repos végétatif mais une absence quasi-totale de feuillage (la majorité des grands individus présents sur le site d'étude n'étant que très peu feuillés).

Un autre comportement particulier est représenté par celui de *Boscia senegalensis* (figure 14F) qui a présenté la tension de base la plus négative quelle que soit la saison envisagée. Cette espèce marque bien l'alternance des saisons, soit 2 MPa de différence. On notera cependant que la tension de sève reste, en saison humide, très basse (-3 MPa) et que le plateau de tension se prolonge pendant quatre mois de saison sèche.

Il est clair que ces deux dernières espèces ne s'équilibrent pas avec les strates les plus humides du sol, tout au moins en saison humide. En effet, la réhumectation du profil, qui a lieu sur au moins 3m de profondeur (Cornet 1981), ne permet pas à ces deux espèces d'atteindre des valeurs de tension de base voisines de 0 contrairement aux autres espèces ligneuses.

La fréquence faible, mensuelle en moyenne, des mesures de tension de sève (liée à l'éloignement et l'isolement de la station d'étude) ne permet pas d'avoir des données sur la réponse des espèces aux alternances rapides d'épisodes pluvieux et secs en saison humide. Cependant, en pleine saison humide, un épisode sec particulier s'étalant sur 28 jours (20 août 1990 - 17 septembre 1990), 13 mm seulement, est ressenti par les végétaux qui accusent tous une baisse de tension. Cette diminution est très faible chez *Ziziphus mauritiana* et *Boscia senegalensis*, plus marquée chez *Balanites aegyptiaca* et très

importante pour les *Acacia* et *Combretum glutinosum*. Les réactions voisines de *Ziziphus mauritiana* et *Boscia senegalensis* ont probablement une origine différente, *Ziziphus mauritiana* ayant une réserve hydrique du sol plus élevée (léger bas-fond) alors que chez *Boscia senegalensis* cela traduirait plutôt une "paresse hydrique" dans le sens d'une absence de réaction rapide aux variations des précipitations.

### 3.3 SUIVIS SAISONNIERS DE LA TENSION DE SEVE MAXIMALE

Les espèces caducifoliées (figure 14 B,C,D) ont présenté après la chute des feuilles (stade V0) en fin de saison sèche, une remontée de la tension de sève maximale vers des valeurs proches de la tension de base alors que l'ETP augmente pendant cette période (voir figure 5). Cette variation de la tension maximale semble donc uniquement liée à la réduction de la surface foliaire. Puis, avec l'acquisition du nouveau feuillage, avant l'arrivée des premières pluies, il se crée un écart plus ou moins grand entre la tension de base et la tension minimale. Celui-ci devient ensuite très important en saison des pluies lorsque l'intégralité du feuillage est en place. A ce stade, *Acacia senegal* (figure 14 B) montre un maintien de sa tension maximale à des valeurs voisines de -2,6 MPa tout au long de la saison humide jusqu'à la chute des feuilles. Par contre, *Ziziphus mauritiana* et *Acacia tortilis* (figure 14 C et D), présentent une diminution régulière de leur tension maximale avec la progression de la saison sèche. A noter, que l'impact de la consommation du feuillage d'*Acacia tortilis* par des insectes prédateurs à la fin du mois de septembre 1990 n'est quasiment pas perceptible sur la tension de sève maximale en raison d'un renouvellement très rapide de celui-ci (figure 13D).

*Boscia senegalensis* présente aussi une baisse progressive de sa tension maximale dès la fin de la saison humide jusqu'à la saison humide de l'année suivante (figure 14 F). La tension maximale peut alors passer de -5,3 MPa à des valeurs inférieures à -7MPa (limites de la chambre à pression).

Par contre, *Combretum glutinosum*, espèce à feuillage permanent, montre un processus inverse (figure 14 A). En effet, en fin de saison sèche et au début de la saison humide suivante cette espèce montre une augmentation de la tension minimale qui passe de -3 à -2 MPa. Ces tensions moins négatives sont sans doute liées à une défoliation de plus en plus importante avec la progression de la saison sèche. De plus, il est probable que le temps nécessaire à la reconstitution de ce feuillage soit plus ou moins long et se prolonge jusqu'au milieu de la saison humide suivante. Ceci pourrait alors expliquer les valeurs de tension encore fortes au début de cette saison.



Enfin, *Balanites aegyptiaca* n'a montré presque aucune sensibilité à l'alternance des saisons (figure 14E). Ainsi, des valeurs de tension maximales de l'ordre de -4 MPa ont été enregistrées sur l'ensemble des deux années à l'exception du 25 mars 1990, valeur particulière pour laquelle aucune explication n'a pu être fournie (erreur de mesure ?).

### 3.4 TENSION DE RECUPERATION

Quels que soient la saison et le stade phénologique considérés, le suivi saisonnier de la tension de récupération a montré des valeurs très proches de la tension de sève de base à l'exception de *Boscia senegalensis* et de *Ziziphus mauritiana* lors des stades défeuillés et pré-feuillés (V0, V1, V2). Cependant, relevons le fait que *Ziziphus mauritiana* sera probablement en équilibre en fin de nuit en saison humide contrairement à *Boscia senegalensis* qui reste à -3,5 MPa. Globalement, il semble qu'un phénomène de cavitation des vaisseaux conducteurs, capable de modifier dans d'importantes proportions la récupération hydrique en fin de journée, soit peu probable et/ou limité.

Ces observations nous ont alors conduits à présenter une valeur moyenne de récupération à partir de l'équation 1 dont les résultats sont présentés dans le tableau 4. On peut remarquer que cette récupération, qui est dans l'ensemble assez rapide varie de 91 % MPa pour *Acacia senegal* à 68 % pour *Ziziphus mauritiana*.

Tableau 4 : Valeurs moyennes de  $G_t$  (toutes saisons confondues) en % et leur écart type.

	Gt
<i>C. glutinosum</i>	83 ± 9
<i>A. senegal</i>	91 ± 11
<i>Z. mauritiana</i>	68 ± 29
<i>A. tortilis</i>	83 ± 15
<i>B. aegyptiaca</i>	89 ± 9
<i>B. senegalensis</i>	76 ± 9

### 3.5 DELTA

L'analyse détaillée de l'évolution saisonnière du delta (équation 2) des différentes espèces sépare très nettement les espèces à feuillage permanent des espèces à feuillage caducifolié. Chez ces dernières, le delta maximum est de l'ordre de 2 à 2,5 MPa mais présente des variations saisonnières telles que les valeurs minimales, qui s'observent le plus souvent en fin de saison sèche, sont comprises entre 0 et 0,5 MPa. Ainsi, pour *Acacia senegal* (figure 15B) delta devient nul alors que l'ETP a augmenté ce qui traduit bien le fait que ces variations sont essentiellement liées à la quantité de feuilles présentes sur l'arbre. A noter, que pour *Acacia senegal*, le delta atteint sa valeur maximale en fin de saison humide contrairement à *Ziziphus mauritiana* et *Acacia tortilis* (figure 15 C et D) qui montrent une augmentation progressive de delta jusqu'au milieu de la saison sèche. Cette augmentation est peut être liée à un accroissement du feuillage (difficile à estimer à partir d'une méthode visuelle) et/ou à une augmentation de la demande évaporative de l'atmosphère en saison sèche et/ou une modification de la porosité des feuilles sénescentes et/ou une diminution de la conductivité hydraulique du système sol-plante.

Par contre, chez les espèces à feuillage permanent, les fluctuations saisonnières sont beaucoup plus faibles. Chez *Combretum glutinosum*, le delta ne dépasse jamais 2 MPa (figure 15 A), il atteint 2,6 MPa chez *Balanites aegyptiaca* (figure 15 E) et 3 MPa chez *Boscia senegalensis* ou peut-être plus (figure 15 F).

## 4 DISCUSSION - CONCLUSION

Rappelons que le but du travail exposé dans ce chapitre était d'obtenir des données concernant le régime hydrique des six espèces ligneuses cohabitant en zone sahélienne, et d'en déduire éventuellement des renseignements sur la manière dont chacune exploite la ressource hydrique du sol.

Si les résultats présentés ne permettent pas de répondre à la question d'une différence dans les modes d'exploitation de la ressource en eau du sol (stratification spatiale et variation temporelle) ils permettent par contre de définir trois grands types de fonctionnement dont certains recoupent en partie le fonctionnement phénologique des différentes espèces:

1) le groupe 1 dont le seul représentant est *Combretum glutinosum*, se caractérise par un

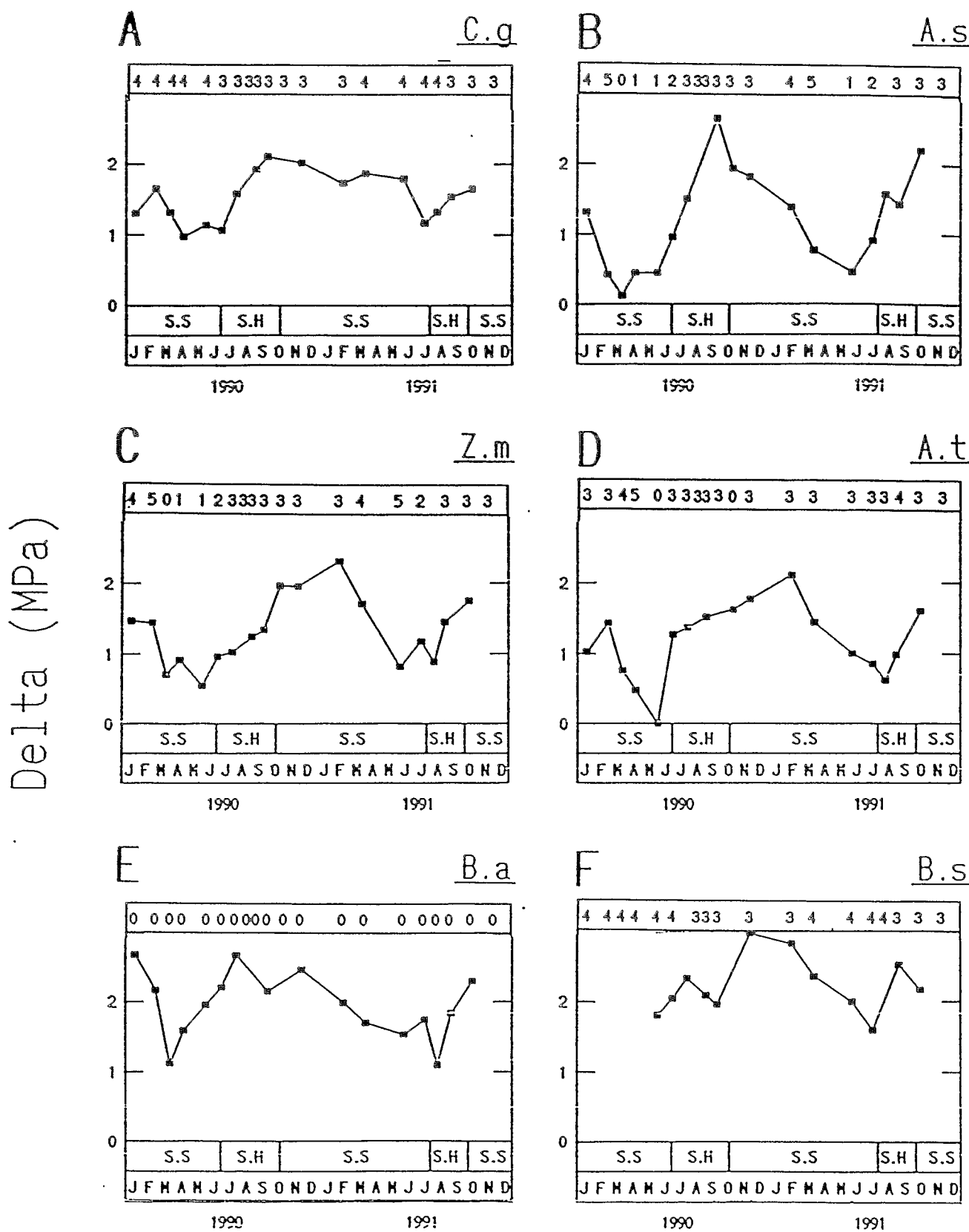


Figure 15 : Variation saisonnière du delta (en MPa) de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F) en 1990 et 1991. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.

maintien élevé de la tension de base en saison sèche (-1,1 MPa) ; peut-être en exploitant les strates profondes du sol et en limitant ses pertes en eau par défoliation partielle en saison sèche (stade V4),

2) le groupe 2 représenté par les espèces caducifoliées (*Acacia senegal*, *Acacia tortilis* et *Ziziphus mauritiana*) qui se caractérise par la présence d'un phénomène de remontée de tension de base plus ou moins important selon l'espèce en fin de saison sèche, cette remontée se produisant systématiquement après la perte totale du feuillage et avant les premières étapes du renouvellement du suivant. Les espèces de ce groupe sont aussi capable, en fonction de l'eau du sol disponible, liée aux précipitations de l'année, de moduler dans le temps leur phase de feuillaison et défoliation. Ceci leur permet d'exploiter au maximum la ressource en eau quand celle-ci est disponible et d'éviter la contrainte hydrique (delta faible en saison sèche),

3) enfin, le groupe 3 constitué par *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* se caractérise par une tension de base très basse (-1,3 MPa et -3,0 MPa) en saison humide contrairement aux espèces des deux autres groupes. Il est donc d'ores et déjà clair que ce dernier groupe ne s'équilibre pas avec les strates du sol les plus humides. Bien que ces deux espèces possèdent un delta voisin il semble avoir une origine différente. En effet, si l'on calcule à partir des données de Poupon (1980) le rapport surface foliaire / section du tronc à la base (en  $m^2/m^2$ ) pour un individu moyen on obtient des valeurs comprises selon l'année entre 0,9 et 3,6 pour *Balanites aegyptiaca* et 9,8 et 40,3 pour *Boscia senegalensis* pour des conductances stomatiques maximales de respectivement 0,26 et 0,41  $mol\ m^{-2}s^{-1}$ . Un delta voisin, compte tenu du fait que le rapport des transpirations est très probablement d'un facteur 10 ou plus entre ces deux espèces, laisse donc supposer que *Balanites aegyptiaca* a une conductance hydraulique beaucoup plus faible que celle de *Boscia senegalensis*. Nous tenterons d'apporter des éléments supplémentaires sur ce point dans le chapitre VI.

Afin de compléter l'interprétation de la très grande variété de comportements observée à partir des résultats de tension de sève et des états phénologiques il est nécessaire d'approfondir plus en détail les deux phénomènes inattendus que nous avons mis en évidence, à savoir:

1) une remontée de la tension de base des espèces caducifoliées après la chute des feuilles et avant les étapes du débourrement en saison sèche,

2) la présence de tension de base très basse en saison humide pour *Boscia senegalensis* et

*Balanites aegyptiaca* contrairement aux autres espèces.

#### 4.1 CAS DES ESPECES CADUCIFOLIEES

Pour toutes les espèces caducifoliées un phénomène, d'amplitude variable mais toujours observé, de remontée de tension de base, précèdent légèrement ou concomitant à un débourrement avant l'arrivée des pluies a été mis en évidence. Ainsi, pour *Acacia senegal* (figure 14B), espèce pour laquelle ce phénomène est le plus important, cette remontée est 1,1 MPa en milieu de saison sèche 1990.

Cette variation de la tension de base peut-elle être reliée au phénomène de débourrement en fin de saison sèche ?

Rappelons que ce débourrement en saison sèche, qualifié de précession de la feuillaison par Le Houérou (1989) a aussi été observé de façon ponctuelle par Poupon (1980) et Bille (1977) au Sénégal sur *Acacia senegal* et *Guiera senegalensis*. Il a été signalé dans d'autres savanes du monde, en Afrique Australe (Lawton 1980, Pellew 1980, Walker 1980) et en Amérique du sud (Sarmiento *et al.* 1985, Borchert 1980, Reich et Borchert 1982).

Borchert (1980), qui observe une augmentation du diamètre des tiges d'*Erythrina poeppigiana* après la chute des feuilles et avant le débourrement en saison sèche, interprète ce phénomène de la façon suivante. Au cours de cette saison, l'eau transpirée excède les capacités d'absorption du système racinaire ce qui induit une diminution du potentiel hydrique des tissus de la plante par rapport à celui du sol. Ceci provoque alors la sénescence foliaire et la chute des feuilles. Après réduction des pertes en eau dues à l'arrêt de la transpiration, une lente absorption de l'eau du sol semble suffisante pour réalimenter la plante en eau, provoquer une augmentation du diamètre des tiges et permettre alors le débourrement. L'hypothèse d'une lente rééquilibration, entre le sol et la plante après limitation complète des pertes en eau par un feuillage sénescant, semble peu probable dans le cas de notre étude au vu des bonnes capacités de réhydratation de ces espèces caducifoliées et notamment des *Acacia* ( $G_t = 83$  à  $91\%$ ).

Une autre explication peut-être proposée par analogie avec ce que Braun (1983) observe sur des espèces ligneuses des régions tempérées. L'analogie se situant au niveau du débourrement, dans notre cas, en saison sèche moment le plus défavorable d'un point de vue hydrique, dans celui de Braun, au début du printemps (février) saison encore peu favorable d'un point de vue thermique. Cet auteur mesure une quantité

d'eau entrant dans le système vasculaire entre 10 et 20 jours avant l'apparition des feuilles pour des espèces des régions tempérées. Il attribue ce phénomène à une élévation de la pression osmotique dans le xylème. Celle-ci est liée à l'activité de phosphatases acides hydrolysant l'amidon dans des tissus situés à proximité des tissus xylémiens (Braun 1984). Plus récemment, Cottignie (1990), sur les bourgeons de *Fraxinus excelsior* L., montre une élévation considérable de la pression osmotique, suivie par une réhydratation rapide et enfin par une reprise d'activité au niveau du bourgeon. Cet auteur suppose que des sucres pourraient participer activement au contrôle de la réhydratation du bourgeon au moment de la reprise de croissance. Sur des rameaux de noyer non feuillés, Améglio et Cruziat (1992) observent en hiver une augmentation de la pression osmotique de la sève xylémienne. Cette mise sous pression, qui peut atteindre des valeurs de + 0,5 MPa, est liée à l'apparition de sucre soluble dans la sève xylémienne dont la libération semble stimulée par les températures froides. D'après Améglio (1991), cette situation conduirait à la possibilité d'exudation hivernale de sève grâce à un "réarrangement de l'eau" au niveau des parties aériennes mais également par absorption racinaire, même si cette absorption racinaire reste très faible. Bien que ces données bibliographiques se réfèrent à une zone éco-climatique très différente, ce schéma général de modification hydrique au moment de la mise en place du débourrement concernant ces espèces sahéliennes pourrait être avancé.

Ainsi, on peut supposer qu'une libération de solutés osmotiquement actifs s'est produite dans les vaisseaux xylémiens, modifiant alors la composante osmotique de la sève xylémienne habituellement très faible. Le potentiel hydrique de base, n'ayant probablement que très peu changé entre la perte des feuilles et la phase défeuillée (pas de précipitation), ses composantes se seraient alors modifiées. C'est très certainement cette modification que nous avons détectée lors de la mesure à la chambre à pression, l'augmentation de la tension de sève étant équivalente en valeur absolue au potentiel osmotique de la sève xylémienne qui contient probablement des solutés osmotiquement actifs.

Enfin, il faut signaler que chez les deux *Acacia*, la chute des feuilles est souvent suivie du phénomène de gommose (exsudation spontannée de gomme). Ce phénomène est d'intensité variable d'une année à l'autre et semble d'autant plus important que le niveau de contrainte hydrique subi par l'individu est fort. La simultanéité de la récupération de tension de sève de base et de gommose incite à penser qu'il existe une corrélation entre les deux phénomènes. Ceci d'autant plus que:

1) la gommose (Giffard 1966) comme la remontée de tension sont plus importantes chez

*Acacia senegal* que chez *Acacia tortilis*,

2) que l'intervention de l'éthylène semble associée aussi bien au phénomène d'abscission, de sénescence et de chute des feuilles (McMichael *et al.* 1972, McMichael *et al.* 1973, El-Beltagy et Hall 1974) qu'à celui de gommose (Olien et Bukovac 1982, Bhatt et Mohan Ram 1990). Au cours de la gommose il se produit une hydrolyse des réserves en amidon dans les tissus gommifères (Mouret 1985) qui pourrait être à l'origine d'un transfert de sucres dans le xylème abaissant ainsi son potentiel osmotique.

On retiendra donc que la tension de sève, telle qu'elle est mesurée ici, peut ne pas donner une bonne indication du potentiel hydrique du végétal lorsque la composante osmotique de la sève brute devient importante. Sans mesure de cette composante, on est dans l'incertitude en ce qui concerne le potentiel hydrique de la plante et, même avant la remontée de tension, on peut éventuellement envisager que le potentiel hydrique du végétal soit plus faible que la valeur de tension mesurée.

#### 4.2 CAS DE *Boscia senegalensis* ET DE *Balanites aegyptiaca*

Ces deux espèces ont montré des tensions de base très négatives malgré la réhumectation du profil sur au moins 3 m en saison humide (Cornet 1981). Il semble donc qu'il n'y ait pas d'équilibre entre tension de base et potentiel du sol contrairement aux autres espèces, quelles soient ligneuses ou herbacées (tension de base de *Brachiaria ramosa*, *Digitaria horizontalis* et *Cenchrus biflorus* comprise entre -0,1 et -0,3 MPa).

Avant d'interpréter ce résultat plus en détail il nous a semblé nécessaire de s'interroger sur la présence éventuelle d'un artefact de mesure concernant la tension de base.

Tout d'abord, soulignons le fait que les échantillonnages ont été réalisés à hauteur d'homme et très souvent près du tronc dans le cas particulier de *Balanites aegyptiaca*. En ce qui concerne *Boscia senegalensis*, espèce de petite taille, des mesures de tension de base effectuées au collet n'ont pas montré de différences avec celles de la couronne. On peut donc logiquement supposer que ces mesures de tension sont sans doute voisines des valeurs les moins négatives que l'on puisse rencontrer au sein de la couronne peu avant le levé du soleil. L'origine de valeur aussi négative en fin de nuit pourrait être le résultat d'une transpiration nocturne pour ces deux espèces. Si cela ne semble pas être le cas pour les feuilles de *Boscia senegalensis* (impossibilité de détecter au poromètre une transpiration en fin de nuit), ceci n'a par contre pas été vérifié pour *Balanites*

*aegyptiaca* et on ne peut exclure à priori un certain niveau de transpiration au cours de la nuit. On peut aussi envisager une hypothèse de ce type pour les rameaux de cette espèce. Notons cependant, que pour la saison qui nous intéresse (saison humide) l'humidité atmosphérique est souvent très élevée en fin de nuit. Par conséquent, le gradient de tension entre l'air et les organes susceptibles de transpirer est souvent très faible (inférieur à 0,4 KPa) ce qui réduirait fortement les pertes en eau au cours de la nuit.

D'autres auteurs ont aussi observé une absence d'équilibre entre la tension de base et le potentiel hydrique des strates les plus humides. Ainsi, dans le désert du Negev, Schulze *et al.* (1980), malgré des irrigations pendant plusieurs mois, observent des tensions de base voisines de -2 à -3 MPa pour *Zygophyllum dumosum* et *Artemisia herba-alba* ; de même, Ourcival (1992) et Ourcival et Berger (accepté), après culture en pot de jeunes plants issus de graines d'*Artemisia herba-alba* observent des tensions de base de l'ordre de -2 MPa malgré une irrigation à capacité au champ pendant plusieurs semaines. Ce phénomène a aussi été observé dans les forêts tropicales sèches du Vénézuéla, où Sobrado (1986), note qu'après la saison des pluies (900 mm), les tensions de base les moins négatives de trois espèces à feuillage permanent sont supérieures ou égales à -1,6 MPa alors que la tension des espèces à feuillage caduque est voisine de -0,5 MPa. De même, en Australie, Myers et Neales (1984) montrent que pour deux espèces d'*Eucalyptus* la tension de base atteint une valeur maximale de -1,62 MPa après des pluies abondantes. Enfin, au U.S.A, dans le désert du Sonoran, Monson et Smith (1982), observent que le potentiel de base de quatre espèces ligneuses à feuillage permanent est toujours très négatif (-1 à -1,6 MPa) même après précipitation.

On peut remarquer, que ce phénomène n'est observé qu'en zones sèches ou en régions à saisons très contrastées avec de longues périodes avec peu ou sans précipitation. Il s'agit toujours d'espèces à feuillage permanent ou possédant des organes transpiratoires après la chute des feuilles (rameaux photosynthétiques pour *Zygophyllum dumosum* par exemple). Signalons aussi le cas de l'halophyte *Salicornia patula*, qui, cultivée dans des solutions à différentes salinités, montre des tensions de base toujours plus négatives que le potentiel hydrique de la solution (Berger et Ramadan 1979).

Un tel déséquilibre entre le sol et la plante est en général expliqué par une très forte résistance au passage de l'eau dans le trajet sol-plante (Slatyer 1962, Myers et Neales 1984, Sobrado 1986). Le comportement de ces deux espèces suggère donc qu'une importante résistance pourrait se situer au niveau de la plante, soit dans le trajet extra vasculaire, soit dans le trajet vasculaire et être variable. Ainsi Brouwer (1954), qui



observe une non linéarité entre le gradient de potentiel et le débit à travers le système racinaire, a expliqué ce phénomène par une augmentation de la résistance hydraulique lorsque le gradient de potentiel diminue. Passioura (1988) reprend cette idée en proposant un système hypothétique de valve à seuil de pression de déclenchement. Un tel phénomène aboutirait à un gradient de potentiel résiduel entre la plante et le sol lorsque le débit devient plus faible. La seule différence, avec l'expérimentation de Brouwer (1954) réalisée sur une mésophyte telle que *Vicia faba* et une xérophyte comme *Boscia senegalensis*, serait donc un seuil plus important de déclenchement de l'ouverture de la valve. Cependant, la nature bio-physique de cette valve n'est pas élucidée et ce processus reste donc hypothétique. On pourrait évoquer également, pour expliquer une variation de résistance hydraulique, un phénomène d'embolie des vaisseaux. Cependant, il semble qu'un tel processus ne puisse être évoqué pour expliquer la particularité de *Boscia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca*. En effet, la récupération en fin de journée et en début de nuit, même si elle est légèrement plus faible que celle des autres espèces reste grande. Il est donc difficile de concevoir une embolie importante des vaisseaux alors que leur tension est en train de diminuer.

Mais quelle serait alors la signification biologique et écologique de cette variation de résistance hydraulique racinaire et du déséquilibre qu'elle entraîne ?

Rappelons que *Boscia senegalensis* a une tension de sève qui varie de -3 à une valeur inférieure à -7 MPa. On peut alors s'interroger sur l'impact d'une réhydratation rapide conduisant à un potentiel total voisin de zéro, les cellules de ces deux espèces n'ayant peut-être pas la possibilité de soutenir un tel état hydrique dans lequel la pression de turgescence est maximale. Ainsi, une résistance importante, permettrait aux cellules de ces végétaux de ne pas être soumises à une variation de leur état hydrique d'amplitude aussi élevée que si elles s'équilibraient avec le sol en saison humide (Berger et Ramadan 1979). S'agit-il là d'une conséquence pour une plante vivant toute l'année à des tensions aussi basse ? La question reste ouverte.

Il semble donc que le comportement hydrique de *Boscia senegalensis* et de *Balanites aegyptiaca* ne puisse être interprété à partir de modèles simples et purement physiques de transfert d'eau dans le système sol-plante (pas de résistance variable, pas de capacitance, non prise en compte de la phénologie racinaire...). Par contre, pour les autres espèces, la tentative semble réalisable. Un des problèmes dans ce type d'approche sera alors de déterminer comment s'établit le potentiel de base de la plante dont le système racinaire s'étage dans des strates de sol à humidité très différente.

Une des façons de progresser serait donc de connaître la répartition des potentiels et des racines dans le sol et de vérifier qu'un modèle aussi simple que possible prenant en compte ces aspects, restitue bien les valeurs de tension de base observées. Cette tentative, sur deux espèces (*Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*), pour lesquelles on dispose de données hydriques du sol, constituera l'essentiel du chapitre suivant.

## CHAPITRE III

### RELATIONS ENTRE L'ETAT HYDRIQUE DU SOL ET LA TENSION DE SEVE DE BASE D'ACACIA TORTILIS ET DE BALANITES AEGYPTIACA

#### 1 INTRODUCTION

Dans le chapitre précédent nous avons mis en évidence pour deux espèces (*Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*) une absence d'équilibre en saison humide entre la tension de sève de base et les strates les plus humides du sol contrairement aux autres espèces. Ceci nous a alors conduits à envisager un phénomène biologique particulier qui interdirait un tel équilibre. Cependant, avant d'entreprendre des études de transfert d'eau entre le sol et la plante en condition contrôlées, il conviendrait de connaître plus précisément les relations potentiel hydrique du sol-tension de sève de base. C'est ce que nous nous proposons d'étudier dans ce chapitre. Le choix des espèces ayant été conditionné par le dispositif expérimental mis en place pour l'étude des bilans d'eau, seuls *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca* espèces à tension de base contrastée en saison humide, l'une étant forte et l'autre basse, ont pu être retenus.

Rappelons que les multiples modèles de transfert d'eau dans le système sol-plante qui pourraient guider notre réflexion sur la relation entre le potentiel de base d'une plante et celui du sol dans laquelle elle s'alimente, sont basés sur des lois physiques simples analogues à la loi de Darcy ou celle d'Ohm (Van der Hornert 1948, Gardner 1960, Hillel *et al.* 1976, Berger 1981, Cruiziat et Thomas 1988, Campbell 1991, Lafolie 1991). D'après Maertens et Blanchet (1981), la conséquence d'un système racinaire réparti expérimentalement dans deux compartiments à des potentiels hydriques différents (split root system) et bien contrôlés (solution nutritive plus PEG), est l'obtention d'un potentiel de base qui représente la moyenne des potentiels de ces compartiments pondérés par la densité racinaire. Ceci paraît effectivement plausible dans la mesure où en solution nutritive la conductivité du système sol-racine sera probablement identique dans les deux compartiments ce qui a effectivement été observé sur le tournesol (Maertens et Massad 1979) et sur le soja (Maertens et Blanchet 1981).

Cependant, appliqué au champ, ce modèle qui suppose implicitement que la conductivité sol-racine est identique dans chaque strate, va impliquer qu'au cours de la nuit, le potentiel de la plante, tendant à s'équilibrer avec le potentiel des strates les plus humides, remonte au-dessus de celui des strates les plus sèches. Un transfert d'eau serait alors possible des strates les plus humides vers les strates les plus sèches (hydraulic lift) (Baker et Van Bavel 1986, Caldwell et Richard 1989, Passioura 1988). Ces débits devraient, si les conductances hydrauliques restent constantes, atteindre des valeurs du même ordre de grandeur que celles observées de jour, lors du processus de transpiration. Or, des débits d'une telle intensité n'ont jamais été observés. Les quelques cas signalés (Baker et Van Bavel 1986, Richard et Caldwell 1987) correspondent à des débits plus faibles.

De fait, un processus s'oppose à un tel transfert: la diminution importante de la conductance du système sol-racine lorsque celui-ci se dessèche. Cette perte de conductivité hydraulique se situe au niveau du sol, de l'interface sol-racine (moins bon contact entre le sol et la racine) et de la racine (subérisation par exemple) (Huck *et al.* 1970, Vartanian 1981). Si la conductance du système sol-plante chute, comme il est probable lors du dessèchement du sol, l'équilibre va alors se faire avec les strates du sol les plus humides.

Dans ces conditions doit-on considérer que la plante s'équilibre, en fin de nuit avec la strate du sol la plus humide ? Ou doit-on considérer que son potentiel s'équilibre avec un potentiel moyen du sol exploité (moyenne pondérée par les densités racinaires relatives de chaque strate) ?

Afin de répondre à ces questions, nous comparerons dans un premier temps de façon qualitative ( $>$ ,  $<$ ,  $=$ ) les valeurs de tension de base et les profils de potentiel du sol à une même date pour les bosquets à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca* dominants. Etant donné que le système racinaire des arbres s'étend sur une certaine distance à partir du tronc il nous faudra d'abord apprécier sa zone d'influence, ce qui nous amènera à tracer des profils de potentiel du sol à différentes distances entre le tronc et la zone externe de prospection des racines. Puis, dans un second temps, nous tenterons de déterminer les profils d'extraction racinaire (moyenne sur toute la zone d'influence des arbres) à partir des profils de potentiel hydrique du sol et des profils de densité de racines actives. A ce stade nous tenterons, à partir des profils de densité racinaire et de potentiel du sol de générer par modélisation un potentiel de base de la plante qui sera une moyenne pondérée par la densité racinaire et les potentiels de chaque strate du sol exploité.

## 2 MATERIEL ET METHODE

### 2.1 MESURE DE L'HUMIDITE DU SOL

Sur la station de Souilène, un dispositif expérimental constitué de 15 tubes d'accès à la sonde à neutron en duralium (D= 41-45 mm) descendant jusqu'à 4,5 mètres a été mis en place (figure 16). Les tubes sont disposés de la façon suivante:

- les tubes 1,2,3 sont situés sous un bosquet d'*Acacia tortilis*
- les tubes 4,5,6 dans un bosquet dominé par *Balanites aegyptiaca*
- les tubes 10,11,14,15 dans une zone lisière
- et les tubes 7,8,9,12,13 dans une zone strictement herbacée.

Une sonde à neutron de type "Solo 25" a été utilisée et l'étalonnage a été réalisé par la méthode gravimétrique (Grouzis *et al.* 1991, Nizinski et Grouzis 1991). Les mesures, réalisées de façon mensuelle en saison sèche et décadaire en saison humide, ont été effectuées tous les 0.10 m jusqu'à un mètre de profondeur, tous les 0.20 m jusqu'à 2 mètres et tous les 0.50 m jusqu'à 4,5 mètres de profondeur.

### 2.2 MESURE DU POTENTIEL HYDRIQUE DU SOL

Ces mesures ont été réalisées à l'aide d'un dispositif de type Muntz, constitué par:

- un infiltromètre à anneau de 1 m de diamètre et d'une hauteur de 0.20 cm enfoncé dans le sol sur une profondeur de 0.10m,
- 3 tubes neutroniques associés à une série de psychromètres (PC 55, Wescor). Ces psychromètres, à raison de trois par strates, ont été installés tous les 0,10 m de la surface jusqu'à 1m et tous les 0,5 m de 1 m à 4,5 m. Afin de limiter le développement de gradients de température au niveau des thermocouples, en particulier pour les premières strates du sol (0 à 0,5 m) les sondes ont été placées horizontalement. Les mesures ont été réalisées avec un microvoltmètre (HR-33T, Wescor) avec des temps de refroidissement différents selon l'état hydrique du sol. Celui-ci était de 5s pour des potentiels compris entre 0 et -0.5 MPa, 10s entre 0.5 et 2,5 MPa et 15s au de là de -2.5 MPa.

En saison sèche, une réhumectation homogène du profil a été réalisée par des apports

# STATION D'ETUDE

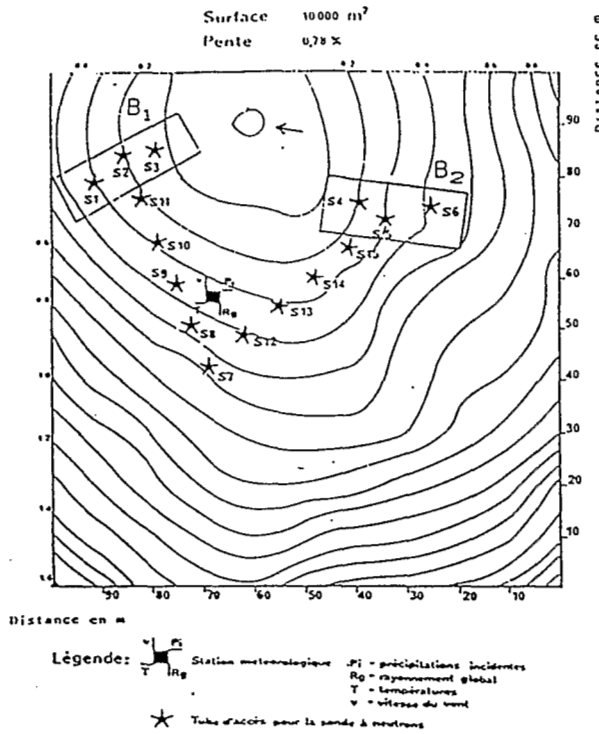


Figure 16 : Dispositif expérimental des tubes neutroniques sur la station d'étude d'après Nizinski et Grouzis (1991). Les encadrés B<sub>1</sub> et B<sub>2</sub> symbolisent respectivement le bosquet à *Acacia tortilis* et le bosquet à *Balanites aegyptiaca*. La flèche indique le point le plus bas de la station d'étude.

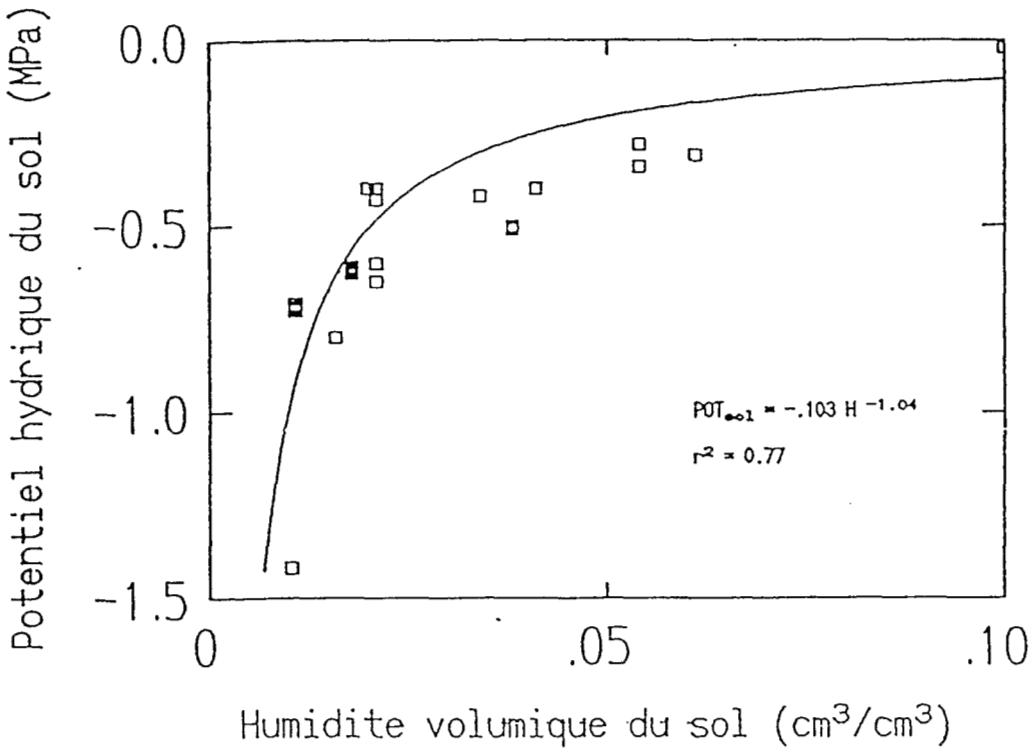


Figure 17 : Exemple de relation obtenue entre l'humidité volumique du sol (cm<sup>3</sup>/cm<sup>3</sup>) et le potentiel hydrique du sol en (MPa) pour la strate de sol correspondant au niveau 4m.

d'eau successifs jusqu'à ce que le front de réhumectation pénètre à 1,2 m. Puis ce sol s'est desséché pendant plusieurs semaines. Plusieurs séries de mesures d'humidité volumique et de potentiel hydrique du sol ont alors été réalisées de façon simultanée. A partir de ces données, une relation a été établie pour chaque strate, entre l'humidité volumique et le potentiel matriciel du sol selon la formulation proposée par Gardner (1960):

$$\text{Potentiel hydrique du sol} = A H^B \quad (3)$$

où H représente l'humidité volumique ( $\text{cm}^3/\text{cm}^3$ ) et A et B des constantes. Un exemple du type de relation obtenue pour chaque strate du sol est présenté figure 17.

### 2.3 MESURE SUR LES PLANTES

Selon la méthodologie présentée dans le chapitre précédent un suivi saisonnier de tension de sève de base a été réalisé sur *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*.

## 3 RESULTATS

### 3.1 VARIATION DU POTENTIEL DU SOL EN FONCTION DE L'ELOIGNEMENT DU CENTRE DE CHAQUE BOSQUET

L'examen des profils de potentiel hydrique dans le sol, depuis le centre de chaque bosquet jusqu'à la zone de hors-couvert en saison sèche (avril 1990), peut nous permettre d'apporter des éléments concernant l'extension horizontale du système racinaire actif des ligneux (figure 18 et 19).

Ainsi, pour *Acacia tortilis* (figure 18), on constate que le profil correspondant au tube situé à 50m du bosquet (tube 7) ne présente que peu de déformation comparé aux autres profils. Par contre, au fur et à mesure que l'on s'approche du bosquet on observe une baisse de potentiel pour des profondeurs comprises entre a) 0,8 m et 1,6 m avec un maximum de creux à 1 m et b) 2,5 m et 3,5 m avec un maximum de creux à 3 m. Cette analyse nous mène à envisager deux zones de forte localisation racinaire. La première, qui se situe autour de 1 m, montre une extension horizontale d'environ 30 m et la seconde (3 m) présente une extension horizontale plus difficile à cerner. Au delà de 3,5 m les courbes semblent indiquer l'absence de racines.

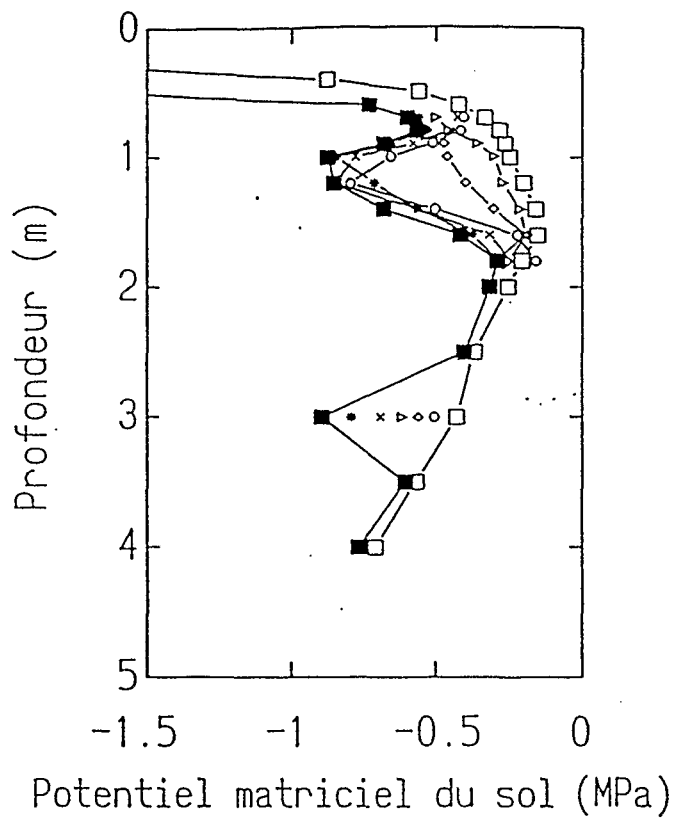


Figure 18 : Evolution des profils de potentiel matriciel du sol du centre du bosquet à *Acacia tortilis* (carrés pleins) jusqu'à la zone de hors couvert située à 50 m (carrés vides) pour la journée du 18 avril 1990. Les cercles, les croix, les étoiles, les losanges, les triangles correspondent respectivement à une distance de 5, 15, 25, 35, 45m du centre du bosquet.

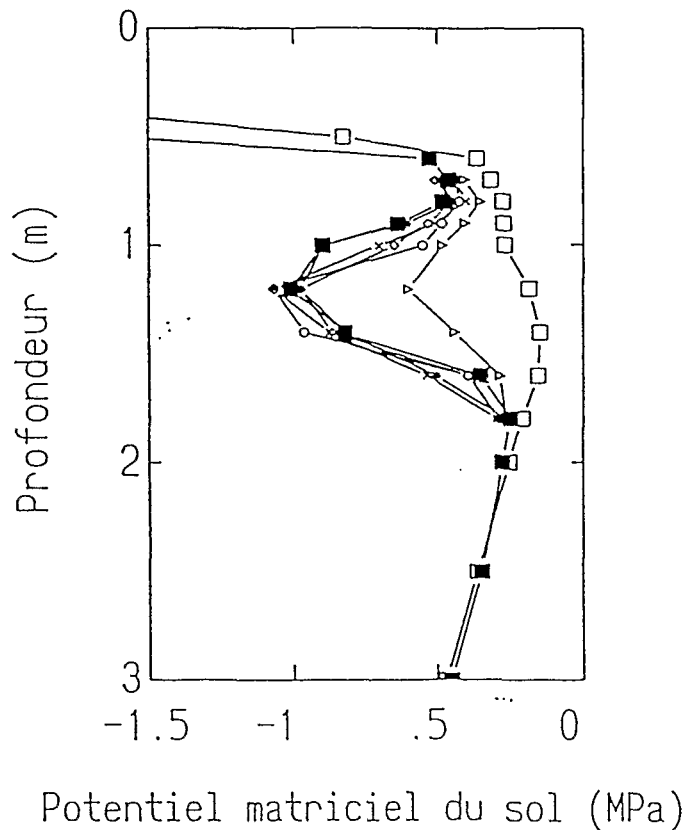


Figure 19 : Evolution des profils de potentiel matriciel du sol du centre du bosquet à *Balanites aegyptiaca* (carrés pleins) jusqu'à la zone de hors couvert située à 50 m (carrés vides) pour la journée du 18 avril 1990. Les cercles, les croix, les étoiles, les losanges, les triangles correspondent respectivement à une distance de 5, 15, 25, 35, 45m du centre du bosquet.



Le même type d'analyse sur *Balanites aegyptiaca* (figure 19) a montré une baisse de potentiel pour des profondeurs situées entre 0,8 m et 1,8 m. Cette chute de potentiel, encore faible pour le tube le plus externe (50 m), a par la suite la même intensité à partir de 40 m jusqu'au centre du bosquet. On peut donc conclure qualitativement que *Balanites aegyptiaca* présente une forte extension horizontale jusqu'à 40 m et plus du centre du bosquet. Au-delà de 2 m de profondeur les courbes de potentiel sont identiques ce qui semble indiquer l'absence de racines profondes.

### 3.2 COMPARAISON QUALITATIVE ENTRE LA TENSION DE BASE ET LE POTENTIEL HYDRIQUE DU SOL

L'examen des profils de potentiel hydrique du sol de chacun des bosquets, en saison sèche et en saison humide (figure 20 et 21) et leur comparaison à la tension de base d'*Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca* permet d'apporter des éléments de réponse qualitatifs concernant l'équilibre entre le sol et la plante.

Ainsi, pour les deux années d'étude, des différences ont été observées entre la tension de base et le potentiel hydrique du sol de la strate la plus humide pour le bosquet à *Acacia tortilis* (figure 20) quelle que soit la saison envisagée. Cette différence élevée en saison sèche (1,2 MPa en 1990 et 1,4 MPa en 1991) diminue ensuite en saison humide (0,4 MPa en 1990 et 0,5 MPa en 1991). Il est donc très net qu'*Acacia tortilis* ne s'équilibre pas avec la strate du sol la plus humide (au moins en saison sèche) à l'inverse des observations réalisées sur d'autres espèces (Aussenac *et al.* 1984, Garnier et Berger 1987, Tardieu *et al.* 1990). De même, pour le bosquet à *Balanites aegyptiaca* dominants (figure 21) où les différences sont encore plus importantes quelle que soit la saison envisagée. Ainsi, celles-ci s'élèvent à 1,7 et 2,1 MPa en saison sèche et à 1,1 et 1,2 MPa en saison humide pour respectivement 1990 et 1991.

L'équilibre en fin de nuit avec la strate du sol la plus humide est donc à exclure. Cependant, il semble d'ores et déjà que l'hypothèse d'un potentiel du sol moyen pondéré par la densité racinaire soit peu probable dans un certain nombre de cas, en particulier pour *Balanites aegyptiaca* en saison humide (les valeurs de potentiel du sol sont toujours supérieures à la tension de base quelle que soit la profondeur envisagée). En saison sèche, il n'est pas exclu à priori que la tension de base soit une moyenne pondérée par la densité racinaire entre les strates de surface très sèches et les strates en profondeur plus humides. On sait en effet, qu'une grande proportion des racines est située dans les premières strates du sol pour les espèces ligneuses des régions savanes

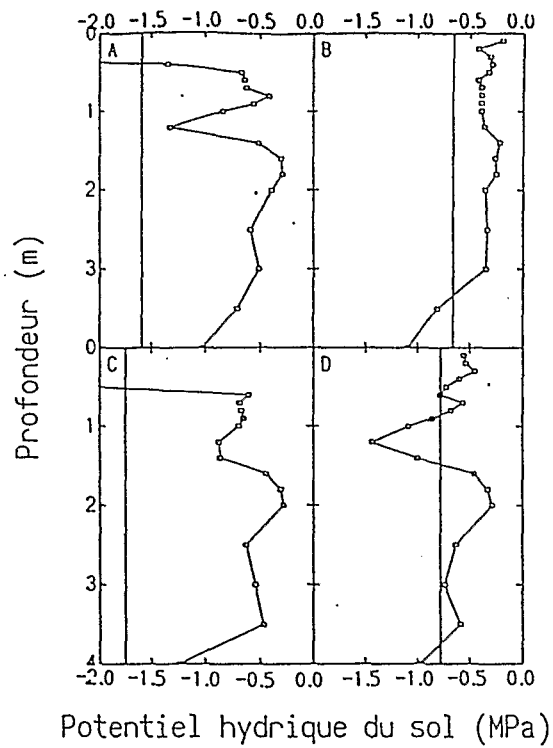


Figure 20 : Variations du potentiel hydrique du sol du bosquet à *Acacia tortilis* en fonction de la profondeur pour des profils caractéristiques de saison sèche (A le 18 avril 1990 et C le 28 mars 1991) et de saison humide (B le 19 août 1990 et D le 16 octobre 1991). Les traits verticaux représentent la valeur de tension de sève de base mesurée qui correspond à chacun des profils.

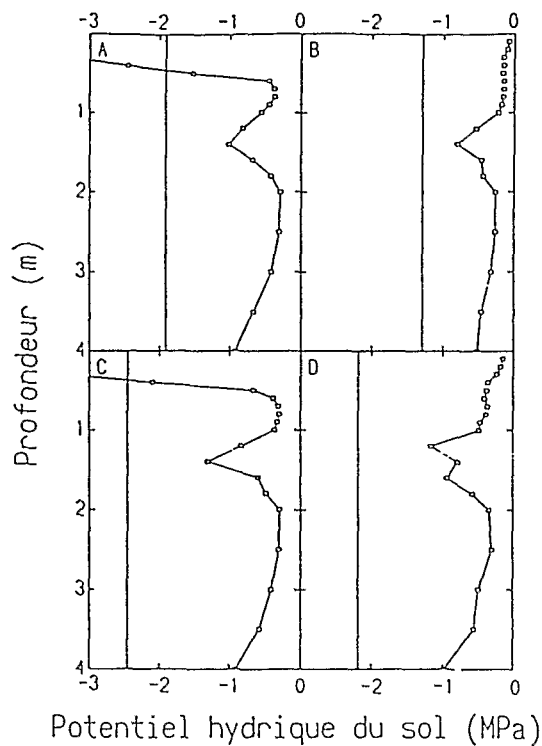


Figure 21 : Variations du potentiel hydrique du sol du bosquet à *Balanites aegyptiaca* en fonction de la profondeur pour des profils caractéristiques de saison sèche (A le 18 avril 1990 et C le 28 mars 1991) et de saison humide (B le 20 septembre 1990 et D le 16 octobre 1991). Les traits verticaux représentent la valeur de tension de sève de base mesurée qui correspond à chacun des profils.

(Van Donselaar-Ten Bokkel Huinink 1966 cité par Rutherford 1983, Cole et Brown 1976, Sarmiento *et al.* 1985). C'est pourquoi, il est indispensable de connaître le profil d'extraction racinaire de l'eau du sol, duquel nous déduirons la densité de racine active qui sera par la suite utilisée dans le modèle reliant la tension de base au potentiel hydrique du sol et à la densité de racine de chaque strate du sol.

### 3.3 COMPARAISON ENTRE LA TENSION DE SEVE DE BASE MESUREE ET LE POTENTIEL HYDRIQUE DE BASE CALCULE

#### 3.3.1 Calcul du potentiel hydrique de base

Le potentiel hydrique de base a été calculé a) en ignorant des différences éventuelles de conductivité hydraulique du système sol-plante entre les différentes strates de sol et b) en considérant que pour chaque strate le potentiel de la plante est en équilibre avec le potentiel du sol. Ces restrictions permettent alors de simplifier l'expression suivante, initialement proposée par Gardner (1964):

$$P_b = \sum_{i=1}^{i=n} DR_i \cdot P_i \quad (4)$$

avec  $DR_i$ , densité racinaire de la strate  $i$  exprimée en pour cent et  $P_i$  potentiel hydrique moyen de chaque strate  $i$  en MPa.

#### Détermination de $P_i$

Pour calculer le potentiel de base le terme  $P_i$  a été déterminé à partir des courbes humidité volumique - potentiel hydrique obtenues pour chaque strate de sol.

#### Détermination de $DR_i$

Le terme  $DR_i$  exprimé sous la forme d'un pourcentage a été calculé de la façon suivante:

$$DR_i = Dri_{t2-1} / \sum_{i=1}^{i=n} Dri_{t2-1} \quad (5)$$

ou  $Dri_{t2-1}$  représente la densité de racine active de la strate  $i$  ( $\text{mm j}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ). Ce terme a été obtenu en considérant qu'entre deux dates ( $t_1$  et  $t_2$ ) et pour une strate  $i$  de sol,

l'extraction racinaire moyenne ( $E_{ri,t2-t1}$  en  $\text{mmj}^{-1}$ ) est proportionnelle à la densité de racines présente et inversement proportionnelle au potentiel hydrique moyen du transect ( $P_{i,t2-t1}$  en MPa) soit :

$$E_{ri,t2-t1} = D_{ri,t2-t1} / P_{i,t2-t1} \quad (6a)$$

On peut alors calculer extraire  $D_{ri,t2-t1}$

$$D_{ri,t2-t1} = E_{ri,t2-t1} \cdot P_{i,t2-t1} \quad (6b)$$

Signalons que cette approche suppose que la conductance axiale des racines est très élevée par rapport à la conductance radiale sol-racine. Ceci implique alors que le potentiel hydrique est le même le long des racines.

L'extraction racinaire moyenne d'une strate  $i$  du sol entre deux dates  $t1$  et  $t2$  ( $E_{ri,t2-t1}$  en  $\text{mmj}^{-1}$ ) a été ensuite déterminée de la façon suivante

$$E_{ri,t2-t1} = (St_{i,t2} - St_{i,t1})/n \quad (7)$$

Avec  $St_{i,t2}$  et  $St_{i,t1}$  stock d'eau moyen de la strate  $i$  aux dates  $t1$  et  $t2$  en mm sur le transect considéré et  $n$  nombre de jours entre les dates  $t1$  et  $t2$ .

Afin d'obtenir une estimation correcte de l'extraction racinaire pour chaque strate de sol dont l'épaisseur correspond aux mesures effectuées à la sonde à neutron (0,1 m jusqu'à 1 m, 0,2 jusqu'à 2m et 0,5m jusqu'à 4,5 m) deux obstacles ont du être évités:

- le premier est lié soit, à une entrée d'eau dans le système (précipitations) soit, à des pertes en eau n'ayant pas pour origine les ligneux étudiés (évaporation au niveau du sol, pompage de l'eau par la strate herbacée). Première conséquence de ceci, le calcul a du être réalisé sur la période comprise entre le 24 octobre 1990 et le 18 juillet 1991 car aucune pluie ne vient perturber le bilan hydrique. La période peut paraître longue mais la variabilité des valeurs de teneur en eau nous a obligés à moyennner sur une période aussi étendue. Deuxième conséquence, le calcul n'a pas été fait au dessus de 0,7 m de profondeur, car dans cette zone, la disparition de l'eau ne peut être uniquement attribuée à l'extraction par les ligneux. En effet, il y a sans doute une importante consommation d'eau par les espèces herbacées dont 80 à 90% du système racinaire est situé dans les 0,7 premier mètre du sol (Billes 1977, Grouzis 1988) et ne dépasse en aucun cas 1 m (Cornet 1981) ainsi qu'une évaporation des premières strates du sol non négligeable.

- le second à une hétérogénéité spatiale de l'extraction racinaire. C'est pourquoi, les

profils initiaux (24 octobre 1990) et finaux (18 juillet 1991) sont des profils moyens intégrant la totalité des tubes allant du centre de chaque bosquet (tube 2 pour *Acacia tortilis* et tube 5 pour *Balanites aegyptiaca*) au tube le plus distant (7).

Ce type d'approche nous a donc permis d'obtenir pour la période considérée un profil moyen d'extraction racinaire (figure 22A et 22D), un profil moyen de potentiel hydrique du sol (figure 22B et 22E) et donc de calculer un profil de densité racinaire en dessous de 0,7 m pour les deux bosquets (figure 22C et 22F).

Afin de déterminer la densité racinaire des strates comprises entre 0 et 0,7 m nous avons utilisé les données de Billes (1977) obtenues *in situ* sur un site voisin du nôtre (Fété Olé). Notons que cette partie du système racinaire d'*Acacia tortilis* a été estimée à partir de celle d'*Acacia senegal* seule espèce d'*Acacia* adulte pour laquelle des données *in situ*, sans interférence avec la strate herbacée, sont disponibles. Cette approche est réaliste puisque d'après Cazet (1989) le système racinaire de surface (0 et 0,5 m) de ces deux espèces est en pourcentage très voisin. L'étude de Billes (1977) montre alors que *Balanites aegyptiaca* présente proportionnellement beaucoup plus de racines en surface (70%) qu'*Acacia tortilis* (35%).

A partir de ces résultats, et en tenant compte du fait que les densités racinaires présentées figure 22C et 22F ne représentent que respectivement 65% et 30% de la densité totale de racine sur le profil pour respectivement le bosquet à *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca*, on peut alors obtenir les profils racinaires pour chacune de ces deux espèces (figure 23A et 23B). Ces profils montrent qu'*Acacia tortilis* est enraciné plus profondément que *Balanites aegyptiaca* (3,5 m contre 2,0 m). Enfin, remarquons sur le profil de potentiel décroissant de densité racinaire entre 1,3 et 1,6 m chez *Balanites aegyptiaca* et deux zones de plus forte densité racinaire chez *Acacia tortilis*.

### 3.3.2 Comparaison de la tension de base mesurée *in situ* et du potentiel hydrique de base calculé.

Connaissant  $DR_i$  et  $P_i$  il est alors possible de calculer le potentiel de base d'*Acacia tortilis* et de *Balanites aegyptiaca*. Les résultats de cette simulation sont présentés figure 24 et 25.

Dans le cas d'*Acacia tortilis* (figure 24) la simulation restitue correctement les variations saisonnières de la tension de base, essentiellement caractérisées par une chute de

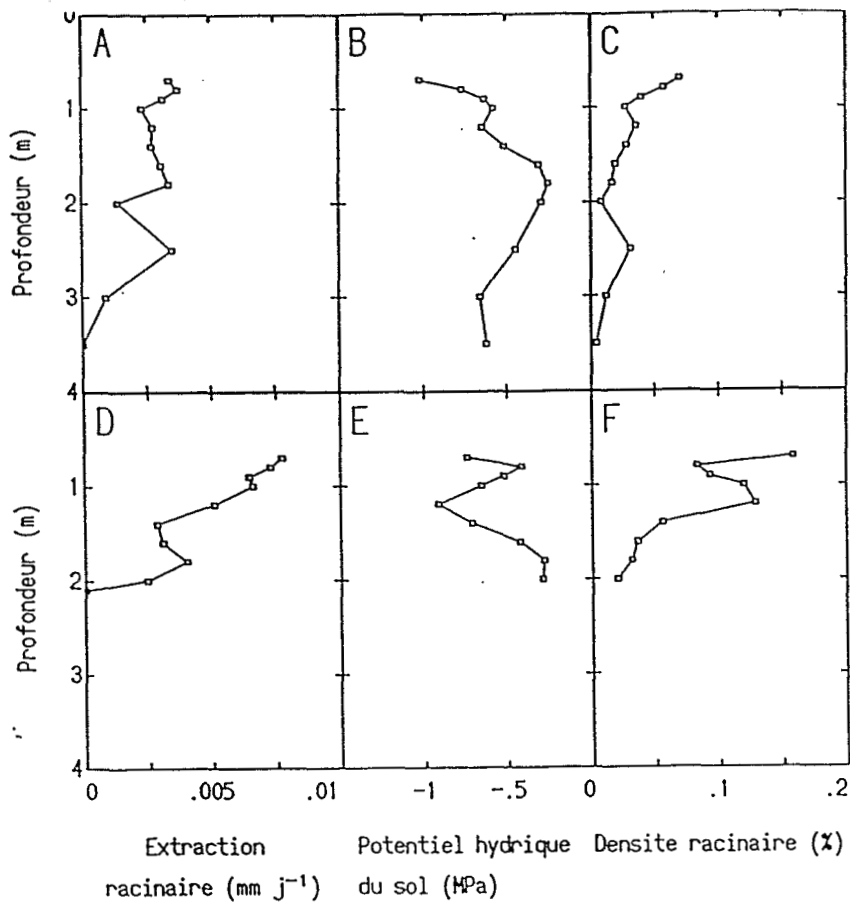


Figure 22 : Présentation des différentes étapes qui ont permis de déterminer le profil racinaire du bosquet à *Acacia tortilis* (A,B,C) et du bosquet à *Balanites aegyptiaca* (D,E,F). A et D : calcul de l'extraction racinaire moyenne (mm j<sup>-1</sup>) pour l'ensemble des racines selon la strate du sol considérée entre le 24 octobre 1990 et le 18 juillet 1991. B et E : calcul du potentiel hydrique moyen du sol pour la même période. C et F: Densité de racines actives exprimée en p.100.

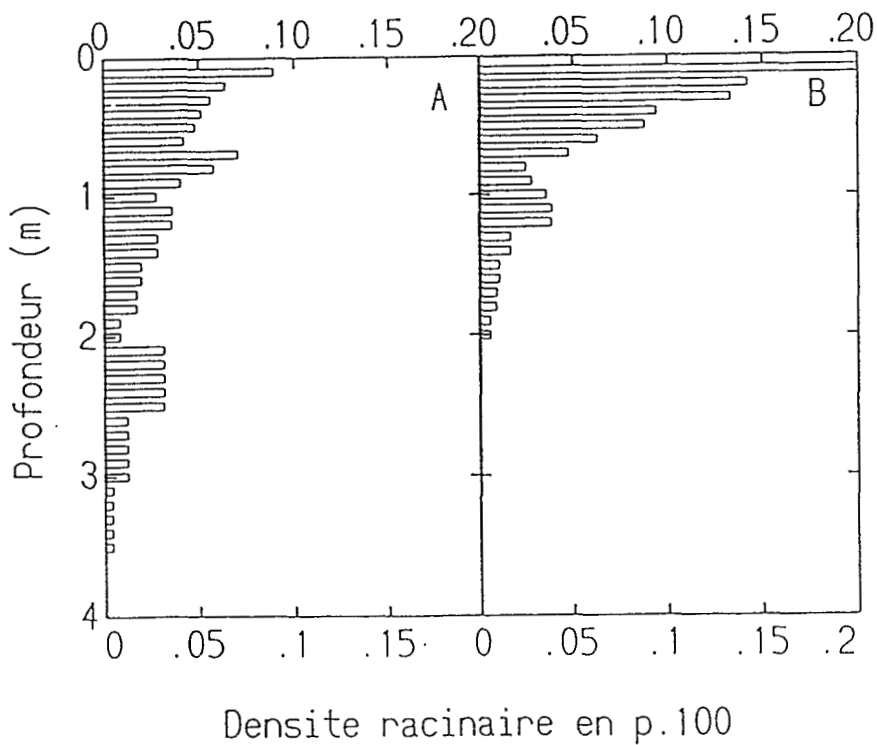


Figure 23 : Profil racinaire d'*Acacia tortilis* (A) et de *Balanites aegyptiaca* (B) en pourcentage de racines absorbantes pour des strates de sol de 0.1m.

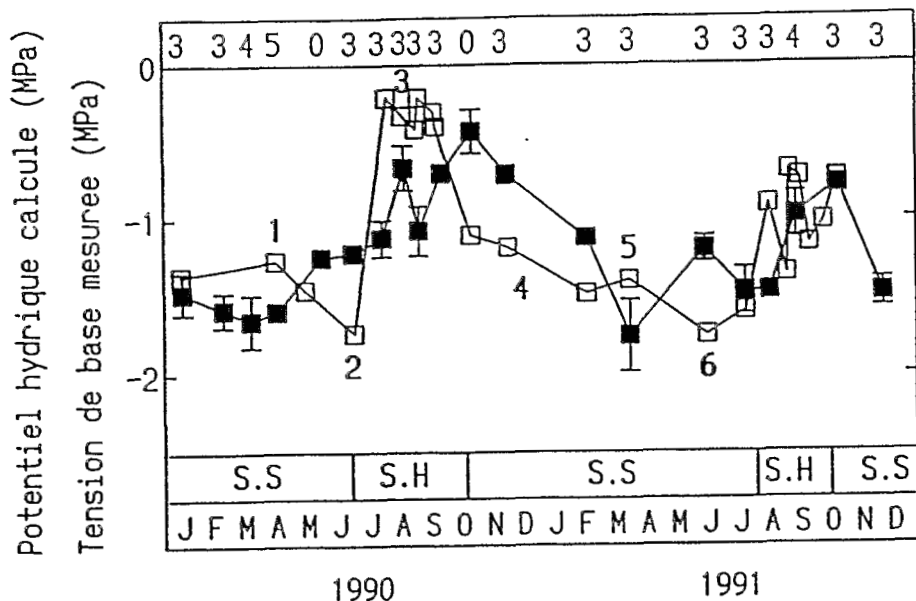


Figure 24 : Evolution saisonnière de la tension de sève de base mesurée (carrés noirs) et du potentiel hydrique de base calculé (carrés blancs) pour le bosquet à *Acacia tortilis* au cours des deux années de mesure. Pour chaque point de tension de sève de base, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.

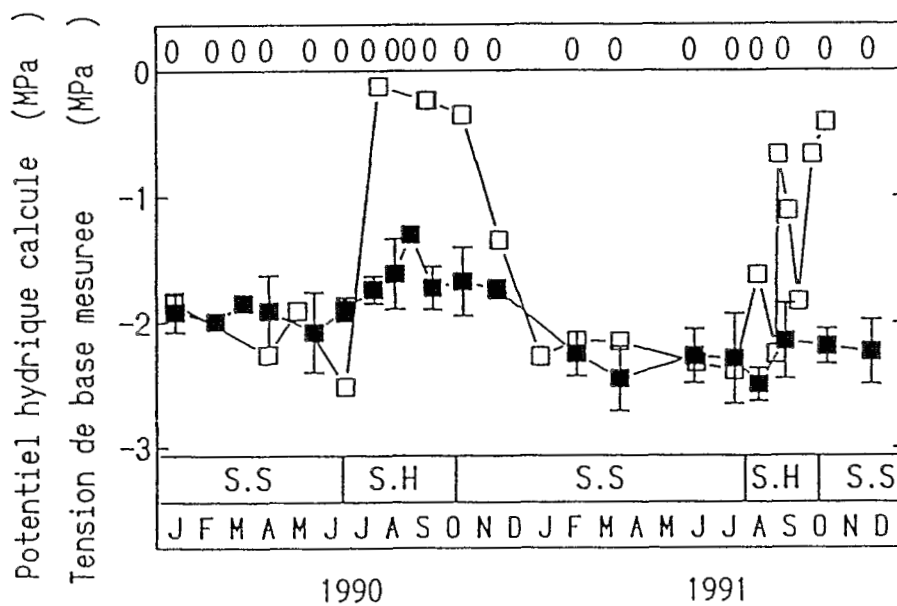


Figure 25 : Evolution saisonnière de la tension de sève de base mesurée (carrés noirs) et du potentiel hydrique de base calculé (carrés blancs) pour le bosquet à *Balanites aegyptiaca* au cours des deux années de mesure. Pour chaque point de tension de sève de base, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois. Rappelons que dans le cas de cette espèce le stade phénologique V0 ne symbolise pas un repos végétatif continu mais une absence quasi-totale de feuillage.

tension de sève en saison sèche et une réhydratation importante en saison humide.

Cependant, après un examen plus détaillé on peut noter l'existence de trois périodes distinctes (figure 24 périodes 2,4,6) où la valeur de potentiel de base calculée est inférieure à la tension de sève mesurée. Il faut rappeler qu'une relation d'égalité entre ces deux paramètres, l'un étant mesuré à la chambre à pression et l'autre calculé à partir du potentiel du sol, n'est possible que si le potentiel osmotique de la solution xylémienne est nul. Or, dans le chapitre précédent, nous avons émis l'hypothèse que la remontée de tension au moment du débourrement était due à une composante osmotique xylémienne ce qui se traduit alors par un potentiel de base plus négatif que la tension de base. C'est très certainement ce que nous avons observé pour les périodes 2 et 6 en fin de saison sèche (1/07/90 et 9/06/91).

La zone 4, qui débute en octobre 1990 et se termine début mars 1991, indique un écart de 0,7 MPa entre valeurs calculées et valeurs mesurées. On notera que ce décalage débute après la disparition accidentelle du feuillage le 21 septembre 1990 (herbivorie due aux criquets). Cette différence pourrait correspondre (le 24 octobre) à une nouvelle remontée de pression osmotique dans le xylème en préparation au nouveau débourrement. Cependant, le maintien de cette différence sur plus de quatre mois après reconstitution du feuillage, laisse supposer qu'à plus long terme un autre phénomène intervient pour expliquer ce décalage.

Enfin, la figure 24 montre aussi l'existence de périodes où la tension de base est inférieure au potentiel calculé (1,3,5). Celles-ci peuvent être séparées en deux groupes. Le premier correspond à la période 3 (saison humide) et le second aux périodes 1 et 5 où il est difficile d'incriminer des difficultés de réhydratation vu la vitesse rapide de récupération (estimée à partir des tensions de récupération) de cette espèce quelle que soit la saison. En fait, pour ces deux dernières périodes, une mauvaise estimation des potentiels du sol est sans doute à l'origine de ce décalage. En effet, pour ces deux dates, les potentiels de base sont moins négatifs que ceux observés un mois plus tôt, alors qu'aucun apport d'eau ne s'est produit (pleine saison sèche).

Pour le bosquet à *Balanites aegyptiaca* (figure 25), le modèle simule correctement les valeurs de tension de base observées en saison sèche. Par contre, les différences observées entre valeurs calculées et mesurées en saison humide (de 1 à 1,5 MPa) traduisent une inadéquation du modèle adopté qui surestime largement les valeurs de potentiel de base.



#### 4 DISCUSSION

Les profils racinaires mis en évidence par cette méthode indirecte paraissent réalistes si on les compare aux observations de Poupon (1980), Penning de Vries et Djiteye (1982) et Cazet (1989) pour les espèces ligneuses d'Afrique de l'Ouest. D'après l'étude bibliographique de Kessler et Breman (1991), ces ligneux possèdent la majeure partie de leurs racines dans les premiers 50 cm du sol avec en addition un système racinaire plus profond leur permettant de survivre en saison sèche quand les couches superficielles du sol sont déshydratées. Ce système racinaire bi-morphique serait lié à deux impératifs contradictoires, la nécessité d'une alimentation suffisante en nutriments qui sont en plus grande quantité dans les strates superficielles du sol (Gerakis et Tsangarakis 1970, Bernard-Reversat 1982) et d'une alimentation hydrique en saison sèche, l'eau disponible étant située en profondeur.

Rappelons que nos deux espèces ont montré des zones à plus forte densité racinaire couplées à une importante extension horizontale à des profondeurs d'environ 1 m pour *Acacia tortilis* et 1,4 m pour *Balanites aegyptiaca* où l'eau du sol disponible pourrait permettre le maintien d'une production de biomasse racinaire comme l'ont observé Kinsbursky et Steinberger (1989) sur *Zygophyllum dumosum*.

Malgré la présence de ces racines dans les couches du sol encore humides en saison sèche par rapport aux strates du sol les plus superficielles, ces espèces ne s'équilibrent pas en fin de nuit avec les strates du sol à potentiel élevé contrairement aux observations de Fahey et Young (1984) et Tardieu *et al.* (1990). Ceci traduit alors l'existence d'une résistance sur le trajet de l'eau entre le sol et les tiges suffisamment élevée pour empêcher la réalisation d'un tel équilibre.

Par contre, le modèle, basé sur les deux éléments essentiels que sont le profil de potentiel hydrique du sol et profil de densité racinaire a donné des résultats qui paraissent relativement réalistes dans le cas d'*Acacia tortilis*. Cependant, il semble que la structure même de ce modèle puisse être à l'origine d'un certain nombre de points de divergences.

En effet, même si les relations potentiel hydrique-humidité volumique obtenues *in situ* ne comportent certainement pas de biais majeur (Slatyer 1967, Fahey et Young 1984), le calcul du profil de densité racinaire pose par contre un problème. Celui-ci, calculé à partir d'un profil d'extraction sur une longue période (24/10/90 au 17/8/91), ne représente en fait qu'une valeur moyenne de la quantité de racines actives dans chaque

strate. Cette valeur moyenne est alors susceptible de masquer des modifications au cours du temps du profil racinaire actif, ce qui pourrait expliquer certains aspects de non concordance entre valeurs mesurées et modélisées dans le cas d'*Acacia tortilis*.

Ainsi, en début de saison humide 1990 (figure 24 période 3) on peut supposer que l'apparition de racines actives pour l'absorption se produit avec une certaine lenteur comme l'a observé Rutherford (1983) dans les savanes d'Afrique du sud pour *Burkea africana* et *Ochna pulcra*. En effet, il est nécessaire qu'un quart des précipitations soit tombé (3 mois) pour assister à un début d'extension des racines de ces espèces. Cet auteur observe également qu'en fin de saison des pluies 50% seulement de l'extension maximale annuelle est réalisée. Ceci pourrait alors conduire dans notre cas à un potentiel de base calculé nettement moins négatif que la tension de base réelle. De plus, à ce phénomène peut sans doute s'ajouter un extra potentiel créé par la croissance (Fiscus *et al.* 1983), celle-ci étant très rapide pour cette espèce en saison humide (Mariaux 1975).

Par contre, le fait que le modèle utilisé suppose implicitement que la conductivité hydraulique du système sol-plante est constante a eu pour conséquence de donner un poids excessif aux strates sèches (figure 24 période 4), ce qui a donc généré cette fois des potentiels calculés plus négatifs que ceux observés. Rappelons que dans la réalité, l'assèchement du sol s'accompagne d'une forte baisse de conductivité, d'une diminution du contact sol-racine (Cruziat 1974, White 1975, Taylor et Klepper 1978) et probablement d'une diminution de la conductivité racinaire par subérification (Cole et Alston 1974, Vartanian 1981). Une autre conséquence d'une conductivité hydraulique constante serait un transfert d'eau par le système racinaire des strates les plus humides vers les plus sèches ce qui n'a été que très rarement démontré (Baker et Van Bavel 1986, Caldwell et Richard 1989).

Enfin, d'autres phénomènes peuvent intervenir, tels que la mise en place de nouvelles racines de plus en plus profondes au fur et à mesure que les strates supérieures du sol se dessèchent ou l'existence d'une phénologie racinaire. Il est évident que si de tels phénomènes se produisent ils conduisent à une estimation plus ou moins faussée du potentiel de base selon leur ampleur.

Pour le bosquet à *Balanites aegyptiaca*, aucun équilibre n'a pu être mis en évidence entre la tension de base et les strates du sol les plus humides ou avec l'ensemble du profil. Dans ce dernier cas, si l'on voulait obtenir en saison humide une égalité entre la tension de sève observée et les valeurs de potentiel de base calculées en modifiant le profil de

racines actives, il faudrait localiser la quasi-totalité de celui-ci en deça du front de réhumectation. Cette répartition racinaire est totalement invraisemblable si on la compare aux données de Billes (1977) et de Poupon (1980). Un embolisme permanent, capable de provoquer un tel déséquilibre semble aussi peu probable. En effet, cette espèce possède d'assez bonnes capacités de récupération (Gt moyen =  $89 \pm 9 \%$ ) qui ne varie pas avec l'alternance des saisons.

Il faut donc, pour expliquer le comportement de *Balanites aegyptiaca* envisager d'autres mécanismes.

## 5 CONCLUSION

A l'issue de cette étude, il semble évident qu'il n'y a pas d'équilibre entre les strates les plus humides du sol et la tension de base pour ces deux espèces en saison sèche. Chez *Balanites aegyptiaca*, il n'y a même pas d'équilibre avec les valeurs pondérées du profil de potentiel contrairement à *Acacia tortilis*. Notons que pour *Acacia tortilis* certaines des différences observées entre valeurs calculées et mesurées ont semble-t-il une origine biologique qui 1) confortent l'hypothèse émise dans le chapitre II d'une libération de solutés osmotiquement actifs dans le xylème après les stades de défeuillaison et avant les stades de débourrement (figure 24 période 2 et 4) et 2) laissent supposer l'existence d'une phénologie racinaire décalée par rapport à la saison humide (figure 24 période 3). Par contre, il faut envisager dans le cas de *Balanites aegyptiaca* l'hypothèse d'un non équilibre physiologique entre la plante et le sol, dont il reste à trouver le ou les mécanismes d'origine et dont il faudrait également analyser la signification écologique. Ce qui sera fait dans la conclusion générale de ce travail.

## CHAPITRE IV

### RELATIONS HYDRIQUES DES TISSUS DETERMINEES A PARTIR DE COURBES PRESSION-VOLUME

#### 1 INTRODUCTION

Lors du développement de la contrainte hydrique en saison sèche, une baisse de la tension de sève a été enregistrée pour toutes les espèces du site d'étude. La diminution des capacités de la plante à fournir les cellules en eau, va alors entraîner une baisse de la turgescence cellulaire qui, si elle est suffisamment importante et longue, risque d'avoir des répercussions négatives sur le métabolisme et la croissance (Hsiao *et al.* 1976, Jones *et al.* 1981).

Or, dans le chapitre II, nous avons montré l'existence d'importantes différences de tension de sève entre les espèces du site d'étude selon leur type de fonctionnement hydrique. Il est alors probable, qu'il existe aussi des différences non négligeables de potentiel osmotique et/ou d'élasticité des tissus afin de maintenir une pression de turgescence favorable en fonction du régime hydrique.

Afin de tester cette hypothèse, il est donc nécessaire d'obtenir ces paramètres, très souvent déterminés par la technique des courbes pression-volume. Cependant, l'utilisation d'un tel procédé sur des rameaux peut introduire des artéfacts (Dreyer et *al.* 1990) en raison d'un rapport variable des biomasses tiges/feuilles d'une espèce à l'autre, voire même entre échantillons. En effet, cette approche suppose que les cellules des feuilles et des tiges présentent les mêmes propriétés et sont dans les mêmes proportions pour les différentes espèces, ce qui est manifestement faux. En plus de cette difficulté s'ajoute un certain nombre d'hypothèses qui doivent nécessairement être réalisées pour obtenir des résultats cohérents. Tout d'abord, au cours de la phase de réhydratation, on considère que le nombre de solutés cellulaires reste constant (pas de synthèse ou hydrolyse de grosses molécules, pas d'échange de solutés entre le compartiment symplasmique et apoplastique) et que la réhydratation n'a pas entraîné de sursaturation (pas de remplissage des méats) qui pourrait modifier le poids de l'échantillon à pleine turgescence. Puis, lors de la réalisation des mesures, on travaille dans l'hypothèse d'un rapport volume apoplastique / volume symplasmique constant quel que soit le déficit de saturation hydrique, d'une absence de pression de turgescence négative et de phénomènes de cavitation (au niveau xylémien et cellulaire). Il est donc évident que si l'une ou plusieurs de ces hypothèses n'étaient pas remplies ceci pourrait aboutir à une mauvaise estimation des paramètres.

Bien que la méthodologie des courbes pression-volume, soit, comme nous venons de le voir, d'application très restrictive et donc mal adapté à nos échantillons, elle constituait cependant le seul moyen d'approche à notre disposition pour l'étude des relations hydriques. Dans ce chapitre, qui doit être considéré comme exploratoire, nous testerons l'hypothèse énoncée plus haut d'une différence de potentiel osmotique et/ou d'élasticité des tissus entre les espèces du site d'étude. A partir d'une série de courbe pression-volume, seront donc déterminés pour chaque espèce, le potentiel osmotique à pleine turgescence ( $PI_{100}$ ), le potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $PI_0$ ), le volume apoplastique ( $V_a$ ), la teneur relative en eau au point de perte de turgescence ( $TRE_0$ ) et le module d'élasticité maximal ( $E_{max}$ ).

## 2 MATERIEL ET METHODE

A la fin de la saison humide (22 au 25 septembre 1990) une série de courbes pression-volume a été réalisée pour chacune des espèces ligneuses présentes sur le

site expérimental de Souilène. A cette période de l'année les feuilles sont adultes pour l'ensemble des espèces et la présence de solutés osmotiquement actifs dans les vaisseaux xylémiens chez les espèces à feuillage caducifolié semble donc peu probable, ce phénomène ne se produisant qu'après la chute des feuilles et avant l'acquisition du nouveau feuillage (voir chapitre II). Une attention particulière doit cependant être portée sur *Acacia tortilis*. En effet, c'est après la quasi complète consommation du feuillage par des insectes prédateurs et au moment de la mise en place de la nouvelle feuillaison qui a suivi ce traumatisme que les échantillons ont été prélevés (présence de quelques rameaux encore feuillés). Une libération de solutés osmotiquement actifs dans les vaisseaux du xylème, identique à celle qui se produit probablement lors des phases de débourrement en saison sèche a donc été susceptible de fausser les mesures (voir chapitre III, figure 24 période 4).

Lors du prélèvement, les rameaux, à raison d'un minimum de quatre par espèce, ont été sélectionnés visuellement de façon à présenter un volume de bois et de feuilles relativement homogène, au moins au sein de la même espèce. Ces rameaux ont été coupés sous l'eau, et, tout en maintenant leur extrémité immergée, l'ensemble a été recouvert d'un sac plastique noir de façon à saturer l'atmosphère en humidité. Puis, les échantillons ont ensuite été transportés à la station ORSTOM de Richard Toll (à 1h de piste de la station expérimentale de Souilène) et placés à l'obscurité pendant environ 15 heures.

La phase de réhydratation terminée (potentiel hydrique compris entre 0 et -0,4 MPa pour toutes les espèces), le rameau est pesé pour obtenir le poids à pleine turgescence et une première mesure de potentiel hydrique est réalisée à l'aide d'une chambre à pression (PMS Corvallis U.S.A). Puis, ce rameau est laissé à transpirer à l'air libre dans une pièce climatisée à 25°C selon la méthode proposée par Ritchie et Roden (1985). Après quelques minutes, la quantité d'eau perdue par transpiration est déterminée en pesant à nouveau le rameau ainsi que le potentiel correspondant. Ce procédé est alors répété jusqu'à l'obtention d'un nombre suffisant de points permettant d'obtenir le tracé de la courbe pression-volume, en représentant graphiquement l'inverse du potentiel hydrique en fonction du déficit relatif en eau (figure 26). A partir de cette courbe, qui comporte a) une partie curvilinéaire correspondant aux composantes osmotique et de turgescence du potentiel hydrique et b) une partie linéaire qui correspond uniquement à la composante osmotique, il est alors possible de déterminer graphiquement divers paramètres. En effet, l'extrapolation de la partie linéaire sur l'axe des abscisses

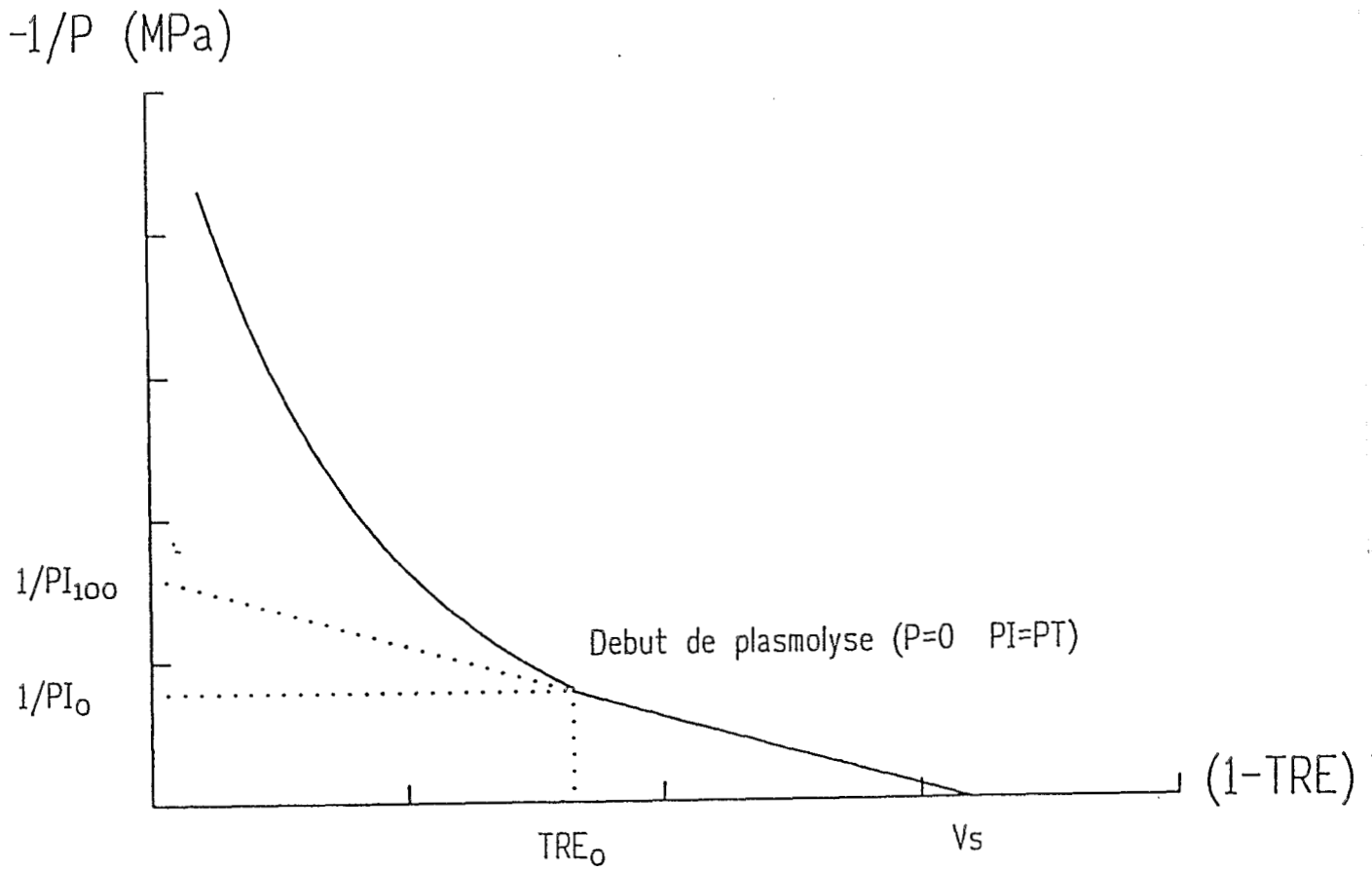


Figure 26 : Représentation schématique d'une courbe pression-volume avec, P potentiel hydrique du rameau,  $PI_{100}$  potentiel osmotique à pleine turgescence,  $PI_0$  potentiel osmotique au point de perte de turgescence, TRE teneur relative en eau,  $TRE_0$  teneur relative en eau au point de perte de turgescence et  $V_s$  volume symplasmique.

permet d'obtenir le volume symplasmique ( $V_s$ ), et sur l'axe des ordonnées, l'inverse du potentiel osmotique à pleine turgescence ( $1/PI_{100}$ ). Enfin, la projection des coordonnées du point correspondant au départ de la partie linéaire (début de plasmolyse) sur l'axe des ordonnées permet d'obtenir l'inverse du potentiel osmotique à turgescence nulle ( $1/PI_0$ ) et sur l'axe des abscisses la teneur relative en eau pour laquelle la turgescence devient nulle ( $TRE_0$ ).

Dans le cas de cette étude, l'analyse de ces courbes a été réalisée pour chaque rameau par une méthode non graphique, en utilisant un algorithme de régression non linéaire segmenté (procédure NLIN) proposé par Ranney et Davidson (1992) exploitable sous SAS (Statistical Analysis System, SAS institute, Inc.). Cette approche présente l'avantage, par rapport à l'approche graphique, de déterminer le point de perte de turgescence de façon objective et à partir d'un ajustement sur l'ensemble des points de la courbe. Nous ne présenterons ici que les principales fonctions utilisées pour l'ajustement des courbes pression-volume (pour plus de détails voir Ranney et Davidson 1992).

Rappelons que le potentiel total (P) peut être décrit par la somme de ses composantes, potentiel osmotique (PI) et pression de turgescence (PT), selon la formulation suivante:

$$P = PI + PT \quad (8)$$

D'après Schulte et Hinckley (1985) la composante osmotique peut être décrite par la relation théorique suivante:

$$PI = PI_{100} / (1 - ((1 - TRE)/V_s)) \quad (9)$$

ou,  $PI_{100}$  représente le potentiel osmotique à saturation,  $TRE$  la teneur relative en eau et  $V_s$  le volume symplasmique.

La relation liant P à la teneur relative en eau est plus complexe et actuellement mal connue (Cheung *et al.* 1976). D'après Schulte et Hinckley (1985), la fonction exponentielle suivante donne un ajustement empirique correct de cette relation :

$$PT = \exp^{a(TRE - TRE_0)} - 1 \quad (10)$$

ou,  $TRE_0$  représente la teneur relative en eau au point de turgescence nulle et a une constante.



A partir de ces fonctions, le programme permet alors d'obtenir comme paramètres de sortie, le potentiel osmotique à pleine turgescence ( $PI_{100}$ ), le potentiel osmotique au point de perte de turgescence ( $PI_0$ ), le volume apoplastique ( $V_a$ ), la teneur relative en eau au point de perte de turgescence ( $TRE_0$ ) et le module d'élasticité maximal ( $E_{max}$ ).

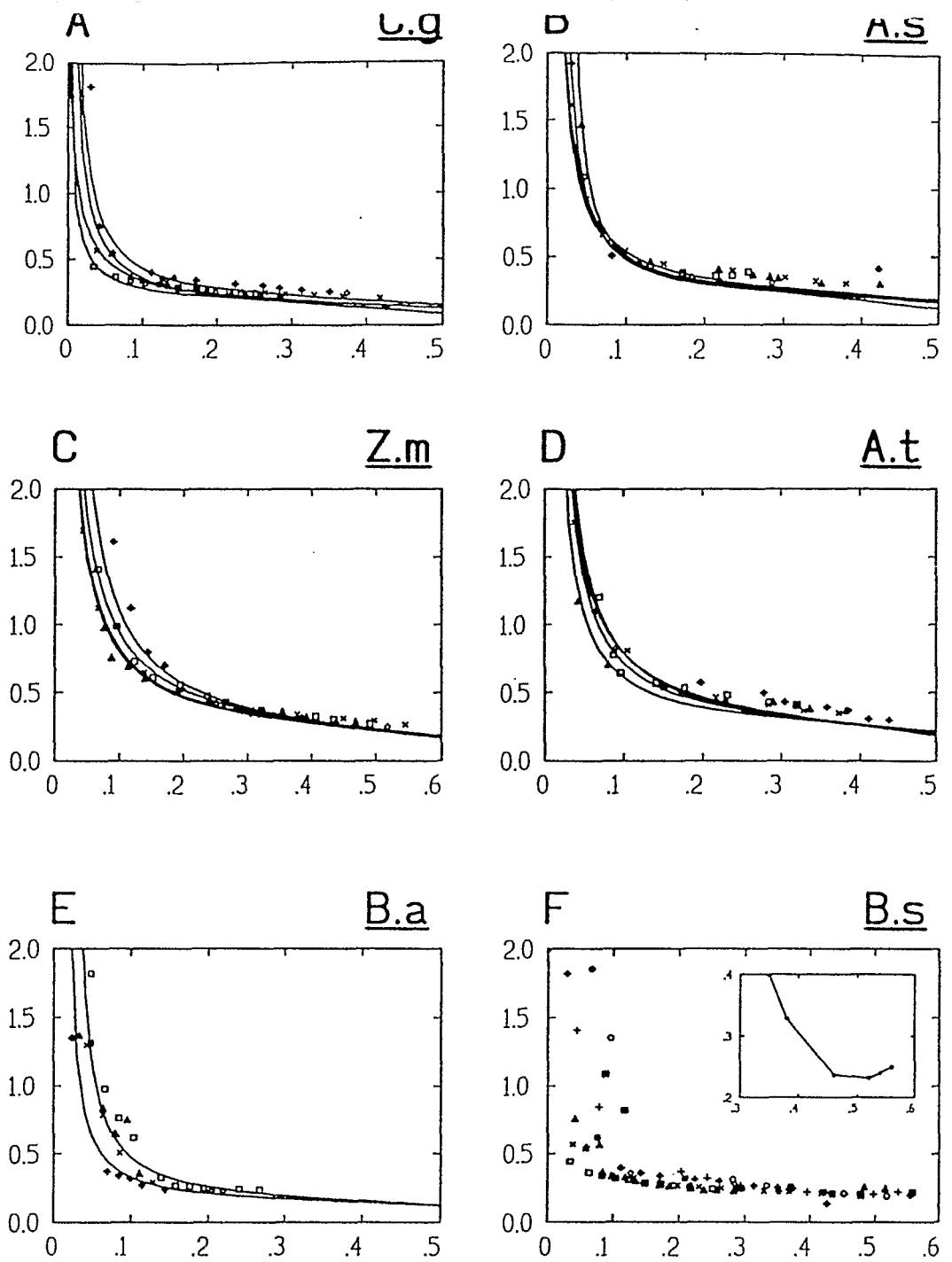
### 3 RESULTATS

L'ensemble des points des courbes pression-volume ainsi que leur ajustement sont présentés figure 27. Cet ajustement s'est avéré satisfaisant pour *Combretum glutinosum* et *Acacia tortilis* (figure 27 A,C). Par contre, le léger décalage entre les points mesurés et l'ajustement pour des TRE inférieures à 80% dans le cas d'*Acacia senegal* et *Ziziphus mauritiana* (figure 27 B et D) montre qu'une sur-estimation de  $PI_{100}$  et une sous-estimation de  $V_a$ , même si elles sont toutes deux minimes, sont à prévoir.

Pour *Balanites aegyptiaca*, une courbe sur deux présente un nombre insuffisant de points en raison d'un détachement des organes foliaires au moment des mesures. Les ajustements présentés figure 27E ont donc été réalisés pour seulement deux courbes pression-volume.

Enfin, nous avons rencontré deux types de difficultés lors de la réalisation des courbes pression-volume de *Boscia senegalensis*. Tout d'abord, en fin de phase de réhydratation, les feuilles les plus âgées situées au bas du rameau, ont présenté des tâches d'un vert foncé traduisant sans doute une réhydratation excessive (remplissage des méats, éclatement d'un certain nombre de cellules ?). Puis, en fin de déshydratation, une remontée de potentiel hydrique a été observée pour des teneurs en eau très faibles (voir agrandissement figure 27F) associée avec l'apparition de nouvelles tâches d'un vert pâle, qualifié de "tâches sèches" par Oertli (1992). Ce phénomène, présent sur tous les échantillons ayant atteint un niveau de déshydratation élevé, n'est vraisemblablement pas lié à un problème d'ordre méthodologique et ce point particulier sera développé ultérieurement. En raison des problèmes exposés (apparition de tâches sur les feuilles, remontée de potentiel), nous n'avons pas présenté l'ajustement des courbes pression-volume pour cette espèce, bien que nous ayons calculé les paramètres ( $PI_{100}$ ,  $P_0$ ,  $E_{max}$ ...) à l'aide du modèle (les points correspondant au gain de tension ayant été supprimés, celui-ci ne prenant pas en compte ce phénomène). Même si les résultats issus de ce calcul sont largement contestables en raison des difficultés rencontrées, ils ont tout de même été présentés avec ceux des autres espèces dans le tableau 5. Comme on pouvait s'y attendre, ces deux phénomènes, uniquement rencontrés dans le cas de *Boscia*

-1 / Potentiel hydrique (MPa)



$(1 - \text{Teneur en eau relative})$

Figure 27 : Courbes pression-volume obtenues en fin de saison humide (fin du mois de septembre) pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F).

*senegalensis*, ont très certainement conduit à une valeur de  $PI_0$  (-3,5 MPa) très éloignée des tensions de sève observées sur le terrain (<-7MPa).

Par contre, ce tableau montre pour les végétaux caducifoliés (*Acacia senegal*, *Acacia tortilis*, *Ziziphus mauritiana*) des valeurs de potentiel osmotique à pleine turgescence ( $PI_{100}$ ) et de perte de turgescence ( $PI_0$ ) assez similaires, respectivement comprises entre -1.5 et -2 MPa et -1.8 et -2.3 MPa.

A titre comparatif *Combretum glutinosum*, espèce à feuillage permanent a montré des  $PI_{100}$  (-2.6MPa) et des  $PI_0$  (-3.1 MPa) plus négatifs. A noter, pour cette espèce, que des tensions de sève minimales saisonnières (voir chapitre II), nettement inférieures au point de turgescence nulle, n'ont pas été mesurées sur le terrain, indiquant donc une absence de contrainte hydrique sévère en fin de saison sèche.

Enfin, les résultats de  $PI_{100}$  (-3.3 MPa) et  $PI_0$  (-4.2 MPa) obtenus pour *Balanites aegyptiaca*, montrent des valeurs beaucoup plus négatives que pour les espèces précédentes.

Une autre caractéristique des propriétés des cellules est donnée par leur module d'élasticité présenté également dans le tableau 5. Comme on pouvait s'y attendre, les espèces à degré de sclérophylie élevé (feuillage permanent) possèdent les  $E_{max}$  les plus forts (37 à 43 MPa *Boscia senegalensis* exclu) alors que les cellules foliaires des espèces caducifoliées sont beaucoup plus élastiques ( $E_{max}$  entre 11 et 29 MPa). Enfin, il faut remarquer que l'ensemble de ces espèces a) atteint le point de turgescence nulle à des teneurs relatives en eau assez voisines, de l'ordre de 85% à l'exception de *Ziziphus mauritiana* et b) présente des volumes symplasmiques relativement similaires compte tenu de la variabilité.

#### 4 DISCUSSION

Avant de pouvoir réaliser une analyse correcte, basée sur la comparaison des paramètres issus des courbes pression-volume de chaque espèce, il est d'abord nécessaire d'étudier plus en détail le cas particulier de *Boscia senegalensis*. En effet, cette espèce a présenté des potentiels osmotiques, parfois anormalement élevés, compte tenu de sa tension de sève maximale.

Rappelons que les courbes pression-volume ont été réalisées à un moment de l'année

Tableau 5 : Paramètres issus des courbes pression-volume avec  $PI_{100}$  potentiel osmotique à pleine turgescence en MPa,  $PI_0$  potentiel osmotique au point de perte de turgescence en MPa, Vs volume symplasmique,  $TRE_0$  teneur relative en eau au point de perte de turgescence et E max module d'élasticité maximal en MPa. Chaque valeur est la moyenne d'au moins 4 observations  $\pm$  l'écart type à l'exception de *Balanites aegyptiaca* (2 observations).

	$PI_{100}$	$PI_0$	Vs	$TRE_0$	E max
<i>C. glutinosum</i>	$-2.6 \pm 2$	$-3.1 \pm 3$	$.78 \pm .11$	$.88 \pm .05$	$43 \pm 16$
<i>A. senegal</i>	$-2.0 \pm 3$	$-2.3 \pm 3$	$.82 \pm .14$	$.88 \pm .02$	$29 \pm 5$
<i>Z. mauritiana</i>	$-1.7 \pm .1$	$-2.2 \pm .1$	$.92 \pm .06$	$.75 \pm .03$	$12 \pm 2$
<i>A. tortilis</i>	$-1.5 \pm 2$	$-1.8 \pm 2$	$.80 \pm .09$	$.86 \pm .03$	$17 \pm 3$
<i>B. aegyptiaca</i>	$-3.4 \pm 3$	$-4.2 \pm .1$	$.96 \pm .06$	$.80 \pm .04$	$37 \pm 12$
<i>B. senegalensis</i>	$-2.3 \pm .1$	$-3.5 \pm .8$	$.86 \pm .10$	$.72 \pm .15$	$22 \pm 15$

où *Boscia senegalensis* présente les tensions de base les plus élevées (-3,1 MPa). Si l'on compare cette valeur à celle du potentiel osmotique obtenu par cette méthode ( $PI_{100} = -2,3$  MPa,  $PI_0 = -3,5$  MPa) on aurait alors une pression de turgescence légèrement positive (0,5 MPa) et uniquement en fin de nuit. De même, si l'on compare cette valeur de potentiel osmotique à la tension de sève maximale -6 MPa observée à cette date (parfois <-7 MPa en saison sèche) on aboutit soit, à des déshydratations cellulaires très élevées en milieu de journée (de l'ordre de 60 à 70%) sans dommage apparent pour les tissus foliaires si ceux ci sont suffisamment élastiques, et ce, tout au long de l'année, soit, au développement de pression de turgescence fortement négative (au maximum -2,5 MPa) si les tissus sont très peu élastiques.

En fait, d'après Bowman et Roberts (1985), Meinzer *et al.* (1986) et Parker et Pallardy (1987) il est probable que la réhydratation induise très rapidement des modifications de  $PI_{100}$  et  $PI_0$  et tout particulièrement pour les espèces des environnements arides. Ainsi, sur *Artemisia tridentata*, Evans *et al.* (1990) ont observé une augmentation du  $PI_{100}$  et du  $PI_0$  avec l'augmentation de la durée de réhydratation. D'après eux, une redistribution des solutés entre le symplasma et l'apoplasme correspondrait à un mécanisme tendant à éviter une pression de turgescence excessive capable de provoquer une rupture des membranes cellulaires. Dans le cas de *Boscia senegalensis* l'apparition de tâches d'un vert foncé au niveau des feuilles (obtenues après saturation des rameaux pendant 15 heures) laisse supposer que les compartiments symplasmiques et apoplasmiques ont été partiellement mélangés très probablement après l'éclatement d'un certain nombre de cellules. Nous sommes alors dans une situation où les hypothèses de base qui sous-tendent les interprétations des courbes pression-volume, ne sont plus respectées ( $PI$  apoplastique non nul). Ce phénomène, qui entraîne une modification de la composante osmotique moyenne de l'échantillon pourrait alors expliquer les valeurs anormalement élevées du  $PI_{100}$  et du  $PI_0$  de cette espèce.

Rappelons que nous avons également observé pour *Boscia senegalensis* une autre particularité, à savoir, une légère remontée de tension de sève sur tous les échantillons pour des niveaux élevés de déshydratation, couplée à l'apparition de tâche vert pâle sur les feuilles (différentes par leur couleur des premières tâches observées en fin de réhydratation des échantillons) que Oertli (1992) a qualifié de "tâches sèches". D'après cet auteur, ces deux observations pourraient correspondre à un phénomène de cavitation au niveau des cellules foliaires. En effet, lors de l'augmentation du dessèchement, une chute de pression au niveau des cellules serait susceptible de permettre à un certain nombre de molécules d'eau de passer à l'état gazeux. Le gain de potentiel mesuré pour des déshydratations élevées serait donc le résultat de cette

cavitation. Bien que nous ne puissions exclure l'hypothèse d'une cavitation dans les vaisseaux xylémiens l'apparition de "tâches sèches" à la surface des feuilles laisse supposer qu'un envahissement du contenu cellulaire par de l'air s'est produit dans les tissus foliaires. Dans cette hypothèse, les cellules de *Boscia senegalensis* seraient donc capables de développer des pressions de turgescence négative. Rappelons que l'existence de pressions de turgescence fortement négatives (plusieurs bars) n'est en général pas acceptée (Tyree 1976, Mackart *et al.* 1981) et qu'actuellement seul Oertli (1989, 1990, 1992) soutient cette idée. Les auteurs qui contestent cette hypothèse font remarquer que des pressions de turgescence négatives ont été obtenues par calcul à partir du potentiel hydrique foliaire et du potentiel osmotique de suc extrait de feuilles. Dans ce cas là, la non prise en compte de la dilution apoplastique peut effectivement entraîner des calculs de pression de turgescence négative qui n'ont pas d'existence réelle. Cependant, nos résultats ont été obtenus par une méthode totalement différente (courbe pression-volume) qui ne devrait pas entraîner ce type d'artéfact. C'est pourquoi, l'existence d'une pression de turgescence négative reste plausible étant donné la brusque remontée de potentiel hydrique pour des déshydratations importantes, concomitante à l'apparition de "tâches sèches" sur les feuilles, phénomène signalé par ailleurs par Oertli (1992) sur le hêtre.

La méthode des courbes pression-volume est donc inappropriée dans le cas de *Boscia senegalensis* en raison a) d'un probable éclatement cellulaire lors de la phase de réhydratation (traduit par l'apparition de tâches vert foncé) et b) d'éventuelles capacités à développer des pressions de turgescence négatives (traduites par une remontée de potentiel à des déshydratations importantes et par l'apparition de tâches sèches).

En tenant compte de la très probable sur-estimation de potentiel osmotique dans le cas de *Boscia senegalensis*, les valeurs de  $PI_{100}$  et  $PI_0$  de nos espèces sont dans leur ensemble du même ordre de grandeur que celles observées pour de nombreuses autres régions arides et semi-arides du monde (Monson et Smith 1982, Clayton-Greene 1983, Sobrado 1986...).

Il ressort de notre étude que les espèces à feuillage permanent perdent leur pression de turgescence à un potentiel hydrique total nettement plus bas que celui des espèces à feuillage caducifolié, observations qui rejoignent celles de Sobrado (1986) pour les espèces des savanes vénézuéliennes. A noter, dans le cas d'*Acacia tortilis* que les valeurs de potentiel osmotique observées doivent être interprétées avec prudence car une sur-estimation semble possible. En effet, c'est après la quasi complète consommation du feuillage par des insectes prédateurs et au moment de la mise en place de la nouvelle

feuillaison qui a suivi ce traumatisme que les rameaux ont été prélevés. Une libération de solutés osmotiquement actifs dans les vaisseaux du xylème, identique à celle qui se produit lors des phases de débourrement en saison sèche (voir chap II), a été susceptible de fausser les mesures.

## 5 CONCLUSION

La réalisation de cette série de courbes pression-volume, qui doit être considérée comme une tentative exploratoire, a permis de constater que ces résultats coïncident avec les trois grands types de fonctionnement hydriques précédemment décrits dans le chapitre II.

En effet, bien que ces résultats soient à interpréter avec prudence, il est évident que les tissus foliaires des espèces à feuillage permanent (groupe 1 et 3) sont mieux adaptés pour développer des pressions de turgescence plus élevées que les espèces caducifoliées (groupe 2) quand le potentiel hydrique total diminue.

Enfin, parmi les espèces à feuillage permanent, *Balanites aegyptiaca* se caractérise par des  $PI_{100}$  et des  $PI_0$  très négatifs ainsi que très probablement *Boscia senegalensis*. Ces deux espèces (groupe 3) peuvent alors être discernées de *Combretum glutinosum* (groupe 1) qui a visiblement présenté des valeurs de  $PI_{100}$  et  $PI_0$  plus élevées. En ce qui concerne *Boscia senegalensis*, il serait utile d'adapter une méthode de mesure de  $PI_{100}$  et  $PI_0$  qui éliminerait tous les artefacts cités et permettrait de trancher définitivement la question d'une pression de turgescence négative.

## CHAPITRE V

### ETUDE DU COMPORTEMENT STOMATIQUE A L'ECHELLE JOURNALIERE ET SAISONNIERE

#### 1 INTRODUCTION

L'interprétation des variations saisonnières et journalières des tensions de sève ne peut se faire correctement que si l'on dispose de données concernant la régulation des pertes hydriques et la réponse des stomates aux facteurs externes et internes du végétal. C'est pourquoi, un suivi de la conductance stomatique a été effectué sur les six espèces.

Rappelons que plusieurs variables sont susceptibles d'agir sur le degré de l'ouverture des stomates et les plus importantes, sont d'ordre:

- environnemental avec le rayonnement photosynthétiquement actif, la température foliaire, le gradient de tension de vapeur d'eau entre la feuille et l'atmosphère,

- interne avec l'état hydrique de la plante.

D'autres facteurs, sont aussi capables de faire varier la conductance stomatique comme l'âge de la feuille, les phénomènes d'acclimatation, la pollution, les traumatismes subis ....

Un essai de modélisation en fonction de ces facteurs sera ensuite tenté en s'inspirant des modèles proposés par Jarvis (1976), Jones (1983), Chambers *et al.* (1985), Avissar *et al.* (1985) qui ne prennent en compte que les principaux facteurs (micro-climat et potentiel hydrique).

Ce type d'approche devrait permettre dans un premier temps de comparer les facteurs régulant la conductance stomatique des différents groupes fonctionnels mis en évidence dans le chapitre II et, dans un second temps, d'avancer des hypothèses concernant leurs adaptations à la contrainte hydrique.



## 2 MATERIEL ET METHODE

### 2.1 MESURE SUR LA PLANTE

La conductance des feuilles à la diffusion de la vapeur d'eau ( $G_s$ ), la température des tissus foliaires ( $T_f$ ), le flux de radiations photosynthétiquement actives (PAR) reçu par ceux-ci, la température de l'air ( $T_a$ ) et l'humidité relative (Rh) ont été mesurés à l'aide d'un poromètre Li-Cor 1600 (Li-Cor, Inc.; Lincoln, Nebraska, USA) sur les six espèces ligneuses. La différence de pression partielle de vapeur entre la feuille et l'atmosphère a été calculée à partir des mesures de  $T_f$ ,  $T_a$  et Rh en supposant que les espaces intercellulaires sont à tension de vapeur saturante à la température  $T_f$ .

Pour les feuilles d'*Acacia raddiana* et d'*Acacia senegal*, très découpées et de petites tailles, une cuvette Li\_1600 emprisonnant toute la feuille a été utilisée. La surface foliaire étant *a priori* inconnue, une surface arbitraire a été fixée pour l'ensemble des mesures concernant ces deux espèces. Une fois la conductance stomatique déterminée avec le poromètre, la feuille est excisée et une empreinte foliaire est réalisée à l'aide de papier Ozalid. La surface réelle est déterminée *a posteriori* à l'aide d'un planimètre optique (Delta T) afin de corriger la conductance stomatique mesurée au champ. Cette correction effectuée, la conductance a ensuite été divisée par deux compte tenu de la répartition équivalente des stomates sur la face adaxiale et abaxiale des feuilles observées en microscopie électronique à balayage.

Immédiatement après la mesure de conductance stomatique, le rameau portant la feuille a été excisé et la tension de sève de tige a été déterminée avec une chambre à pression portable (PMS Instrument Co, Corvallis, USA) limitée à une pression de 7 MPa.

Une partie des mesures a été réalisée sous forme de cinétiques journalières avec au moins 5 répétitions pour la conductance stomatique, 3 pour la tension de sève. Tous les échantillonnages ont été réalisés en choisissant des feuilles exposées au soleil, situées à hauteur d'homme dans la couronne, ce qui a impliqué de tourner autour de l'arbre pendant la journée.

Lors de la réalisation de chaque cinétique journalière une mesure de tension de sève de base avec au moins trois répétitions, ainsi qu'une observation phénologique ont été effectuées selon la méthode préconisée par Grouzis et Sicot (1980) pour les ligneux sahéliens (voir chapitre II). D'autres données proviennent de mesures ponctuelles

réalisées quand des conditions climatiques, non encore obtenues lors de la réalisation des cinétiques journalières, se sont présentées.

## 2.2 PROCEDES DE MODELISATION

La méthode utilisée a été détaillée par Jarvis (1976), Jones (1983) et Chambers *et al.* (1985). Ces auteurs, supposent que les facteurs susceptibles d'intervenir sur le degré de l'ouverture stomatique agissent de façon indépendante selon l'équation générale de type multiplicatif:

$$G_s = G_s \text{ max} \cdot G(\text{PAR}) \cdot G(\text{DVP}) \cdot G(\text{Tp}) \cdot G(\text{T}) \cdot G(\text{CO}_2) \quad (11)$$

ou  $G_s \text{ max}$  est la conductance maximale et chaque  $G$  est une fonction partielle empirique normalisée ( $0 < G_s < 1$ ) de  $G_s$  avec  $G(\text{PAR})$ ,  $G(\text{DVP})$ ,  $G(\text{Tp})$ ,  $G(\text{T})$ ,  $G(\text{CO}_2)$  qui représentent respectivement la réponse stomatique à l'éclairement, au déficit de pression de vapeur d'eau, à la température foliaire, à la tension de sève et au  $\text{CO}_2$ .

Dans cette approche à l'échelle saisonnière a) l'hypothèse que la teneur en  $\text{CO}_2$  ne varie pas de façon significative au cours des saisons a été retenue, ce qui a conduit à supprimer la fonction  $G(\text{CO}_2)$  b) le facteur déficit de pression de vapeur a été remplacé par le facteur gradient de tension entre la feuille et l'atmosphère ( $E_{sf}-E_a$ ), plus pertinent d'un point de vue physiologique c) une fonction supplémentaire a été introduite qui prend en compte l'influence de l'état hydrique du sol reflété par la tension de base. L'équation devient alors:

$$G_s = G_s \text{ max} \cdot G(\text{PAR}) \cdot G(E_{sf}-E_a) \cdot G(\text{Tp}) \cdot G(\text{T}) \cdot G(\text{Tb}) \quad (12)$$

avec  $G(E_{sf}-E_a)$  qui représente la réponse stomatique au gradient de tension entre la feuille et l'atmosphère en kPa et  $G(\text{Tb})$  la tension de sève de base en MPa.

En condition naturelle ces cinq facteurs agissent simultanément sur la conductance stomatique. Bien qu'il soit impossible de contrôler au champ les niveaux de rayonnement, de température, etc... , il est cependant possible d'obtenir à partir des données expérimentales de terrain, la réponse de l'ouverture stomatique à ces cinq facteurs de façon empirique. En effet, si on représente la conductance en fonction de chaque variable, la limite de l'enveloppe supérieure indique alors la réponse à un facteur particulier quand les autres ne sont pas limitants. D'après Webb (1972) les points situés au-dessous de la limite supérieure de l'enveloppe ont pour origine a) l'action d'un autre facteur b) une variabilité biologique et c) une erreur de mesure.

Enfin, rappelons que ce type de modèle comporte un certain nombre d'imperfections liées à sa simplicité. En effet, dans ce type d'approche, on considère implicitement qu'aucune interaction entre les différents facteurs n'est possible. De plus, le modèle ne prend pas en compte un certain nombre de caractéristiques biologiques telles que les possibilités d'ajustement osmotique, l'influence des stades phénologiques et la vitesse de réponse des stomates aux différents facteurs. Cependant, malgré ces imperfections, ce modèle s'est révélé adéquat pour décrire les variations journalières de la conductance stomatique pour de nombreuses espèces (Jarvis 1976, Avissar *et al.* 1985, Chambers *et al.* 1985, Lynn et Carlson 1990, Dolman *et al.* 1991, Massman et Kaufmann 1991).

### 2.3 LES FONCTIONS PARTIELLES

#### **Détermination de la conductance stomatique maximale**

La conductance stomatique maximale de chacune des espèces a été directement déduite en prenant la plus importante valeur observée pendant les deux années de mesure, en supposant que les valeurs situées sur l'enveloppe supérieure de chaque courbe correspondent à l'absence de facteur limitant.

#### **Rayonnement Photosynthétiquement Actif**

Quand les autres facteurs ne sont pas limitants il est généralement admis que l'ouverture stomatique varie de façon hyperbolique avec l'éclairement. Cependant, plusieurs types de modèles sont proposés dans la littérature (Boulard 1991). Parmi ces différents modèles la formulation exponentielle utilisée par Jones (1983) a été retenue en raison de sa simplicité:

$$G(\text{PAR}) = 1 - \text{EXP}(-\text{PAR}/K1) \quad (13)$$

où PAR est le rayonnement photosynthétiquement actif en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  et K1 une constante empirique estimée à partir des données.

#### **Tension de sève de tige**

Même si pour la plupart des espèces il existe bien une tension de sève critique pour la fermeture stomatique, certains auteurs ont montré que parfois la relation conductance stomatique tension de sève pouvait varier au cours du temps (Turner 1991) comme, par exemple, à la suite d'une accumulation de solutés osmotiquement actifs ou bien de

modification du niveau de phytohormones. La tension de sève est en outre corrélée à l'état hydrique du sol. Cependant, la tension de sève, représentative de l'état hydrique interne de la feuille, est une mesure largement utilisée dans l'étude du contrôle de l'ouverture stomatique et en particulier au champ étant donné la simplicité de la méthode.

Deux formulations de cette réponse, différentes selon l'espèce, ont été proposées (Turner 1991), l'une de forme exponentielle (Jarvis 1976) et l'autre de forme linéaire au delà d'un certain seuil de tension. Tout d'abord, une tentative d'ajustement par une fonction de type exponentiel a été réalisée. Quand le résultat semblait peu réaliste, une nouvelle tentative a été entreprise à l'aide d'une fonction de type linéaire. Ces deux fonctions sont présentées ci-dessous:

$$G(T) = 1 - (\text{EXP}((T_{mf} - T)/K_2)) \quad (14a) \quad (\text{f. exponentielle})$$

$$G(T) = 1 - (K_2(T_{mf} - T)) \quad (14b) \quad (\text{f. linéaire à seuil})$$

avec si  $(T_{mf} - T) > 0$  alors  $G(T) = 1$

où T est la tension de sève mesurée en MPa,  $T_{mf}$  la tension de sève maximale requise pour obtenir une conductance stomatique nulle en MPa et  $K_2$  une constante.

#### Gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'air

De nombreux auteurs (Turner *et al.* 1984, Sandford et Jarvis 1986, Schulze 1986, Guehl *et al.* 1991 Yoon et Ritcher 1991) ont montré que beaucoup d'espèces ferment leurs stomates au-delà d'un certain seuil de gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère. Deux formulations à cette réponse, variables selon l'espèce, ont été observées : une de forme linéaire (Camacho *et al.* 1974) et l'autre de forme curvilinéaire (Johnson et Ferrel 1983). En fonction des données obtenues, la simulation a été réalisée avec un modèle linéaire d'équation:

$$G(E_{sf} - E_a) = 1 - (K_3 \cdot ((E_{sf} - E_a) - (E_{sf} - E_a)_c)) \quad (15)$$

avec si  $(E_{sf} - E_a) - (E_{sf} - E_a)_c > 1$  alors  $G(E_{sf} - E_a) = 1$

si  $(E_{sf} - E_a) - (E_{sf} - E_a)_c < 0$  alors  $G(E_{sf} - E_a) = 0$

où  $(E_{sf} - E_a)$  est le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère en kPa,  $(E_{sf} - E_a)_c$  est le gradient de tension de vapeur critique en kPa entre la feuille et l'atmosphère susceptible de provoquer un déclenchement de la fermeture stomatique et  $K_3$  une constante.

## Température foliaire

Bien que la température foliaire et le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère soient corrélés et donc qu'il soit difficile au champ de séparer aisément les deux effets, il est admis que la plupart des plantes atteignent un optimum de conductance stomatique avec une pente entre la température minimale et optimale souvent assez faible alors que le passage de l'optimum au maximum est plus rapide. Même si plusieurs équations ont été proposées (Jarvis 1976, Jones 1983...) l'équation d'Arrhenius modifiée par Feng *et al.* (1990) a été retenue et s'écrit sous la forme suivante :

$$G(T_p) = (K_4 \cdot \text{EXP}(-K_5/T_p)) / (1 + (K_5/(K_6 - K_5)) \cdot \text{EXP}(K_5 \cdot ((1/T_{\text{pop}}) - (1/T_p)))) \quad (16)$$

avec  $T_p$  pour la température de la feuille en °C,  $T_{\text{pop}}$  pour la température au maximum de conductance (température optimale) en °C et  $K_4$ ,  $K_5$ ,  $K_6$  des constantes.

## Etat hydrique du sol

Plusieurs auteurs (Garnier et Berger 1987, Henson *et al.* 1989, Turner et Hensen 1989, Gowing *et al.* 1990, Tardieu *et al.* 1990) ont montré que lors du dessèchement du sol une diminution de la conductance stomatique apparaît pour beaucoup d'espèces alors que les relations hydriques au niveau des feuilles ne sont pas encore vraiment affectées. Bien que la tension de sève de base ne soit pas toujours représentative de l'état hydrique du sol, (voir chapitre II) elle reste une mesure indicatrice du degré de contrainte auquel la plante démarre la journée (Ritchie et Hinckley 1975, Garnier 1985).

Au-delà d'un certain état de dessèchement du sol, deux types de relations entre la conductance stomatique et l'état hydrique du sol ont été observés par les auteurs sus-cités, l'une est linéaire et l'autre curvilinéaire. En fonction des résultats obtenus, un modèle de variation linéaire au delà d'un certain seuil a été choisi :

$$G(T_b) = 1 + (K_7 \cdot (T_b - T_{bc})) \quad (17)$$

avec si  $T_b - T_{bc} > 1$  alors  $G(T_b) = 1$

ou  $T_b$  est la tension de base en MPa et  $T_{bc}$  la tension de base critique en MPa susceptible de provoquer une diminution de la conductance stomatique et  $K_7$  une constante.

### 3 RESULTATS

#### 3.1 DETERMINATION DES DIFFERENTS PARAMETRES DU MODELE

##### 3.1.1 Gammes des différentes mesures utilisées pour la détermination des fonctions partielles

Le tableau 6 montre la gamme de variation de chacun des facteurs du modèle pour les six espèces. D'une façon générale, un large échantillonnage a été obtenu pour le rayonnement photosynthétiquement actif, la température foliaire, le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère et la tension de sève, ce qui a permis de minimiser les erreurs lors de la détermination des coefficients des courbes enveloppes supérieures (Chambers *et al.* 1985).

**tableau 6:** Gammes de mesures réalisées en vue de la détermination des facteurs du modèle pour chacune des six espèces. PAR rayonnement photosynthétiquement actif en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Tp température de la feuille en °C, T tension de sève en MPa, (Esf-Ea) gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère en kPa, n nombre de mesures.

	PAR	Tp	T	Esf-Ea
<i>C. glutinosum</i> n	26/2010 287	22.0/40.2 287	-1.0/-3.0 145	0.6/8.3 287
<i>A. senegal</i> n	154/1870 94	26.5/40.1 94	-1.2/-3.5 54	0.4/5.7 94
<i>Z. mauritiana</i> n	150/2020 244	16.1/43.0 244	-0.9/4.2 126	0.4/6.8 244
<i>A. tortilis</i> n	25/1940 187	18.9/42.9 187	-0.6/-3.1 107	0.1/6.1 187
<i>B. aegyptiaca</i> n	6/1940 115	23.3/42.5 115	-1.7/-5.2 72	0.4/7.5 115
<i>B. senegalensis</i> n	7/2170 331	18.9/45.5 331	-4.4/-6.7 120	0.6/8.0 331

##### 3.1.2 Détermination de la conductance stomatique maximale (Gs max)

Les résultats obtenus, mentionnés dans le tableau 7 montrent des différences importantes de conductance maximale entre espèces, variant de  $0.26 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour *Balanites aegyptiaca* à  $0.51 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour *Ziziphus mauritiana*.

tableau 7 : Conductance stomatique maximale ( $G_s \text{ max}$ ) en  $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  des six espèces.

	$G_s \text{ max}$
<i>C. glutinosum</i>	0.41
<i>A. senegal</i>	0.44
<i>Z. mauritiana</i>	0.51
<i>A. tortilis</i>	0.32
<i>B. aegyptiaca</i>	0.26
<i>B. senegalensis</i>	0.41

### 3.1.3 Relation conductance stomatique - rayonnement photosynthétiquement actif (PAR)

Le paramètre  $K_1$ , qui décrit la réponse de l'ouverture stomatique à l'éclairement, montre des valeurs d'autant plus faibles que les stomates répondent rapidement à l'augmentation du rayonnement photosynthétiquement actif (voir tableau 8). Pour toutes les espèces, la conductance stomatique augmente rapidement dans un premier temps pour de faibles niveaux de rayonnement photosynthétiquement actif, puis atteint dans un second temps un plateau de saturation lumineux (figure 28). Une conductance stomatique de 90% est atteinte pour des éclaircements compris respectivement entre 510 et 692  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour *Boscia senegalensis* et *Ziziphus mauritiana*. Seul *Acacia senegal* a présenté une valeur beaucoup plus élevée (910  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

tableau 8: Valeur des paramètres caractérisant la relation conductance stomatique - rayonnement photosynthétiquement actif (PAR).  $\text{PAR}_{90}$  représente le rayonnement photosynthétiquement actif en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  nécessaire pour obtenir 90% de conductance stomatique quand les autres paramètres ne sont pas limitants et  $K_1$  une constante qui dicte la vitesse de réponse aux faibles niveaux lumineux.

	$K_1$	$\text{PAR}_{90}$
<i>C. glutinosum</i>	261	604
<i>A. senegal</i>	395	910
<i>Z. mauritiana</i>	601	611
<i>A. tortilis</i>	189	510
<i>B. aegyptiaca</i>	264	692
<i>B. senegalensis</i>	221	510

Conductance stomatique normalisee (0-1)

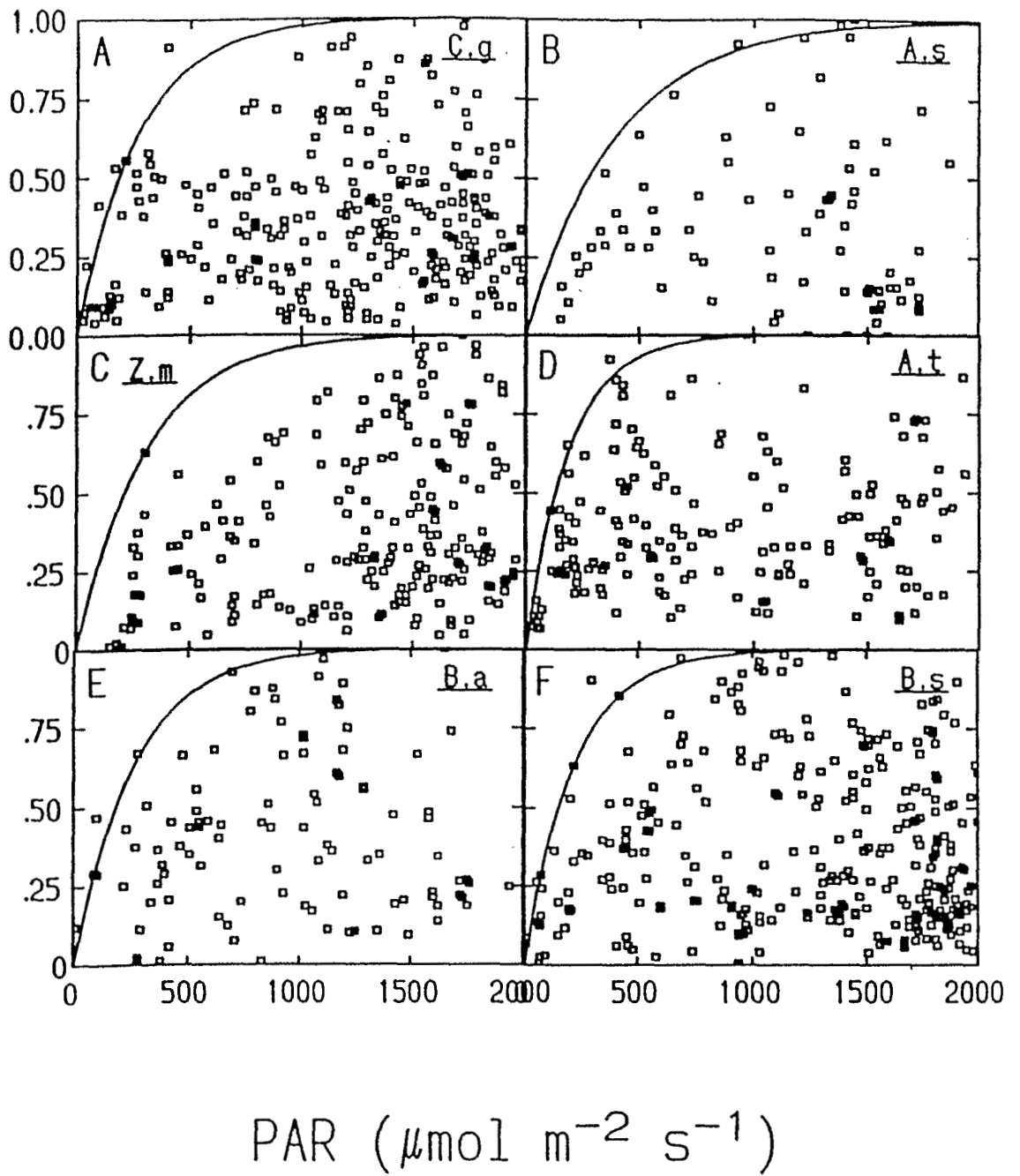


Figure 28 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) en  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.



### 3.1.4 Relation conductance stomatique - tension de sève

A l'exception d'*Acacia senegal* où la conductance stomatique diminue de façon linéaire avec la baisse de tension de sève, toutes les autres espèces ont montré une réponse de type exponentiel à ce facteur (figure 29). A noter, dans le cas de *Ziziphus mauritiana* (figure 29C), qu'un ensemble de points correspondant à des tensions de sève inférieures à -2.45 MPa a volontairement été exclu de l'enveloppe. Ces données correspondent en fait à deux journées particulières (28 et 30 mars 1991), point particulier qui sera développé ultérieurement.

Parmi ces six espèces deux grands types de réponses peuvent être discernés (tableau 9). Le premier type, représenté par *Combretum glutinosum* et l'ensemble des espèces caducifoliées, se caractérise par des tensions de sève critiques capables de provoquer un début de fermeture stomatique à des valeurs assez similaires et peu négatives (-1,5 à -2,1 MPa) par rapport aux espèces du second groupe représentées par *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* (-4.3 à -6 MPa).

tableau 9 : Valeur des paramètres caractérisant la relation conductance stomatique - tension de sève. Tmf représente la tension de sève minimale en MPa atteinte quand la conductance stomatique devient nulle, Tc la tension de sève critique en MPa nécessaire pour provoquer une valeur inférieure à 90% de la conductance stomatique maximale et K2 une constante.

Modèle exponentiel	K2	Tmf	Tc à 90% de Gs
<i>C. glutinosum</i>	0.525	-2.92	-1.71
<i>Z. mauritiana</i>	0.221	-2.45	-1.74
<i>A. tortilis</i>	0.262	-2.74	-2.14
<i>B. aegyptiaca</i>	0.303	-4.85	-4.33
<i>B. senegalensis</i>	0.152	-6.83	-6.02
Modèle linéaire à seuil	K2	Tmf	Tc à 90% de Gs
<i>A. senegal</i>	0.631	-2.93	-1.50

Conductance stomatique normalisee

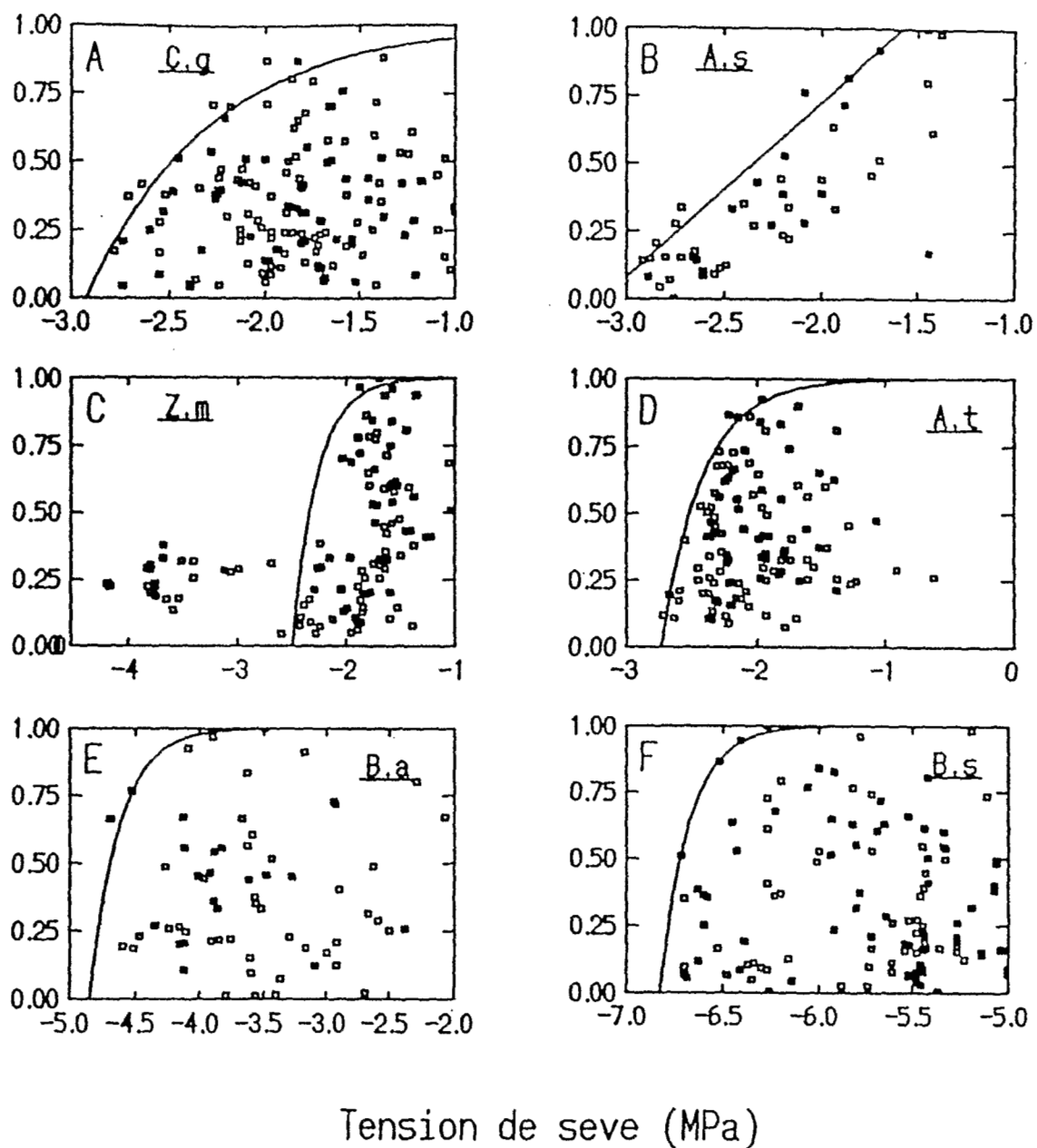


Figure 29 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et la tension de sève en MPa pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

### 3.1.5 Relation conductance stomatique - gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère (Esf-Ea)

On peut considérer que toutes les espèces ont montré un plateau de conductance maximale à de faibles gradients de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère (figure 30). Ce plateau est suivi d'une réduction de la conductance stomatique qui s'amorce pour des seuils variant de entre 1,6 kPa pour *Balanites aegyptiaca* à 3,2 kPa pour *Acacia tortilis* (tableau 10). Une diminution de 90% de la conductance stomatique maximale est obtenue pour des (Esf-Ea) variant de 5,8 kPa pour *Acacia tortilis* à 8,7 kPa pour *Ziziphus mauritiana*. Par contre, le paramètre K3, qui représente l'intensité de la réponse stomatique à une variation de la différence de tension de vapeur saturante entre la feuille et l'atmosphère, semble relativement identique pour toutes les espèces à l'exception d'*Acacia tortilis*.

tableau 10: Valeur des paramètres caractérisant la relation conductance stomatique - gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère (Esf-Ea). (Esf-Ea)<sub>c</sub> représente le gradient de tension de vapeur critique entre la feuille et l'atmosphère en kPa au-delà duquel une fermeture stomatique s'amorce, (Esf-Ea)<sub>f</sub> le gradient nécessaire pour réduire la conductance stomatique maximale de 90% et K3 une constante.

	K3	(Esf-Ea) <sub>c</sub>	(Esf-Ea) <sub>f</sub>
<i>C. glutinosum</i>	0.0164	2.06	7.5
<i>A. senegal</i>	0.0154	2.19	7.9
<i>Z. mauritiana</i>	0.0151	2.75	8.7
<i>A. tortilis</i>	0.0320	3.22	5.8
<i>B. aegyptiaca</i>	0.0156	1.64	7.3
<i>B. senegalensis</i>	0.0165	2.69	8.1

Conductance stomatique normalisee

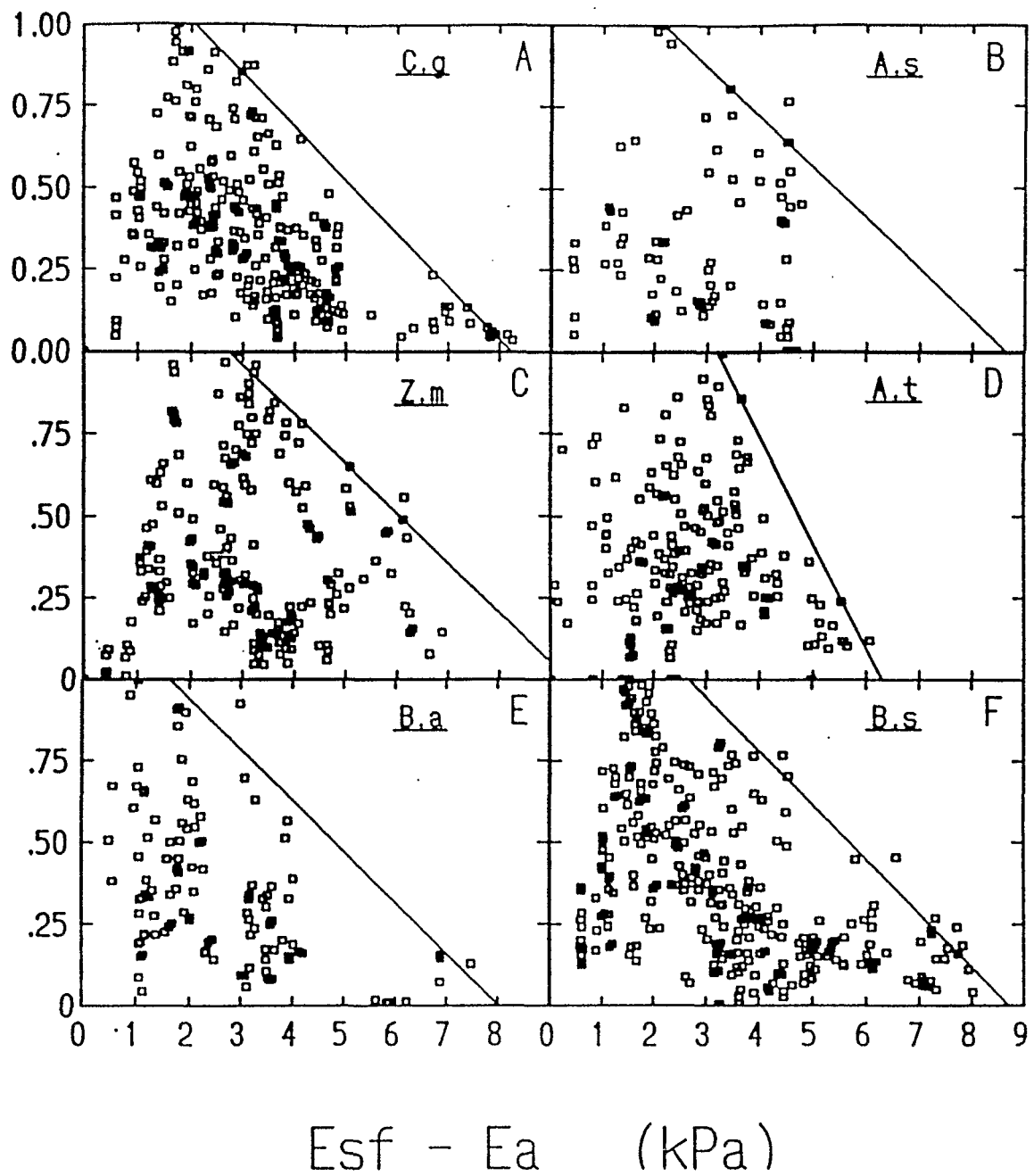


Figure 30 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'air (Esf-Ea) en kPa pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

### 3.1.6 Relation conductance stomatique - température foliaire

La conductance stomatique maximale (température optimale) a été obtenue pour des températures relativement homogènes qui varient de 30,2 °c pour *Boscia senegalensis* à 34,2 °c pour *Ziziphus mauritiana* (tableau 11). Si le tracé de l'enveloppe supérieure correspondant à la gamme de valeurs observées s'avère réaliste, il est cependant délicat de calculer par extrapolation une valeur de conductance stomatique pour des températures inférieures à 15 °c ou supérieures à 45°c (figure 31).

**Tableau 11:** Valeur des paramètres caractérisant la relation conductance stomatique - température foliaire. Top représente la température optimale en °C à conductance stomatique maximale et K4, K5, K6 des constantes.

	K4	K5	K6	Top
<i>C. glutinosum</i>	4.99	48.45	520.06	31.37
<i>A. senegal</i>	1733.43	232.53	593.59	33.00
<i>Z. mauritiana</i>	10.84	72.92	602.61	34.23
<i>A. tortilis</i>	9.03	61.81	434.01	30.57
<i>B. aegyptiaca</i>	39.15	110.41	606.08	31.89
<i>B. senegalensis</i>	8.86	60.56	371.85	30.20

### 3.1.7 Relation conductance stomatique - tension de sève de base

A l'exception de *Boscia senegalensis* (figure 32F), toutes les espèces ont montré une sensibilité à l'état hydrique du sol estimée à partir du potentiel de base (figure 32). Sur cette figure, les points alignés pour une même tension de base correspondent à la réalisation des cinétiques journalières de conductance stomatique. Pour *Balanites aegyptiaca*, l'ajustement a cependant été réalisé (voir chapitre précédent) malgré un nombre restreint de points (figure 32E) ce qui nécessitera une certaine prudence dans l'interprétation de ce résultat.

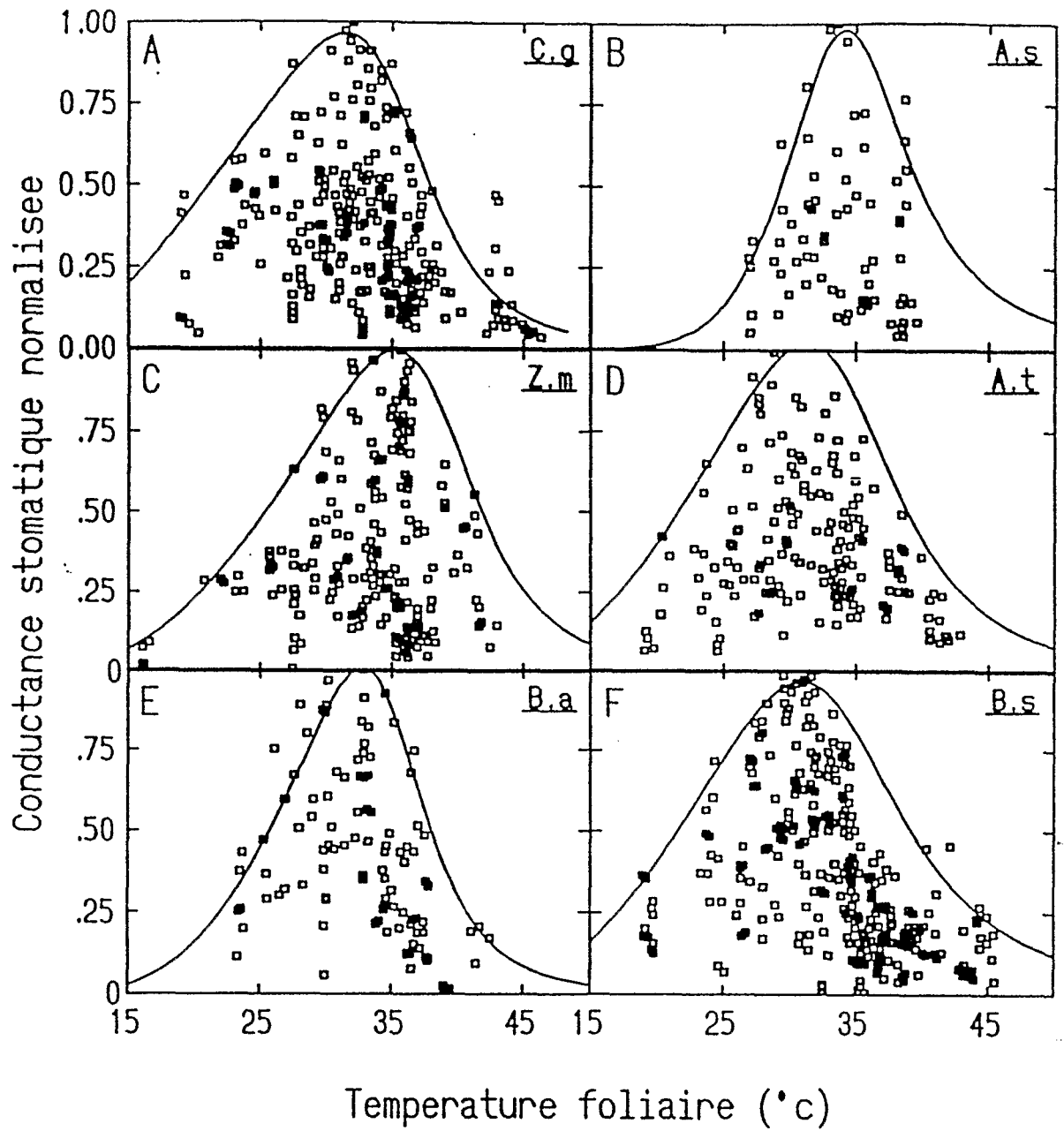


Figure 31 : Relation entre la conductance stomatique normalisee et la temperature foliaire (T<sub>pf</sub>) en °C pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). La courbe represente la limite de l'enveloppe superieure.

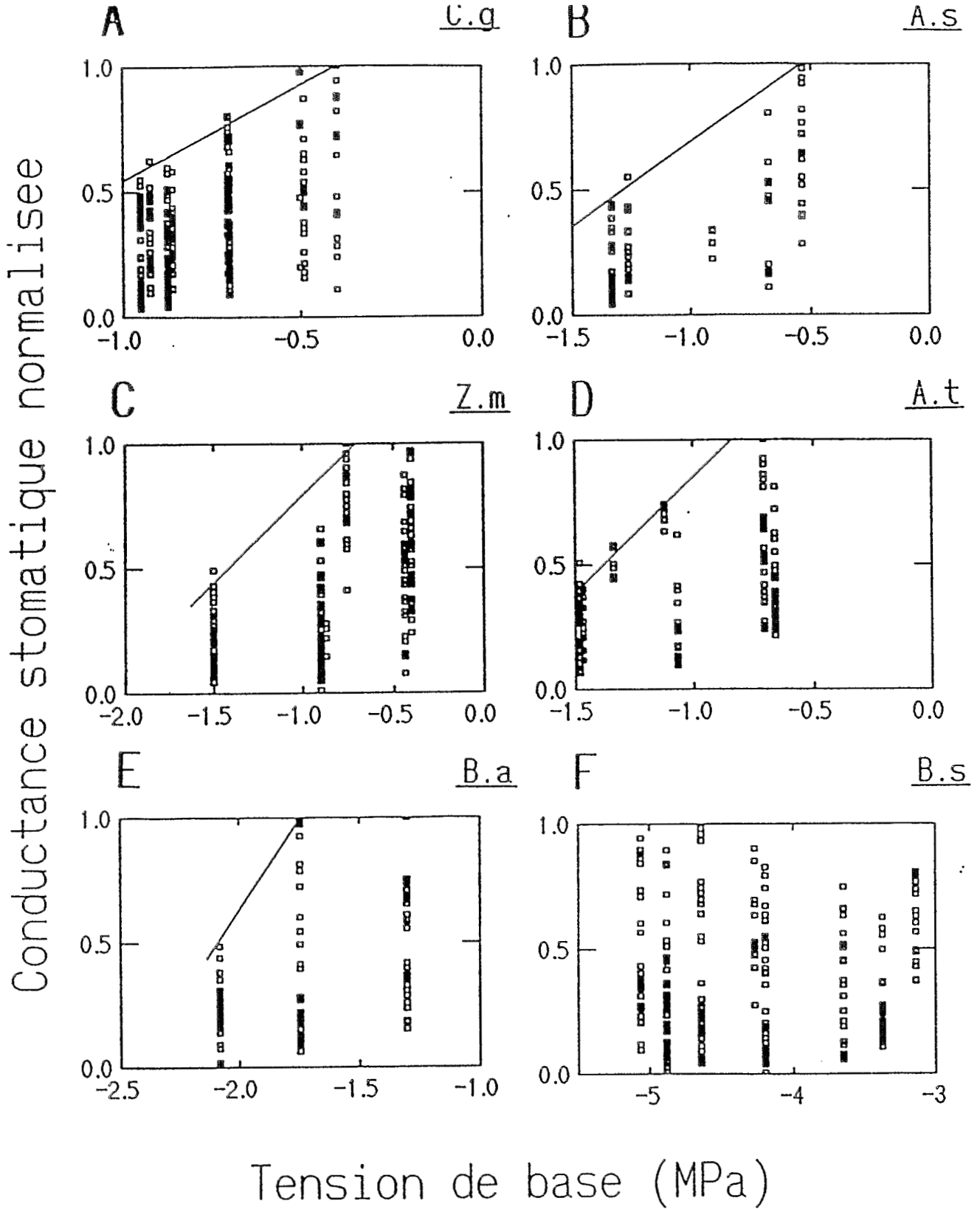


Figure 32 : Relation entre la conductance stomatique normalisée et la tension de sève de base ( $T_b$ ) en MPa pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). La courbe représente la limite de l'enveloppe supérieure.

Le tableau 12 montre qu'un début de fermeture stomatique est provoqué pour des tensions de base critiques variant de -0.4 MPa pour *Combretum glutinosum* à -1.7 MPa pour *Balanites aegyptiaca* avec une sensibilité à ce facteur d'autant plus importante que la pente (K7) est élevée.

**Tableau 12:** Valeur des facteurs caractérisant la relation conductance stomatique - tension de sève de base. Tbc représente la tension de sève de base critique en MPa nécessaire pour déclencher un début de fermeture stomatique et K7 une constante.

	K7	Tbc
<i>C. glutinosum</i>	0.76	-0.40
<i>A. senegal</i>	0.66	-0.55
<i>Z. mauritiana</i>	0.70	-0.71
<i>A. tortilis</i>	0.93	-0.96
<i>B. aegyptiaca</i>	1.41	-1.73
<i>B. senegalensis</i>	pas de	réponse

### 3.1.8 Validité du modèle

Les tracés de la conductance stomatique calculée, en fonction de la conductance mesurée (chaque point représentant la moyenne d'au moins 5 mesures), présentés dans la figure 33, montrent que les points sont répartis le long de la bissectrice (1:1 en trait plein). Ces tracés démontrent donc l'absence de différences systématiques entre les deux valeurs et confirment la représentativité des fonctions choisies pour le calcul des différentes fonctions partielles.

Une corrélation linéaire (trait tireté, figure 33) a été établie entre conductances mesurées et calculées à l'aide du modèle dont les résultats sont présentés sur le tableau 13. Pour toutes les espèces, une pente voisine de 1 avec un écart type incluant la bissectrice a été obtenue, à l'exception de *Ziziphus mauritiana* qui montre une pente de 1.16 +- 0.13.



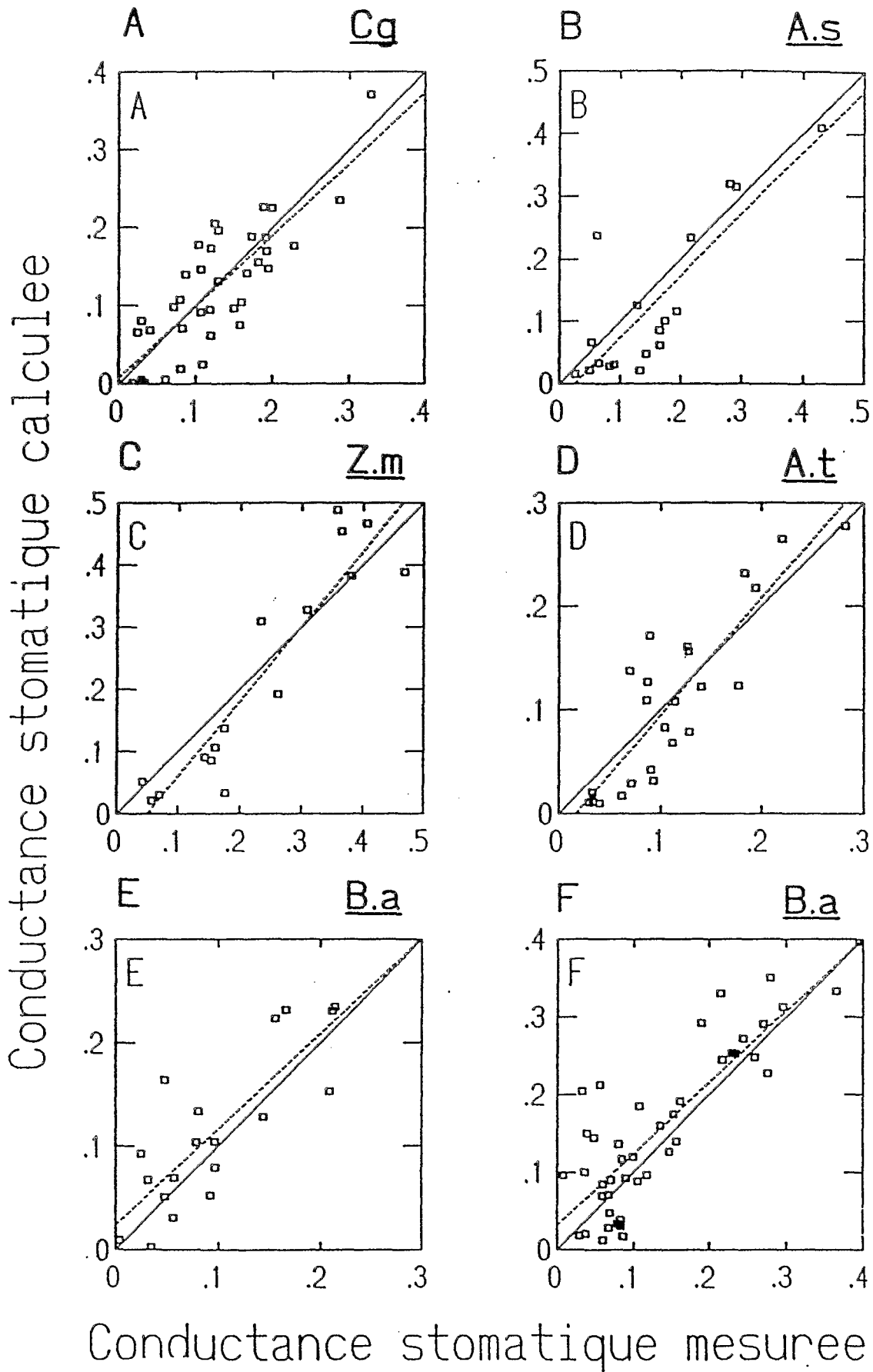


Figure 33 : Relation entre la conductance stomatique calculee ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et la conductance stomatique mesuree ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). La droite en trait plein represente la bissectrice (1:1). Chaque point represente la moyenne d'au moins 5 repetitions.

**Tableau 13** : Valeurs des différents paramètres de l'ajustement linéaire entre conductance mesurée et calculée. A pente de la droite, B valeur de Gs calculée quand Gs mesurée est égale à 0,  $r^2$  coefficient de corrélation.

	A	B	$r^2$
<i>C. glutinosum</i>	0.91 ± .11	0.007	0.67
<i>A. senegal</i>	0.98 ± .16	-0.024	0.69
<i>Z. mauritiana</i>	1.16 ± .13	-0.050	0.85
<i>A. tortilis</i>	1.08 ± .12	-0.005	0.71
<i>B. aegyptiaca</i>	0.93 ± .16	0.024	0.67
<i>B. senegalensis</i>	0.92 ± .09	0.032	0.72

### 3.2 VARIATION JOURNALIERE ET SAISONNIERE DE LA CONDUCTANCE MESUREE ET CALCULEE

La figure 33 et le tableau 13 montrent que le modèle adopté pour synthétiser les résultats de conductance stomatique est assez proche de la réalité. Cependant, une analyse plus en détail est nécessaire afin d'apprécier à une échelle journalière si le modèle restitue correctement les variations de conductance stomatique mesurées.

Quels que soient l'espèce et l'état d'hydratation du sol qui est reflété par la tension de sève de base, la cinétique journalière de la conductance stomatique évolue en trois phases distinctes (figure 34, 35 et 36). En début de matinée on assiste à la formation d'un pic de conductance stomatique, suivie par une décroissance de ce pic plus ou moins rapide et un plateau jusqu'en fin d'après-midi. On peut aussi remarquer sur ces figures que l'amplitude de ce pic diminue avec le dessèchement du sol à l'exception de *Boscia senegalensis* (voir chapitre précédent).

Les cinétiques journalières calculées, aussi bien en saison humide qu'en saison sèche, sont donc très proches des cinétiques observées (figure 34, 35 et 36), confirmant la validité du modèle pour une large gamme de situations. Suite à ce constat, nous avons

essayé de dégager les effets des différents facteurs sur l'évolution du degré de l'ouverture des stomates au cours de la journée et, dans cette optique, une simulation a été réalisée en donnant systématiquement à certains facteurs leur valeur optimale. Ces figures (34,35,36) représentent en fait les situations les plus caractéristiques de l'effet de ces facteurs.

Ainsi, en début de matinée, le fait de considérer le rayonnement photosynthétiquement actif et la température foliaire comme non limitants montre un fort décalage entre conductance mesurée et simulée au moment de la formation du pic de conductance maximale (figure 34). Ces deux facteurs expliquent alors à eux seuls l'évolution de la conductance observée en début de journée, le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère ainsi que la tension de sève étant généralement peu limitant dans la matinée.

En ce qui concerne la dépression de midi et l'absence de reprise en fin de journée, deux cas extrêmes ont été simulés pour toutes les espèces. Dans le premier, présenté figure 35, température foliaire et gradient de tension entre la feuille et l'atmosphère ont été considérés comme optimaux. La nouvelle valeur de conductance simulée, montre très souvent sur l'ensemble de la journée considérée (cercle noir, pointillés), une valeur constante et proche de la conductance maximale observée lors du pic matinal. L'effet de ces deux facteurs est particulièrement important puisqu'il permet d'expliquer la quasi-totalité de la chute de conductance ainsi que son maintien à des niveaux très faibles l'après-midi. Dans le second cas, l'hypothèse d'une tension de sève non limitante a été testée. Les résultats de cette simulation, présentés figure 36 montrent que ce facteur permet d'expliquer dans certains cas la réduction de la conductance maximale dans la matinée et/ou le maintien d'une conductance faible en fin de journée. Ce second cas de simulation montre que l'action de la tension de sève sur la conductance stomatique semble nettement moins prononcée que l'action couplée de la température et du gradient de tension de vapeur.

Globalement, la chute de conductance lors de la dépression de midi et son maintien à des niveaux très faibles sont liés soit, à une température et un gradient de tension de vapeur encore élevés en fin de journée alors que la tension de sève n'est pas forcément limitante (figure 35C et 35F), soit, à une augmentation de la tension de sève (figure 36F) suite à une température et un gradient de tension de vapeur tels qu'ils favorisent une transpiration importante, soit à l'effet conjugué de ces trois facteurs. A noter, qu'à certaines occasions, une valeur relativement importante de conductance stomatique a

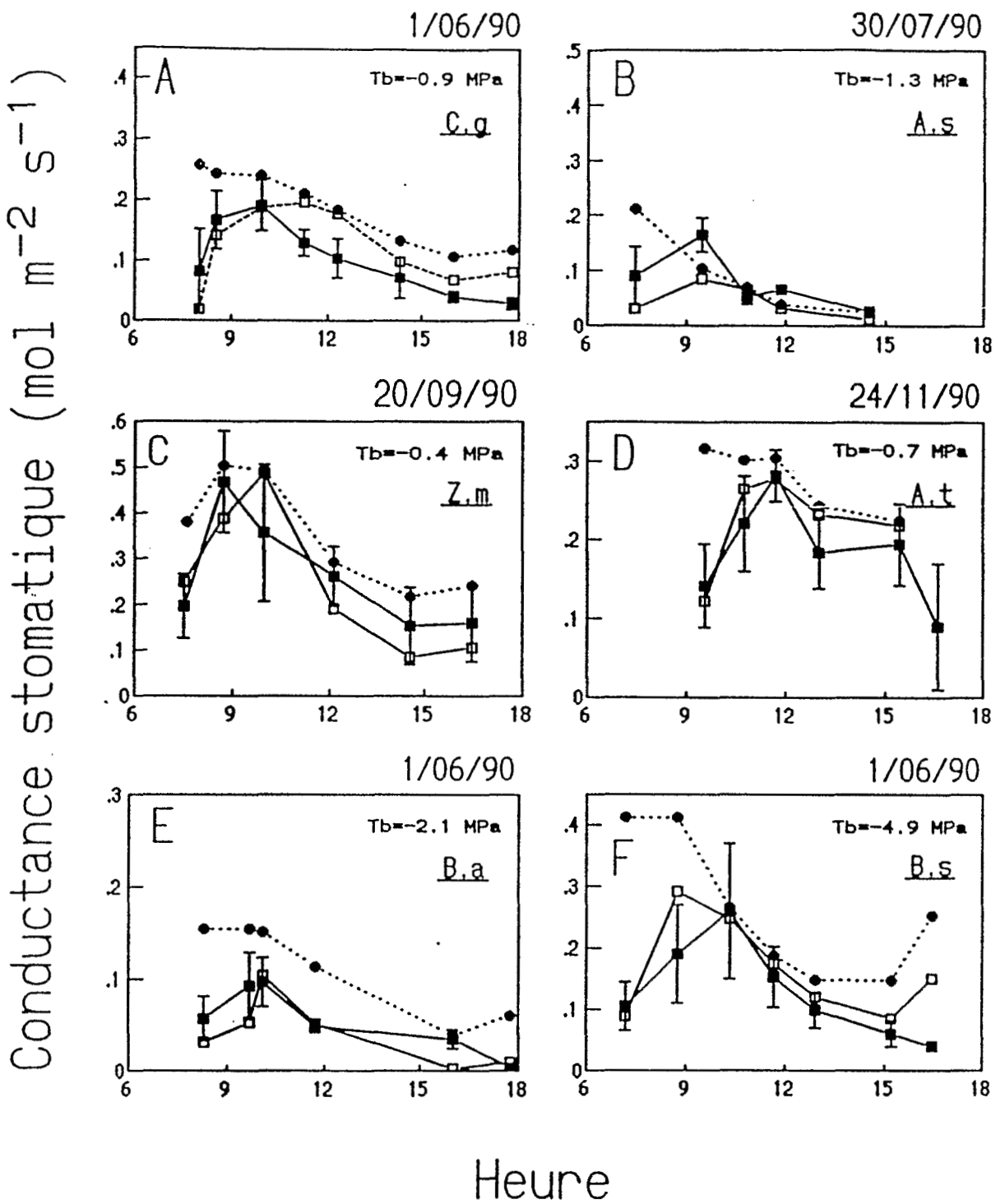


figure 34 : Cinétique journalière de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). Les carrés pleins correspondent aux valeurs mesurées ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), les carrés vides aux valeurs simulées par le modèle ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et les cercles pleins ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à une simulation où la température foliaire et le rayonnement photosynthétiquement actif ont été considéré comme optimal.  $T_b$  représente la tension de sève de base.

Conductance stomatique ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )

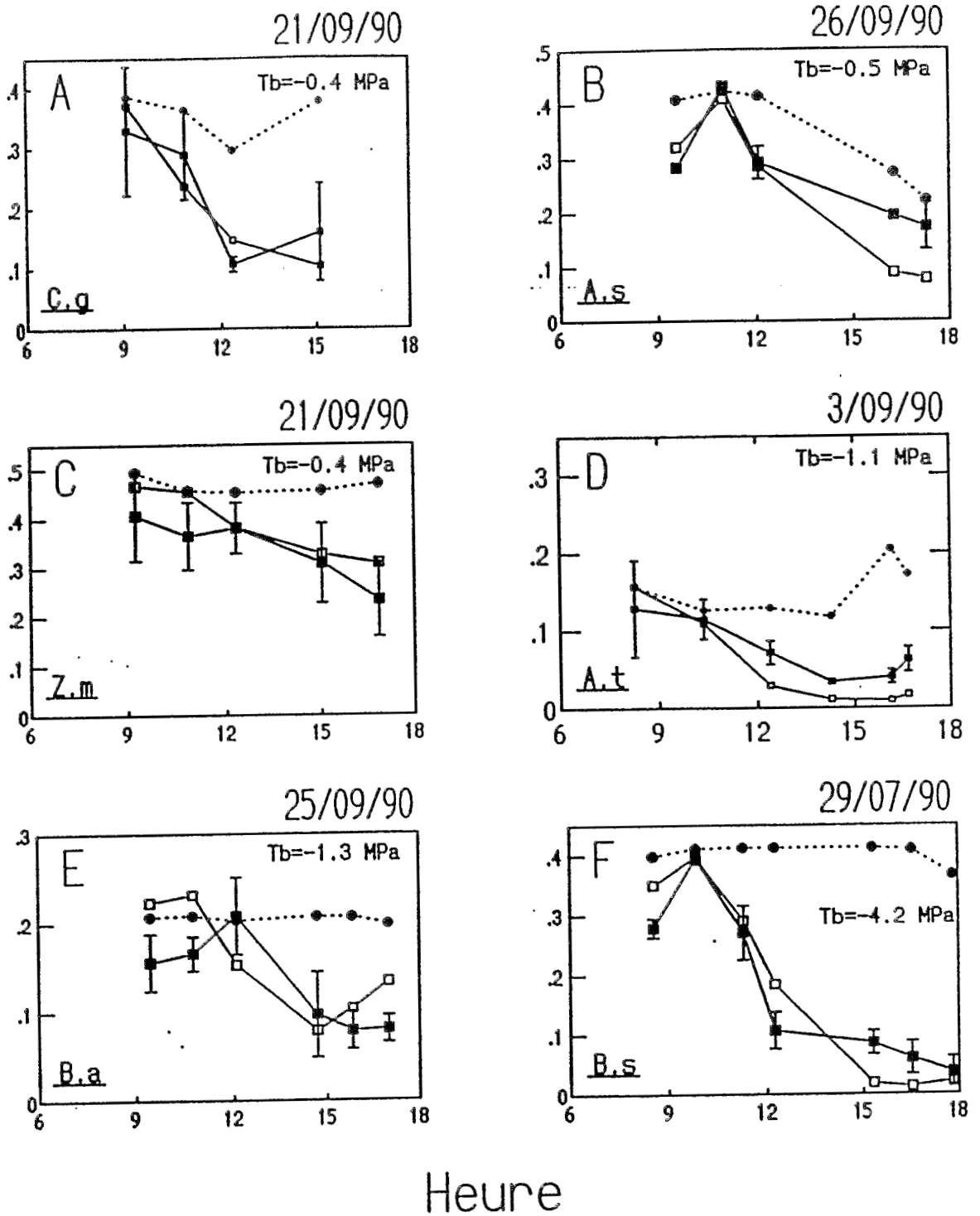


figure 35: Cinétique journalière de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). Les carrés pleins correspondent aux valeurs mesurées ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), les carrés vides aux valeurs simulées par le modèle ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et les cercles pleins ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à une simulation où la température foliaire et le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère ont été considérés comme optimal.  $T_b$  représente la tension de sève de base.

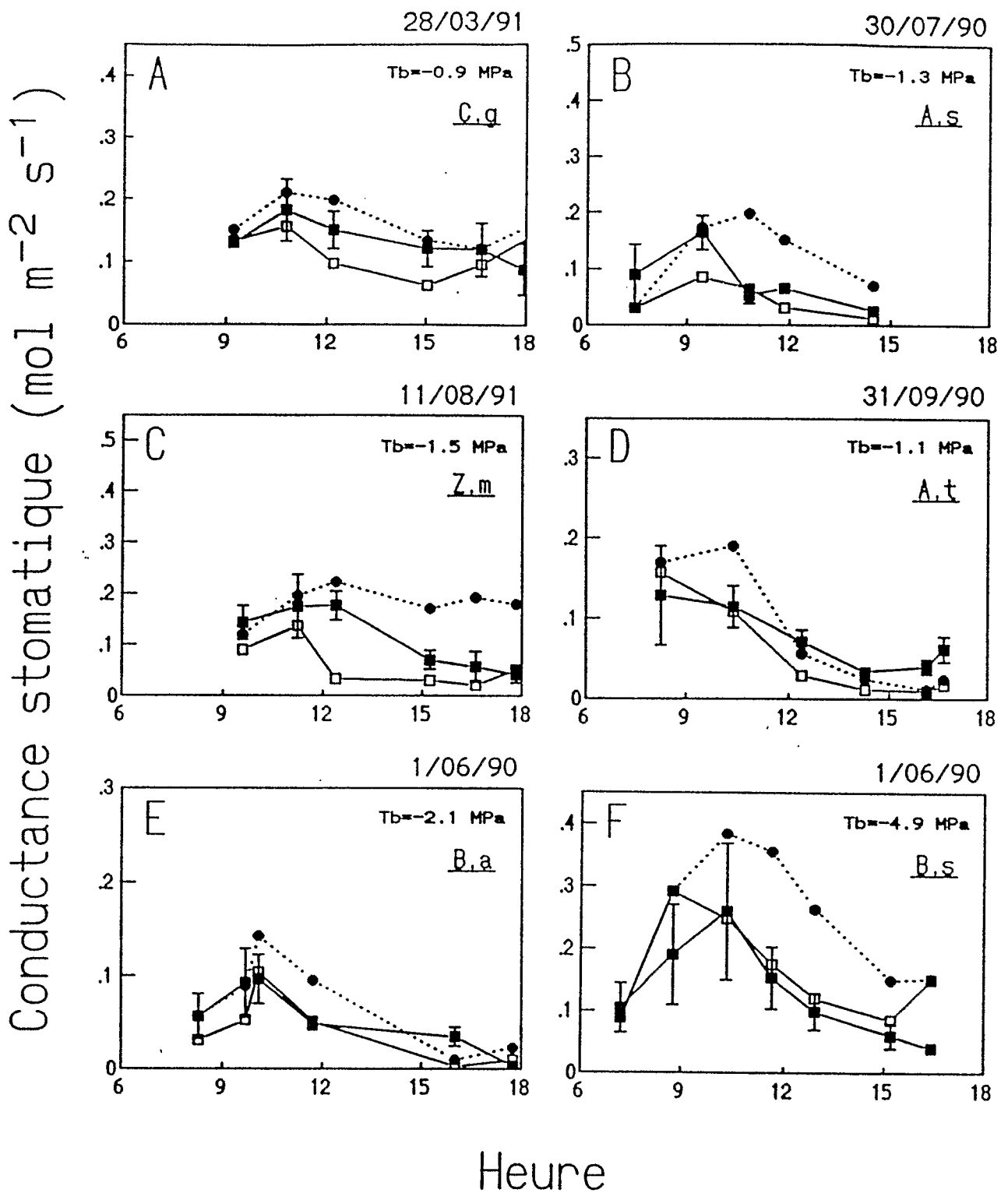


figure 36 : Cinétique journalière de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). Les carrés pleins correspondent aux valeurs mesurées (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), les carrés vides aux valeurs simulées par le modèle (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) et les cercles pleins (mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) à une simulation où la tension de sève a été considérée comme optimal. Tb représente la tension de sève de base.

été observée au cours de ces deux étapes de la journée (par exemple figure 34D), invariablement associée à un gradient de tension et une température peu limitants.

Bien que le modèle simule correctement les observations réalisées sur le site expérimental, des divergences entre valeurs mesurées et valeurs simulées sont cependant apparues dans un certain nombre de cas. Ainsi, pour *Boscia senegalensis*, on peut voir sur la figure 37A que la conductance calculée simule une reprise de l'ouverture stomatique en fin de journée inexistante dans la réalité. De même, lors de la journée du 21 septembre 1990, bien que les conditions micrométéorologiques et que l'état hydrique interne ne soient pas limitants, une conductance stomatique très réduite ( $0,08 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  figure 37B et  $0,23 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  figure 37C) a été observée pour *Boscia senegalensis*. En fait, cette date correspond à une étape particulière du cycle phénologique où feuilles juvéniles d'un vert plus tendre (figure 37B) et feuilles de l'année coexistent (figure 37C). Afin de prendre en compte dans le modèle cette modification due aux changements phénologiques, la  $G_{\text{max}}$  a été remplacée par la conductance stomatique maximale observée au cours de cette journée pour chaque type de feuille. Le bon ajustement qui en résulte montre donc que si la phénologie agit sur la  $G_{\text{max}}$ , ce facteur n'altère pas les autres fonctions partielles, au moins pour cette espèce.

#### 4 DISCUSSION

Les résultats ont mis en évidence d'importantes différences de conductance stomatique maximale entre les espèces ligneuses dont les deux extrêmes sont compris entre  $0,26 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour *Balanites aegyptiaca* et  $0,51 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour *Ziziphus mauritiana*. Ces valeurs qui caractérisent chaque espèce, dépendent essentiellement du nombre de stomates et de la taille des pores, et n'ont pu être reliées au type de feuille (sclérophylle ou non) ainsi qu'au type de régime hydrique (voir chapitre II).

Globalement, les conductances maximales mesurées pour ces six espèces ligneuses sont :

- a) de l'ordre de grandeur donné par Weyers et Meidner (1990) pour les buissons des steppes et des déserts avec des conductances stomatiques comprises entre  $0,04$  et  $0,46 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ,
- b) nettement supérieures si l'on se réfère à l'estimation de Körner *et al.* (1979) de  $0,04$  à  $0,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour les espèces ligneuses des déserts et des steppes.

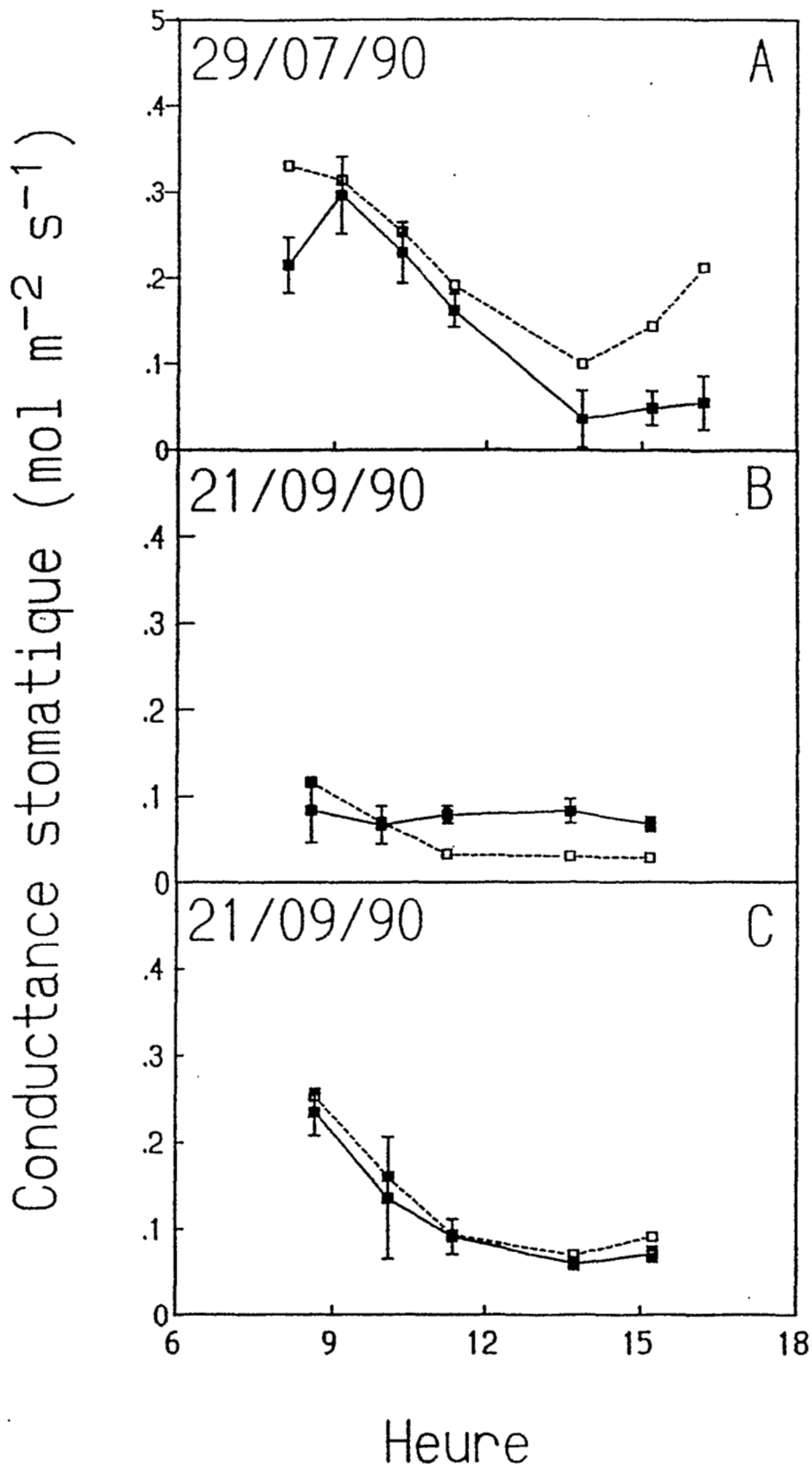


figure 37 : Cinétique journalière de la conductance stomatique de *Boscia senegalensis* mesurée en  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (carrés pleins) et de la conductance stomatique calculée en  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (carrés vides) pour la journée du 29 juillet 1990 (A) et du 21 septembre 1990 (B et C) où B correspond à un feuillage juvénile et C à feuillage sénéscent.



En focalisant sur les espèces des zones tropicales et à titre comparatif, ces valeurs de conductance maximale sont très éloignées des  $1,2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  mesurées au Nigéria (P=1200 mm) par Grace *et al.* (1982) en saison humide pour *Gmelina arborea* et *Tectona grandis*, ainsi que de celles observées par Chandra Babu *et al.* (1987), en Inde, qui obtiennent une conductance de  $0,88 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour *Acacia tortilis*.

Elles sont par contre très proches de celles obtenues par Goldstein *et al.* (1986) sur différentes espèces des savanes vénézuéliennes (P=1800mm), par Myers et Neales (1984), pour les zones semi-arides d'Australie (P=472 mm), par Hesla *et al.* (1985) et Eyog Matig et Dreyer (1991) dans les savanes africaines (P=787 à 1034 mm). A noter, que contrairement à Chandra Babu *et al.* (1987), Ulmann (1989) obtient des valeurs de conductance maximale en saison sèche de  $0,15 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  pour des *Acacia tortilis* subsp *raddiana* du Niger, valeur beaucoup plus proche de celle observée sur notre site d'étude pour cette espèce ( $0,31 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Avec la progression de la saison sèche, une diminution de la conductance maximale, d'importance variable, a été observée pour *Balanites aegyptiaca*, *Combretum glutinosum*, *Ziziphus mauritiana*, *Acacia tortilis* et *Acacia senegal*. Ce phénomène, d'observation très courant, a été signalé, entre autre, par Whitthead *et al.* (1981), Hesla *et al.* (1985) et par Eyog Matig et Dreyer (1991) pour des savanes africaines. D'après Gollan *et al.* (1985), Tardieu *et al.* (1992) et Davies et Meinzer (1990) les stomates répondraient directement au dessèchement du sol *via* un messager chimique dont le meilleur candidat serait l'ABA (Zhang et Davies 1987, Henson *et al.* 1989, Davies et Zhang 1991). En effet, Zhang et Davies (1989) ont mis en évidence des différences significatives de la concentration en ABA le long du profil racinaire, ces différences étant corrélées à l'état de dessèchement du sol situé dans l'environnement racinaire immédiat. Plus récemment, Waringer *et al.* (1990) ont obtenu une très bonne corrélation entre potentiel de base et concentration en ABA lorsque le sol se déshydrate. Au niveau du site expérimental, les strates du sol se dessèchant à des vitesses différentes selon la profondeur (voir chapitre III), on peut donc supposer qu'il y a en permanence synthèse d'ABA dans les racines qui va alors limiter la conductance stomatique maximale pendant toute la durée de la saison sèche.

Cependant, cette hypothèse ne permet pas d'expliquer certains des cas observés (voir figure 37). En fait, la conductance maximale varie aussi en fonction de la phénologie. Ce processus est un phénomène général qui se déroule en trois grandes étapes.

Au moment du développement des feuilles, la conductance maximale, d'abord très

faible augmente rapidement pour atteindre une valeur maximale (étape 1). Puis, on assiste à la formation d'un plateau de conductance quand les feuilles deviennent matures (étape 2) jusqu'au stade de sénescence où elle diminue (étape 3) (Weyers et Meidner 1990).

Rappelons qu'à certaines étapes du cycle phénologique de *Boscia senegalensis*, il y a coexistence de feuilles âgées (phase 3) et de feuilles juvéniles (phase 1) qui présentent des conductances plus réduites que les feuilles adultes (phase 2). Cette diminution de conductance maximale, qui implique une réduction des pertes en eau, contribue alors à un maintien favorable du bilan hydrique des jeunes feuilles, ce qui rend alors possible leur croissance et leur expansion dans les périodes les moins favorables de l'année (Meinzer *et al.* 1990). Ceci doit jouer un rôle particulièrement important lors de la mise en place du nouveau feuillage avant l'arrivée des premières pluies pour l'ensemble des espèces caducifoliées. Dans ces deux cas, la limitation de pertes en eau par le feuillage juvénile peut sans doute être reliée à un développement encore incomplet des stomates, à la présence de trichomes qui augmentent la résistance de la couche limite comme pour le chêne par exemple (Nizinski *et al.* 1989) ainsi qu'à la présence de formations cireuses qui peuvent obturer les pores stomatiques (Meinzer *et al.* 1990).

Assèchement du sol et modifications phénologiques agissent donc sur une échelle de temps assez longue en déterminant l'amplitude maximale de la conductance stomatique, alors qu'à une échelle journalière, ce sont, le rayonnement photosynthétiquement actif, la température foliaire, le gradient de tension entre la feuille et l'atmosphère et la tension de sève qui vont réguler le degré de l'ouverture stomatique.

Ainsi, au lever du soleil, le fait que les stomates s'ouvrent rapidement et que les espèces atteignent à peu près en même temps leur niveau de conductance maximale s'explique par leur réponse assez similaire à l'éclairement et à la température. A noter cependant que *Ziziphus mauritiana* (figure 28C) ne semble pas réagir de façon instantanée à l'augmentation du niveau lumineux. En fait, selon Turner (1991), la rapidité de la réponse des stomates à une modification de l'éclairement, un passage nuageux par exemple, est très variable selon l'espèce et peut s'étaler de quelques secondes pour le maïs à une quarantaine de minutes pour *Liriodendron tulipifera*.

Un effet conjugué du rayonnement et de la température en début de journée a été montré sur d'autres espèces (Fanjul et Barradas 1985, Calkin et Pearcy 1984). Par contre, Körner et Cochrane (1985), sur *Eucalyptus pauciflora* (P=650 à P=1800 mm), n'observent pas de relation entre conductance stomatique maximale journalière et

température, les pics de conductance étant obtenus à des températures différentes.

Entre le milieu et la fin de journée, toutes les espèces ont montré une diminution de leur conductance stomatique en grande partie liée à l'action du gradient de tension de vapeur et de la température foliaire. Ce phénomène, très répandu pour les arbres tropicaux (Médina 1984, Goldstein *et al.* 1986), montre bien la capacité de ces espèces à réguler leurs pertes en eau.

Cet effet du gradient de tension de vapeur, ou un effet humidité atmosphérique au sens large, a été très souvent mentionné pour des espèces d'habitats très divers (Drake *et al.* 1970, Lange *et al.* 1971, Turner *et al.* 1984, Winckel et Rambal 1990, Guehl *et al.* 1991). Deux mécanismes de réponse des stomates à ce facteur ont été proposés:

- un contrôle rétro-actif, mécanisme dans lequel une augmentation du gradient de tension de vapeur provoque une augmentation de la transpiration et donc une baisse de potentiel qui conduit à la fermeture stomatique (Camacho *et al.* 1974).
- un effet direct du gradient de tension de vapeur sur les cellules de garde susceptible de provoquer une fermeture, indépendamment de l'état hydrique du végétal (Lange *et al.* 1971, Schulze *et al.* 1972).

Toutes les espèces de cette steppe ont montré un effet direct du gradient de tension de vapeur sur le degré de l'ouverture stomatique. En effet, une baisse de conductance stomatique a été observée dans des conditions où la tension de sève n'a aucun effet limitant. D'après Ludlow et Ibaraki (1979) et Lösch et Tenhunen (1981), une réponse directe au gradient de tension de vapeur est plus avantageuse dans les environnements secs, la fermeture stomatique se produisant avant qu'un déficit hydrique se développe dans la feuille.

Que signifie l'homogénéité des réponses aux facteurs microclimatiques des six espèces qui ont été étudiées ?

Dans ces milieux très ouverts et à fort éclaircissement, la lumière ne constitue pas un facteur limitant et *Ziziphus mauritiana* montre par exemple "une paresse" stomatique dans sa réponse à l'éclaircissement. Par contre température et gradient de tension de vapeur sont très souvent limitants. Malgré le fait que toutes les espèces aient montré une valeur de gradient de tension critique assez élevé selon Peltier *et al.* (1990), on peut penser que ce seuil est suffisant pour leur permettre d'éviter une déshydratation rapide et importante de leurs tissus. En effet, les conditions climatiques sont telles que très

souvent le gradient de tension de vapeur est voisin ou supérieur à la valeur seuil une bonne partie de la journée, même en saison humide. Ceci expliquerait alors pourquoi la tension de sève ne joue pas un rôle limitant prépondérant. En fait, dans les savanes kényanes ( $P = 787\text{mm}$ ), Hesla *et al.* (1985) ont observé un cas plus extrême où, le potentiel critique n'a jamais été atteint en saison sèche pour l'ensemble des arbustes étudiés. A l'inverse, les résultats de Eyog Matig et Dreyer (1991) montrent pour cette même saison une réduction de conductance très importante suite à des potentiels très négatifs pour quatre espèces ligneuses de reboisement au Cameroun ( $P = 1034\text{mm}$ ).

Bien que les effets du gradient de tension et de la température soient prépondérants pour toutes nos espèces, des différences importantes sont apparues dans la relation tension de sève - conductance stomatique traduisant des tolérances à la déshydratation des cellules de garde très diverses.

Ainsi, *Boscia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca* montrent des valeurs de tension de sève critique très basses par rapport aux autres espèces. *Combretum glutinosum* (feuillage permanent), présente par contre une relation tension de sève conductance stomatique assez similaire de celle d'*Acacia senegal*, d'*Acacia tortilis* et de *Ziziphus mauritiana* (feuillage caduque).

A noter, que pour *Boscia senegalensis*, les simulations ont montré à certaines dates; une réouverture des stomates en fin de journée, inexistante dans la réalité, essentiellement liée à la relation tension de sève - conductance stomatique. En fait, il est possible que les mesures de tension de sève de tige ne reflètent pas à un moment donné l'état hydrique des cellules de garde des stomates, ni celui des cellules voisines. En effet, en se basant sur un modèle de transfert d'eau en phase liquide de type flux non-conservatif, on peut supposer que suite à des tensions de sève de tige particulièrement négatives ce jour-là ( $< -7\text{ MPa}$  limite de la chambre à pression), la réhydratation s'est effectuée à des vitesses différentes selon le compartiment concerné (vaisseaux xylémiens, tissus foliaires). Un gradient de potentiel serait ainsi créé entre les cellules de garde et les vaisseaux conducteurs de la tige. On peut alors envisager que la valeur de tension de sève de la tige, nettement moins négative que le potentiel hydrique des stomates, conduise à une reprise de l'ouverture stomatique simulée par le modèle et inexistante dans la réalité. Il semble donc qu'il existe une mauvaise conductivité hydraulique au moins entre les tiges et les feuilles et/ou les cellules de garde et les cellules avoisinantes.

Enfin, pour *Ziziphus mauritiana*, une modification de la relation conductance stomatique - tension de sève a été observée en milieu de saison sèche (figure 29C). Un

mécanisme, susceptible d'expliquer cette modification, serait l'ajustement osmotique, où l'accumulation de solutés osmotiquement actifs dans les cellules foliaires, permettrait alors un maintien des échanges gazeux pour des valeurs de tension de sève beaucoup plus négatives.

## 5 CONCLUSION

Bien que ce modèle soit plus empirique que mécaniste, il s'est cependant révélé adéquat pour décrire dans la plupart des cas les changements journaliers du degré de l'ouverture stomatique au champ. En remplaçant la température foliaire par la température de l'air, le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'air par le déficit de vapeur d'eau, et en connaissant la surface foliaire, il serait alors possible de calculer une conductance du couvert, et, par là même, de modéliser les transferts d'eau à une échelle beaucoup plus grande, tentative qui sera sans doute entreprise ultérieurement par l'équipe de Dakar.

Malgré le fait que ces espèces présentent un certain nombre de caractéristiques communes, deux grands groupes peuvent être discernés sur la base des observations phénologiques et des relations conductance stomatique-tension de sève (tableau 14).

Le premier, représenté par *Combretum glutinosum* et les espèces caducifoliées (*Ziziphus mauritiana*, *Acacia senegal*, *Acacia tortilis*) se caractérise par une tension de sève critique assez faible et similaire. Cependant, une distinction peut être établie en raison de la phénologie très différente de *Combretum glutinosum*. Même si cette dernière présente une défoliation partielle au cours de la saison sèche qui limite ses pertes en eau, d'autres caractéristiques, différentes des espèces caducifoliées, doivent intervenir afin d'éviter des déshydratations trop importantes, comme par exemple, un rapport racine/tige élevé et/ou une conductivité hydraulique plus importante.

Par opposition, le second groupe, dont les représentants sont *Boscia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca* est caractérisé par des tensions de sève critiques très basses.

Tableau 14 : Récapitulatif des principaux résultats issus de l'étude des conductances stomatiques. Gs max représente la conductance stomatique maximale en mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, PAR<sub>op</sub> le rayonnement photosynthétiquement actif en μmol mm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> nécessaire pour obtenir 90% de conductance stomatique, T<sub>op</sub> la température optimale en °c à conductance stomatique maximale, (Esf-Ea)c le gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'atmosphère en kPa au-delà duquel une fermeture stomatique s'amorce et Tc la tension de sève critique en MPa pour obtenir une valeur de inférieure à 90% de la conductance stomatique maximale.

	Gs max	PARop	TPop	(Esf-Ea)c	Tc
<i>C. glutinosum</i>	0,41	604	31	2,1	-1,7
<i>A. senegal</i>	0,44	910	33	2,2	-1,5
<i>Z. mauritiana</i>	0,54	611	34	2,7	-1,7
<i>A. tortilis</i>	0,32	510	31	3,2	-2,1
<i>B. aegyptiaca</i>	0,26	692	32	1,6	-3,3
<i>B. senegalensis</i>	0,41	510	30	2,7	-6,0

## CHAPITRE VI

### ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE A L'ECHELLE SAISONNIERE

#### 1 INTRODUCTION

Au cours de la journée, deux facteurs principaux sont susceptibles d'intervenir dans la régulation des flux d'eau et donc sur l'état hydrique interne des cellules. Le premier est la conductance stomatique pour les échanges en phase vapeur et le second la conductivité hydraulique entre le sol et la feuille en phase liquide.

Rappelons que dans les chapitres précédents, nous avons mis en évidence d'importantes différences de conductance stomatique maximale et de tension de sève de base selon l'espèce. Cette dernière traduit très certainement des capacités variables des espèces du site d'étude à s'alimenter en eau, une relation liant le potentiel de base et la conductivité hydraulique ayant été montrée pour certaines espèces (Thompson et Hinckley 1977, Reich et Hinckley 1989). Enfin, l'étude des deltas dans le chapitre II nous a laissés supposer qu'il existe aussi des différences non négligeables de conductivité hydraulique entre *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*.

A partir de ces observations, l'objectif de ce chapitre a donc été de répondre aux questions suivantes:

1) Les espèces du site expérimental présentent-elles des conductivités hydrauliques

similaires et comment celles-ci évoluent-elles avec la progression de la saison sèche ?

2) Existe-t-il des relations entre la tension de base et la conductivité hydraulique du système sol/rameau ? et dans l'affirmative sont-elles les mêmes pour toutes les espèces.

## 2 MATERIEL ET METHODE

### 2.1 MESURE SUR LA PLANTE

Afin de déterminer la conductivité hydraulique de chacune des six espèces de la station d'étude des cinétiques journalières de transpiration et de tension de sève ont été réalisées.

La méthodologie étant la même que celle présentée dans le chapitre V nous ne rappellerons que les points essentiels.

La transpiration a été mesurée à l'aide d'un poromètre Li-Cor 1600 (Li-Cor, Inc.; Lincoln, Nebraska, USA) et chaque point de la cinétique journalière représente la moyenne d'au moins 5 répétitions. Pour les feuilles d'*Acacia raddiana* et d'*Acacia senegal*, très découpées et de petites tailles, une cuvette Li-1600 emprisonnant toute la feuille a été utilisée et la surface foliaire a été déterminée ultérieurement.

Immédiatement après la mesure de transpiration et de conductance stomatique, le rameau portant la feuille a été excisé et la tension de sève de tige a été déterminée (pour au moins 3 rameaux) avec une chambre à pression portable (PMS Instrument Co, Corvallis, USA) limitée à une pression de 7 MPa. Notons que pour chacune des cinétiques réalisées une mesure de tension de sève de base a été réalisée (au moins trois répétitions).

### 2.2 CALCUL DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE

A partir des valeurs de transpiration ( $Tr$  en  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et de tension de sève ( $Ts$  en



MPa), la résistance hydraulique ( $R_h$  en  $m^2 s MPa mmol^{-1}$ ) a été calculée pour chaque journée en prenant la valeur absolue de la pente de la régression linéaire entre ces deux paramètres (Granier et Colin 1990) selon la formulation suivante:

$$|R_h| = (T_s + b)/T_r \quad (18)$$

où  $b$  est une constante.

A partir de ce calcul on peut alors déterminer la valeur absolue de la conductance hydraulique ( $K_h$  en  $mmol m^{-2} s^{-1} MPa^{-1}$ ), celle-ci étant l'inverse de la valeur absolue de la résistance hydraulique, soit :

$$K_h = 1/|R_h| \quad (19)$$

Afin d'obtenir une estimation correcte de  $R_h$  et de  $K_h$ , un certain nombre de précautions ont dû être prises. Tout d'abord, rappelons que l'existence d'une pression osmotique xylémienne qui ne semble se produire qu'après la chute des feuilles et au moment des premiers stades feuillés (loin d'être négligeable chez les espèces caducifoliées) pourrait fausser ce calcul. Les estimations de  $R_h$  et de  $K_h$  ont donc été effectuées à des stades phénologiques correspondant à un feuillage bien établi où l'on peut raisonnablement espérer que, dans ces conditions, la pression osmotique de la sève brute est très faible. Nous avons aussi tenu compte du fait que les relations transpiration-tension de sève se présentaient sous forme de boucle, indiquant un régime de flux hydrique de type non conservatif (figure 38). Ce phénomène, couramment observé en conditions naturelles (Berger 1969, Jones 1978, Passioura 1980), nous a amenés à uniquement sélectionner les valeurs matinales observées avant que l'effet "d'hystérésis" ne se manifeste.

### 3 RESULTATS

L'ensemble des relations obtenues lors des journées étudiées, entre la tension de sève et la transpiration pour chacune des six espèces sont présentées figure 39. Ces régressions

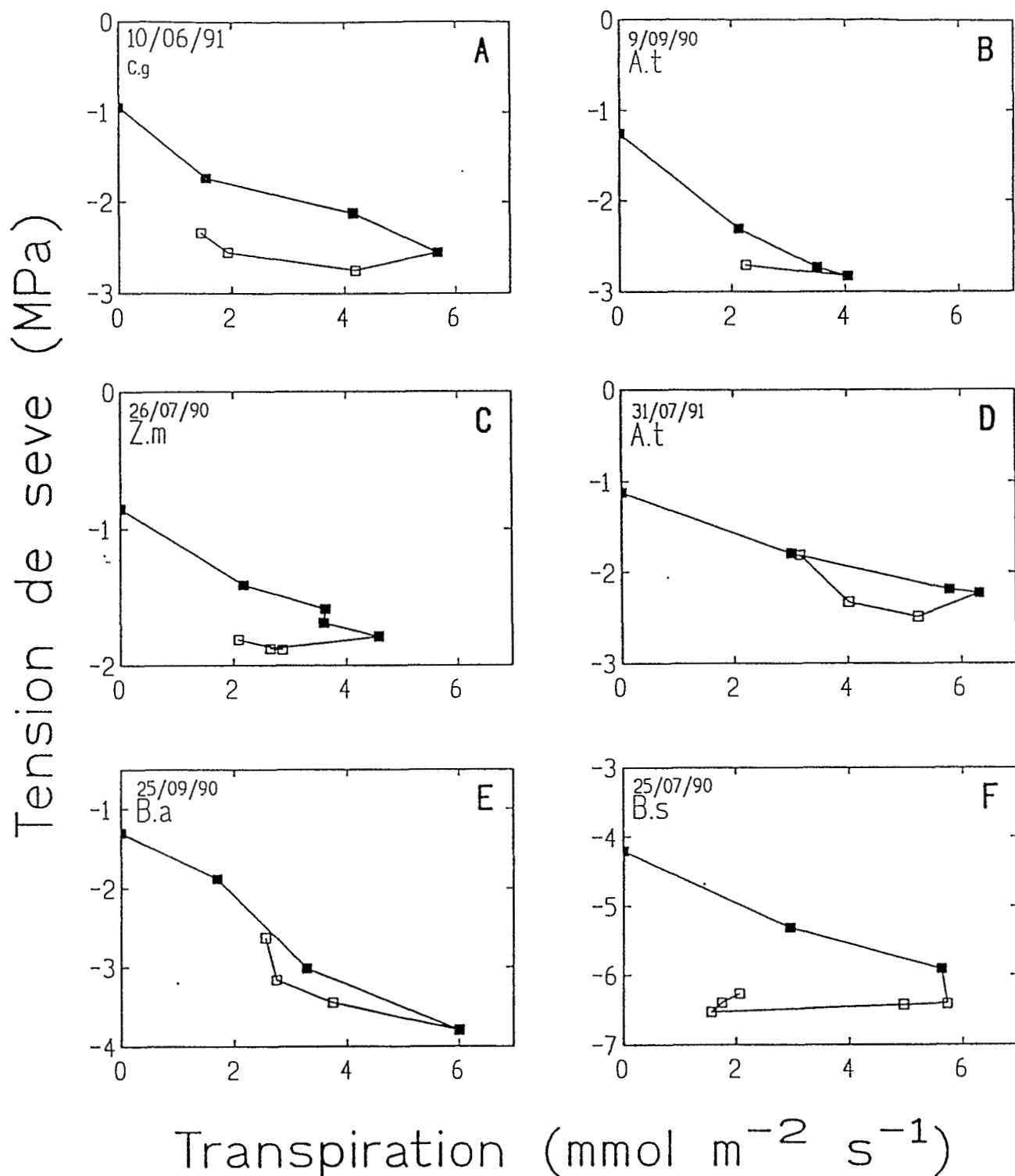


Figure 38 : Exemples d'effets "d'hystéresis" entre la transpiration ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et la tension de sève (MPa) observés pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). Les carrés noirs représentent les points sélectionnés pour la détermination de la conductivité hydraulique.

linéaires, toutes significatives au seuil de 5%, montrent pour *Acacia senegal*, *Ziziphus mauritiana*, *Acacia tortilis* et *Balanites aegyptiaca* une diminution de leur pente (figure 39 B, C, D, E), indiquant celle de la conductance hydraulique au fur et à mesure que la saison sèche progresse. Dans le cas de *Combretum glutinosum* (figure 39A), cette baisse de conductivité n'apparaît pas de façon aussi nette. Par contre, les variations de pente observées pour *Boscia senegalensis* semblent indépendantes de la date de mesure où par exemple, en fin de saison sèche (le 1/06/90 et le 10/06/91), deux cas extrêmes sont visibles (figure 39F).

A partir de ces résultats, nous avons tenté d'établir une corrélation entre la conductivité hydraulique et la tension de sève de base (figure 40). Une fonction de type linéaire a permis une bonne approximation pour *Combretum glutinosum*, *Acacia senegal*, *Ziziphus mauritiana* et *Acacia tortilis* (significatif au seuil de 5%) (figure 40 A, B, C D). Par contre, pour *Balanites aegyptiaca* (figure 40E), cette relation qui a montré un coefficient de corrélation élevé n'est pas significative ( $P > 0.05$ ), soit en raison d'un nombre de points trop restreints, soit parce que conductivité hydraulique et tension de sève de base ne sont pas liées comme dans le cas très net de *Boscia senegalensis* (figure 40F).

Nous avons ensuite calculé à partir de la relation tension de base - conductivité hydraulique les valeurs de conductivités hydrauliques pour les tensions de base maximales et minimales obtenues sur le terrain lors des deux années de mesure. Dans le cas de *Balanites aegyptiaca* et de *Boscia senegalensis* qui ne présentent pas de relation de ce type ( $P > 0.05$ ), ces valeurs ont été remplacées par une valeur moyenne de la conductivité hydraulique observée sur les deux années. L'ensemble de ces résultats, réunis dans le tableau 15, montre pour *Combretum glutinosum* et les espèces caducifoliées des conductivités hydrauliques maximales du même ordre de grandeur en saison humide ( $5,9$  à  $8,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ ) qui diminuent de façon plus ou moins importante en saison sèche. Par contre *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* présentent en saison humide des conductivités hydrauliques nettement plus faibles, de respectivement  $1,6$  et  $3,9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ . A noter, que pour ces deux espèces il existe une importante différence de conductivité hydraulique, celle de *Boscia senegalensis* étant plus de deux fois supérieure à celle de *Balanites aegyptiaca*.

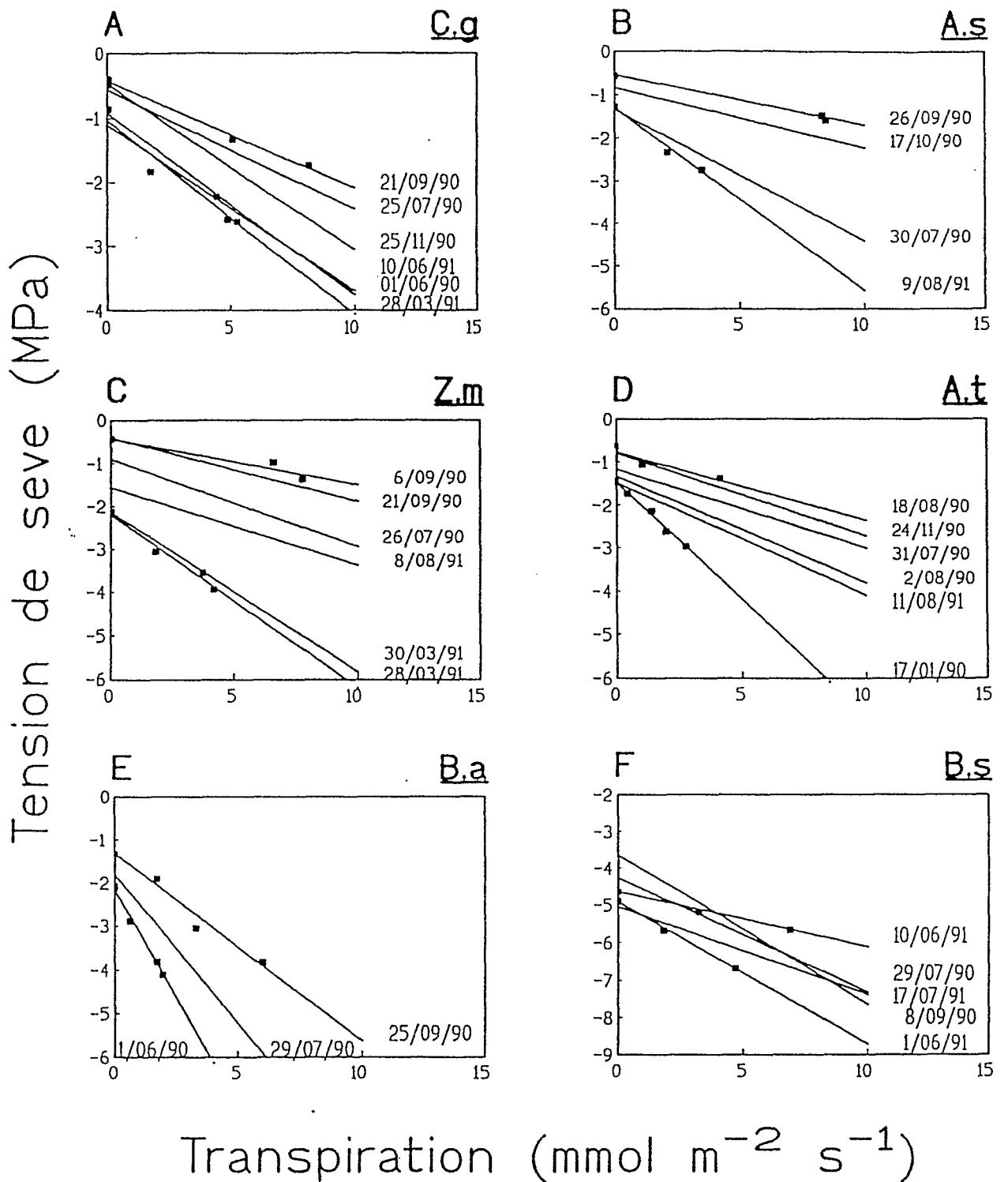


Figure 39 : Présentation des régressions linéaires (toutes significatives au seuil de 5%) entre la tension de sève (MPa) et la transpiration ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) à différentes dates pour *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). A titre indicatif, les points ayant permis l'obtention de ces droites sont présentés pour chaque espèce, pour les droites à plus faible et à plus forte pente.

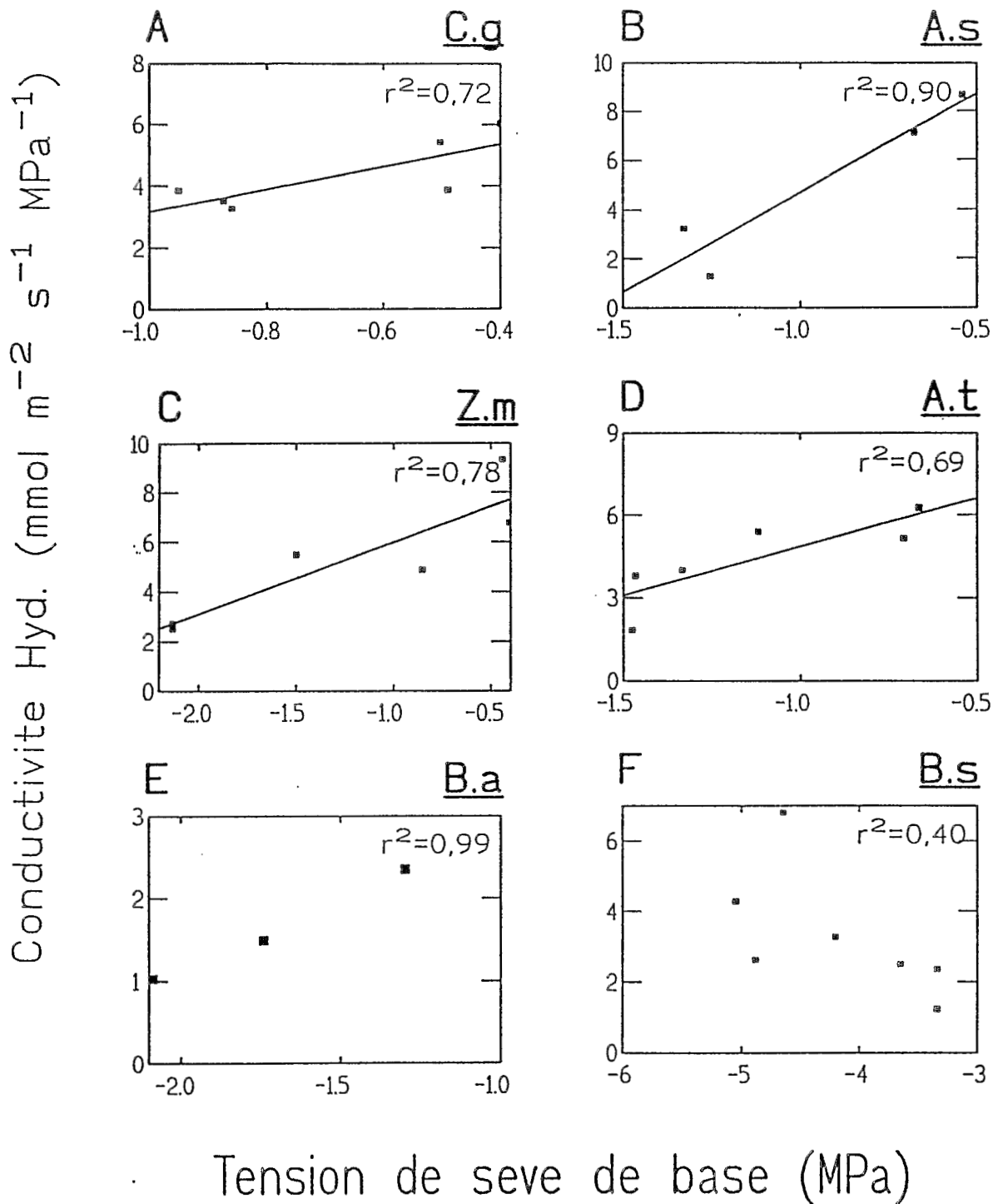


Figure 40 : Relations entre la tension de sève de base (MPa) et la conductivité hydraulique (mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> MPa<sup>-1</sup>) de *Combretum glutinosum* (A), *Acacia senegal* (B), *Ziziphus mauritiana* (C), *Acacia tortilis* (D), *Balanites aegyptiaca* (E) et *Boscia senegalensis* (F). r<sup>2</sup> coefficient de corrélation élevé au carré.

**Tableau 15 :** Conductivités hydrauliques maximales et minimales calculées à partir des droites de régression pour *Combretum glutinosum*, *Acacia senegal*, *Ziziphus mauritiana*, *Acacia tortilis* et *Balanites aegytiaca*. Les valeurs présentées pour *Boscia senegalensis* représentent la moyenne des conductivités hydrauliques observées sur les deux années.

	Conductivité hydraulique $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{Mpa}^{-1}$	
	maximale	minimale
<i>C. glutinosum</i>	5.9	3.3
<i>A. senegal</i>	8.4	2.0
<i>Z. mauritiana</i>	7.7	2.7
<i>A. tortilis</i>	6.0	3.2
<i>B. aegyptiaca</i>	1.6	1.6
<i>B. senegalensis</i>	3.9	3.9

#### 4 DISCUSSION

La progression de la saison sèche a entraîné une régulation des flux d'eau sur la plupart des espèces, à l'exception de *Boscia senegalensis* et certainement de *Balanites aegyptiaca*, par une baisse de la conductance stomatique maximale pour les échanges en phase de vapeur (voir chapitre V) et de la conductivité hydraulique en phase liquide (sol-feuille).

Contrairement à Cohen *et al.* (1983) qui n'observent pas de baisse de conductivité hydraulique jusqu'à des potentiels de base de -1,6 MPa sur *Citrus sinensis*, une diminution intervient pour des valeurs de -0,4 à -0,5 MPa dans le cas de *Combretum glutinosum*, *Acacia senegal*, *Ziziphus mauritiana* et *Acacia tortilis*. Cette chute de conductivité est par contre moins importante que celle observée par Granier et Colin (1990) sur le sapin (*Abies bormullerian*) pour des tensions de base voisines. Elle est cependant similaire à celle montrée par Reich et Hinckley (1989) sur *Quercus rubra* et *Quercus marilandica*.

Il est difficile d'attribuer le début de la baisse de la conductivité hydraulique des espèces caducifoliées à des phénomènes de cavitations, les tensions de base comprises entre -0,4 MPa et -1 MPa correspondant aux valeurs de saison humide début de saison sèche. De plus, ces espèces ont montré une très bonne capacité de récupération en fin journée sur cette période. Par contre, en fin de saison sèche, il est possible que les vaisseaux soient plus ou moins embolisés, en particulier pour *Ziziphus mauritiana* qui a montré des

difficultés de récupération lors des stades préfeuillés (voir chapitre II).

Le dessèchement du sol, a donc conduit pour ces espèces à une baisse simultanée de la conductivité hydraulique et de la tension de base. Ceci est sans doute révélateur du fait qu'un équilibre s'établit en fin de nuit entre les potentiels du sol et ceux de la plante, comme nous l'avons observés dans le cas d'*Acacia tortilis* (chapitre III).

Par contre *Boscia senegalensis* a montré un comportement très différent de ces quatre espèces. En effet, aucune relation entre conductivité hydraulique et tension de base n'a été observée dans le cas de cette espèce et peut-être dans celui de *Balanites aegyptiaca*. Notons cependant, que pour cette dernière, le nombre insuffisant de points ne nous permet pas de conclure. Cette absence de corrélation est sans doute à rapprocher au fait que la tension de base de ces espèces ne s'équilibre pas avec les potentiels du sol en saison humide malgré des bonnes capacités de récupération. Ce déséquilibre entre le sol et la plante est généralement expliqué par une importante résistance au passage de l'eau dans le trajet sol-plante (Slatyer 1962, Myers et Neales 1984, Sobrado 1986). Pour ces deux espèces, cette forte résistance pourrait donc se situer dans la racine et/ou à l'interface sol/racine celle-ci ne se produisant pas dans les tiges. En effet, ces espèces ont présenté des potentiels hydriques voisins de 0 MPa lors des réhydratations artificielles pour la réalisation des courbes pression-volume (voir chapitre IV). Cependant notre expérimentation ne nous permet pas de la localiser de manière plus précise.

Enfin, ces mesures nous ont permis de valider l'hypothèse d'une différence importante de conductivité hydraulique entre *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*, avancée dans le chapitre II. Ainsi, les delta très voisins observés pour ces deux ligneux seraient liés dans le cas de *Balanites aegyptiaca* à une conductivité hydraulique très faible, alors que, dans celui de *Boscia senegalensis*, il serait lié à une transpiration élevée.

## 5 CONCLUSION

Les résultats présentés dans ce chapitre nous permettent de classer ces espèces en deux catégories.

La première représentée par *Combretum glutinosum* et l'ensemble des espèces caducifoliées se caractérise par une conductivité élevée en saison humide qui diminue progressivement avec le dessèchement du sol selon une fonction de type linéaire.

Par opposition, la seconde, dont les représentants sont *Boscia senegalensis* et *Balanites aegyptiaca*, se caractérise par une conductivité hydraulique moindre en saison humide et une absence de corrélation entre tension de base et conductivité hydraulique au moins dans le cas de *Boscia senegalensis*.



## DISCUSSION - CONCLUSION

Depuis plusieurs décennies, de nombreux auteurs (Boudet 1977, Poupon 1980, Sharmann 1987...) ont observé en zone sahélienne, une diminution du couvert ligneux. Cependant, même si cette dynamique est globalement régressive certaines espèces semblent décliner rapidement, d'autres se maintenir et parfois même augmenter en valeurs relatives. D'une façon générale, il semble que les espèces qui se sont le mieux maintenues soient situées dans les bas-fonds et/ou présentent des degrés de sclérophylle élevés (Poupon et Billes 1974, Poupon 1980, Piot et Diaté 1983).

A partir de ces observations, nous avons donc posé l'hypothèse que des différences dans le mode de fonctionnement hydrique pourraient en partie expliquer pourquoi la sécheresse n'affecte pas avec la même intensité les espèces coexistant sur un même site. L'absence quasi-totale de données écophysologiques sur ces espèces nous a donc amenés à rechercher dans un premier temps des données de base les concernant (les principaux résultats obtenus sont présentés dans le tableau 16) puis, dans un second temps, de les regrouper selon leur type de fonctionnement hydrique. Trois grands types ont pu être identifiés avec cependant, au sein de chaque groupe, des différences entre espèces.

**Tableau 16** : Récapitulatif des principaux résultats de l'étude. P représente un feuillage permanent, C un feuillage caducifolié, Tb SS représente la tension de sève de base (MPa) en saison sèche, Tb SH la tension de sève de base (MPa) en saison humide, Tc la tension de sève critique (MPa) pour obtenir une valeur de inférieure à 90% de la conductance stomatique maximale,  $PI_{100}$  le potentiel osmotique à turgescence maximale (MPa), Emax le module d'élasticité maximal (MPa), Gs max représente la conductance stomatique maximale ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) et Kh min la conductivité hydraulique minimale ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ).

	Type de feuillage	Tb SS	Remontée Tb en SS	Tb SH	Tc	$PI_{100}$	Emax	Gs max	Kh min	Corrélation Kh - Tb
<i>C. glutinosum</i>	P	-1,1	N	-0,4	-1,7	-2,6	43	0,41	3,3	O
<i>A. senegal</i>	C	-2,5	O	-0,4	-1,5	-2,0	29	0,44	2,0	O
<i>Z. mauritiana</i>	C	-2,6	O	-0,3	-1,7	-1,7	12	0,54	2,7	O
<i>A. tortilis</i>	C	-1,8	O	-0,5	-2,1	-1,5	17	0,32	3,2	O
<i>B. aegyptiaca</i>	P	-2,4	N	-1,3	-3,3	-3,4	37	0,26	1,6	N
<i>B. senegalensis</i>	P	-5,1	N	-3,0	-6,0	-	-	0,41	3,9	N

## 1 LES DIFFERENTS TYPES DE FONCTIONNEMENTS HYDRIQUES

### 1.1 GROUPE 1

Ce groupe, dont l'unique représentant est *Combretum glutinosum* a parfois montré des caractéristiques voisines de celles des espèces caducifoliées telles que:

- a) des tensions de base en saison humide peu négatives (-0,4 MPa) traduisant très certainement un équilibre des potentiels entre le sol et la plante en fin de nuit,
- b) une tension de sève critique peu élevée (-1,7 MPa),
- c) une réponse de la conductance stomatique maximale aux variations de la tension de sève de base,
- d) et une corrélation entre tension de base et conductivité hydraulique du système sol-plante.

Cette espèce a aussi montré une caractéristique voisine de celle de *Balanites aegyptiaca* et de *Boscia senegalensis* à savoir une valeur de module d'élasticité maximal élevée (43 MPa).

Cependant, *Combretum glutinosum* se distingue très nettement des autres espèces par une tension de base très peu négative en saison sèche (-1,2 MPa). De plus, cette espèce présente une  $G_s$  max élevée ( $0,41 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) égale ou supérieure à celle des *Acacia*. Or l'effet des facteurs microclimatiques qui régulent le degré de l'ouverture stomatique étant les mêmes pour ces trois espèces, il est évident que *Combretum glutinosum*, qui garde son feuillage toute l'année, aura probablement une consommation en eau beaucoup plus grande. Remarquons aussi, qu'en fin de saison sèche, malgré la demande évaporative de l'atmosphère élevée, les tensions de sève ne descendent pas en dessous du point de perte de turgescence d'ailleurs peu négatif ( $PI_0 = -3,1 \text{ MPa}$ ). Ceci est rendu possible par une défoliation partielle et le maintien d'une bonne conductivité hydraulique du système vasculaire (une des plus élevée à cette saison). Ce type de fonctionnement hydrique correspond en fait à celui décrit Goldstein *et al.* (1986) pour les espèces à feuillage permanent des savanes vénézuéliennes, pour des zones beaucoup plus humides ( $P=1500 \text{ mm}$ ) que la région étudiée ( $P=282 \text{ mm}$  pour la station référence de Dagana).

Dans notre étude cette espèce est située dans des sites marginaux à son aire de répartition (Le Houérou 1989). Comment subsiste-t-elle alors dans des conditions hydriques nettement plus défavorables ?

En fait, la faible variation de tension de base entre la saison humide et la saison sèche (-0,4 à -1,1 MPa) laisse supposer que cette espèce accède à des strates profondes du sol contenant d'importantes réserves en eau certainement en-deçà du front de réhumectation moyen de la steppe (nappe perchée ou nappe phréatique). La nécessité d'une particularité géologique ou géomorphologique pour réaliser cette condition, pourrait dicter la faible fréquence de cette espèce aux alentours du site d'étude (un individu par hectare en moyenne d'après Akpo 1993). L'existence d'un système racinaire très développé et majoritairement profond, pourrait expliquer pourquoi les rares individus présents sont tous de grande taille et donc vraisemblablement âgés. L'absence de jeune plant tient sans doute au fait que l'installation de cette espèce dans la zone d'étude doit nécessiter une série d'années à pluviométrie abondante, le temps qu'un système racinaire suffisant soit mis en place, conditions qui ne sont certainement plus réalisées actuellement dans cette zone du Sahel.

## 1.2 GROUPE 2

Ce groupe, représenté par les trois espèces caducifoliées (*Acacia senegal*, *Acacia tortilis*, *Ziziphus mauritiana*) se caractérise par:

- a) une réponse très nette de la tension de sève de base aux alternances pluviométriques vraisemblablement liée à un bon équilibre en fin de nuit entre ces plantes et l'ensemble du profil du sol comme nous avons pu le montrer pour *Acacia tortilis* leur représentant type,
- b) une remontée de tension de sève de base en pleine saison sèche, après les étapes de défoliation et avant le débourrement, probablement liée à une libération de solutés osmotiquement actifs dans les vaisseaux xylémiens,
- c) un delta de tension, d'amplitude variable, selon l'absence ou la présence de feuillage,
- d) une assez grande homogénéité dans les valeurs de tension de sève de fermeture stomatique qui sont d'ailleurs peu négatives (-1,5 à -2,1 MPa),
- e) des valeurs de  $PI_{100}$  et de  $PI_0$  elles aussi peu négatives, ainsi qu'un module

d'élasticité bien plus faible (12 à 29 MPa) que celui des espèces à feuillage permanent (37 à 43 MPa). Dans le cas particulier de *Ziziphus mauritiana* (voir figure 29) il semble possible que PI évolue vers des valeurs plus négatives lorsque la contrainte hydrique progresse en raison d'un ajustement osmotique. Un suivi saisonnier de PI s'avère donc nécessaire pour confirmer cette hypothèse,

f) une baisse de conductivité hydraulique en saison sèche corrélée à la baisse de la tension de base.

Bien que les espèces de ce groupe possèdent de nombreuses caractéristiques voisines, un certain nombre d'observations permet cependant de distinguer *Ziziphus mauritiana* des deux *Acacia*.

En effet, la tension de sève de base de *Ziziphus mauritiana* n'a que très peu réagi par rapport aux deux autres espèces lors de l'épisode sec particulier, s'étalant du 20 août au 17 septembre 1990 (pleine saison humide). De plus, en 1990, cette espèce, qui possède la conductance stomatique la plus élevée ( $0,51 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), a maintenu une tension de base élevée (-0,4 MPa) plus de 3 mois après l'arrêt des pluies contrairement aux deux *Acacia*. Uniquement présent en situation de bas-fond, *Ziziphus mauritiana* bénéficie probablement d'une situation hydrique particulièrement avantageuse en raison du ruissellement, qui parfois, peut-être très important (Casenave et Valentin 1989). Cette espèce aurait donc à sa disposition un réservoir d'eau plus important, mais probablement plus superficiel que celui de *Combretum glutinosum*. Cependant, malgré une position topographiquement favorable, *Ziziphus mauritiana* a montré une très brusque variation de sa tension de sève de base ainsi qu'une baisse de sa conductivité hydraulique avec l'assèchement du sol, traduisant alors des difficultés d'alimentation hydrique. En fait, il est probable que les besoins en eau de cette espèce soient tels, qu'ils la limiteraient aux situations de bas-fond contrairement à *Acacia tortilis* et *Acacia senegal* qui sont capables de survivre dans des sites plus secs (pente et sommet de dune).

### 1.3 GROUPE 3

Ce groupe, constitué par *Boscia senegalensis*, espèce à feuillage permanent et par *Balanites aegyptiaca* considéré comme tel en raison de la présence de rameaux photosynthétiquement actifs toute l'année se caractérise par:

a) des tensions de base toujours très négatives même en saison humide. Lors de cette

saison, il y alors un non équilibre de potentiel entre la plante et le profil du sol comme nous l'avons montré dans le cas de *Balanites aegyptiaca* (chapitre III) contrairement aux autres espèces de la steppe (aussi bien ligneuses qu'herbacées),

b) des valeurs de tension de sève maximales très négatives (-4, MPa pour *Balanites aegyptiaca* et <-7 MPa pour *Boscia senegalensis*),

c) des tensions de sève critiques très basses de -4.3 et -6.0 MPa pour respectivement *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*,

d) des valeurs de  $PI_{100}$  et  $PI_0$  très basses pour *Balanites aegyptiaca* (-3,4 et -4,2 MPa) tout comme très certainement *Boscia senegalensis* qui doit posséder des valeurs bien plus négatives que celles obtenues lors de la réalisation des courbes pression-volume,

e) une éventuelle possibilité de développement de pression de turgescence négative dans le cas de *Boscia senegalensis*,

f) une conductivité hydraulique plus faible que celle des autres espèces en saison humide.

La principale caractéristique de ces espèces est donc d'atteindre des valeurs de tension de sève très négatives sans dommage apparent pour leur tissus foliaire. Cette particularité leur permettrait alors d'extraire l'eau du sol pour des potentiels très négatifs. Cependant, on peut objecter que la capacité de maintenir des niveaux de potentiel très bas augmente en fait très peu l'absorption de l'eau dans les sols particulièrement secs, la quantité d'eau disponible en dessous de -1 MPa étant très faible, et tout particulièrement pour les sols sableux. Ceci impliquerait-il une grande extension de racines dans des zones sèches plus profondes ?

Toutefois, le maintien de flux d'eau attesté par un niveau de conductance stomatique encore élevé en saison sèche et une forte amplitude jour/nuit de tension de sève en milieu de journée, laissent donc supposer que les racines sont fonctionnelles même pour des potentiels hydriques du sol très négatifs.

Les tissus de ces espèces qui sont capables de vivre à des tensions de sève aussi négatives, particulièrement basses dans le cas de *Boscia senegalensis* (<-7MPa), pourront-ils alors supporter sans dommage une réhydratation à des potentiels voisins de 0 MPa dès les premières pluies en saison humide ?

Il n'est pas impossible que la réponse soit non. En effet, lors des réhydratations artificielles (courbe pression-volume) il semble que nous ayons observé des lésions cellulaires probablement en raison du développement de pressions de turgescence trop fortes. On peut donc supposer que les tensions de base négatives observées en saison humide, qui indiquent un non équilibre de potentiel entre la plante et la zone de sol réhumectée, ont une signification adaptative. La très forte résistance au passage de l'eau entre le sol et la plante pour des potentiels du sol voisins de 0 prendrait alors tout son sens en empêchant l'entrée d'une trop grande quantité d'eau dans le système conducteur afin d'éviter un éclatement cellulaire.

#### 1.4 CES TROIS TYPES DE FONCTIONNEMENTS HYDRIQUES CORRESPONDENT-ILS A DES MODES DIFFERENTS D'EXPLOITATION DE LA RESSOURCE EN EAU ?

A l'évidence, il existe un partage temporel de la ressource en eau entre espèces à feuillage permanent (groupe 1 et 3) et caducifolié (groupe 2). Par contre, au niveau spatial, il est difficile de répondre à l'existence d'une stratification verticale des systèmes racinaires selon le type de fonctionnement hydrique ou selon l'espèce. En effet, même si une stratification de l'enracinement a pu être déduite des profils d'humidité volumique d'*Acacia tortilis* et de *Balanites aegyptiaca*, il est difficile de conclure pour les autres espèces de la steppe. De plus, chaque espèce ligneuse possède sans doute de fortes extensions horizontales de son système racinaire superficiel qui seraient susceptibles d'entrer en compétition avec les autres ligneux et la strate herbacée. Notre situation est donc nettement plus complexe que celle observée par Davies et Mooney (1986) pour des espèces à feuillage permanent coexistant dans le chaparral californien qui ont montré une très nette stratification verticale de l'exploitation de la ressource en eau du sol.

## 2 CONCLUSION

Les différences de fonctionnement hydrique observées entre espèces permettent d'amener des éléments de réponses concernant le recul de certaines d'entre elles même si l'ensemble des ligneux n'a pas vraiment présenté de contrainte hydrique prononcée au cours des deux années d'études. Ainsi, la régression très nette de *Combretum glutinosum* (groupe 1) dans le Ferlo (Piot et Diaté 1983) pourrait être liée au fait que cette espèce est inféodée à des situations géomorphologiques particulières (au moins au niveau du site expérimental). En effet, la baisse des précipitations enregistrée depuis plus de 20

ans ne permet plus de réalimenter suffisamment les nappes qui enregistrent toutes une baisse généralisée (Albergel *et al.* 1985). Compte tenu des besoins en eau de cette espèce, vraisemblablement supérieur à ceux des espèces caducifoliées pour des capacités voisines à tolérer des déshydratations élevées, il est possible qu'une baisse des nappes puisse expliquer en partie la dynamique régressive de cette espèce. De même pour *Ziziphus mauritiana*, espèce du groupe 2, limitée aux situations de bas-fond dont l'alimentation hydrique est fortement dépendante du ruissèlement et donc des précipitations. Par contre *Acacia senegal* et *Acacia tortilis* (groupe 2) paraissent avoir des besoins en eau plus limités, ces espèces étant capables de survivre sur l'ensemble du site (sommet, pente et creux de dunes). Cependant, d'après les observations de Breman *et al.* (1982) cité par Sharman (1987) et de Poupon (1980), ces deux dernières espèces auraient vu leurs populations diminuer dans d'importantes proportions au cours des dernières décennies alors que Valenza (1984) les définit comme stables entre 1979 et 1982. Cette contradiction est sans doute liée aux précipitations lors des années étudiées, les années de sécheresse prononcées jouant par des mortalités élevées un rôle prépondérant sur l'évolution de ces populations ligneuses. Par contre, l'importante capacité de *Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis* (groupe 3) à tolérer des tensions de sève très basse sans dommage apparent pour les tissus foliaires pourrait expliquer le maintien de ces deux espèces, voir même, leur extension (Poupon 1980, Valenza 1984, Sharmann 1987). Ces résultats suggèrent donc que le facteur hydrique, est une des composantes principales de la structure des populations ligneuses autour du site d'étude, les espèces du groupe 3 et *Acacia tortilis* (espèce la mieux adaptée du groupe 2 ?) représentant 90% des individus ligneux recensés (Akpo 1993). La baisse des précipitations enregistrée en zone sahelienne depuis plus de vingt ans avec parfois des années de sécheresse intense pourrait donc expliquer l'évolution des dynamiques ligneuses observées depuis quelques décennies dans la région du Ferlo.

Cependant, même si les caractéristiques hydriques des ces espèces sont une importante composante explicative dans le phénomène de désertisation, il est néanmoins nécessaire de souligner que ces dynamiques sont aussi très certainement liées à l'action humaine. En effet, les espèces du groupe 1 et 2 sont très largement exploitées par les populations locales en particulier pour la fabrication de charbon de bois et pour alimenter le bétail en saison sèche. Par contre, les espèces du groupe 3 sont beaucoup moins utilisées pour leur bois et peu ou pas consommées par les animaux domestiques (bois très dur et quasi absence de feuilles dans le cas de *Balanites aegyptiaca*, faible volume de bois et feuilles peu attractive pour le bétail dans le cas de *Boscia senegalensis*). Enfin, d'autres aspects, tels que les capacités de régénérations, et l'impact des feux de brousse mériteraient d'être abordés.



### 3 PERSPECTIVES

A partir des résultats expérimentaux présentés, ce travail sur l'écophysiologie de l'eau pourrait être poursuivi, et trois points particuliers mériteraient d'être approfondis:

Le premier est la hausse de tension de sève des caducifoliés au moment du débourrement qui semble relever d'un phénomène rencontré dans d'autres zones climatiques du monde, dont le/les mécanismes sont actuellement mal connus. L'hypothèse, d'une libération de solutés osmotiquement actifs dans le xylème, moteur du débourrement, semble facilement vérifiable. Il serait donc intéressant de mesurer le potentiel osmotique de la sève brute et d'éventuellement mettre en évidence la nature de ces composés osmotiquement actifs. Dans cet esprit, il faudrait également approfondir les mécanismes de la séquence : contrainte hydrique - perte des feuilles - chute de tension de sève - débourrement.

Le second est l'absence d'équilibre entre les potentiels du sol et la tension de base de *Boscia senegalensis* et de *Balanites aegyptiaca*. Ce phénomène particulier et peu courant, uniquement rencontré sur les plantes de zones arides ou à saisons pluviométriques contrastées, nécessiterait une investigation beaucoup plus complète. Il serait particulièrement intéressant de procéder à une expérimentation en case lysimétrique en régime hydrique contrôlé afin de connaître a) le potentiel hydrique des zones de sol exploitées par le système racinaire de *Boscia senegalensis* et b) les conductivités hydrauliques, et tout particulièrement en fin de journée pour un sol réhumecté, ce qui nécessiterait d'utiliser une méthodologie type capteur de flux de sève. Bien qu'une hypothèse adaptative ait été proposée, ce type de démarche pourrait peut-être permettre de proposer un mécanisme physiologique explicatif, celui-ci n'ayant pu être avancé dans le cadre de cette étude.

Enfin, le troisième concerne les courbes pression-volume. Les difficultés rencontrées en utilisant cette méthode ne semblent pas toutes d'ordre purement technique mais plutôt être liées à des caractéristiques hydriques des espèces (possibilités de déplacements de solutés entre compartiments et éventuel développement de pression de turgescence négative pour *Boscia senegalensis*). Il serait donc intéressant de déterminer a) la nature des tâches d'une couleur vert foncé que nous avons observées sur les feuilles en fin de phase de réhydratation (remplissage des méats, éclatement des cellules ?) et b) des tâches dite "sèches" pour des déshydratations élevées (remplissage des cellules par de l'air ?).

Dans une optique plus globale, la durée de l'étude, en fait relativement courte (2 ans), nous permet à peine d'avoir une idée de la variabilité inter-annuelle. Notons seulement que la saison humide 1991, à faible pluviométrie a entraîné une chute de tension de base beaucoup plus précocément pour l'ensemble des espèces que les années 1989 et 1990 qui présentent une pluviométrie comprise dans l'écart type de la moyenne annuelle. Ceci a sans doute d'importantes répercussions sur nos espèces, difficiles à évaluer dans l'état actuel de nos connaissances. En fait, il est possible que les années très sèches, d'occurrence très faible, aient un poids déterminant dans la structure de la végétation tout comme une série d'années à pluviométrie abondante. Il serait donc intéressant de réaliser une série d'expérimentations en condition contrôlées où il est possible d'obtenir des contraintes hydriques d'intensité variable et/ou de se déplacer pour des études *in situ* le long d'un gradient climatique. En outre, ceci pourrait permettre d'amener des éléments de réponse concernant la variation du rapport tige/feuille dans le cas de *Balanites aegyptiaca* qui semble diminuer lorsqu'on se déplace le long d'un gradient pluviométrique croissant. C'est pourquoi, dans cet esprit, une nouvelle station expérimentale, a été mise en place à Dahra (au sud de Souilène) par le laboratoire d'Ecologie Végétale de l'ORSTOM (Dakar). Ce nouveau programme, qui comporte une série de stations expérimentales le long d'un gradient nord-sud de part et d'autre du Sahara (axe Tunisie - Sénégal) devrait ainsi permettre de répondre à un certain nombre d'interrogations posées par ce travail.



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Akpo E (1993) *Influence du couvert ligneux sur la structure et le fonctionnement de la strate herbacée en milieu sahélien. Les déterminants écologiques*. TDM, ORSTOM Paris, 174 pp.
- Akpo E, Grouzis M, Gaston A (1993) Structure spécifique de la végétation de l'aire de pastorale de Wiidu Thiengoli (Ferlo, Sénégal). *Adansonia* (soumis).
- Albergel J, Carbonnel JP, Grouzis M (1985) Péjoration pluviométrique au Burkina Faso: incidence sur les ressources en eaux et les productions végétales. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.*, vol. XXI(1), 3-19.
- Ameglio 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 Doc., Univ. de Clermont II, 124 pp.
- Améglio T, Cruziat P (1992) Alternance tension/pression de la sève dans le xylème chez le Noyer pendant l'hiver: rôle des températures. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 315, série III, 429-435.
- Aubreville A (1949) *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Soc Edit Géogr, Marit Col, Paris, 351 pp.
- Aussenac G, Granier A (1978) Quelques résultats de cinétiques journalières du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sc. Forest.*, 5(1), 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 Oecol., Oecol. Plant.*, 5(3), 241-253.
- Avissar R, Avissar P, Mahrer Y, Bravdo BA (1985) A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. *Agric. For. Meteorol.*, 34, 21-29.
- Baker JM, Van Bavel CHM (1986) Resistance of plants roots to water loss. *Agron. J.*, 78, 641-644.
- Bala K, Rao AV, Tarafdar JC, (1989) Occurrence of VAM associations in different plant species of the Indian desert. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 3, 391-396.
- Barral H (1982) *Le Ferlo des forages: gestion ancienne et actuelle de l'espace pastoral*. ORSTOM, Dakar, 85 pp.

- Barral H, Benefice E, Boudet G, Denis JP, De Wispelaere G, Diaité I, Diaw OI, Dieye K, Doutre MP, Meyer JF, Noël J, Parent G, Piot J, Planchenault D, Santoir C, Valentin C, Valenza J, Vassiliades G (1983) *Systèmes de production d'élevage au Sénégal dans la région du Ferlo*. GRIZA/LAT-ISRA; GERDAT/ORSTOM, Paris, 172 pp.
- Barry JP, Boudet G, Bourgeat A, Celles JC, Coulibaly AM, Leprun JC, Manière R (1983) *Etude des potentialités pastorales et leur évolution en milieu sahélien au Mali*. Rap. multigr. ACC-GRIZA-LAT, 114pp.
- Barry JP, Celles JC (1991) *Flore de Mauritanie*. Tome1 - Angiospermes dicotylédones. Barry JP, Celles G (Eds.), Nice, 359pp.
- Bates LM, Hall AE (1981) Stomatal closure with soil water depletion not associated with changes in bulk leaf water status. *Oecologia* 53, 62-65.
- Belsky AJ, Amunson RG, Duxbury JM, Riha SJ, Ali AR, Mwonga SM (1989) The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. App. Eco.*, 26, 1005-1024.
- Berger A (1969) Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus annuus* L. *Oecol. Plant.*, 4(2), 123-154.
- Berger A (1981) Les transferts d'eau dans les tissus végétaux. Etude expérimentale, modélisation. *Sém. Ec. Biol. Théor.*, 433-468.
- Berger A, Heurtaux P (1985) Response of *Juniperus phoenicea* on sandy dunes in the Camargue (France) to water and saline constraint in the summer. *Vegetatio* 62, 327-333.
- Berger A, Ramadan I (1979) Transfert d'eau dans le système sol-plante. *Terre Vie, Rev. Ecol.*, Suppl.2, 93-102.
- Bernard-Reversat F (1982) Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos*, 38, 321-332.
- Bhatt JR, Mohan Ram HY (1990) Ethephon-induced gum production in *Acacia senegal* and its potential value in the semi-arid regions of India. *Current Science*, vol 59(23), 1247-1250.
- Billes JC (1977) *Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien*. Trav Doc, n°. 65, ORSTOM, Paris, 82 pp, 1 carte.
- Bonnet-Dupeyron F (1952) Déplacement saisonnier des éleveurs au Sénégal. ORSTOM, Dakar, 2 cartes 1/1 000 000.
- Borchert R (1980) Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O. F. Cook. *Ecology*, 6(5), 1065-1074.
- Boudet G (1977) Contribution au contrôle continu des pâturages tropicaux en Afrique Occidentale. *Revue de l'Elevage et de Médecine vétérinaire des Pays tropicaux*. 30(4), 387-406.
- Boudet G (1980) *Système de production d'élevage au Sénégal, étude du couvert herbacé. (1ère campagne)*. IEMVT, Maisons-Alfort, 48 pp, 19 tabl, 2 figs.
- Boulard T, Baille A, Mermier M, Vilette F (1991) Mesures et modélisation de la

résistance stomatique foliaire et de la transpiration d'un couvert de tomates de serre. *Agronomie* 11, 259-274.

- Bourlière F (1978) La savanne sahélienne de Fété Olé, Sénégal in *Problème d'Ecologie: structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres*. Masson et Cie (Eds.), Paris.
- Bowman WD, Roberts SW (1985) Seasonal and diurnal water relations adjustments in three evergreen chaparral shrubs. *Ecology*, 66, 738-742.
- Braun HJ (1983) Zur Dynamik des Wassertransportes in Bäumen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 96*, S., 29-47.
- Braun HJ (1984) The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *LAWA bulletin n.s.*, Vol 5(4), 275-293.
- Breman H, Cissé MA, Djitéye (1982) La production actuelle des pâturages naturels en relation avec des facteurs naturels et des facteurs anthropiques: Exploitation, dégradation et désertification in *La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle*. Center for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen.
- Brouwer R (1954) The regulating influence of transpiration and suction tension on the water and salt uptake by the roots of intact *Vicia faba* plants. *Acta Bot. Neerl.*, 3, 264-312.
- Caldwell MM, Richards JH (1989) Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79, 1-5.
- Calkin HW, Percy RW (1984) Seasonal progressions of tissue and cell water relations parameters in evergreen and deciduous perennials. *Plant Cell and Environment*, 7, 347-352.
- Camacho BSE, Hall AE, Kaulmann MR (1974) Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.*, 54, 169-172.
- Campbell GS (1991) Simulation of water uptake by plants roots. in *Modeling plant and soil systems - Agronomy monograph n°31*, 273-285.
- Carbonnel J-P, Hubert P (1992) Pluviométrie en Afrique de l'Ouest soudano-sahélienne. Remise en cause de la stationnarité des séries in *L'aridité: une contrainte au développement*. Le Floch E, Grouzis M, Cornet A, Billes (Eds), Coll. Didactiques, ORSTOM, Paris, 595pp.
- Carrière M (1989) *Les communautés végétales en mauritanie (Région de Kaedi); analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacé*. Thèse Doct., Paris-Sud, 231pp.
- Cazet (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, 27-37.
- Chambers JL, Hinckley TM, Cox GS, Aslin RG (1985) Boundary-line analysis and models of leaf conductance for four oak-hickory forest species. *Forest Sci.* Vol 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.
- Cheung YNS, Tyree MT, Dainty J (1976) Some possible source of error in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves. *Can. J. Bot.*, 54, 758-765.
- Chevalier A (1900) Les zones et les provinces botaniques de l'AOF. *C. R. Acad. Sci.*, CXXX, 18:1205-1208.
- Chevallier P, Claude J, Pouyaud B, Bernard A (1985) *Pluies et crues au Sahel: hydrologie de la Mare d'Oursi (Burkina Faso)*. Trav. et Doc. ORSTOM, n° 190, Paris, 251p.
- Christie EK (1975) A note on the significance of *Eucalyptus populnea* for buffel grass production in infertile semi-arid rangelands. *Tropical grasslands*, 9(3), 243-246.
- CILSS (1984) *Propositions pour une stratégie en 1984 de lutte contre la sécheresse et le développement au Sahel*. OCDE, CILSS, CLUB DU SAHEL, Paris, 56pp.
- Cissé A (1986) *Dynamique de la strate herbacée des paturages de la zone sud sahélienne*. Thèse Doct., CABO, Wageningen, 211pp.
- Claude J, Chevallier P (1991) La dynamique de l'eau in *Un espace sahélien. La Mare d'Oursi, Burkina Faso*. Claude J, Grouzis M, Milleville P (Eds), Orstom, Paris, 241pp.
- Clayton-Greene KA (1983) The tissue water relationships of *Callitris columellaris*, *Eucalyptus melliodora* and *Eucalyptus microcarpa* investigated using pressure-volume technique. *Oecologia*, 57, 368-373.
- Cohen Y, Fuchs M, Cohen S (1983) Resistance to water uptake in a mature citrus tree. *J. Exp. Bot.*, 34, 451-460.
- Cole MM, Brown RC (1976) The vegetation of the Ganzi area of western Bostwana. *J. Biogeog.*, 3, 169-196.
- Cole PJ, Alston AM (1974) Effect of transient dehydration on absorption of chloride by wheat roots. *Plant Soil*, 40, 243-247.
- Cornet A (1981) *Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal*. Thèse Dr-Ing, USTL, Montpellier, 353 pp.
- Cottignies A (1990) Potentiel osmotique et potentiel hydrique du bourgeon terminal de Frêne, au cours du cycle annuel. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t.310, Série III, 221-216.
- Cruiziat P (1974) Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. *Ann. agron.*, 25(4), 539-554.
- Cruiziat P, Thomas R (1988) SPICE - a circuit simulation program for physiologists. *Agronomie*, 8(7), 613-623.
- Davies WJ, Meinzer FC (1990) Stomatal responses of plants in drying soil. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 186, 357-366.

- Davies WJ, Zhang J (1991) Roots signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 42, 55-76.
- Davis SD, Mooney HA (1986) Water use pattern of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia*, 70, 172-177.
- Dolman AJ, Gash JHC, Roberts J, Shuttleworth WJ (1991) Stomatal and surface conductance of tropical rain forest. *Agri. For. Meteo.*, 54, 303-318.
- Dommergues Y, Duhoux E, Diem HG (1988) Les arbres fixateurs d'azote en foresterie et agroforesterie tropicales. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 135, *Actual. bot.*, 3, 49-64.
- Dommergues YR, Dreyfus BL (1981) Nodulation of *Acacia* species by fast and slow-growing tropical strains of *Rhizobium*. *Applied and Environmental Microbiology* 41, 97-99.
- Drake BG, Raschke K, Salisbury FB (1971) Temperatures and transpiration resistance of *Xanthium* leaves as affected by air temperature, humidity, and wind speed. *Plant Physiol.*, 46, 324-330.
- Dreyer E, Bousquet F, Ducrey M (1990). Use of pressure volume curves in water relation analysis on woody shoots: influence of réhydratation and comparison of four European oak species. *Ann. Sci. For.*, 47, 285-297.
- El-Beltagy AS, Hall MA (1974) Effect of water stress upon endogeneous ethylene levels in *Vicia faba*. *New Phytol* 73, 47-60.
- Elberse WT, Breman H (1989) Germination and establishment of Sahelian rangeland species. I. Seed properties. *Oecologia*, 80, 447-484.
- Evans RD, Black RA, Link SO (1990) Rehydratation-induced changes in pressure-volume relationships of *Artemisia tridentata* Nutt. ssp. *tridentata*. *Plant, Cell and Environment*, 13, 455-461.
- 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. *Actes du Séminaire "Physiologie des arbres et arbustes des zones arides"*. Nancy, 27 mars-6 avril (à paraître).
- Fahey TJ, Young DR (1984) Soil and xylem water potential and soil water content in contrasting *Pinus contorta* ecosystems, southeastern Wyoming, USA. *Oecologia*, 61, 346-351.
- Fanjul L, Barradas VL (1985) Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in Mexico. *J. App. Eco.*, 22, 943-954.
- Feng Y, Li X, Boersma L (1990) The Arrhenius equation as a model for explaining plant response to temperature and water stresses. *Ann. Bot.* 66, 237-244.
- Fiscus EL, Klute A, Kaufmann M (1983) An interpretation of some whole plant water transport phenomena. *Plant Physiol.*, 71, 810-817.
- Gardner WH (1960) Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.*, 89, 63-73.
- Gardner WR (1964) Relation of root distribution to water uptake and availability. *Agron. J.*, 56, 41-45.
- Garnier E (1985) *Dessèchement du sol et indicateurs physiologiques de l'état hydrique chez*



*le pêcher: application au déclenchement de l'irrigation.* Thèse docteur-ingénieur, USTL, Montpellier, 82 pp.

- Garnier E, Berger A (1987) The influence of drought on stomatal conductance and water potential of peach trees growing in the field. *Scientia Hortic.*, 32, 249-263.
- Gaston A (1983) Le couvert herbacé au Ferlo Sénégalais. In: *Méthodes d'inventaire et de surveillance continue des écosystèmes pastoraux sahéliens*. Vanpraet CL (Ed), ISRA, Dakar.
- GEMS (1986) Use of Light Aircraft in the inventory and monitoring of sahelien pastoral ecosystems. Global Environment Monitoring System. Sahel series n°3. UNEP/FAO.
- Gerarkis PA, Tsangarakis CZ (1970) The influence of *Acacia senegal* on the fertility of a sand sheet ('goz') soil in the Central Sudan. *Plant and soil*, 33, 81-86.
- Giffard PL (1966) Les gommiers: *Acacia senegal* Willd. *Acacia laeta* R.Br. *Bois et For. Trop.*, 105, 21-32.
- Goldstein G, Sarmiento G (1987) Water relations of trees and grasses and their consequences for the structure of savanna vegetation. in: *Determinants of tropical savannas*. Walker BH Ed., IUBS, monograph, series n°3, IRL Press, Oxford, 156pp.
- Goldstein G, Sarmiento G, Meinzer F (1986) Patronos diairos y estacionales en las relaciones hidricas de árboles siempreverdes de la sabana tropical. *Acta Oecologica. Oecol. Plant.* 7(21), n°2, 107-119.
- Gollan T, Turner NC, Schulze E-D (1985) The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content III. In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. *Oecologia*, 65, 356-362.
- Gowing DJ, Davies WJ, Jones HG (1990) A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus x domestica* Borkh. *J. Exp. Bot.*, 41, 1535-1540.
- Grace J, Okali DUU, Fasehun FE (1982) Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *J Appl. Eco.* 19, 659-670.
- 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.
- Grouzis M (1988) *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso)*. Etude et thèses. ORSTOM (Ed.), Paris, 336pp.
- Grouzis M (1991) *Un espace sahélien. La Mare d'Oursi, Burkina Faso*. Claude J, Grouzis M, Milleville P (Eds), Orstom, Paris, 241pp.
- Grouzis M (1992) Germination et établissement des plantes annuelles sahéliennes in: *L'aridité une contrainte au développement*. Le Floc'h E, Grouzis M, Bille JC, Cornet A (Eds.), Collection, IDT, ORSTOM, Paris, 597 pp.
- Grouzis M, Albergel J (1989) Du risque climatique à la contrainte écologique: incidence de la sécheresse sur les productions végétales et le milieu au Burkina Faso in *Le risque en agriculture*. Eldin M., Milleville P. (Eds.), ORSTOM, Paris.

- Grouzis M, Albergel J, Carbonnel J-P (1989) Péjoration climatique au Burkina-Faso: effets sur les ressources en eau et les productions végétales, 165-178 in: *Les hommes faces aux sécheresses*. B. BRET (Ed.), EST, IHEAL, Paris, 422pp.
- Grouzis M, Legrand E, Pale F (1986) Germination des semences des régions semi-arides du Sahel. *Actes du colloque "Les végétaux en milieu aride"*. Tunisie (Jerba), 8-10 sept., ACCT:534-552.
- Grouzis M, Nizinski J (1991) L'arbre et l'herbe au Sahel. Influence de l'arbre sur la structure spécifique et la productivité de la strate herbacée, et sur la régénération des espèces ligneuses in: *Actes du quatrième Congrès International des Terres de Parcours*, Montpellier, France, 22-26 avril, 2, 207-210.
- Grouzis M, Nizinski J, Fournier C (1990) L'arbre et l'herbe au Sahel. *Actes du Séminaire "Physiologie des arbres et arbustes des zones arides"*. Nancy, 27 mars-6 avril (à paraître).
- Grouzis M, Sicot M (1980) A method for the phenological study of browse population in the Sahel: the influence of some ecological factors in: *Browse in Africa*. Le Houérou HN (Ed). ILCA, Addis-Ababa, pp 233-240.
- Guehl JM, Aussenac G, Bouachrine J, Zimmermann R, Pennes JM, 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.
- Hamidou B (1987) *Relation herbe-arbre en conditions pâturées. Influence du recouvrement arboré dans les taillis de chênes pubescent (Quercus pubescens Willd.)*. Thèse USTL, Montpellier, 114 pp.
- Hare FK (1983) Climate and desertification. A revised analysis. World Meteorological Organisation, WCP, 44, 149pp.
- Havranek WM (1980) Soil water potential - definable by predawn water potential of young spruce. *Flora*, 169, 32-37.
- Henson IE, Jensen CR, Turner NC (1989) Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. II. Root and shoot water relations of lupin during drought-induced stomatal closure. *Aust. J. Plant Physiol.*, 16, 401-413.
- Hesla BI, Tieszen HL, Boutton TW (1985) Seasonal water relations of savanna shrubs and grasses in Kenya, East Africa. *J. Arid Env.*, 8, 15-31.
- Hillel D, Talpaz H, Van Keulen H (1976) A macroscopic-scale model of water uptake by non a uniform root system and of water and salt movement in the soil profile. *Soil Sci*, 121, 242-255.
- Hsiao TC, Acevedo R, Ferfres E, Henderson ON (1976) Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc.*, London B 273, 479-500.
- Huck MG, Klepper B, Taylor HM (1970) Diurnal variations in root diameter. *Plant Physiol.*, 45, 529-530.
- Huntley BJ, Walker BM (1982) *Ecology of tropical savannas*. Ecological studies 42, Springer-Verlag, Berlin.
- Jaksic DM, Fuentes ER (1980) Why are native herbs in the chilean matorral more

- abondant beneath bushes: microclimate or grazing? . *J. Ecol.*, 68, 665-669.
- Jarvis PG (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) *Contraintes du milieu et réponse de la végétation herbacée dans les dehesas de la Sierra Norte (Andalousie, Espagne)*. Thèse USTL, Montpellier, 201 pp.
- Jones HG (1978) Modelling diurnal trends of leaf water potential in transpiring wheat. *J. appl. Ecol.*, 15, (2), 613-626.
- Jones HJ (1983) *Plant and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 323 pp.
- Jones MM, Turner NC, Osmond CB (1981) Mechanisms of drought resistance in *Physiology and Biochemistry of drought resistance in plants*, Paleg LG et Spinal D, (Eds.), Academic press Australia.
- Jung G (1970) 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.*, 5, 113-136.
- Kessler JJ, Breman H (1991) The potential of agroforestry to increase primary production in the Sahelian and Sudanian zones of West Africa. *Agroforestry System* 13, 41-62.
- Khalifaoui J-LB, (1991), Determination of potential lengths of the crop growing period in semi-arid regions of Senegal. *Agric. For. Meteorol.*, 55, 251-263.
- Kinsbursky RS, Steinberger (1989) Root and microbial biomass dynamics under the canopy of the desert shrub *Zygophyllum dumosum*. *Oecologia*, 80, 498-500.
- Knoop WT, Walker BH (1985) Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology*, 73, 235-253.
- Körner C, Cochrane PM (1985) Stomatal responses and water relations of *Eucalyptus pauciflora* in summer along an elevational gradient. *Oecologia* 66, 443-455.
- Körner C, Scheel JA, Bauer H (1979) Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica* 13(1), 45-82.
- Lafolie F (1991) Modelling water flow, nitrogen transport and root uptake including physical non-equilibrium and optimization of the root water potential. *Fertilizer Research* 27, 215-231.
- Lange OL, Lösch R, Schulze E-D, Kappen L (1971) Response of stomata to changes in humidity. *Planta*, 100, 76-86.
- Lange OL, Ullman I, Tenhunen JD, Bannister P (1987) Stomatal conductance and transpiration of the two faces of *Acacia* phyllodes. *Trees*, 1, 100-122.
- Lawton RM (1980) Browse in the Miombo woodland in *Browse in Africa*. Le Houérou HN (Ed). ILCA, Addis-Ababa, pp 25-34
- Le Houérou HN (1989) *The Grazing Land Ecosystems of the African Sahel*. Billings WD, Golley F, Lange OL, Olson JS, Remmert H (Eds.), Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New-York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, 282 pp.

- Le Houérou HN, Popov GF (1981) *An ecoclimatic classification of intertropical Africa*. Plant Prod Protec Pap No 31 FAO , Rome, 40 pp, 4 maps.
- Lepage M (1972) Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional: données préliminaires sur l'écologie des termites. *Terre Vie*, 26, 325-372.
- Lericollais A, Milleville P (1991). La jachère dans les systèmes agropastoraux sereer au Sénégal in *La jachère en Afrique de l'Ouest*, Floret C, Serpantie G (Eds.), Coll. Colloques et Séminaires, ORSTOM, Paris 492 pp.
- Lösch R, Tenhunen JD (1981) Stomatal response to humidity phenomenon and mechanism in Stomatal Physiology. Jarvis PG, Mansfield TA (Eds.). S.E.B Seminar Series n°8, Cambridge University Press, London.
- Ludlow MM, Ibaraki K (1979) Stomatal control of water loss in siratro (*Macroptilium atropurpureum* (DC.) Urb.) a tropical pasture legume. *Ann. Bot.*, 43, 401-413.
- Lynn BH, Carlson TN (1990) A stomatal resistance model illustrating plant vs. external control of transpiration. *Agri. For. Meteo*, 52, 5-43.
- Maertens C, Blanchet R (1981) Influence des caractères hydriques du milieu racinaire et aérien sur le potentiel de l'eau dans les feuilles de quelques types variétaux de soja et confrontation à leur comportement agronomique. *Agronomie*, 1(3), 199-206.
- Maertens C, Massad C (1979) Tension de l'eau dans les feuilles de tournesol et disponibilités hydriques pour la culture. *Sunflower newsletter*, 3, 17-20.
- Maignen R, (1965) *Carte des sol du Sénégal 1/1000 000* ORSTOM, Dakar Cambridge Univ press, London, 259 pp.
- Malaise F (1973) Contribution à l'étude de l'écosystème forêt claire (Miombo). Note 8, le projet Miombo. *Ann. Univ. Abidjan, E (Ecol)*, vol. 6(2), 227-250.
- Mariaux A (1975) Essai de dendroclimatologie en climat sahélien sur *Acacia raddiana*. *Bois et forêts des tropiques*, 163, 27-35.
- Markhart III AH, Sionit N, Siedon JN (1981) Cell water dilution: an explanation of apparent negative turgor potentials. *Can. J. Bot.*, 59, 1722-1725.
- Massman WJ, Kaufmann MR (1991) Stomatal response to certain environmental factors: a comparison of models for subalpine trees in the Rocky Mountains. *Agri. For. Meteo*, 54, 155-167.
- McMichael BL, Jordan WR, Powell RD (1972) An effect of plant hormone pretreatments on ethylène production and synthesis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid in water stressed wheat leaves. *Planta*, 155, 437-443.
- McMichael BL, Jordan WR, Powell RD (1973) Abscission processes in cotton: induction by plant water deficit. *Agron. J.*, 65, 202-204.
- Medina E (1984) Nutrient balance and physiological processes at the leaf level in: *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Medina E, Mooney HA, Vazque-Yanes C (Eds.), La Hague.
- Meinzer FC, Rundel PW, Sharifi MR, Nilsen ET (1986) Turgor and osmotic relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Plant, Cell and Environment*, 9, 467-475.

- Meinzer FC, Sharifi MR, Nilsen ET, Rundel PW (1988) Effects of manipulation of water and nitrogen regime on the water relations of the desert shrub *Laerra tridentata*. *Oecologia*, 77, 480-486.
- Meinzer FC, Wisdom CS, Gonzalez-Coloma A, Rundel PW, Shultz LM (1990) Effect of leaf resin on stomatal behaviour and gaz exchange of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. *Functional Ecology* 4, 579-584.
- Michel P (1969) *Les bassins du fleuve Sénégal et Gambie. Etude géomorphologiques*. Thèse Doc., Univ. de Strasbourg, t. 1-3, 1167 pp.
- Monson RK, Smith SD (1982) Seasonal water potentiel components of Sonoran desert plants. *Ecology*, 63(1), 113-123.
- Mouret M (1985) Gummosis of acacias: current histological research. *Bull. IGSM*, 13, 38-45.
- Myers BA, Neales TF (1984) Seasonal changes in the Water Relations of *Eucalyptus behriana* F. Muell. and *E. microcarpa* (Maiden) Maiden in the field. *Aust. J. Bot.*, 32, 495-510.
- Nizinski J, Grouzis M (1991) Bilan d'eau d'une steppe à *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne ssp. *raddiana* (Savi) Brenan et *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. (Nord Sénégal) in: *Actes du quatrième Congrès International des Terres de Parcours*, Montpellier, France, 22-26 avril, 2, 285-288.
- Nizinski J, Morand D, Saugier B (1989) Variation of stomatal resistance with leaf age in *Quercus petraea*: effect on the soil water balance of an aok forest. *Ann. Sci. For.* 46 suppl. 429s-432s.
- Oertli JJ (1989) The plant cell's resistance to consequences of negative turgor pressure in *Structural and functional responses to environmental stresses*. Kreeb KH, Richter H and Hinckley TM eds. La Hague.
- Oertli JJ (1992) Effect of cavitation on the water status of water in plants in *Water transport in plants under climatic stress*. Borghetti M, Grace J et Raschi A (Eds.), Cambridge University press, 300pp.
- Oertli JJ, Lips SH, Agami M (1990) The strength of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative pressure. *Acta Oecologica*, 11(2), 281-289.
- Olien WC, Bukovac MJ (1982) Ethephon-Induced Gummosis in Sour Cherry (*Prunus cecidus* L.). *Plant Physiol.*, 70, 547-55.
- Ourcival J.M (1992) *Réponse de deux chaméphytes de la Tunisie présaharienne à différentes contraintes et perturbations*. Thèse Doc., USTL, 164 pp.
- Ourcival JM, Berger A (1994) Equilibrium between soil water potential and predawn water potential of to pre-saharian shrub species of tunisia. *J. Arid. Env.* (accepté)
- Ovalle C (1986) *Etude du système écologique sylvo-pastoral à Acacia caven (Mol.) Hook. et Arn. Applications à la gestion des ressources renouvelables dans l'aire climatique méditerranéenne humide et sub-humide du Chili*. Thèse USTL, Montpellier, 224pp.
- Ovalle C, Avendano J (1988) Interactions de la strate ligneuse avec la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn. au Chili. II.

- Influence de l'arbre sur quelques éléments du milieu: microclimat et sol. *Acta Oecologica. Oecol. Plant.* 9(2), 113-134.
- Parker WC, Pallardy SG (1987) The influence of resaturation method and tissue type on pressure volume analysis of *Quercus alba* L. seedling. *Journal of experimental Botany*, 38, 535-549.
- Passioura JB (1980) The transport of water from soil to shoot in wheat seedlings. *J. Exp. Bot.*, 31(120), 333-345.
- Passioura JB (1988) Water transport in and to roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 39, 245-265.
- Pellew RA (1980) Production et consommation du fourrage ligneux d'*Acacia* et sa potentialité pour la production de protéines animales in *Les fourrages ligneux en Afrique*. Le Houérou HN (Ed). ILCA, Addis-Ababa, pp 221-229.
- Peltier JP, 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 de Sous, Maroc). *Acta Oecologica*, 11(5), 643-668.
- Penman HL (1948) Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proceedings of the Royal Society London A*, 193, 120-145.
- Penning De Vries FWT, Djitéye MA (1982) La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. *Center for Agricultural Publishing and Documentation*, Wageningen, 525 pp.
- Piot J, Diaté I (1983) *Systèmes de production d'élevage au Sénégal. Etude du couvert ligneux*. GRIZA/LAT, CTFT, Nogent/Seine, ISRA/LNERV, Dakar, 37 pp.
- Poupon H (1976) La biomasse et l'évolution de sa répartition au cours de la croissance d'*Acacia senegal* dans une savane sahélienne (Sénégal). *Bois et For. Trop.*, 166, 23-38.
- Poupon H (1978) *Analyse des données météorologiques recueillies à FETE-OLE (Nord Sénégal) de septembre 1969 à décembre 1977*. Doc. Tech. ORSTOM DAKAR, 4, 21p. Multigr.
- Poupon H (1979) Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bulletin de l'I.F.A.N.*, 41, 1, 44-85.
- Poupon H (1980) *Structure et dynamique de la strate ligneuse d'une steppe sahélienne du Nord-Sénégal*. Trav Doc, n°. 115, ORSTOM, Paris, 351 pp, 7 cartes.
- Poupon H, Bille JC (1974) Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal: Influence de la sécheresse de l'année 1972-1973 sur la strate ligneuse. *Terre Vie*, 28, 49-75.
- Ranney TG, Davidson D (1992) Analysis of pressure-volume data using segmented, nonlinear regression algorithms. *HortScience*, 27(3), 275.
- Reich PB, Borchert R (1982) Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63(2), 294-299.
- Reich PB, Hinckley TM (1989) Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf

- hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Functional Ecology*, 3, 719-726.
- Ritchie GA, Hinckley TM (1975) The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.*, 9, 165-254.
- Ritchie GA, Roden JR (1985) Comparison between two methods of generating pressure-volume curves. *Plant, Cell Envir.*, 8, 49-53
- Rodier JA (1975) *Evaluation de l'écoulement annuel dans le Sahel Tropical Africain*. Trav Doc n°46, ORSTOM, Paris, 122 pp.
- Rognon P (1981) Les crises climatiques. *La recherche*, 12(128), 1354-1364.
- Rutherford MC (1983) Growth rates, biomass and distribution of selected woody plant roots in *Burkea africana-Ochna pulchra savanna*. *Vegetatio*, 52, 45-63.
- Sandford AP, Jarvis PG (1986) Stomatal response to humidity in selected conifers. *Tree physiology*, 2, 89-103.
- Santoir CH (1980) Sédentarisation des nomades et hydraulique pastorale dans le Djoloff. ORSTOM, Dakar, 72 pp.
- Sarmiento G, Goldstein G, Meinzer F (1985) Adaptatives strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological review* 60, 315-355.
- Schulte PJ, Hinckley TM (1985) A comparison of pressure-volume curve analysis techniques. *J. Expt. Bot.* 36, 1590-1602.
- Schulze E-D (1986) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37, 247-274.
- Schulze E-D, Hall AE, Lange OL, Evenari M, Kappen L, Bushbom (1980) Long-Term Effects of Drought on wild and Cultivated Plants in the Negev Desert. *Oecologia*, 45, 11-18.
- Schulze E-D, Lange OL, Buschbom U, Kappen L, Evenari M (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta*, 108, 259-270.
- Seghier J (1990) *Dynamique saisonnière d'une savane Soudano-Sahélienne au Nord-Cameroun*. Th. Doc., USTL, 200 pp.
- Sharman M (1982) *Rapport sur les vols systématiques de reconnaissance au Ferlo*. EP/SEN/001; FAO, Rome; UNEP, Nairobi, 48 pp, 17 figs.
- Sharman M (1983) Comparaison de quatre vols systématiques de reconnaissance de la zone sylvopastorale du Nord Sénégal in *Méthode d'inventaire et de surveillance continue des écosystèmes pastoraux sahéliens*, Vanpraet CL (Ed). ISRA, Dakar.
- Sharman M (1987). *Végétation ligneuse sahélienne*. *The Global Environment Monitoring System*, GEMS, série Sahel, n°7, PNUE, FAO Ed., Nairobi, 85 pp.
- Slatyer RO (1962) Internal water balance of *Acacia aneura* F. Muell. in relation to environmental condition. *Arid Zone res.*, 16, 137-146.
- Slatyer RO (1967) *Plant water relationships*. Academic Press, London.

- Snidjers TAB (1986) Interstation correlation and non stationnarity of Burkina Faso rainfall. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 25, 524-531.
- Sobrado MA (1986) Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests. *Oecologia* 68, 413-416.
- Stocker O (1970) Der Wasser- und Photosynthese Haushalt von Wüstenpflanzen der mauretanischen Sahara. I Regengrüne und immergrüne Bäume. *Flora*, 159(6), 539-572.
- 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.
- Tardieu F, Zhang J, Katerji N, Bethenod O, Palmer S, Davies WJ (1992) Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying. *Pl. Cell Env.* 15, 193-197.
- Taylor HM, Klepper B (1978) The role of rooting characteristics in the supply of water to plants. *Adv. Agrn.*, 30, 99-128.
- Thompson DR, Hinckley TM (1977) A simulation of water relations of the white oak based on soil moisture and atmospheric evaporative demand. *Canadian Journal of Forest Research*, 7, 400-409.
- Tiedemann AR, Klemmedson JO (1977) Effect of Mesquite on physical and chemical properties of the soil. *J. Range Manag.*, 26, 27-29.
- Toutain B, Bortoli L, Dulieu D, Forigirmi G, Menaut JC, Piot J (1983). *Espèces ligneuses et herbacées dans les écosystèmes pâturés sahéliens de Haute-Volta*. ACC GRIZIA (LAT), GERDAT: 124pp.
- Tucker CJ, Dregne HE, Newcomb WW (1991) Expansion and Contraction of the Sahara Desert from 1980 to 1990. *Science*, 253, 299-301.
- Turner NC (1991) Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agri. For. Meteo*, 54, 137-154.
- Turner NC, Henson IE (1989) Comparative water relations and gaz exchange of wheat and lupins in the field. In: *Structural and Fonctional Responses to Environmental Stresses: Water Shortage*. Kreeb KH, Richter H et Hinckley TM (Eds.) SPB Academic Publishing, La Hague.
- Turner NC, Schulze E-D, Gollan T (1984). The response of stomata and leaf gaz exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water contents. *Oecologia*, 65, 348-355.
- Tyree MT (1976) Negative turgor pressure in plant cells: fact or fallacy? *Can. J. Bot.*, 54, 2738-2746.
- Ullman I (1989) Stomatal conductance and transpiration of Acacia under field conditions: similarities and differences between leaves and phyllodes. *Trees*, 3, 45-56.
- Vacher J (1984) *Les pâturages de la Sierra Norte. Analyse phyto et Agro-écologique des dehesas pastorales de la Sierra Norte (Andalousie occidentale, Espagne)*. Thèse USTL, Montpellier, 195 pp.



- Valenza J (1981) Surveillance continue des pâturages naturels sénégalais: résultats de 1974 à 1978. *Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop.*, 34(1), 83-100.
- Valenza J (1984) Surveillance continue des pâturages sahéliens. sénégalais; résultats de 10 années d'observations. LNERV, ISRA, Dakar, 53 pp, 35 tabl, 50 figs.
- Valenza J, Diallo AK (1972) *Etude des pâturages naturels du Nord Sénégal*. ET Agrostol n°34, IEMVT, Maison-Alfort, 311 pp, 1carte 1/200 000, 3 feuilles.
- Van der Hornert TJ (1948) Water transport in plants as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.*, 3, 146-153.
- Van Doonselaar-Ten Bokkel Huinink WAE (1966) Structure, root systems and periodicity of savanna plants and vegetations in northern Surinam. North-Holland Publ. Comp. Amsterdam.
- Van Praet L (1983) Méthodes d'inventaire et de surveillance continue des écosystèmes pastoraux sahéliens. Application au développement. *Actes du colloque de Dakar* :16-18 nov. ISRA-FAO, PNUE.
- Vartanian N (1981) Some aspects of structural and functional modifications induced by drought in root systems. *Plant Soil* 63, 83-92.
- Walker (1980) A review of browse and its role in livestock production in southern Africa in: *Browse in Africa*. Le Houérou HN (Ed), ILCA Addis-Abeba.
- Walker BH, Noy-Meir I (1982) Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems in *Ecology of tropical savannas*. Huntley BJ, Walker BH (Eds), Berlin.
- Wartinger A, Heilmeyer H, Hartung W, Schulze E-D (1990) Daily and seasonal courses of leaf conductance and abscisic acid in the xylem sap of almond trees [*Prunus dulcis* (Miller) D.A Webb] under desert conditions. *New phytol*, 116, 581-587.
- Webb RA (1972) Use of boundary line in the analysis of biological data. *J Hort Sci* 47, 309-319.
- Weyers J, Meidner H (1990) *Methods in stomatal research*. Longman scientific & Technical (Eds.), London, New-York, 233 pp.
- White EM (1975) Soil compaction and contraction around plant roots. *Soil Sci*, 119, 461-465.
- White F (1983) The vegetation of Africa. Nat. Res. XX, Unesco, Paris, 356 pp, 1carte 1/5 000 000.
- Whitehead D, Okali DUU, Fasehun FE (1981) Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. App. Eco* 18, 571-587.
- Wickens GE, Collier FW (1971) Some vegetation pattern in the republic of Sudan. *Geoderma*, 6, 43-59.
- Winkel T, Rambal S (1990) Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a mediterranean environment. *Agri. For. Meteo*, 51, 107-121.
- Yoon TM, Richter H (1991) Stomatal conductance and leaf-water parameters of apple,

pear, sweet cherry, and plum in an orchard. *Gartenbauwissenschaft*, 56(2).S, 75-81.

Zhang J, Davies W (1987) Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves. *J. Exp. Bot.*, 38, 2015-2023.

Zhang J, Davies W (1989) Abscissic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. *Plant Cell Envir.*, 12, 73-81.



## TABLE DES MATIERES

	pages
<b>REMERCIEMENTS</b>	3
<b>AVANT-PROPOS</b>	5
<b>SOMMAIRE</b>	9
<b>INTRODUCTION</b>	11
<b>CHAPITRE I. PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES ESPECES ETUDIEES</b>	14
1. LE SAHEL: DEFINITION - LIMITE GEOGRAPHIQUE	14
2. CARACTERISTIQUES ENVIRONNEMENTALES	17
2.1 SITUATION GEOGRAPHIQUE DU SITE D'ETUDE	17
2.2 LES FACTEURS CLIMATIQUES	17
2.2.1 Les précipitations	17
2.2.2 Les températures	18
2.2.3 Le vent	21
2.2.4 L'humidité de l'air	21
2.2.5 L'évapotranspiration	21
2.2.6 Les saisons	22
2.3 FACTEURS EDAPHIQUES	22
2.3.1 La géologie	22
2.3.2 La géomorphologie	22
2.3.3 Le sol	23
2.4 LA VEGETATION	25
2.4.1 La strate herbacée	25
2.4.2 La strate ligneuse	27
2.5 MODIFICATIONS LIEES A L'ACTIVITE HUMAINE	28
3. LE MATERIEL VEGETAL	28
3.1 PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES ESPECES ETUDIEES	28

3.1.1	Famille des Capparidaceae: <i>Boscia senegalensis</i> (Pers.) Lam.	28
3.1.2	Famille des Zygophylaceae : <i>Balanites aegyptiaca</i>	30
3.1.3	Famille des Rhamnaceae : <i>Ziziphus mauritiana</i> Lam.	30
3.1.4	Famille des Mimosaceae: <i>Acacia senegal</i> (L.) Willd.	32
3.1.5	Famille des Mimosaceae: <i>Acacia tortilis</i> (Forsk.) ssp. <i>raddiana</i> (Savi) Brenan	32
3.1.3	Famille des Combretaceae: <i>Combretum glutinosum</i> Perr. ex. DC.	34
3.2	REPARTITION BIOGEOGRAPHIQUE	34
<b>CHAPITRE II. MISE EN EVIDENCE DES DIFFERENTS TYPES DE REGIMES HYDRIQUES.</b>		36
1.	INTRODUCTION	36
2.	MATERIEL ET METHODE	37
2.1	PHENOLOGIE	37
2.2	TENSION DE SEVE	38
2.3	CALENDRIER DES MESURES	40
3.	RESULTATS	40
3.1	REPRESENTATIVITE DES MESURES DE TENSION DE SEVE DE BASE	40
3.2	SUIVIS SAISONNIERS DE LA TENSION DE SEVE DE BASE	42
3.3	SUIVIS SAISONNIERS DE LA TENSION DE SEVE MINIMALE	45
3.4	TENSION DE RECUPERATION	46
3.5	DELTA	47
4.	DISCUSSION - CONCLUSION	47
4.1	CAS DES ESPECES CADUCIFOLIEES	50
4.2	CAS DE <i>Boscia senegalensis</i> ET DE <i>Balanites</i> <i>aegyptiaca</i>	52
<b>CHAPITRE III. RELATIONS ENTRE L'ETAT HYDRIQUE DU SOL ET LA TENSION DE SEVE DE BASE D'ACACIA TORTILIS ET DE BALANITES AEGYPTIACA</b>		56
1.	INTRODUCTION	56
2.	MATERIEL ET METHODE	58

2.1 MESURE DE L'HUMIDITE DU SOL	58
2.2 MESURE DU POTENTIEL HYDRIQUE DU SOL	58
2.3 MESURE SUR LES PLANTES	60
3. RESULTATS	60
3.1 VARIATION DU POTENTIEL DU SOL EN FONCTION DE L'ELOIGNEMENT DU CENTRE DE CHAQUE BOSQUET	60
3.2 COMPARAISON QUALITATIVE ENTRE LA TENSION DE BASE ET LE POTENTIEL HYDRIQUE DU SOL	62
3.3 COMPARAISON ENTRE LA TENSION DE SEVE DE BASE MESUREE ET LE POTENTIEL HYDRIQUE DE BASE CALCULE	64
3.3.1 Calcul du potentiel hydrique de base	64
3.3.2 Comparaison de la tension de base mesurée <i>in situ</i> et du potentiel hydrique de base calculé	66
4. DISCUSSION	70
5. CONCLUSION	72
 <b>CHAPITRE IV. RELATIONS HYDRIQUES DES TISSUS DETERMINEES A PARTIR DE COURBES PRESSION-VOLUME</b>	 73
1. INTRODUCTION	73
2. MATERIEL ET METHODE	74
3. RESULTATS	78
4. DISCUSSION	80
5. CONCLUSION	84
 <b>CHAPITRE V. ETUDE DU COMPORTEMENT STOMATIQUE A L'ECHELLE JOURNALIERE ET SAISONNIERE</b>	 85
1. INTRODUCTION	85
2. MATERIEL ET METHODE	86
2.1 MESURE SUR LA PLANTE	86
2.2 PROCEDES DE MODELISATION	87
2.3 LES FONCTIONS PARTIELLES	88
3. RESULTATS	91

3.1 DETERMINATION DES DIFFERENTS PARAMETRES DU MODELE	91
3.1.1 Gamme des différentes mesures utilisées pour la détermination des fonctions partielles	91
3.1.2 Détermination de la conductance stomatique maximale (Gs max)	91
3.1.3 Relation conductance stomatique - rayonnement photosynthétiquement actif	92
3.1.4 Relation conductance stomatique-tension de sève	94
3.1.5 Relation conductance stomatique - gradient de tension de vapeur entre la feuille et l'air	96
3.1.6 Relation conductance stomatique - température foliaire	98
3.1.7 Relation conductance stomatique-tension de sève de base	98
3.1.8 Validité du modèle	101
3.2 VARIATION JOURNALIERE ET SAISONNIERE DE LA CONDUCTANCE MESUREE ET CALCULEE	103
4. DISCUSSION	108
5. CONCLUSION	114
<b>CHAPITRE VI. ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE A L'ECHELLE SAISONNIERE</b>	116
1. INTRODUCTION	116
2. MATERIEL ET METHODE	117
2.1 MESURE SUR LA PLANTE	117
2.2 CALCUL DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE	117
3. RESULTATS	118
4. DISCUSSION	123
5. CONCLUSION	124
<b>DISCUSSION - CONCLUSION</b>	126
1. LES DIFFERENTS GROUPES DE FONCTIONNEMENTS HYDRIQUES	128
1.1 GROUPE 1	128
1.2 GROUPE 2	129
1.3 GROUPE 3	130
1.4 CES TROIS TYPES DE FONCTIONNEMENT HYDRIQUES CORRESPONDENT-ILS A DES MODES DIFFERENTS D'EXPLOITATION DE LA RESSOURCE EN EAU	132
2. CONCLUSION	132

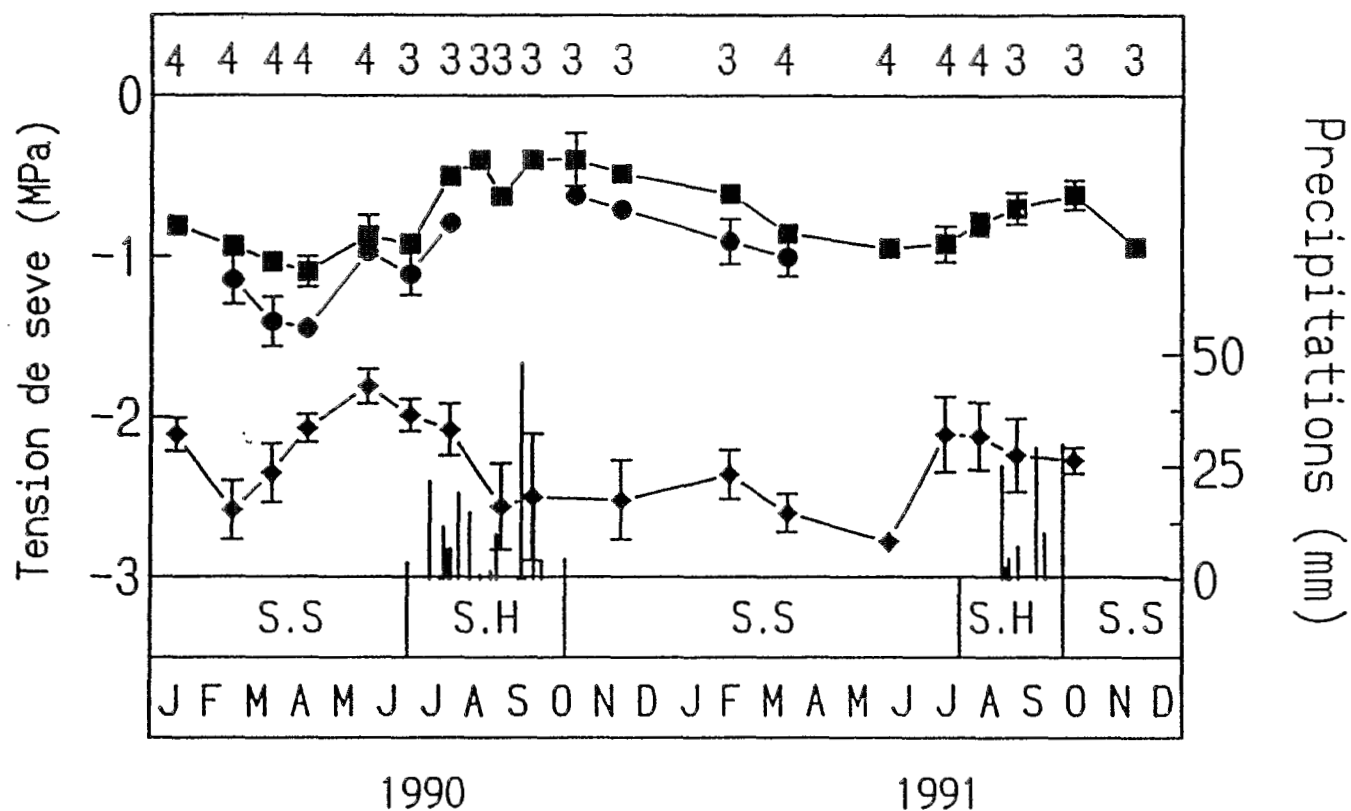
3. PERSPECTIVES	134
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	137
TABLE DES MATIERES	153
ANNEXE	159





ANNEXE

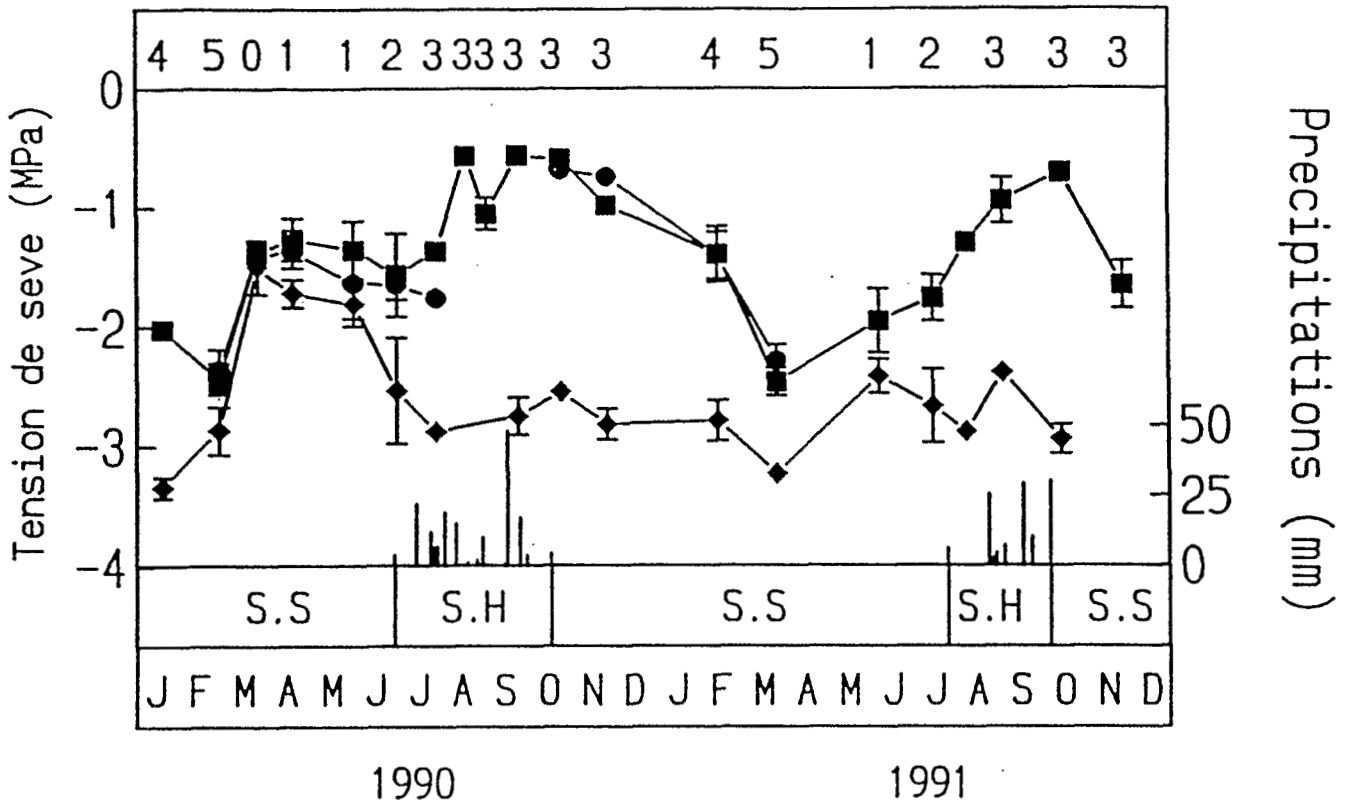
Suivi saisonnier de la tension de seve  
de Combretum glutinosum



Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré), maximale (losange) et de récupération (cercle) en MPa de *Combretum glutinosum* ainsi que les précipitations (mm) pour les années 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.

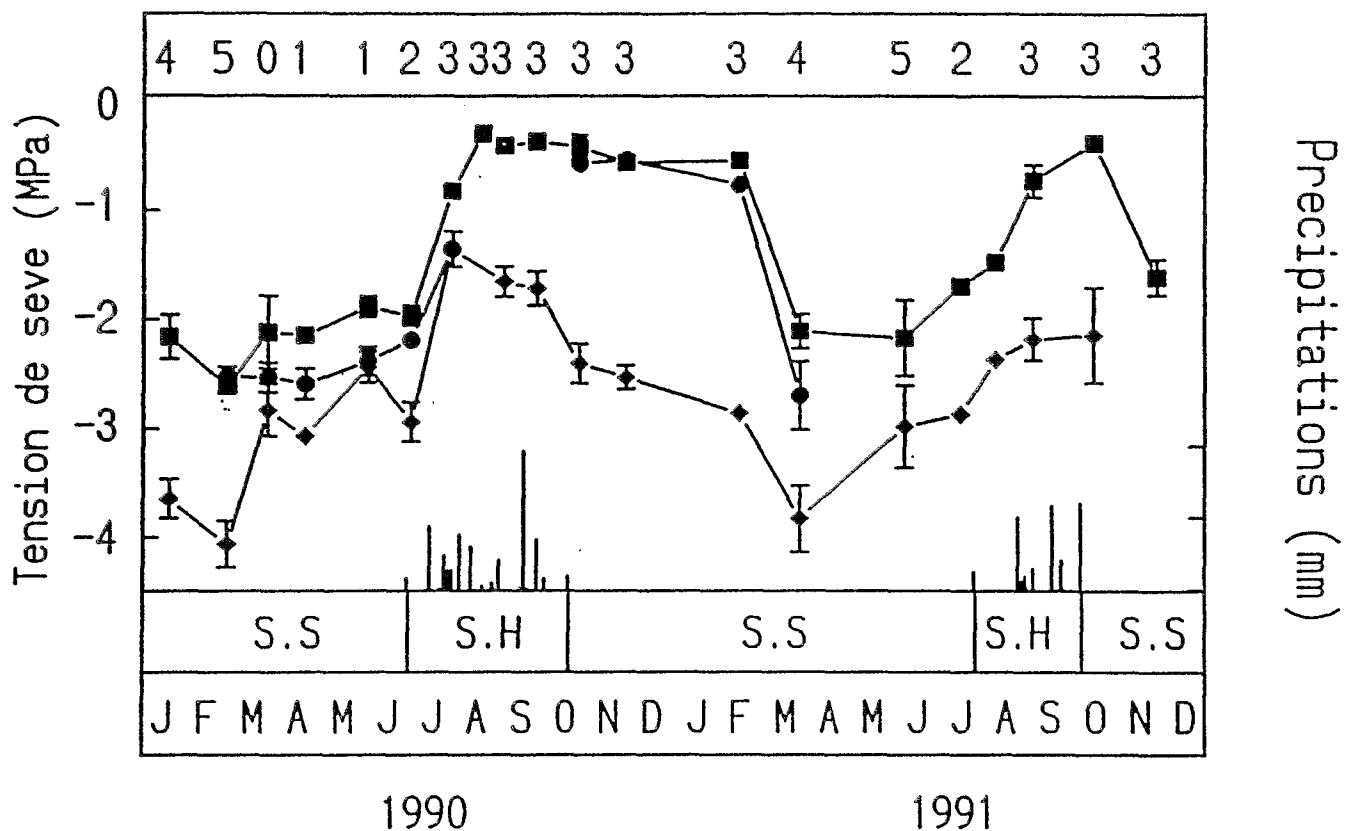
# Suivi saisonnier de la tension de seve

## d'Acacia senegal



Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré), maximale (losange) et de récupération (cercle) en MPa d'*Acacia senegal* ainsi que les précipitations (mm) pour les années 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.

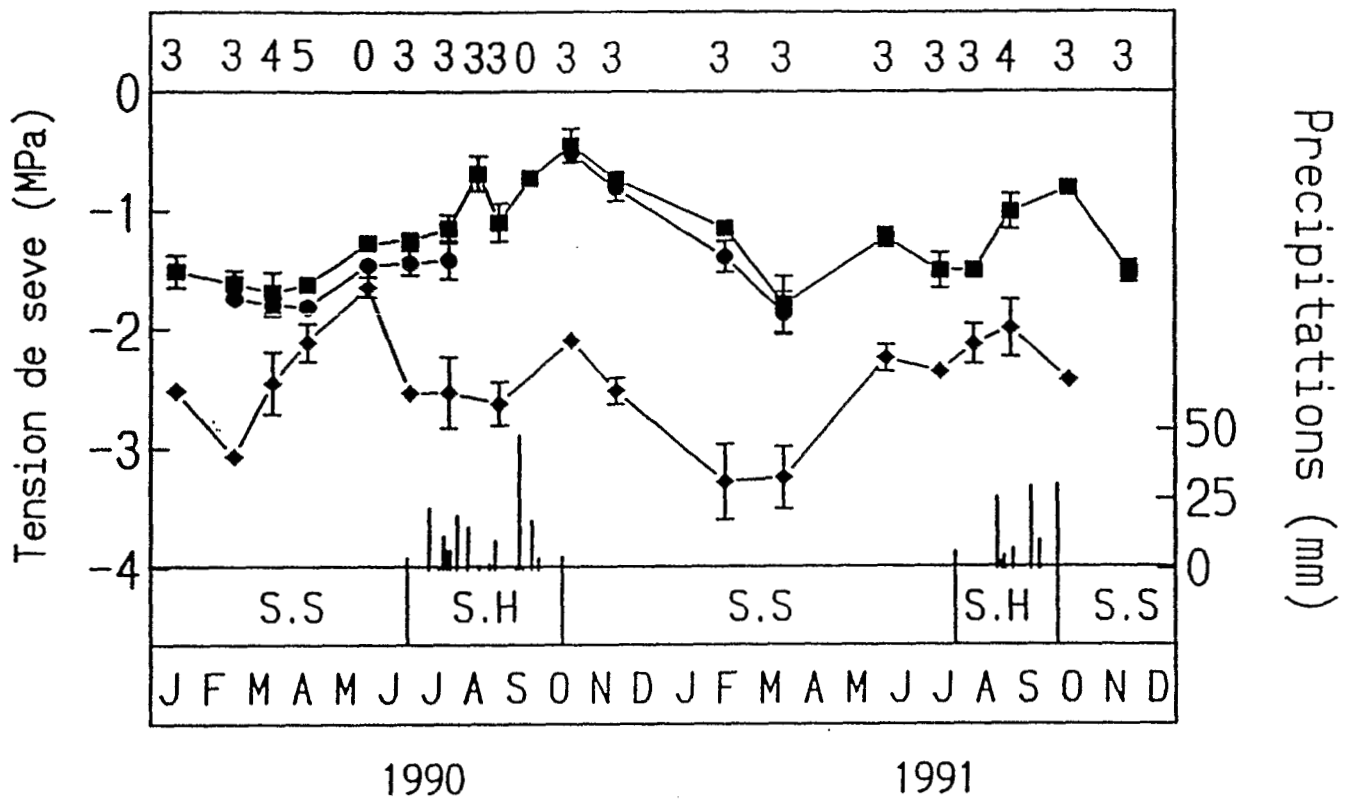
Suivi saisonnier de la tension de seve  
de Ziziphus mauritiana



Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré), maximale (losange) et de récupération (cercle) en MPa de *Ziziphus mauritiana* ainsi que les précipitations (mm) pour les années 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.

# Suivi saisonnier de la tension de seve

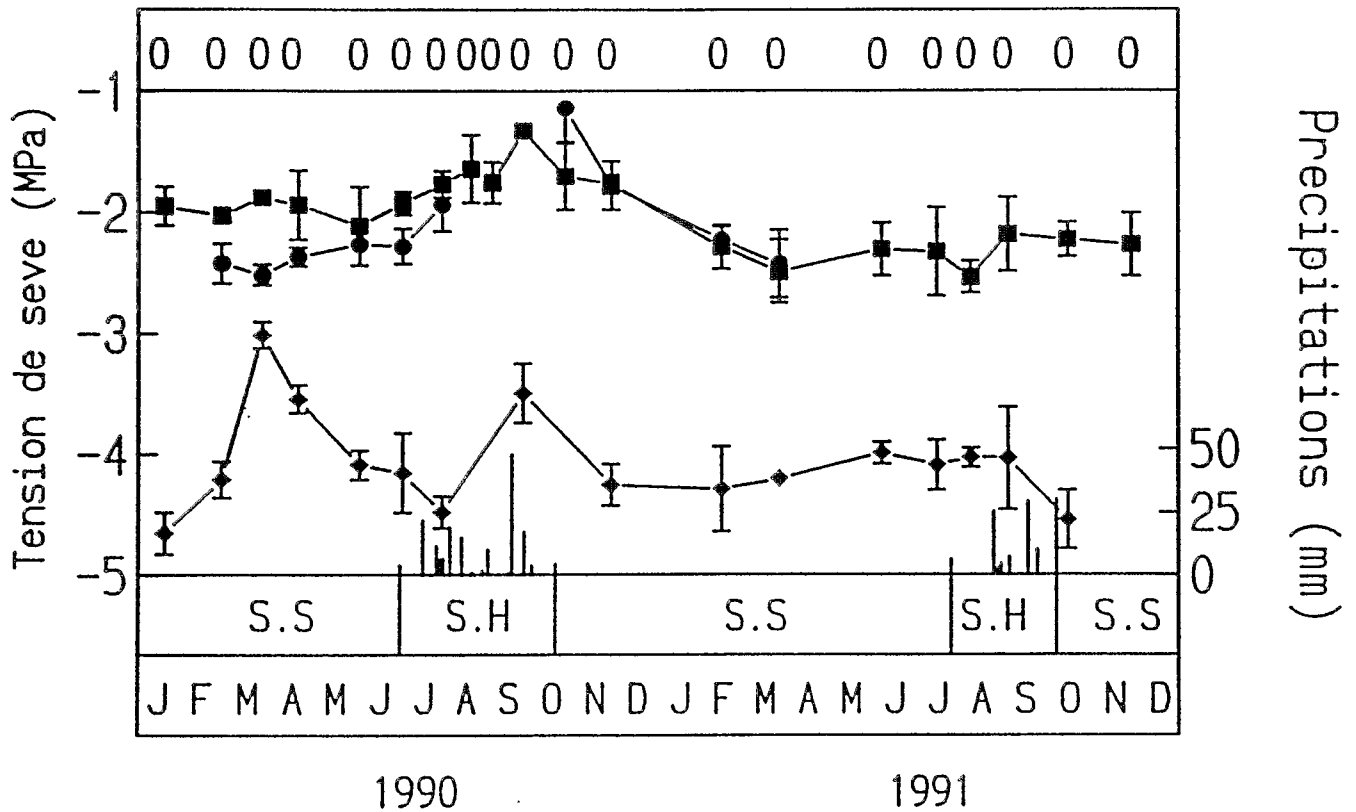
## d'*Acacia tortilis*



Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré), maximale (losange) et de récupération (cercle) en MPa d'*Acacia tortilis* ainsi que les précipitations (mm) pour les années 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.

# Suivi saisonnier de la tension de seve

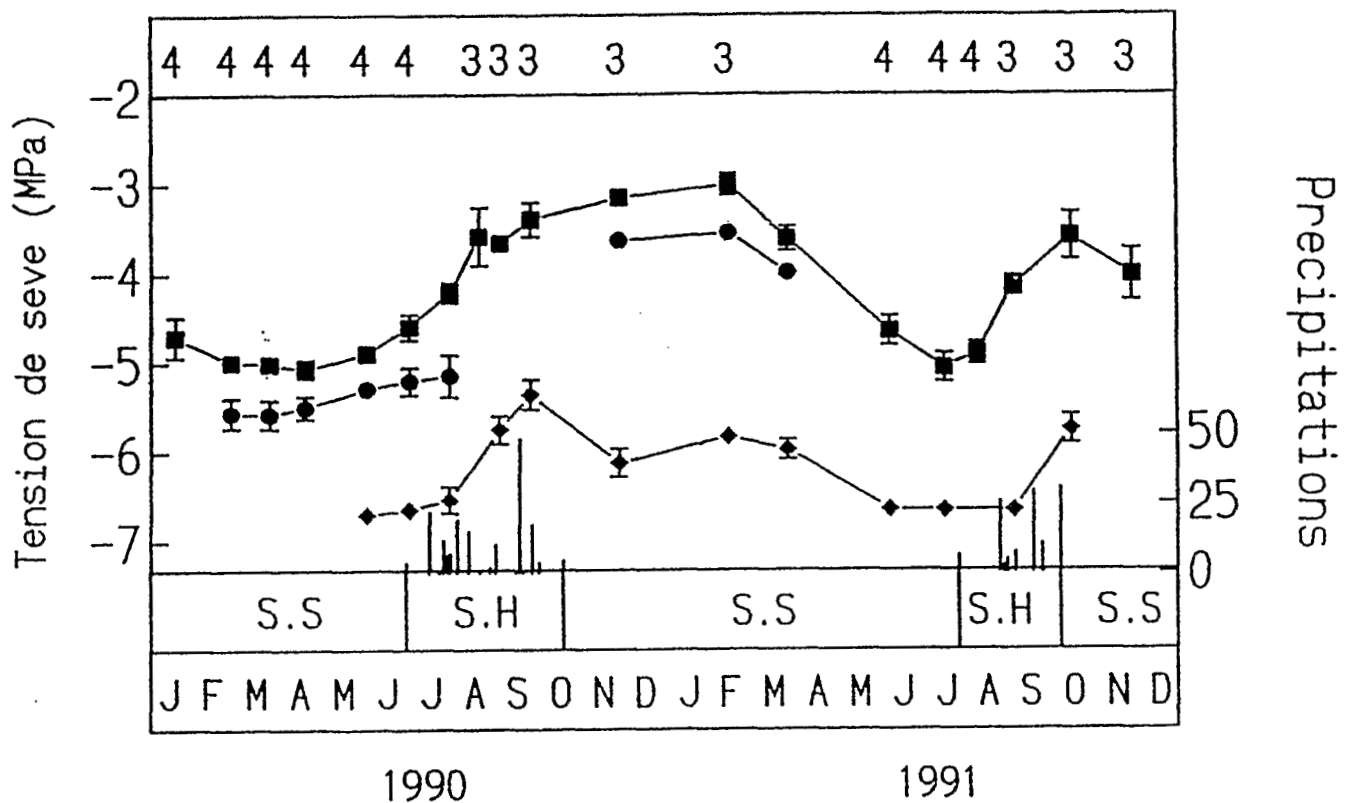
## de *Balanites aegyptiaca*



Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré), maximale (losange) et de récupération (cercle) en MPa de *Balanites aegyptiaca* ainsi que les précipitations (mm) pour les années 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois. Rappelons que dans le cas de cette espèce le stade phénologique V0 ne symbolise pas un repos végétatif continu mais une absence quasi-totale de feuillage.

# Suivi saisonnier de la tension de seve

## de *Boscia senegalensis*



Variation saisonnière de la tension de sève de base (carré), maximale (losange) et de récupération (cercle) en MPa de *Boscia senegalensis* ainsi que les précipitations (mm) pour les années 1990 et 1991. Pour chaque point, qui représente la moyenne d'au moins trois mesures, un écart type a été calculé. S.H et S.S symbolisent respectivement la saison humide et la saison sèche. L'encadré supérieur indique les stades phénologiques et l'encadré inférieur les mois.



L'objectif de cette thèse était d'apprécier qualitativement et quantitativement le régime hydrique de six espèces ligneuses (*Combretum glutinosum*, *Acacia senegal*, *Acacia tortilis*, *Ziziphus mauritiana*, *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis*) coexistant sur le site expérimental de Souilène (région du Ferlo, Sénégal).

A partir des données de base obtenues *in situ* pendant deux ans (potentiel hydrique du sol, phénologie, tension de sève, conductance stomatique, conductivité hydraulique et propriétés hydrodynamiques des tissus) les principales caractéristiques adaptatives à l'aridité de ces espèces ont été dégagées.

Cette étude a aussi permis de mettre en évidence des phénomènes hydriques particuliers pour :

1) les espèces caducifoliées (*Acacia senegal*, *Acacia tortilis*, *Ziziphus mauritiana*) qui présentent en pleine saison sèche une remontée de tension de sève de base qui prépare très certainement au débourrement,

2) deux espèces à feuillage permanent (*Balanites aegyptiaca* et *Boscia senegalensis*) où une très forte résistance au passage de l'eau entre le sol et la plante a été observée pour des potentiels du sol voisins de 0.

L'ensemble de ces résultats a permis :

1) d'identifier trois grands types de fonctionnement hydrique dont les caractéristiques sont détaillées dans la partie discussion-conclusion de cette thèse,  
2) de montrer que le facteur hydrique est vraisemblablement une des composantes principales de la structure de ces populations ligneuses.